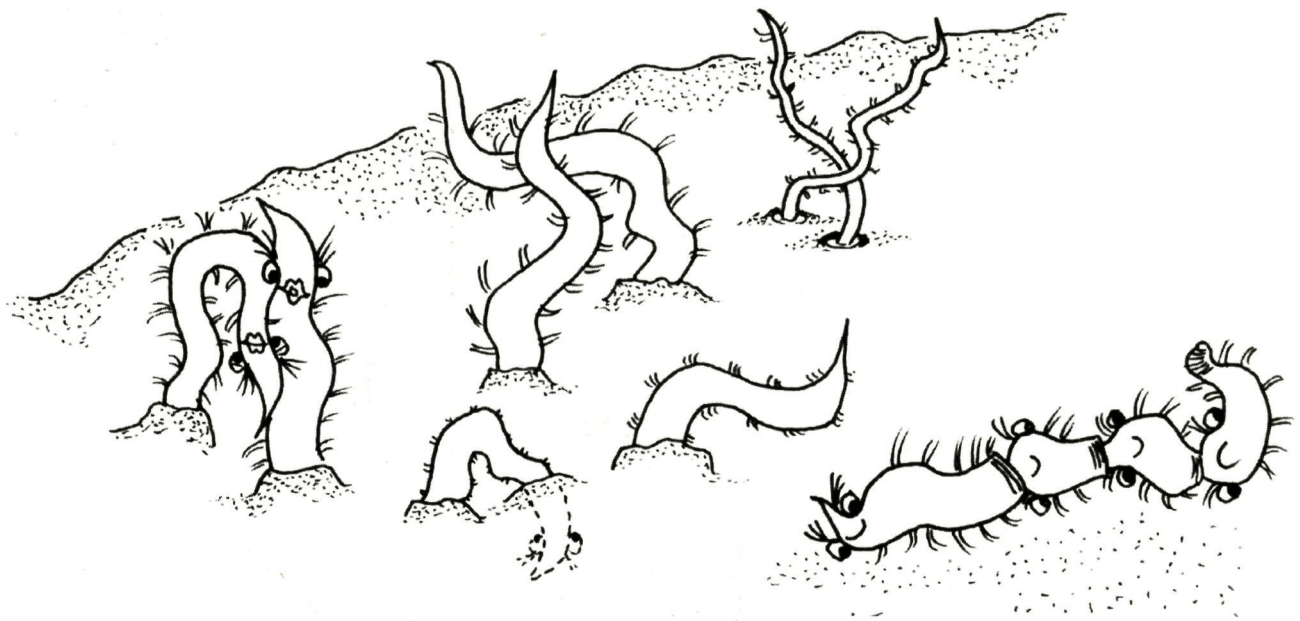
Mariene Biologie
Instituut voor Dierkunde
UNIVERSITEIT GENT

Macrobenthos van de Zeeschelde, met bijzondere aandacht voor het voorkomen en de rol van Oligochaeta.

Jan Seys, Magda Vincx & Patrick Meire

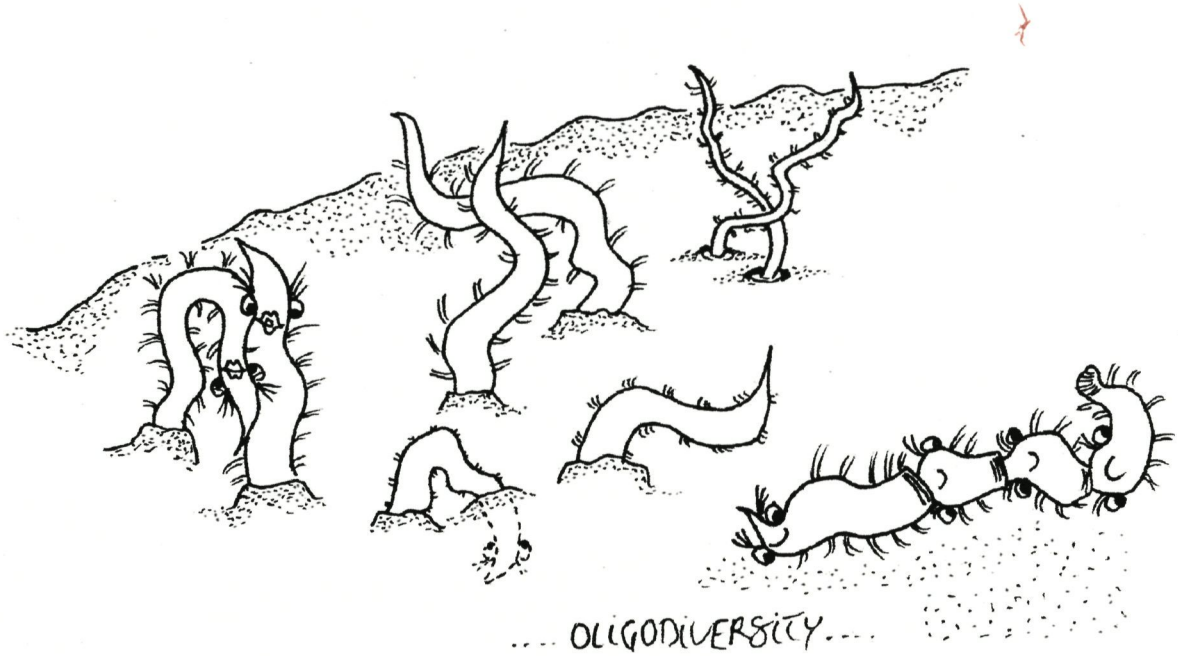


instituut
natuurpunt
Graatakker 11 - 2300 Turnhout
Auteur: Seys
Plaatscode: INV/ALLERLEI
Instituut voor Natuurbehoud
natuurbeho

Macrobenthos van de Zeeschelde, met bijzondere aandacht voor het voorkomen en de rol van Oligochaeta.

Macrobenthos of the Zeeschelde, with special reference to the distribution and role of Oligochaeta

J.Seys[1,2], M.Vincx[2] & P.Meire[1]



Eindrapport OMES 1995-1998
Onderzoek Milieu-effecten Sigmaplan
partim Benthos

Universiteit Gent, Vakgroep Biologie
Sectie Mariene Biologie
K.L.Ledeganckstraat 35
9000 Gent

Instituut voor Natuurbehoud
Ministerie Vlaamse Gemeenschap
Kliniekstraat 25
1070 Brussel

Rapport IN 99/4

April 1999

Algemene Milieu Impactstudie

Sigmaplan (AMIS)

Onderzoek Milieu-Effecten Sigmaplan

OMES

Partim: Benthos

Eindrapport april 1999

Colofon

Tekst: Jan Seys, Magda Vincx & Patrick Meire

Eindredactie en lay-out: Jan Seys

Tekeningen: Jan Seys

Wijze van citeren:

Seys, J., Vincx, M. & Meire, P., 1999. Macrobenthos van de Zeeschelde, met bijzondere aandacht voor het voorkomen en de rol van Oligochaeta. Rapport Instituut voor Natuurbehoud 99/4, Rapport Universiteit Gent, Brussel.

Depot- en ISBN nummers: D/2000/3241/028
ISBN 90-403-0108-5
NUGI 825

Inhoudsopgave

Samenvatting

Summary

Dankwoord

Inleiding....1

Materiaal en methode....1
Benthosstalen....2
Omgevingsvariabelen....5
Studiegebied....7
Experimenteel luik....9
Dataverwerking....11

Resultaten....12
Omgevingsvariabelen....12
Ruimtelijke verspreiding....14
1. Benthos algemeen....14
2. Oligochaeta....18
Soortenspectrum....18
Frequentie van voorkomen....21
Totale densiteit en biomassa....21
Belang 250µm- en 1mm fractie....22
Relatie met omgevingsvariabelen....23
Populatie-opbouw....25
Verticale distributie in de bodem....26
Temporele patronen en populatie-dynamica....33
Epizoïsche organismen....47
Regeneratie....50
Experimenteel onderzoek naar impact Oligochaeta....56

Discussie....72
Benthos soortensamenstelling....72
Massa-populaties en trofische rol....74
De Zeeschelde nu en in de toekomst....75
Impact Oligochaeta op Zeeschelde ecosysteem....78

Referenties....79

Appendix

1. *Lijst figuren*
2. *Lijst tabellen*
3. Abstract artikel Seys *et al.*, in press

SAMENVATTING

Dit rapport geeft de resultaten weer van een studie naar het voorkomen, in ruimte en tijd, van macro-bodeminvertebraten in de sedimenten van de volledige Zeeschelde, d.i. het Belgische deel van het Schelde-estuarium. Deze studie, die kadert binnen het OMES-project (Onderzoek Milieu-Effecten Sigmaplan), werd tussen november 1995 en juni 1998 uitgevoerd aan de Universiteit Gent (Prof.M.Vincx) in nauwe samenwerking met het Instituut voor Natuurbehoud (Prof.P.Meire). Er werd met name aandacht besteed aan facetten die uit vroeger bodemdieronderzoek niet of slecht gekend waren, zoals het voorkomen van fauna-elementen in het zoetwatergetijdegebied, met speciale aandacht voor de dominante faunistische groep van de Oligochaeta.

Een uitgebreide éénmalige bemonstering op 143 stations verspreid over 35 transecten langsheen de volledige zout- en dieptegradiënt van de Zeeschelde in september/oktober 1996 werd aangevuld met een één jaar durende maandelijkse bemonstering van vier geselecteerde vaste stations: twee in het intertidale zoetwatergebied (Ballooi, Appels), één in het ondiep subtidale zoetwater- (Mariekerke) en één in het intertidale mesohaliene deel (Groot Buitenschoor) van het estuarium. Daarnaast werd ook een aanzet gemaakt tot experimenteel werk naar de bioturberende rol van Oligochaeta in de zoetwatersedimenten van de Zeeschelde.

Uit deze data komt naar voor dat de Zeescheldesedimenten gekenmerkt worden door drie duidelijk verschillende benthosgemeenschappen en dat deze in hoge mate gedomineerd worden door Oligochaeta. In het β-mesohalinicum (Belgisch-Nederlandse grens tot Antwerpen) zijn ze codominant (0-30 % van totale densiteit subtidaal, 60-90 % intertidaal) naast andere taxa - met als belangrijkste de Polychaeta, Amphipoda en Mollusca -, in het zoetwatergetijdegebied zijn Oligochaeta de enige dominante benthische groep (> 95 %).

De β-mesohaliene zone heeft een soortenspectrum vergelijkbaar met dat van andere West-Europese estuaria. Oligochaeta worden hier vertegenwoordigd door de tubificiden *Heterochaeta costata* en *Tubificoides heterochaetus* en de naididen *Paranais litoralis* en *Amphichaeta sannio*. De zoetwatersoorten *Limnodrilus hoffmeisteri* en *Tubifex tubifex* werden op het Groot Buitenschoor station enkel in november aangetroffen, d.i. ten tijde van maximale aantallen in het zoetwatergetijdegebied, en worden dan opvallend diep in het sediment aangetroffen vermoedelijk om zo aan hogere zoutgehaltes te kunnen ontkomen.
Totale densiteiten aan Oligochaeta zijn hier veel lager dan in het zoetwatergetijdegebied (gemiddeld: ca. 20.000.m^{-2}) en nemen toe naarmate de expositie groter wordt. Ook de meeste niet-Oligochaeta zijn veel talrijker op de slikken dan in de sterk dynamische geulen, met uitzondering van een aantal (vooral hardsubstraatbewonende) organismen zoals *Nereis succinea*, *Balanus improvisus*, *Polydora ligni* en *Boccardia redeki*.
De oligohaliene zone (Rupelmonding-Antwerpen), die samenvalt met de maximum turbiditeitszone, is zeer sterk verarmd met enkel zeer lage aantallen oligochaeten (zoetwatersoorten *L.hoffmeisteri* en *T.tubifex* en de euryhaliene *P.litoralis*) en polychaeten (*B.redeki*). In het zoetwatergetijdegebied komen zeer dense populaties tubificiden voor met piekdensiteiten van $3.10^6.m^{-2}$ en maximale biomassa's van 25,7 g asvrijdrooggewicht.m^{-2}. Deze "matten" oligochaeten worden voornamelijk gevormd door de euryoeke soorten *L.hoffmeisteri* en *T.tubifex*, aangevuld met lagere aantallen *L.claparèdeianus*, *L.udekemianus* en *L.profundicola*. Deze laatste drie soorten worden relatief belangrijker tussen Gent en Dendermonde, waar de zuurstofcondities iets beter zijn. In het voorjaar en de zomer komen

daar nog eens twee naididen (*Nais elinguis* en *Paranais frici*) en de tubificide *Potamothrix hammoniensis* bij, die tijdelijk lijken te profiteren van respectievelijk het optreden van groene algenmatten (op Appels) en betere zuurstofcondities in maart-mei. Andere zoetwatersoorten in zeer klein aantal aangetroffen zijn: *Dero digitata*, *Spirosperma ferox*, *Potamothrix bavaricus*, *Quistadrilus multisetosus*, *Ilyodrilus templetoni* en Enchytraeidae *spec.*, wat het totaal aantal soorten Oligochaeten aangetroffen in de Zeeschelde op 18 brengt.

Oligochaeten werden aangetroffen in 85 % van alle zoetwaterstations, met in volgorde van belangrijkheid: *L.hoffmeisteri* (87 %), *T.tubifex* (65 %), *L.claparèdeianus* (62 %), *L.udekemianus* (45 %) en *L.profundicola* (37 %). In het brakwaterdeel werden duidelijk meer stations gevonden zonder Oligochaeta en lag de globale frequentie van voorkomen op 43 %, met elk van de dominante soorten aanwezig in minder dan een derde van de stations: *T.heterochaetus* (28 %), *H.costata* (19 %) en *P.litoralis* (6 %).

Het belang van de fractie aan organismen > 250 µm en < 1 mm - die veelal niet wordt bestudeerd in macrobenthische surveys - blijkt duidelijk uit dit onderzoek. Bij de niet-Oligochaeta in het zoetwatergetijdegebied, oligohalinicum en mesohalinicum werden respectievelijk 95 %, 100 % en 74 % van de totale densiteit gevonden in deze 'kleine fractie', voor de Oligochaeta vonden we waarden van resp. 75 %, 86 % en 97 %. De 'kleine fractie' Oligochaeta scoren ook nog goed naar biomassa toe: resp. 59 %, 79 % en 95 %.

Er is een duidelijke gradiënt in de abundanties met hogere aantallen in fijnere sedimenten, min of meer samenvallend met de hoger gelegen slikgebieden.
Hoewel *L.hoffmeisteri* en *T.tubifex* veelal samen worden aangetroffen in een verhouding van 60 %, 30 % (en 10 % andere *Limnodrilus* soorten), blijkt *T.tubifex* relatief belangrijker te worden in de allerfijnste, vaak hoogst gelegen sedimenten. Terwijl het soortenspectrum voornamelijk bepaald lijkt te worden door saliniteitsverschillen (en in mindere mate zuurstofcondities), is de abundantie van Oligochaeta in de Zeeschelde veeleer gekoppeld aan sedimentkarakteristieken, met de hoogste waarden geassocieerd met "fluid muds" in intertidale sedimentatiegebieden. De benthische fauna in het zoetwatergetijdedeel van de Zeeschelde is vergelijkbaar met die van andere hypertrofe, zuurstofarme zoetwatersystemen terwijl het mesohaliene deel overeenkomsten vertoont met brakke delen van andere Europese estuaria.

Bij alle door ons uitgevoerde bemonsteringen werd meer dan 95 % van alle oligochaeten gevonden in de bovenste 10 cm van het sediment en meer dan 90 % in de bovenste 7 cm. Naididae, die zich vaak zwemmend voortbewegen en veelal leven van algen en diatomeeën, worden steevast in de bovenste 1-2 cm aangetroffen. Bij de tubificiden blijkt de diepte waarop de koppen worden geteld direct gerelateerd aan de lengte van het individu en dus ook de reproductieve leeftijd en soort: juvenielen worden overwegend in de bovenste centimeters aangetroffen, rijpe exemplaren gemiddeld rond de 5 cm diepte en de andere stadia tussenin. Daardoor lijken soorten als *L.hoffmeisteri* en *L.claparèdeianus* die over een groot deel van het jaar reproductief actief zijn en waarvan dus veelal redelijke aantallen kleine onvolwassen en/of juvenielen te verwachten zijn, gemiddeld iets ondieper voor te komen dan bijv. *T.tubifex* en *L.udekemianus*, soorten die duidelijker afgebakende reproductieve periodes kennen. Op het brakwaterstation GBR zijn er aanwijzingen dat tubificiden zich in bepaalde periodes van het jaar verticaal verplaatsen o.i.v. temperatuur en/of veranderingen in zuurstofcondities.

Het seizoenaal verloop in aantallen oligochaeten is duidelijk verschillend voor de brakwater- en zoetwatersituatie. Op het Groot Buitenschoor vertonen de dominante tubificiden *H.costata* en *T.heterochaetus* een qua biomassa rond het zelfde niveau fluctuerende populatiegrootte, met densiteitspieken in de periode juli-december t.g.v. reproductie. De naididen *A.sannio* en *P.litoralis* zijn zowel in biomassa als densiteit het nadrukkelijkst aanwezig het ganse voorjaar en verdwijnen vrijwel volledig in nazomer-vroege herfst. Daartegenover staat de uniforme situatie in de zoetwaterstations, waar de volledige populatie vanaf mei-juni begint toe te nemen, een piek bereikt in de late zomer (september/oktober) om vervolgens zeer snel ineen te storten in de eerste helft van de winter. De mogelijke oorzaken van deze populatie-crash worden besproken, met nadruk op de potentiële rol van oligochaeten als voedsel voor tienduizenden watervogels. De zeer snelle rekolonisatie op de Ballooi na een periode van strenge vorst in december 1996 - januari 1997 wordt in verband gebracht met het grote dispersievermogen van de wormen en de restocking vanuit dieper gelegen zones.

Van de dominante soorten werd de populatie-dynamiek bekeken en werden de belangrijkste reproductieve periodes bepaald: *H.costata* (april-juli), *T.heterochaetus* (mei-augustus), *A.sannio* (december en mei), *P.litoralis* (april-juni). Hoewel de zoetwatersoorten *T.tubifex* en *L.hoffmeisteri* gedurende een groot deel van het jaar sexueel actief zijn, kunnen toch bij beide soorten twee 'generaties' worden onderscheiden, waarbij laatstgenoemde soort 1-2 maand later (september-oktober en voorjaar) piekt dan *T.tubifex* (juli-augustus en late winter).

Vorticellidae komen vrij frequent voor als epizoïsche organismen op de staarten van zoetwateroligochaeten, met een voorkeur voor de grotere exemplaren van *L.udekemianus* en *T.tubifex*, en voor eerder hoog gelegen, slibrijke stations van het meest stroomopgelegen deel van de zoete Zeeschelde.

Predatie door vissen wordt gesuggereerd a.d.h.v. toenemende percentages wormen met geregenereerde staarten naar de Belgisch-Nederlandse grens toe. 'Tail-cropping' bleek zowel soortspecifiek als grootte-afhankelijk, en neemt toe naarmate men zich hoger op de slikken begeeft. Dit zou de hypothese kunnen onderbouwen dat hogere delen van slikgebieden in de Zeeschelde actief worden opgezocht door vissen gedurende hoogwaterperiodes, om zich daar te goed te doen aan de staarteinden van de dense matten oligochaeten. Een alternatieve hypothese stelt de zeer talrijk aanwezige watervogels verantwoordelijk voor het tail-croppen, hoewel uit onderzoek blijkt dat de foerageerintensiteit niet hoger is op het hoge slik in vergelijking met lager gelegen delen.

De impact van oligochaeten op tal van processen t.h.v. de sediment-water interface wordt gesitueerd en de resultaten van een eerste aanzet tot experimenteel werk met zoetwatertubificiden uit Zeeschelde sedimenten belicht. Hieruit blijkt dat densiteiten zoals aangetroffen in dit deel van de Zeeschelde in staat moeten worden geacht organisch aangerijkte lagen actief naar beneden te trekken (à 1 cm per maand), waarbij de laag losser wordt gemaakt (diktetoename van 1 cm op twee maanden tijd). Opvallend hoge waarden aan exopolymeren konden niet gekoppeld worden aan wormenactiviteit, o.a. door het vrijwel ontbreken van een verticale distributiegradiënt.

Tenslotte wordt ingegaan op mogelijke wijzigingen in de benthische gemeenschappen bij verbeteringen in de zuurstofhuishouding en verminderingen van de organische input in het systeem. In het zoetwatergetijdegebied verwachten we een toename in het aantal soorten

Oligochaeta, het opkomen en/of uitbreiden van andere zoetwatertaxa (o.a. Chironomiden, *Pisidium*) en het verminderen van de productiviteit van de oligochaeten. In de oligohaliene zone, nu nagenoeg azoïsch voornamelijk o.i.v. zuurstofgebrek, liggen potenties voor de ontwikkeling van benthische gemeenschappen met vertegenwoordigers zowel uit het zoete als het brakke deel.

SUMMARY

The results of a study on spatial and temporal distribution of macro-invertebrates in the soft sediments of the entire Zeeschelde, i.e. the Belgian part of the Schelde estuary are presented in this report. This study, part of the OMES-program (Study on Environmental Impact of the Sigma plan), has been carried out at the University of Gent (Prof.M.Vincx) in close cooperation with the Institute of Nature Conservation (Prof.P.Meire), in the period November 1995 – June 1998. It focussed on those aspects that were insufficiently understood from previous studies on benthic invertebrates of this area, such as the distribution of faunal elements in the freshwater tidal area, with special attention for the dominant taxon of Oligochaeta.

Material was derived from a single extensive sampling campaign at 143 stations on 35 transects along the entire salinity- and depth gradient of the Zeeschelde in September/October 1996 and from monthly campaigns at four selected permanent stations: two in freshwater intertidal area (Ballooi, Appels), one in the shallow subtidal freshwater zone (Mariekerke) and one at a mesohaline intertidal flat (Groot Buitenschoor: GBR). A first step towards experimental work on the bioturbating activity of Oligochaeta in the freshwater sediments of the Zeeschelde, was taken.

From these data it is shown that the Zeeschelde sediments are characterised by three clearly distinct benthic communities, all dominated or codominated by oligochaetes. Oligochaetes are codominant (0-30 % of total density subtidally, 60-90 % intertidally) in the β-mesohalinicum (Belgian-Dutch border up to Antwerpen) with other taxa (particularly Polychaeta, Amphipoda and Mollusca). They are the only dominant benthic taxon (> 95 %) in the freshwater tidal area.

The β-mesohaline zone is characterised by a species assemblage comparable to the one found in other West-European estuaries. Oligochaeta are represented here by the tubificids *Heterochaeta costata* and *Tubificoides heterochaetus* and the naidids *Paranais litoralis* and *Amphichaeta sannio*. The freshwater species *Limnodrilus hoffmeisteri* and *Tubifex tubifex* were found only once at the GBR-station, i.e. in November when peak numbers are counted in the freshwater tidal zone, and at a surprisingly great depth with respect to their size (escape behaviour high salinity values).
Total densities of oligochaetes are much lower here than in the freshwater tidal area (mean density: 20,000.m^{-2}) and increase with increasing exposition. Also the other soft-bottom invertebrate taxa are much more abundant on the intertidal flats than in the strongly dynamic gullies. The opposite is true for species such as *Nereis succinea*, *Balanus improvisus*, *Polydora ligni* and *Boccardia redeki*, most of them being inhabitants of hard substrates.
The oligohaline zone (Rupelmonde-Antwerpen), coinciding with the maximum turbidity zone, is very poor in terms of invertebrate life, with only minor numbers of oligochaetes (freshwater species *L.hoffmeisteri* and *T.tubifex* and the euryhaline *P.litoralis*) and polychaetes (*B.redeki*). In the freshwater tidal area, very dense populations of tubificids occur, with peak densities amounting to $3.10^6.m^{-2}$ and maximal biomasses of 25.7 g ash-free dry weight.m^{-2}. Those "mass populations" of oligochaetes constitute mainly of the ubiquists *L.hoffmeisteri* and *T.tubifex*, and smaller numbers of *L.claparèdeianus*, *L.udekemianus* and *L.profundicola.* The latter three become increasingly more important where oxygen conditions are somehow improved (Gent-Dendermonde). Two naidids (*Nais elinguis* and *Paranais frici*) and one tubificid (*Potamothrix hammoniensis*) were found in spring – early

summer only, when algal mats emerge on the tidal flats (Appels) and oxygen conditions are most favourable (March-May). Other freshwater species rarely found in the Zeeschelde are: *Dero digitata*, *Spirosperma ferox*, *Potamothrix bavaricus*, *Quistadrilus multisetosus*, *Ilyodrilus templetoni* and Enchytraeidae *spec.* The total number of oligochaete species identified from the Zeeschelde so far amounts to 18.

Oligochaetes were detected in 85 % of all freshwater stations, with as dominant species: *L.hoffmeisteri* (87 %), *T.tubifex* (65 %), *L.claparèdeianus* (62 %), *L.udekemianus* (45 %) and *L.profundicola* (37 %). More stations without Oligochaeta were found in the brackish part and the mean frequency of occurrence was much lower here (43 %), with each of the dominant species found in less than one third of the stations: *T.heterochaetus* (28 %), *H.costata* (19 %) and *P.litoralis* (6 %).

The relative importance of the smaller fraction (> 250 µm and < 1 mm) – neglected in most macrobenthic surveys – is demonstrated in this study. From the non-Oligochaeta of the freshwater tidal area, oligohalinicum and mesohalinicum 95 %, 100 % and 74 % respectively of the total density were counted in the 'small fraction'. Values for Oligochaeta are 75 %, 86 % and 97 % respectively. In terms of biomass, the 'small fraction' of Oligochaeta can not be neglected and was found to be as large as 59 %, 79 % and 95 % respectively.

Numbers of oligochaetes increase with decreasing median grain size, with peak numbers in the finest sediments i.e. on the high intertidal flats. Although very often *L.hoffmeisteri* and *T.tubifex* are found in mixed populations (60 % of the former, 30 % of the latter species and 10 % other *Limnodrilus* species), *T.tubifex* appears to become particularly dominant in the finest, elevated sediments. Whereas the species spectrum is predominantly determined by the salinity regime (and to a lesser extent by oxygen conditions), the abundance of Oligochaeta in the Zeeschelde is mainly linked to sediment characteristics, with the highest values associated with "fluid muds" in intertidal sedimentation areas. The benthic fauna in the freshwater tidal zone of the Zeeschelde is comparable to those of other hypertrophic, oxygen deficient freshwater systems. The mesohaline part shows similarities with brackish parts of other European estuaries.

More than 95 % of all oligochaetes were found in the top 10 cm of the sediment and more than 90 % in the top 7 cm. Naididae that often swim and rely on algae and diatoms, are restricted to the top 1-2 cm. In Tubificidae, we could demonstrate a correlation of the depth of occurrence (of the heads) with the length of the animal and hence with the reproductive age and species: juveniles dominate in the upper layers, mature specimens on average at about 5 cm depth and all other stages in between. That explains why species reproducing the year round such as *L.hoffmeisteri* and *L.claparèdeianus* (with always reasonable numbers of small immatures and/or juveniles), occur on average shallower than for instance *T.tubifex* and *L.udekemianus*, species with more delimited reproductive periods. At the brackish water station GBR there are indications that tubificids move vertically as a response to variations in temperature or oxygen conditions.

The temporal pattern in numbers of oligochaetes differs according to the salinity regime. At the brackish GBR-station, populations of the dominant tubificids *H.costata* and *T.heterochaetus* do not fluctuate strongly in terms of biomass but show reproductive density peaks in July-December. The naidids *A.sannio* and *P.litoralis* are common in spring and dissappear completely in late summer-early autumn.

In contrast, the freshwater stations show a uniform pattern with an increasing population size from May-June onwards, a peak in late summer (September/October) and a sudden population crash in the first half of the winter. Possible explanations for this are discussed, with special attention to the potential role of oligochaetes as food for thousands of ducks. The very fast recolonisation of the Ballooi tidal flat after a period of severe frost in December 1996 – January 1997 is linked to the strong dispersion potentials of oligochaetes and the restocking from deeper waters.

Population-dynamics of the dominant species of oligochaetes are discussed and reproductive periods determined: *H.costata* (April-July), *T.heterochaetus* (May-August), *A.sannio* (December and May), *P.litoralis* (April-June). Although the limnetic species *T.tubifex* and *L.hoffmeisteri* are sexually active throughout the year, both species appear to have two 'generations' per year, with the peak in reproduction 1-2 months later in *L.hoffmeisteri* (September-October and spring) than in *T.tubifex* (July-August and late winter).

Vorticellidae are frequently encountered as epizoic organisms on tails of limnetic oligochaete species, with a preference for large specimens of *L.udekemianus* and *T.tubifex*, and for relatively elevated, silty stations in the upper part of the Zeeschelde.

Increasing rates of regeneration in oligochaetes suggest an increase in fish predation towards the Belgian-Dutch border. Tail-cropping appeared to be species- as well as size dependent, and increases with exposure time. This supports the hypothesis that the most elevated parts of the Zeeschelde intertidal flats are visited by fish during flood, taking advantage of the mass occurrence of oligochaete (tails). Alternatively waterfowl might be responsible for the tail-cropping, although research on the birds indicated that the cumulative foraging intensity is not higher on the elevated parts of the flats than deeper down.

The impact of oligochaetes on many processes at the sediment-water interface is discussed and the results of some initial experiments with limnetic Zeeschelde tubificids are described. It is shown that densities as found in this part of the Zeeschelde are capable of actively displacing organically enriched layers to deeper regions (at a rate of ca. 1 cm per month) resulting in thicker, looser 'bands' of organic material (increase in thickness: 1 cm per two months). Remarkably high values of exopolymers (EPS) found in the experimental sediments could not be linked to worm activity.

Finally we made an attempt to predict the changes in benthic communities with improved water conditions and a substantial decline in organic input. An increase in number of oligochaete species, the appearance/increase in other limnetic taxa (f.i.: Chironomids, *Pisidium*,...) and a reduction in the productivity of the oligochaetes is expected in the freshwater tidal area. In the oligohaline zone that is currently almost devoid of life due to oxygen deficiency, potentials are available for the development of benthic communities with representatives of the brackish and the freshwater area.

Dankwoord

Dank gaat in de eerste plaats naar de Vlaamse overheid die binnen het kader van dit OMES-project dit onderzoek mogelijk maakte. In het bijzonder zijn we ook Ir.Taverniers en Ir.Wouters alsmede de voltallige bemanningen van de "Scaldis" en de "Veereman" erkentelijk voor de logistieke steun.

Dank gaat naar Dr.S.Wartel, F.Francken en staf van het K.B.I.N. voor de uitwerking van een aantal sedimentmonsters, en naar N.De Regge en T.Ysebaert (Instituut voor Natuurbehoud) voor assistentie in het veldwerk en de sediment-analyses. Gegevens over oligochaeten aanwezig in planktonstalen werden ons ter beschikking gesteld door Dr.M.Tacx en R.van Mieghem (V.U.B.). We willen tevens niet nalaten de vele collega's van de Universiteit Gent en het Instituut voor Natuurbehoud te bedanken voor hun grote bijdrage bij staalnames en laboratoriumwerk, in het bijzonder Danielle, Guy, Dirk, Johan, Ranan, Annick, Koenraad en Ludwig.

Graag ook een woordje van waardering voor S.Van Damme die zorgde voor de vlotte transfer van meetgegevens nodig bij de interpretatie van de data. De aanzet tot experimenteel werk werd mogelijk gemaakt dankzij de stimulerende samenwerking met Dr.P.Verdonschot en collega's (DLO-IBN Leersum), en ook hun warme gastvrijheid werd heel erg op prijs gesteld. Ook aan het NIOO-CEMO, met name in de persoon van E.Dedeckere, betuigen we graag een woordje van dank voor het verwerken van de EPS-monsters, en de vruchtbare discussies m.b.t. het experimentele luik.

Dit dankwoord zou zeer onvolledig zijn zonder mijn extra appreciatie te tonen voor de zeer aangename jaren in de unieke werk- en leefsfeer van de "Mariene Biologie" (Universiteit Gent).

INLEIDING

Dit eindrapport in het kader van het OMES-project geeft een overzicht van de verzamelde gegevens betreffende het macro-bodemdierleven van de zachte sedimenten van de Zeeschelde. Dit onderdeel 'benthos' werd uitgevoerd aan de Universiteit Gent, Vakgroep Biologie, Sectie Mariene Biologie (Prof.M.Vincx) in nauwe samenwerking met het Instituut voor Natuurbehoud (Prof.P.Meire), in de periode november 1995 - juli 1998.

Alle gegevens tijdens deze periode verzameld in het kader van het OMES-project m.b.t. het macrobenthos (hier: > 250 µm) in de zachte sedimenten van de Zeeschelde zijn weergegeven, en geplaatst in een ruimere context. Veel van de resultaten van de ruimtelijke bemonstering uitgevoerd september/oktober 1996 werden reeds besproken in het voortgangsrapport november 1997 ("Benthische fauna van de Zeeschelde: ruimtelijke distributie en eerste resultaten temporele patronen, verticale distributie en impact Oligochaeten op ecosysteem": Seys *et al.,* 1997) en worden hier voor de volledigheid opnieuw opgenomen. In bijlage wordt tevens de abstract van het artikel gevoegd, volgend uit een presentatie ter gelegenheid van het 7de Internationaal Symposium voor Aquatische Oligochaeten (Presque Isle, Maine, USA: 18-22 augustus 1997) (Seys *et al.*, in press). Een tweede luik rond temporele patronen en populatie-dynamica van Oligochaeta in de Zeeschelde werd voorgesteld op het 29ste Estuarine and Coastal Sciences Association congres, gehouden van 13-17 juli 1998 (Port Elisabeth, Zuid-Afrika), en is alsnog niet gepubliceerd.

MATERIAAL EN METHODE

De oorsprong van de verzamelde data is drieledig:

1. Een éénmalige 'ruimtelijke' bemonsteringscampagne in september/oktober 1996 op 143 stations verdeeld over 35 transecten, met als doel een beeld te krijgen van de ruimtelijke spreiding van soorten en aantallen over de volledige Zeeschelde.
2. Een 'temporele' bemonsteringsreeks, maandelijks uitgevoerd tussen december 1995 en maart 1997, op vier stations gespreid over het studiegebied (om de populatie-dynamica van het benthos en meer bepaald van de Oligochaeta te bestuderen, evenals hun verticale verspreiding in de sedimenten)
3. Een aanzet tot experimenteel werk naar de rol van Oligochaeta in de zachte sedimenten van de Zeeschelde

Daarnaast werden bijkomende monsters genomen op het slik van de Ballooi tijdens de winter 1996-97, in het kader van een licentiaatsverhandeling naar de "Voedselecologie van de Wintertaling (*Anas crecca*, L.) op twee slikgebieden in de Zeeschelde" (Dethier, 1997). Deze bijkomende gegevens worden hier niet verder behandeld.

Benthosstalen

Ruimtelijke bemonstering

Tussen 2 september en 8 oktober 1996 werden in totaal 143 stations bemonsterd verdeeld over 35 transecten, min of meer gelijkmatig verdeeld over de verschillende compartimenten van het OMES-ecosysteemmodel (Fig.1). Per station werden 3 replica's genomen met een PVC-steekbuis diameter 3,5 cm (oppervlak: 10 cm^2) tot op een diepte van 10 cm, waarvan één replica verder werd verwerkt. Op begaanbare slikken werden de monsters rechtstreeks op het slik genomen, ondiep subtidale en moeilijk begaanbare slikken werden bemonsterd m.b.v. een uitschuifbare metalen buis, met daarop een steekbuis gemonteerd (bediend vanop een zodiac, een ander vaartuig of vanop een pier), of bij hoog water m.b.v. een Van Veen happer (waaruit deelstalen werden genomen). Andere subtidale stations werden bemonsterd met dezelfde Van Veen happer (vanaf de "Scaldis") of met een Reineck box-corer (vanaf de "Veeremans"). Ook hieruit werden vervolgens deelstalen genomen met dezelfde PVC-steekbuis.

Temporele bemonstering

Vier stations, deel uitmakende van de 143 hoger geschetste stations, werden maandelijks bemonsterd in de periode december 1995 - maart 1997. De exacte data van bemonstering alsook de situering van de stations zijn weergegeven in Tabel 1.

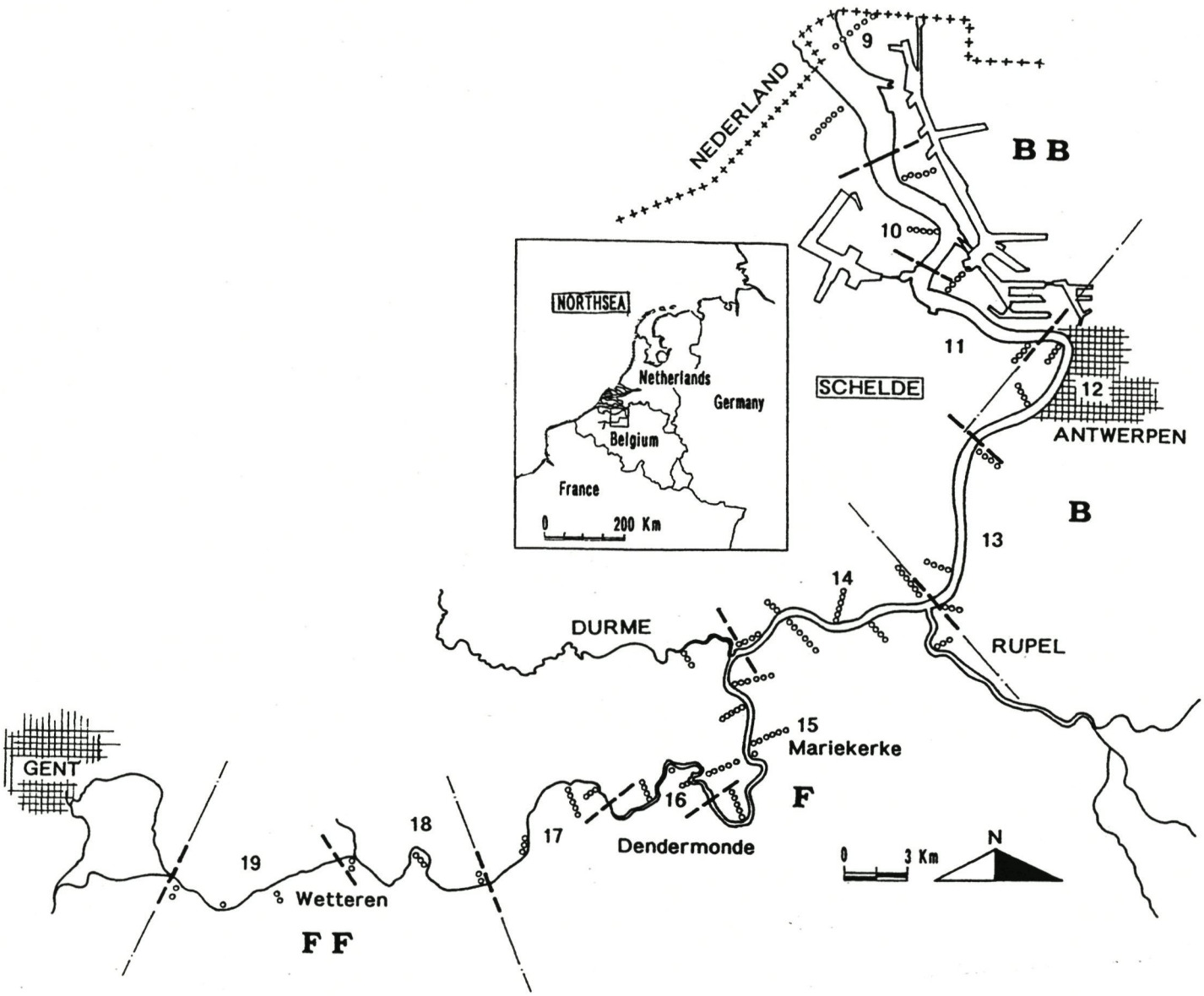
Station	Groot Buitenschoor R Antwerpen	Ballooi Temse	Mariekerke voetveer	Appels
Hoogte (t.o.v. TAW)	+ 3,8m	+ 2,1m	- 0,8m	+ 4,7m
Saliniteitszone	β-mesohalien	zoet	zoet	zoet
December '95	20-12	-	-	11-12
Januari '96	**24-01**	**29-01**	-	**11-01**
Februari '96	19-02	13-02	-	13-02
Maart '96	**19-03**	**11-03**	**07-03**	**19-03**
April '96	22-04	09-04	16-04	22-04
Mei '96	**20-05**	**06-05**	**14-05**	**20-05**
Juni '96	**18-06**	04-06	10-06	18-06
Juli '96	**19-07**	**08-07**	**16-07**	**16-07**
Augustus '96	19-08	05-08	12-08	12-08
September '96	**23-09**	**11-09**	**16-09**	**16-09**
Oktober '96	14-10	09-10	14-10	14-10
November '96	**20-11**	**12-11**	**25-11**	**18-11**
December '96	16-12	09-12	16-12	16-12
Januari '97	-	**30-01**	**30-01**	-
Februari '97	-	27-02	27-02	-

Tabel 1. Bemonsteringsschema temporele stations Zeeschelde t.b.v. bodemdieronderzoek, met aanduiding locatie stations en hoogteligging. Vetgedrukte data wijzen op verticale verdeling monsters.

Table 1. Macrobenthos sampling scheme temporal stations Zeeschelde, including location and elevation stations. Data in bold refer to samples that were analysed on vertical distribution.

De bemonstering werd uitgevoerd met dezelfde steekbuizen als gebruikt bij de ruimtelijke bemonstering, maar alle monsters werden genomen tot op een diepte van 15 cm. Telkens

werden 8 replica's verzameld, waarvan 3 replica's voor onmiddellijke verwerking. De overige monsters werden gefixeerd: 3 met 'warme' (voor studie meiobenthos), de overige 5 met koude 4% geneutraliseerde formol.
Om de andere maand werden de monsters in het veld verticaal onderverdeeld in schijven van 1 cm (Tab.1). Van alle stations werd een reeks van 12 maand verwerkt.



Figuur 1. Het Zeeschelde studiegebied met de afbakening van de tien ecosysteemmodel compartimenten (9-19), de staalname transecten (ooooooo) en de vier secties FF,F,B,BB (zie Materiaal en methoden: Dataverwerking).

Figure 1. The Zeeschelde study-area with the demarcation of the ten ecosystemmodel compartments (9-19), the sampling transects (00000) and the four sections FF,F,B,BB (cfr. Material and methods: data analysis)

Verwerking lab

Bij aankomst in het lab werden de monsters, zowel van de ruimtelijke als de temporele bemonsteringen, zo snel mogelijk levend opgezeefd op maaswijdte 250 µm en 1 mm. De resulterende fracties van de stalen 'ruimtelijke bemonstering' werden afzonderlijk gestockeerd na fixatie met 4% formaline, terwijl de fracties van de maandelijks genomen monsters levend werden bewaard (in koelkamer zonder bovenstaand water: cfr. optimale overleving wormen). Vervolgens werden deze fracties getriëerd, onder binoculaire loupe (Leica M10) en werden alle dierlijke organismen geteld. Cocons van oligochaeten werden eveneens uitgepikt en geteld. Niet-oligochaeten werden terstond gedetermineerd, de oligochaeten werden verder verwerkt volgens een nieuw procédé (zie inzet).

Prepareermethode Oligochaeta (Universiteit Gent - Instituut Natuurbehoud)
Uit de 1 mm en 250 µm-fractie worden een maximum van 100 (50 bij maandelijkse stalen), respectievelijk 50 exemplaren ad random uitgepikt en overgebracht in ethanol 70 %. Daarna worden de dieren gedurende enkele minuten gekleurd met een paracarmine-oplossing, gevolgd door een differentiatie (wegwassen overmatige kleuring) met een mengsel ethanol/HCl. Via een aantal - hier niet verder toegelichte - tussenstappen (om krimpen te vermijden) worden de wormen vervolgens overgebracht in glycerine en gedurende een nacht (ca. 17-20 uur) bij 70° verwarmd. Op die manier worden de chitineuze structuren (peniskokers) goed zichtbaar, terwijl de paracarmine rode kleuring behouden blijft. De dieren worden dan in dunne (en dus omkeerbare) preparaten gebracht in een glycerine medium, omgeven door een paraffine ring. De zo bekomen preparaten blijken in de praktijk lang tot zeer lang houdbaar zonder verlies van kwaliteit, kunnen indien nodig heropend worden, en de behandeling van de wormen - zowel de macrobenthische als de meiobenthische vertegenwoordigers - laat zowel een gedegen identificatie als een differentiatie van verschillende levensstadia toe.

Alle oligochaeten, met uitzondering van enkele Enchytraeidae, werden gedetermineerd tot op soortsniveau. Ook de onvolwassen tubificiden, die vaak meer dan 80 % van het totaal aantal individuen uitmaken en in vele studies niet verder worden gecatalogeerd dan "tubificide met/zonder haarsetae", werden op naam gebracht door een minutieuze inspectie van de morfologie van de setae (na determinatie adulte exemplaren en studie van de borstels bij deze). De determinatie van onvolwassen exemplaren bleek overigens slechts mogelijk vermits we in de Zeeschelde te doen hebben met een zeer sterk verarmd systeem wat soortenaantal betreft.

Van alle exemplaren werd de breedte van het vijfde segment gemeten (m.b.v. tekenspiegel) en het reproductieve stadium bepaald volgens:

1. juveniel	pas uitgeslopen jonge wormpjes met een nog vaalwitte kleur en onvolledig gevormde borstels (bifide top nog niet gedifferentieerd)
2. onvolwassen	'uitgekleurde' ex. zonder volwassen structuren
3. adult	exemplaren met 'penis sheath' (peniskoker)
4. reproductief	met eieren in ovisac en/of spermatozeugmata in spermatheca(e)

Vanwege problemen met het onderscheid tussen post-adulte en immature exemplaren, werden beide groepen samengenomen in de categorie "onvolwassen".
Bij de Naididae werd onderscheid gemaakt in volgende groepen:

1. 'onvolwassen'	exemplaren zonder zich afsnoerende zoiëden en/of adulte kenmerken
2. '+ zoïeden'	delende exemplaren met zich afsnoerende zoïeden
3. 'zoïeden'	afgesnoerde, op zichzelf staande zoïeden (zonder duidelijke kop)
4. adulten	exemplaren met geslachtelijke kenmerken (zelden !)

Tenslotte werd bij alle volledige wormen genoteerd of ze bezet waren met epizoïsche Vorticellidae (op staart) en of ze een geregenereerde staart hadden.

De biomassa van de niet-Oligochaeta werd gemeten door rechtstreekse bepaling van het asvrijdrooggewicht (ADW), bekomen door het asgewicht (na verassing gedurende 2 uur bij 550°C) af te trekken van het drooggewicht (DW: na 12 uur drogen bij 105°C). Alle wegingen werden uitgevoerd m.b.v. een microbalans met een nauwkeurigheid van 0,001 mg.

De biomassa van de Oligochaeta werd bepaald a.d.h.v. een regressie tussen de breedte van het vijfde segment en het asvrijdrooggewicht. Deze regressie werd opgesteld door 150 exemplaren van *Limnodrilus* sp. en 20 exemplaren *T.tubifex* gelijkmatig te verdelen over tien breedteklassen en vervolgens te drogen bij 60°C (tot constant gewicht), alle klassen te wegen op een microbalans, te verassen (gedurende 2 uur bij 550°C) en opnieuw te wegen, wat het ADW oplevert. Vermits de resultaten voor beide soorten niet noemenswaardig verschilden werden de data gepooled met als resultaat (R^2=0,96; N=10; p<0,01):

ADW=antiln ((10,84256*width)-7,62636)

Soortenrijkdom werd uitgedrukt als het totaal aantal soorten per monster, i.e. Hill number N_0 (Hill, 1973). Alle densiteiten en biomassa's zijn uitgedrukt per m^2 en zijn het resultaat van het sommeren van de totaalaantallen voor de 1 mm en de 250 µm fracties, op hun beurt verkregen uit de extrapolatie naar getelde aantallen van de gedetermineerde deelfracties (100, resp. 50 individuen).

Omgevingsvariabelen

Ruimtelijke bemonstering

Data m.b.t. saliniteit, zuurstofverzadiging en BOD van de waterkolom per compartiment werden geëxtraheerd uit de database verkregen tijdens de maandelijkse monitoring campagnes op de Zeeschelde (ter beschikking gesteld door S.Van Damme). Hoogtes en dieptes van de bemonsterde stations werden deels rechtstreeks opgemeten m.b.v. een theodoliet, deels berekend a.d.h.v. een vergelijking van tijhoogtes op specifieke plaatsen en tijdstippen (geleverd door Ir.Taverniers en Ir.Wouters van de Afdeling Maritieme Schelde -

AWZ) met exacte overstromingstijdstippen of tijdstippen/dieptes t.o.v. het wateroppervlak verkregen in het veld. De bemonsterde 143 stations werden zo gekozen dat ze de volledige diepterange bestreken, gaande van net onder de schorrerand tot maximale dieptes van ca. -5m TAW meest stroomopwaarts tot -25m TAW nabij de Belgisch-Nederlandse grens. Voor verdere analyse werden de dieptes ingedeeld in zes diepteklassen:

1. diep subtidaal	> - 6 m TAW
2. vrij diep subtidaal	-6 tot -3 m TAW
3. ondiep subtidaal	< -3 m TAW
4. laag intertidaal	0-33 % vrijliggingsduur
5. mid intertidaal	33-67 % vrijliggingsduur
6. hoog intertidaal	> 67 % vrijliggingsduur

Op elk station werd een bijkomend sedimentmonster genomen: op de intertidale stations gebeurde dit met steekbuizen ∅ 8 cm, op alle andere stations met de steekbuis gebruikt voor de bemonstering van de wormen (∅ 3,5 cm). De bovenste 2 cm hiervan werd geanalyseerd op standaard granulometrische karakteristieken en op totaal organisch materiaal. Voor de bepaling van het organisch gehalte werd een voldoende hoeveelheid sediment gedroogd (bij 60°C tot constant gewicht), gewogen en vervolgens verast bij 550°C gedurende 2 uur. De zo verkregen gewichtsverandering t.g.v. het verbranden van de organische component, werd uitgedrukt als percentage van het oorspronkelijk drooggewicht van het deelmonster. Een poging om alsnog de levende biomassa (aan Oligochaeta) af te trekken van de zo verkregen totale organische fractie leverde onbruikbare resultaten op, wat vermoedelijk (naast het werken met de top 2 cm van het sediment) heeft bijgedragen tot de slechte correlaties van organische fractie met biotische variabelen (zie verder). De standaard granulometrie werd uitgevoerd in drie verschillende laboratoria, met gedeeltelijk verschillende technieken.

Laboratorium	Verantwoordelijke	Gebruikte techniek	verwerkte monsters
K.B.I.N.	S.Wartel	Nat zeven + X-straal diffractie	46 (37 subt/9 intert)
I.N.	T.Ysebaert	Malvern master-sizer (laser)	45 (45 intert)
U.G.	J.Seys	Coulter counter (laser)	45 (43 subt/2 intert)

Om de eventuele verschillen in resultaten t.g.v. de gebruikte technieken te minimaliseren, werd bij de verdere analyse gewerkt met acht sedimentklasses, waarbij de catalogering onder klasse 7 & 8 visueel gebeurde:

1. klei	mediane korrelgrootte < 4 µm, al of niet gecompacteerd
2. slib	4 - 62 µm
3. zeer fijn zand	62 - 125 µm
4. fijn zand	125 - 250 µm
5. medium zand	250 - 500 µm
6. grof zand	500 - 800 µm
7. turf	volledig organisch
8. schelpen/stenen	heel veel schelpen en/of stenen

Zeven stations waarvan de sedimenten verloren gingen op het K.B.I.N. werden geklasseerd op basis van de macroscopische, visuele beschrijving zoals uitgevoerd tijdens de bemonsteringen (en afgewogen t.o.v. de beschrijvingen en effectieve metingen van de andere stations). Het % slib werd gedefinieerd als het volume % < 38 µm.

Temporele bemonstering

Voor de maandelijks bemonsterde stations werd net als voor de stations van de 'ruimtelijke bemonstering' de top 2 cm verzameld, om hierop een standaard-granulometrische analyse toe te passen. Van deze analyses uitgevoerd op het K.B.I.N. (Dr.S.Wartel) d.m.v. nat zeven en X-straal diffractie, werden tot op heden nog geen resultaten ontvangen. Totaal organisch materiaal van de bovenste 2 cm werd bepaald aan de Universiteit Gent, analoog de methode vermeld onder 'Ruimtelijke bemonstering'. Aanvullend werd maandelijks een extra steekbuis met veldsediment meegenomen naar het lab voor bepaling van het redox-potentiaal profiel. Voor de resultaten van deze omgevingsvariabelen verwijzen we naar "Resultaten".

Studiegebied

De Zeeschelde heeft een lengte van 105 km en zijn breedte varieert van ca. 50 m t.h.v. de sluizen te Melle tot 1350 m aan de Belgisch-Nederlandse grens. Slikgebiedjes zijn zeer klein tot onbestaand in het gebied stroomopwaarts Dendermonde en de oevers zijn er veelal met steenbestortingen verstevigd. Voorbij Dendermonde neemt de oppervlakte slikgebieden gestaag toe met grotere aaneengesloten slikken voornamelijk in de brakwaterzone. De totale oppervlakte slikken (655 ha) ligt in dezelfde grootte-orde als het areaal schorren (507 ha), dat kan opgedeeld worden in de Riet-gedomineerde vegetaties van oligohalinicum en mesohalinicum (378 ha) en de Riet/Wilg-gedomineerde schorren in het zoetwaterdeel (129 ha)(Meire *et al.*, 1995).

De Zeeschelde is het ganse jaar door volledig zoet stroomopwaarts St-Amands maar kan gezien de slechts bij uitzondering hogere zoutgehaltes als zoet worden beschouwd vanaf de Rupelmonding. De saliniteit t.h.v. de Belgisch-Nederlandse grens fluctueert sterk maar situeert zich vrijwel steeds in het β-mesohalinicum. De grens met het oligohalinicum werd gelegd t.h.v. de scheiding van compartiment 11 & 12, wat samenvattend de volgende gehanteerde opdeling in saliniteitszones oplevert:

Zoetwatergetijdegebied	Melle-Rupelmonding	ca 63 km
Oligohalinicum	Rupelmonding-Antwerpen	ca 18 km
β-Mesohalinicum	Antwerpen-B/NL grens	ca 24 km

Het gemiddelde tijverschil t.h.v. de Belgisch-Nederlandse grens bedraagt 4,9 m, neemt toe tot 5,2 m bij Kruibeke en daalt dan tot (nog steeds) 2 m nabij Gent (Tab.2). Getijstromingen zijn sterk en de waterkolom goed gemengd. De rivierwaterafvoer bedraagt gemiddeld 100 $m^3.s^{-1}$, met hoge winterwaardes (gemidd.: 180 $m^3.s^{-1}$, maximum 500-600 $m^3.s^{-1}$) en lagere waardes in de zomer (gemidd.: 50 $m^3.s^{-1}$, minimum < 10 $m^3.s^{-1}$).

Compartiment	Saliniteit (psu)	O_2 verzadiging (%)	BOD ($mg.l^{-1}$)	Monster diepte (m TAW)	Gemiddelde tijamplitude (m)	Mediane korrelgrootte (µm)	Fractie < 38µm (%)
	min - max	min - max	min - max	min - max		min - max	min - max
9	9,8 - 15,2	27 - 89	3 - 14	-21,0 +4,5	4,8	19 - 250	2 - 65
10	7,2 - 14,3	7 - 82	2 - 13	-15,0 +3,8	4,9	38 - 342	2 - 50
11	2,5 - 11,9	5 - 63	3 - 17	-12,2 +3,2	5,0	1 - 289	4 - 73
12	0,7 - 10,3	4 - 48	4 - 24	-15,0 +2,4	5,0	10 - 750	0 - 81
13	0,2 - 6,1	2 - 22	5 - 25	-10,2 +2,4	5,1	9 - 550	0 - 85
14	0,2 - 2,0	1 - 38	6 - 30	- 7,1 +4,5	5,1	9 - 550	0 - 79
15	0,2 - 0,5	5 - 51	9 - 24	-10,1 +4,3	4,9	10 - 800	0 - 81
16	< 0,2	3 - 54	13 - 32	- 6,8 +2,3	4,3	18 - 800	0 - 71
17	< 0,2	2 - 55	8 - 37	- 4,5 +4,7	3,4	13 - 274	3 - 67
18	< 0,2	5 - 54	11 - 36	- 3,8 +2,5	2,7	18 - 487	4 - 70
19	< 0,2	6 - 54	9 - 35	- 2,6 - 0,8	2,3	1 - 260	2 - 80

Tabel 2 . Karakteristieken van het Zeeschelde studiegebied opgedeeld in de tien OMES-compartimenten (comp.9 aan Belgisch/Nederlandse grens, comp. 19 tot Melle), bemonsterd in september/oktober 1996. Data van saliniteit, O_2 verzadiging en BOD zijn afgeleid van de maandelijkse meetcampagnes op de Zeeschelde, periode december 1995 - november 1996. Maxima en minima zijn hoogste, resp. laagst gemeten maandwaarden in de genoemde periode. Gegevens over monsterdiepte, mediane korrelgrootte en slibfractie werden verzameld volgens methodes toegelicht onder 'Materiaal en methoden: omgevingsvariabelen'.

Table 2. Characteristics of the Zeeschelde study-area, divided in the ten OMES-compartments (comp.9 at the Belgian/Dutch border, comp.19 near Melle), as sampled inSeptember/Oktober 1996. Data on salinity, O_2 saturation and BOD are derived from monthly sampling campaigns on the Zeeschelde, period December 1995 - November 1996. Maxima and minima are highest, resp. lowest measured monthly values in the period mentioned above. Data on sampling depth, median grain size and silt fraction are collected according to methods described under 'Material and methods: environmental variables'.

Zuurstofverzadiging scoort in de ganse Zeeschelde slecht met minimale waardes overal beneden de 10 %. Enkel compartiment 9, tegenaan de Belgisch-Nederlandse grens kent op jaarbasis een range van 27-89 %. Maximale waardes worden hier doorgaans in het winterhalfjaar aangetroffen, minima vanaf april tot in de zomer. De oligohaliene zone kent nagenoeg het ganse jaar door zuurstof deficiëntie met maxima zelden boven de 30 %. In het zoetwaterdeel is de situatie nauwelijks beter met uitzondering van het meest stroomopwaartse deel: in compartiment 19 & 18 vertonen de zomer en nazomer (juli-oktober) iets betere zuurstofcondities dan meer stroomafwaarts gelegen delen van de zoete Zeeschelde. In die periode komen zuurstofverzadigingspercentages niet meer boven de 15 % uit in het laatstgenoemde gebied, terwijl t.h.v. Melle waarden van 20-35 % worden gemeten.

De Zeeschelde is zwaar organisch gepollueerd mede door het ongezuiverd lozen van het afvalwater van Brussel en de bacteriële productiviteit is uitzonderlijk hoog (Goosen *et al.*, 1995). Het Schelde estuarium is ernstig verontreinigd met zware metalen en organische micropolluenten, met vooral PCB's, PAKs en cadmium als probleemstoffen (Van Zoest & Van Eck, 1993; Zwolsman & Van Eck, 1993). Om de vaargeulen vrij te houden voor de scheepvaart wordt op grote schaal gebaggerd (Belmans, 1988).

Experimenteel luik

Aan het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO) te Leersum werd, i.s.m. Dr.P.Verdonschot en diens team, gestart met experimenteel werk naar de rol en impact van zoetwateroligochaeten op de sediment-water interface. Vooral de vraag naar het effect van bioturbatie en slijmvorming door deze wormen op de erodeerbaarheid van het sediment stond hierin centraal.
Binnen de beperkte tijd die voorhanden was kon enkel een aanzet worden verricht naar die vraagstelling toe, en werd met name gezocht naar het effect van aanwezigheid van oligochaeten op de verticale gelaagdheid van het sediment (organische fractie, granulometrie, mucus concentraties).

Daartoe werd gebruik gemaakt van een experimentele goot (lengte: ca. 2 m; breedte: ca. 0,8 m) op het IBN-DLO (geplaatst in een niet verwarmde ruimte) waarin een laminaire waterstroom kon gecreëerd worden. De goot werd tot op een hoogte van 10 cm met zand gevuld en verspreid over het beschikbare oppervlak werden houders aangebracht, waarin steekbuisjes konden worden geplaatst. Deze PVC-steekbuisjes (Ø 3,5 cm, 10 cm hoog) werden tot boven met Zeeschelde-sediment gevuld, zodat het bovenoppervlak gelijk kwam met het omgevende zandbed. Voor de inhoud van de steekbuisjes werd gewerkt met vier types sediment, model staand voor veld-, d.i. reeds gelaagd sediment versus gemengd sediment, en dit telkens met of zonder wormen:

Code	Herkomst sediment	Bewerking	Wormen (+/-)	Nr buisjes
X+	Ballooi -7 à -15 cm	"mixed"	+	7
X-	Ballooi -7 à -15 cm	"mixed"	-	10
V+	Ballooi 0 à -7 cm	veldsediment	+	10
V-	Ballooi -7 à -15 cm	veldsediment	-	10

Dit sediment werd op 13/1/1998 verzameld op het slik van de Ballooi (Temse) t.h.v. het vaste monitoringspunt (cfr. maandelijkse bemonsteringen januari 1996 - januari 1997), en dit op twee dieptes: de oppervlakkige laag (0-7 cm diep) die veel oligochaeten bevatte, en de diepere laag (7-15 cm diep) die geen grote oligochaeten bevatte. Uit elk van de twee strata werden minimum tien steekbuisjes sediment verzameld (V+, V-). Extra sediment uit beide lagen werd in emmers verzameld voor verdere verwerking. Bij aankomst te Leersum (14/1/1998) werd het 'diepe' sediment gedurende een kwartier intensief geroerd en gemixt zodat een gehomogeniseerd sediment werd verkregen. Tien steekbuisjes werden met dit materiaal gevuld (X-), zeven andere werden vervolgens geënt met levende oligochaeten (X+). Vermits het quasi onmogelijk was om de wormen in de juiste samenstelling (van grootte, soort) gescheiden te krijgen van het organisch materiaal, werd deze enting uitgevoerd door telkens een ander steekbuisje met veldsediment (0-7 cm) uit te zeven en de zo bekomen laag oligochaeten + dood organisch materiaal (ca. 2cm dik) in te 'planten' op een diepte van -2 tot -5 cm. Om te kunnen nagaan of oligochaeten anders zouden reageren op het inbrengen van organisch materiaal dan op een inert materiaal, werden in twee V- en vijf V+ steekbuisjes een grove zandlaag van 2 cm dikte ingebracht (tussen 1 en 7 cm diep).

Alle buisjes werden op 14/1/1998 in houders in het zandbed in de goot geplaatst, met alle wormhoudende monsters aan de ene zijde, en de blanco monsters aan de andere kant van de centrale scheidingswand. De goot werd vervolgens met kraantjeswater gevuld tot een hoogte van 10 cm boven het sedimentoppervlak en na enkele uren werden deelmonsters voor sedimentanalyse en wormenaantallen genomen uit een aantal van de vier types steekbuisjes (Tab. 3: "start"). Vanaf 16/1/1998 werd een zeer ruwe vorm van 'kunstmatig getij' gesimuleerd, d.w.z. overdag werd een constante waterstroom van ca. 0,05 $m.s^{-1}$ gegenereerd, 's nachts werd de goot droog gezet. Gedurende het volledige verloop van het experiment (16/1 tot 20/3/1998) werd om de paar dagen de positie van de organische- en zandlagen in de steekbuisjes genoteerd. Op 20/3 werden bij het beëindigen van het experiment opnieuw deelmonsters genomen uit verschillende replica's van de vier types steekbuisjes (Tab. 3: "eind"). Zowel in de startsituatie als bij het beëindigen van het experiment werd aldus een beeld verkregen van de aanwezigheid van oligochaeten en van de korrelgrootte-samenstelling, de organische fractie en het mucusgehalte van het sediment, en dit voor het volledige verticale profiel van de steekbuisjes (verdeeld in schijfjes van 1 cm). Data m.b.t. oligochaeten werden verkregen door het monster op zeven van 1 mm en van 250 µm levend uit te zeven, en na fixatie de wormen en de cocons uit te zoeken onder binoculaire loupe. De oligochaeten werden niet tot op soort gedetermineerd, maar enkel opgedeeld in 'tubificiden met of zonder haarsetae'. Gezien uit de resultaten van de maandelijkse bemonsteringen op de Ballooi gekend was dat 'tubificide met haarsetae' bijna steeds betrekking hebben op *Tubifex tubifex* en 'tubificiden zonder haarsetae' op *Limnodrilus* sp. wordt in het vervolg van het betoog enkel nog melding gemaakt van bovengenoemde soorten.

Korrelgrootte-analyse gebeurde m.b.v. een Coulter Counter, organische materiaal bepaling door totale verbranding van een gewogen hoeveelheid gedroogd sediment (cfr. Materiaal & Methode). Het mucusgehalte van het sediment werd bepaald op het NIOO-CEMO (E.Dedeckere), volgens standard methodes (Decho, 1990). Zowel het 'water-eps' (heel losse fractie exopolymeren, die weinig sedimentbinding oplevert en vnl. wordt afgescheiden door diatomeeën en algen), als de 'edta-eps' (fractie die wel binding en klontering teweeg brengt en mede door bacteria wordt uitgescheiden) werden gemeten.

Variabele	start	in de loop van	eind
mediane korrel	X-,X+,V-,V+		X-,X+,V-,V+
organisch materiaal	X-,X+,V-,V+		X-,X+,V-,V+
positie organische/ zand laag	X+,V-,V+	X+,V-,V+	X+,V-,V+
mucusgehalte	X-,X+,V-,V+		X-,X+,V-,V+
aantal oligochaeten	X-,X+,V-,V+		X-,X+,V-,V+
1 mm/250 µm			
Limnodrilus/T.tubifex			
Cocons/wormen			

Tabel 3. Gemeten variabelen bij de start, in de loop van en bij het einde van een experiment naar de impact van Oligochaeta op bioturbatie en slijmvorming in zoetwatersedimenten. Onderlijnde monsters werden niet over de volledige verticale gradiënt geanalyseerd, maar slechts op één diepte (cf. 'gemengd' dus homogeen sediment, V-: geen duidelijk zichtbare gelaagdheid).

Table 3. Measured variables at the start, during and at the end of an experiment into the impact of oligochaetes on bioturbation and mucus formation in freshwater sediments. Underlined samples were only analysed at one depth and not over the entire vertical profile (cf. 'mixed' i.e. homogenous sediment, V-: no distinct layers observed).

Dataverwerking

Voor de beschrijving van biotische en abiotische variabelen in de Zeeschelde, wordt zoveel mogelijk gewerkt met de indeling in compartimenten (zoals voorzien door het ecosysteemmodel). Waar onvoldoende data voorhanden waren om op compartimentsniveau te werken, werd de Zeeschelde opgedeeld in vier secties of zones:

FF =	zoetwaterdeel met relatief betere zuurstofcondities (comp. 18 & 19)
F =	zoetwaterdeel stroomafwaarts (comp. 17, 16, 15 & 14)
B =	oligohaliene zone, met slechte zuurstofcondities (comp. 12 & 13)
BB =	mesohaliene zone, met betere zuurstofcondities (comp. 11, 10 & 9)

Alle statistische analyses werden uitgevoerd met het STATISTICA-pakket (StatSoft, 1995). Omwille van de beperkte soortensamenstelling en de duidelijk naar voor komende gradiënten werd afgezien van enige vorm van multivariate analyse. Een multiple regressie op de densiteitsdata werd uitgevoerd na een zorgvuldige selectie van een set onderling niet sterk gecorreleerde omgevingsvariabelen ($R^2_{adj} < 0{,}250$).

RESULTATEN

Omgevingsvariabelen

Uit de 'ruimtelijke' bemonstering volgt dat de bemonsterde stations het volledige scala aan sedimenttypes bestrijken, met voornamelijk zeer fijne "fluid muds" in de hoge, intertidale zones van het zoetwatergetijdegebied en gradueel grover wordende en meer gedifferentieerde sedimenten naar de geulen toe (Tab.4).

Zone	Stratum	Mkgr ± s.e.	N	Slib % ± s.e.	N	OM ± s.e.	N
zoet	1	459 ± 114	8	17,5 ± 9,7	8	8,1 ± 5,5	8
	2	218 ± 34	15	10,7 ± 3,8	15	3,1 ± 0,9	14
	3	159 ± 20	28	17,8 ± 3,8	28	3,4 ± 0,7	25
	4	104 ± 19	19	32,5 ± 6,2	19	4,1 ± 0,7	19
	5	77 ± 17	13	41,5 ± 7,0	13	5,6 ± 1,0	13
	6	46 ± 12	6	47,8 ± 8,7	6	8,1 ± 1,6	6
brak	1	245 ± 70	11	25,2 ± 9,6	11	4,2 ± 0,9	11
	2	157 ± 20	6	7,7 ± 3,8	6	1,8 ± 0,6	6
	3	103 ± 16	12	22,8 ± 6,9	12	4,2 ± 0,9	12
	4	70 ± 31	4	36,8 ± 18,7	4	5,4 ± 2,6	4
	5	115 ± 17	8	13,8 ± 4,1	8	1,6 ± 0,4	8
	6	47 ± 8	6	45,2 ± 6,7	6	4,8 ± 0,9	6

Tabel 4. Sedimentkarakteristieken van de stations per dieptestratum zoals bemonsterd bij de ruimtelijke campagne "benthos" in september/oktober 1996 (opgesplitst in het zoete deel = tot en met Rupelmonding, en het brakke deel). Mkgr: mediane korrelgrootte; slib%: volume% < 38 µm; OM: % totaal organisch materiaal.

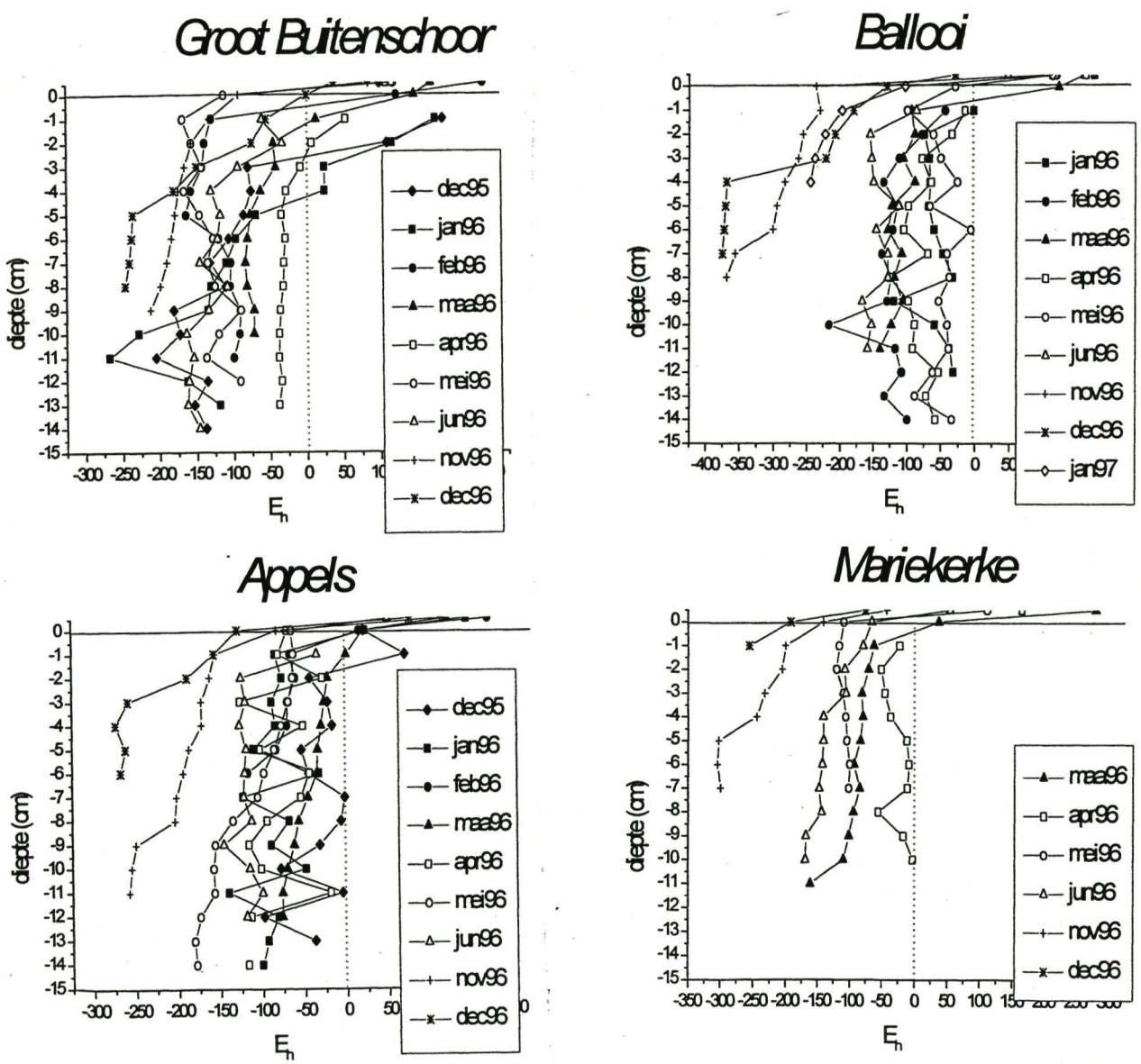
Table 4. Sediment characteristics of the stations per stratum, as sampled during the 'spatial campaign benthos' in september/oktober 1996 (fresh water= up to Rupelmonde; rest= brackish). Mkgr: median grain size; slib%: volume% < 38 µm; OM: % total organic matter.

De seizoenale patronen in de maandelijks opgevolgde stations zijn veel minder uitgesproken. Grosso modo lijkt de samenstelling van de top-2cm van het sediment weinig gerichte fluctuaties te vertonen in de loop van het jaar. Enkel de organische fractie op het Groot Buitenschoor kent een vrij duidelijke toename van gemiddeld 8,5 % in de periode juli-januari tot 12,5 % in het voorjaar (februari-juni), terwijl de zoetwaterstations eerder een toename laten zien naar het najaar toe (Tab.5).

Station	Groot Buitenschoor R	Ballooi	Mariekerke	Appels
December '95	10,7	-	-	5,0
Januari '96	8,8	3,1	-	6,8
Februari '96	11,1	5,2	-	5,1
Maart '96	14,8	3,5	6,8	6,6
April '96	12,8	8,1	7,5	8,4
Mei '96	11,1	5,9	8,0	10,4
Juni '96	12,2	4,5	8,5	9,2
Juli '96	8,8	5,1	10,4	-
Augustus '96	8,8	5,9	11,5	4,2
September '96	7,0	9,4	5,3	11,1
Oktober '96	8,4	8,5	11,7	7,2
November '96	6,4	4,3	6,4	8,3
December '96	8,8	6,6	8,8	6,4
Januari '97	-	5,9	5,8	-
Februari '97	-	5,0	5,2	-

Tabel 5. Tot. org. materiaal (%) top 2 cm maandelijks bemonsterde stations Zeeschelde dec 1995 - maart 1997.
Table 5. Total organic matter (%) of top 2 cm monthly stations Zeeschelde Dec 1995 – March 1997

Ook uit de evolutie in redox-profielen komen weinig duidelijke patronen naar voor (Fig.2). De verklaring hiervoor ligt enerzijds in de intrinsieke problemen eigen aan de interpretatie van redox-potentialen (= weerspiegeling van complex van chemische interacties), anderzijds in de gebruikte methode. Immers de metingen werden niet in-situ verricht, maar pas later op de dag (of zelfs de dag erop) in het laboratorium, en dit op met water verzadigde met sediment gevulde steekbuizen. Globaal tonen alle metingen in de sedimenten van het zoetwatergetijdegebied sterk negatieve waarden (wat wijst op vrijwel 'zuurstofloze' condities), terwijl op het Groot Buitenschoor positieve waarden kunnen worden aangetroffen tot maximum 4 cm diep (Fig.2).



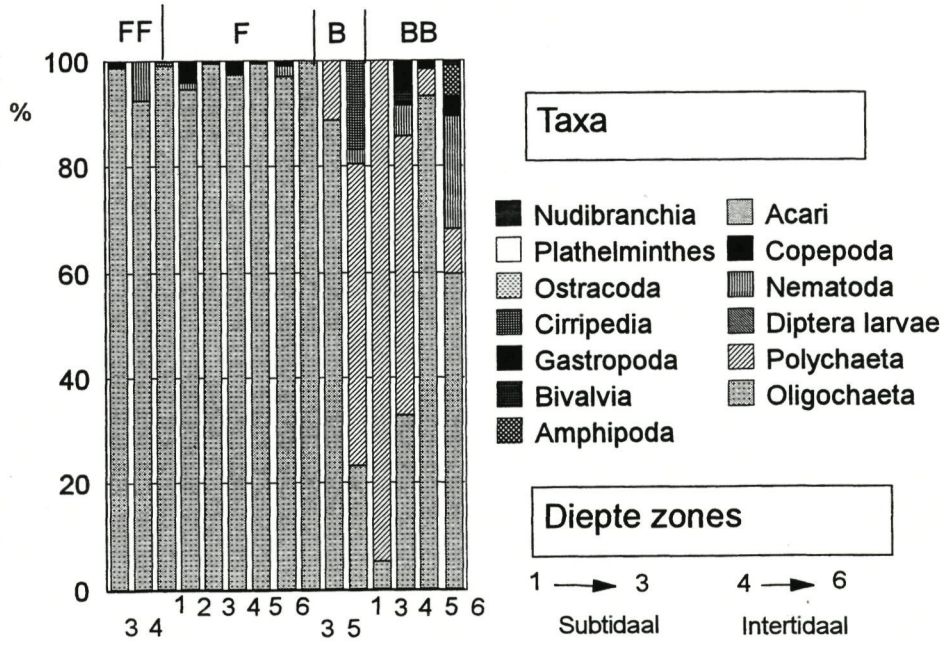
Figuur 2. Verticaal profiel redox-potentialen (E_h) van sediment maandelijks bemonsterde stations Zeeschelde december 1995 - januari 1997.

Figure 2. Vertical profile redox potentials (E_h) of sediment monthly stations Zeeschelde December 1995 - January 1997.

Ruimtelijke verspreiding

1. *Benthos algemeen*

Oligochaeta vormen gemiddeld meer dan 95% van de totale dichtheid aan bodemorganismen groter dan 250 µm aangetroffen in het **zoete** deel van de Zeeschelde (Fig.3). Als benthische groep zijn enkel Nematoda plaatselijk van enig belang, met op slechts één station dichtheden groter dan 5.000.m^{-2} (hoog station Appels: 66.000.m^{-2}). De Copepoda aangetroffen in de zoetwatersedimenten kunnen niet als benthisch worden beschouwd en zijn veelal weinig talrijk (slechts vier stations met meer dan 10.000.m^{-2}). Enkele naaktslakjes en mijten, meestal aangetroffen in hoog intertidale stations, zijn terrestrisch van oorsprong. Slechts één station bevatte een larve van een chironomide (*Chironomus plumosus*-groep *thumni*), en dit tegenaan de sluizen te Melle. Wel dient vermeld dat bij het bemonsteren met Van Veen happer t.h.v. Schoonaarde een steen werd bovengehaald met daarop zo'n 50 larven van de *Chironomus thumni* groep. Andere Diptera-larven werden uitsluitend gevonden in hoog intertidale stations: Ceratopogonidae op het Appelsslik, en enkele Diptera *sp.* in de Durme en t.h.v. Rupelmonde.



Figuur 3. Relatief aandeel in de abundantie van oligochaeten en andere taxa in vier secties en zes dieptezones in de Zeeschelde bij een ruimtelijke campagne in september/oktober 1996.

Figure 3. Relative abundance of oligochaetes and other taxa in four sections and six depth zones in the Zeeschelde during a spatial sampling campaign in September/Oktober 1996.

De monsters genomen in de **oligohaliene** zone bevatten nauwelijks enig leven. Naast lage aantallen oligochaeten (zie verder) werden in één station Copepoda aangetroffen en t.h.v. het St-Annastrand (Antwerpen) één enkel exemplaar van de polychaet *B.redeki.*

De **β-mesohaliene** zone heeft een soortenspectrum vergelijkbaar met dat van andere West-Europese estuaria. De fauna wordt rijker in de richting van de Belgisch-Nederlandse grens en talrijker naarmate we hoger opklimmen op de verticale gradiënt van geul tot intertidaal (Tab.6 & 7). *B.redeki* komt voor in het oligohaliene tot zwak mesohaliene gebied (St-Annastrand tot Van Cauwelaertsluis), terwijl de andere spionide polychaeten *Polydora ligni* en *Pygospio elegans* beperkt zijn in hun voorkomen tot compartiment 9. Van de meer talrijke soorten niet-Oligochaeta is *Macoma balthica* de meest vooruitgeschoven soort: deze tweekleppige werd aangetroffen stroomafwaarts Boerenschans, terwijl de polychaeten *Heteromastus filiformis*, *Nereis diversicolor*, *N.succinea*, *Manayunkia aestuarina* en de amphipood *Corophium volutator* pas stroomafwaarts het Galgenschoor werden gevonden.
De gradiënt in diepte - gecorreleerd aan een gradiënt in sedimentsamenstelling - wordt door de meeste organismen beantwoord met een voorkeur voor de intertidale zone en lage tot zeer lage aantallen in de diepe, grofkorrelige, hoogdynamische geulen. *Mysella bidentata*, *M.aestuarina*, *N.diversicolor* en *C.volutator* werden (bijna) uitsluitend gevonden op de slikken met meer dan 33% vrijligging, *M.balthica* vertoont de bovenvermelde gradiënt terwijl *H.filiformis* enkel ontbrak beneden TAW-3m maar daarboven een vrij homogene verticale verspreiding blijkt te hebben.
Van de talrijker organismen lijken slechts vier soorten een voorkeur te hebben voor de dieper gelegen strata: *N.succinea*, *Balanus improvisus*, *P.ligni* en *B.redeki*. Met uitzondering van *N.succinea* betreft het hier soorten die vaak (*P.ligni* & *B.redeki*) of obligaat (*B.improvisus*) hardsubstraatbewoners zijn. Klaarblijkelijk kunnen enkel zeer mobiele organismen en sessiele dieren van harde substraten het hoofd bieden aan de extreem hoge dynamiek van de uitgebaggerde geulen in het brakke deel van de Zeeschelde.

Naar biomassa toe zijn enkel de Oligochaeta (zowel in zoet als brak, cfr. verder) en een beperkt aantal brakwaterorganismen (*B.improvisus*, *B.redeki*, *H.filiformis*, *M.balthica*) van enig belang (gemiddeld > 1 g ADW.m^{-2}) in de resultaten van deze bemonstering.

Uit Tabel 6 blijkt tevens het relatief belang in abundantie van de (veelal in macrobenthische studies niet bemonsterde) 250 µm-fractie, d.i. alles wat achterblijft op een zeef met maaswijdte 250 µm na doorspoeling doorheen een 1 mm maaswijdte. Naast typische meiobenthische groepen als Nematoda, Ostracoda, veel Copepoda, Plathelminthes en Acari - die bijna uitsluitend zijn aangetroffen in de 250 µm-fractie - werden ook *M.bidentata*, *Hydrobia ulvae*, *M.aestuarina*, *P.ligni*, *Bathyporeia pilosa* in deze studie enkel gevonden in de kleinste fractie.

Taxa	Fractie	FF 1+2	FF 3+4	F 1+2	F 3+4	F 5+6	B 1+2	B 3+4	B 5+6	BB 1+2	BB 3+4	BB 5+6
Oligochaeta	250 µm	0	120727	11875	121780	450105	0	7200	2000	2500	3727	69600
	1mm	0	75545	22292	46098	112421	0	3400	0	0	273	1400
	totaal	0	196273	34167	167878	562526	0	10600	2000	2500	4000	71000
Copepoda	250 µm	1000	909	333	2488	2772	0	400	0	0	91	3533
	1mm	0	455	42	0	0	0	0	0	0	0	0
	totaal	1000	1364	375	2488	2772	0	400	0	0	91	3533
Nematoda	250 µm	0	545	208	398	4737	0	0	0	400	545	18067
	1mm	0	182	42	24	70	0	0	0	0	0	0
	totaal	0	727	250	423	4807	0	0	0	400	545	18067
Acari	250 µm	0	182	0	0	193	0	0	0	0	0	0
Ceratopogonidae	250 µm	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0
Chironomidae	250 µm	0	91	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diptera andere	250 µm	0	0	0	0	53	0	0	0	0	0	0
	1mm	0	0	0	0	53	0	0	0	0	0	0
	totaal	0	0	0	0	105	0	0	0	0	0	0
Naaktslakken	250 µm	0	0	0	0	368	0	0	0	0	0	0
M.balthica	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	67
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	182	267
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	182	333
M.bidentata	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	300
Bivalvia sp.	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
H.ulvae	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	545	0
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	545	33
L.littorea	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
M.aestuarina	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	91	3533
H.filiformis	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	100	1545	1400
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3273	1633
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	0	100	4818	3033
N.diversicolor	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1433
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	233
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1667
N.succinea	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	300	0	0
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	0	400	0	0
P.ligni	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	200	0	0
B.redeki	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	250	5200	9545	0
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5545	0
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	250	5200	15091	0
E.longa	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
C.volutator	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3967
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1000
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4967
B.pilosa	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
B.improvisus	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	1700	0	0
Ostracoda	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
Platheminthes	250 µm	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
TOTAAL	250 µm	1000	122455	12417	124667	458246	0	7600	2250	8700	16091	102067
	1mm	0	76182	22375	46122	112544	0	3400	0	2000	9273	4600
	totaal	1000	198636	34792	170789	570789	0	11000	2250	10700	25364	106667

Tabel 6. Dichtheden ($N.m^{-2}$) benthos in de Zeeschelde in september/oktober 1996. De twee fracties (250 µm en 1 mm) zijn apart en gesommeerd weergegeven en gemiddeld per compartiment en per dieptezone. Zie 'Materiaal en methoden'.

Table 6. Densities ($N.m^{-2}$) of benthos in the Zeeschelde in September/Oktober 1996. Both fractions (250 µm and 1 mm) are presented separately as well as lumped, averaged per compartment and per depth zone. See: 'Material and methods'.

Taxa	Fractie	FF 1+2	FF 3+4	F 1+2	F 3+4	F 5+6	B 1+2	B 3+4	B 5+6	BB 1+2	BB 3+4	BB 5+6
Oligochaeta	250 µm	0.000	0.758	0.098	0.666	3.504	0.000	0.142	0.039	0.012	0.037	0.773
	1 mm	0.000	1.906	0.894	1.078	2.047	0.000	0.134	0.000	0.000	0.018	0.041
	totaal	0.000	2.664	0.992	1.744	5.550	0.000	0.276	0.039	0.012	0.055	0.815
Copepoda	250 µm	0.003	0.003	0.001	0.007	0.008	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.011
	1 mm	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	totaal	0.003	0.004	0.001	0.007	0.008	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.011
Nematoda	250 µm	0.000	0.001	0.000	0.001	0.009	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.018
	1 mm	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	totaal	0.000	0.002	0.001	0.001	0.010	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.018
Acari	250 µm	0.000	0.002	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Ceratopogonidae	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.006	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Chironomidae	250 µm	0.000	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Diptera andere	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	1 mm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.010	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	totaal	0.000	0.000	0.000	0.000	0.012	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Naaktslakken	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
M.balthica	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	1 mm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.656	0.178
	totaal	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.656	0.178
M.bidentata	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001
Bivalvia sp.	1 mm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
H.ulvae	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.059	0.000
	1 mm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	totaal	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.059	0.000
L.littorea	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
M.aestuarina	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.009
P.elegans	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
H.filiformis	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.207	0.129
	1 mm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.606	0.329
	totaal	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	1.813	0.457
N.diversicolor	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.188
	1 mm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.367
	totaal	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.555
N.succinea	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000
	1 mm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.843	0.000	0.000
	totaal	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.860	0.000	0.000
P.ligni	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000	0.000
B.redeki	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.827	1.207	0.000
	1 mm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.130	0.000
	totaal	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.827	2.337	0.000
E.longa	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.021
C.volutator	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.145
	1 mm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.254
	totaal	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.399
B.pilosa	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	0.000	0.000
B.improvisus	1 mm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.993	0.000	0.000
Ostracoda	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Plathelminthes	250 µm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
TOTAAL	250 µm	0.003	0.774	0.100	0.674	3.531	0.000	0.143	0.044	0.873	1.512	1.294
	1 mm	0.000	1.908	0.894	1.078	2.057	0.000	0.134	0.000	2.836	4.410	1.169
	totaal	0.003	2.682	0.994	1.752	5.588	0.000	0.277	0.044	3.709	5.922	2.463

Tabel 7. Biomassa (g ADW.m^{-2}) benthos in de Zeeschelde in september/oktober 1996. De twee fracties (250 µm en 1 mm) zijn apart en gesommeerd weergegeven en gemiddeld per compartiment en per dieptezone. Zie 'Materiaal en methoden'.

Table 7. Biomass (g ADW.m^{-2}) of benthos in the Zeeschelde in September/Oktober 1996. Both fractions (250 µm and 1 mm) are presented separately as well as lumped, averaged per compartment and per depth zone. See: 'Material and methods'.

Hoewel de staalnamemethodiek (staaloppervlak slechts 10 cm^2, d.i. vnl. gericht op bemonstering Oligochaeta) zeker in belangrijke mate kan hebben bijgedragen tot de onder- of overschatting van 'patchy' voorkomende grotere organismen, is het toch vermeldenswaardig dat de aangetroffen populaties *N.diversicolor* en *C.volutator* elk gemiddeld uit ca 80 % 'kleine' exemplaren leken te bestaan. Ook voor *H.filiformis* en *B.redeki* werden in de diepe zones uitsluitend 250 µm-zeef exemplaren aangetroffen, terwijl hogerop deze fractie toch nog steeds 30-60 % bedroeg. Enkel *M.balthica* en *N.succinea* (weinig exemplaren) zijn voornamelijk vertegenwoordigd (in deze periode van het jaar !) door de grote fractie. Globaal geeft de verdeling van de aangetroffen organismen over de verschillende deelfracties het volgend beeld:

	Niet-Oligochaeta		*Oligochaeta*	
Fractie	**250 µm - 1 mm**	**> 1 mm**	**250 µm - 1mm**	**> 1 mm**
F + FF	95,3 %	4,7 %	75,3 %	24,7 %
B	100 %	0 %	85,8 %	14,2 %
BB	74,1 %	25,9 %	97,2 %	2,8 %
totaal	89,3 %	10,7 %	78,9 %	21,1 %

Bijna 90 % van alle niet-Oligochaeta bevinden zich in de 'kleine' fractie 250 µm - 1 mm en ca. 80 % van alle Oligochaeta. Voor de niet-Oligochaeta vinden we nog ca. 25 % grotere individuen in het mesohaliene deel, voor de Oligochaeta is de situatie vergelijkbaar in het zoetwaterdeel. In de andere zones (brak voor Oligochaeta, zoet en oligohalien voor niet-Oligochaeta) is bijna alles "meiobenthisch", d.i. niet achterblijvend op een zeef met maaswijdte 1 mm.

2. Oligochaeta

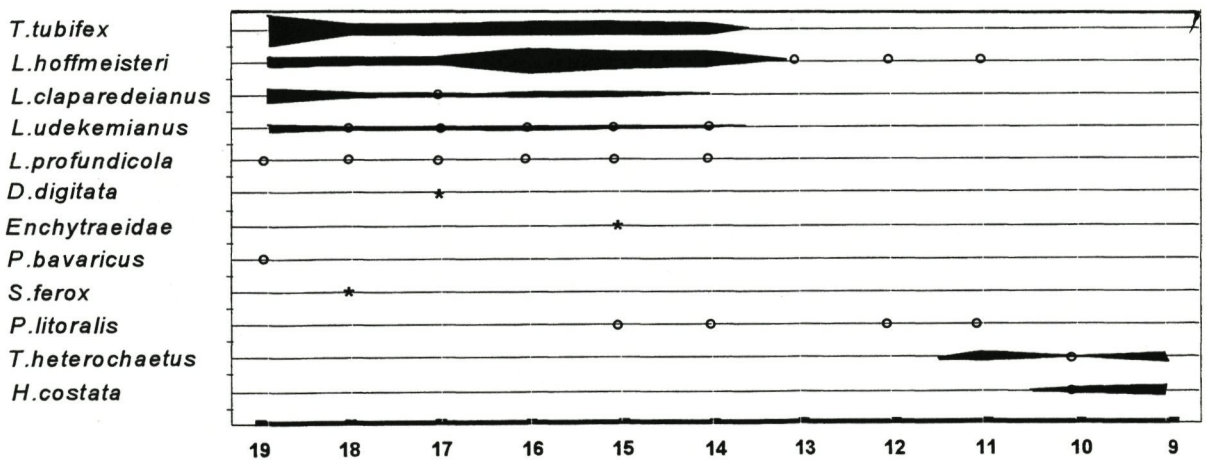
Soortenspectrum

Twee duidelijk verschillende soortengemeenschappen van Oligochaeta worden aangetroffen bij de ruimtelijke bemonstering in de Zeeschelde (Tab.8, Fig.4). Het ß-mesohaliene deel wordt gekenmerkt door twee kleinere tubificide soorten, *Heterochaeta costata* Claparède en *Tubificoides heterochaetus* Michaelsen, de zoetwaterzone wordt gedomineerd door de grote tubificiden *Tubifex tubifex* Müller en vier Limnodrilus soorten (*L.hoffmeisteri* Claparède, *L.claparèdeianus* Ratzel, *L.udekemianus* Claparède en *L.profundicola* Verril). De naidide *Paranais litoralis* Müller wordt zowel in het zoetwater- als het brakke deel aangetroffen met maximale densiteiten van 33.000 $ind.m^{-2}$ in compartiment 11 (Boerenschans). Samen met vier andere zoetwatersoorten die werden gevonden in zeer klein aantal (*Dero digitata* Müller, *Potamothrix bavaricus* Oschmann, *Spirosperma ferox* Eisen en één niet-geïdentificeerde Enchytraeidae) brengt dit het totaal aantal soorten Oligochaeta in de Zeeschelde bij deze bemonstering op 12. Twee reproductieve exemplaren van *P.bavaricus* werden geïdentificeerd in een ondiep sublittoraal station bij Melle, wat mogelijk verband kan houden met een zeer beperkte input van buitenaf in dit qua zuurstof iets minder ongunstige regime. Van *S.ferox* en *D.digitata* werden resp. 1 en 3 exemplaren aangetroffen in een zeer beperkt aantal stations tussen Wetteren en Dendermonde.
Limnodrilus hoffmeisteri dringt als enige zoetwatersoort vrij ver door in de brakke zone (tot Boerenschans), andere soorten reiken niet verder dan de Rupelmonding.

Compartiment	N stations	Densiteit Oligochaeta (ind.m-2)	Biomassa Oligochaeta (g ADW.m-2)	Oligochaeta soorten	Gemiddeld aantal soorten per station
9	12	38.833	0,46	Th Hc	1,0
10	10	9.300	0,18	Th Hc	0,5
11	9	24.444	0,17	Lh Pl Th Hc	1,0
12	8	3.875	0,10	Lh Pl	0,4
13	8	3.750	0,09	Lh Tt	0,6
14	31	216.032	2,63	Lh Lc Lu Lp Tt Pl	2,6
15	30	243.400	2,51	Lh Lc Lu Lp Tt Pl En	3,2
16	12	271.417	2,68	Lh Lc Lu Lp Tt	2,8
17	11	103.182	1,06	Lh Lc Lu Lp Tt Dd	3,1
18	7	55.000	0,67	Lh Lc Lu Lp Tt Sf	3,0
19	5	354.800	5,45	Lh Lc Lu Lp Tt Pb	4,6

Tabel 8. Soortensamenstelling, gemiddelde totale densiteit en biomassa van oligochaeten per station in de tien Zeeschelde compartimenten in september/oktober 1996.
Soorten: Lh=L.hoffmeisteri; *Lc*=L.claparèdeianus; *Lu*=L.udekemianus; *Lp*=L.profundicola; *Tt*=T.tubifex; *Hc*=H.costata; *Th*=T.heterochaetus; *Pl*=P.litoralis; *Dd*=D.digitata; *En=Enchytraeidae* sp. ; *Pb*=P.bavaricus; *Sf*=S.ferox.

Table 8. Species composition, mean total density and biomass of oligochaetes per station in the ten Zeeschelde compartments in September/Oktober 1996.
***Species: Lh*=L.hoffmeisteri; *Lc*=L.claparèdeianus; *Lu*=L.udekemianus; *Lp*=L.profundicola; *Tt*=T.tubifex; *Hc*=H.costata; *Th*=T.heterochaetus; *Pl*=P.litoralis; *Dd*=D.digitata; *En=Enchytraeidae* sp. ; *Pb*=P.bavaricus; *Sf*=S.ferox.**



Figuur 4. Abundantie van oligochaeten langsheen de saliniteitsgradiënt van de Zeeschelde.
*Gemiddelde densiteiten per compartiment worden gegeven. Densiteiten < 10.000 ind.m^{-2} worden weergegeven met een bolletje; losse individuen met *.*

Figure 4. Abundance of oligochaetes along the salinity gradient of the Zeeschelde.
Mean densities per compartment are given. Densities < 10,000 ind.m^{-2}: o; single individuals:*.

Het geschetste soortenspectrum aan oligochaeten, gebaseerd op de ruimtelijke bemonstering in najaar 1996, omvat dus 12 soorten voor de ganse Zeeschelde. Dit cijfer kan worden opgetrokken tot 18 soorten, rekening houdend met de resultaten van de maandelijkse bemonsteringen van de vier in detail gevolgde stations. De hieruit voortvloeiende aanvullingen zijn de volgende:

Voor het brakwaterdeel:

1) *Amphichaeta sannio*, een kleine brakwaternaidide, is een algemene soort op het Groot Buitenschoorstation gedurende een groot deel van het jaar; enkel in de maanden augustus-september ontbreekt de soort nagenoeg volledig; *A.sannio* wordt niet op de grove 1mm-zeef aangetroffen; in hoeverre deze soort ook op andere brakwaterslikken van de Beneden Zeeschelde talrijk voorkomt buiten de periode van de ruimtelijke bemonstering (september/oktober) is onbekend, maar lijkt zeer waarschijnlijk.

Voor het zoetwaterdeel:

1) *Nais elinguis* verschijnt in mei (1063 ind.m^{-2}) en juli (2902 ind.m^{-2}) in kleine aantallen op het zeer hoog gelegen Appelsstation, in de maanden dus dat het slik hier met een "groene verflaag" (algengroei) is bedekt; ook in het ondiep subtidale Mariekerke-station werden 2 exemplaren aangetroffen, maar ditmaal in januari; alle exemplaren werden gevonden in de 250 µm fractie.

2) *Paranais frici* duikt massaal op in het Appelsstation in juli-augustus (40.000 ind.m^{-2}), vermenigvuldigt zich in die periode vegetatief en verdwijnt dan simultaan met de massale opkomst van *P.litoralis* (ca. 5.000 ind.m^{-2} in augustus; 31.203 ind.m^{-2} in oktober). Laatstgenoemde soort werd op de Ballooi slechts éénmaal aangetroffen (juli)

3) *Potamothrix hammoniensis* werd in een aantal stations in kleine aantallen gevonden tijdens het voorjaar (maart-mei): het beperkte voorkomen (in totaal 5 ex. Ballooi; 1 ex. Appels; 8 ex. Mariekerke), en het ontbreken van de soort in andere periodes van het jaar geven aan dat *P.hammoniensis* slechts sporadisch in de Zeeschelde optreedt; vermoedelijk zijn tijdelijk gunstiger zuurstofregimes in het voorjaar voldoende om enkelingen de kans te geven op te groeien, met bij verslechtering van de situatie een snel verdwijnen. De kans dat grotere aantallen *Potamothrix* over het hoofd werden gezien lijkt ons inziens zeer klein, gezien de nauwgezette controle van alle tubificiden met haarsetae (op spermathecale borstels, peniskokers, en andere nuttige details).

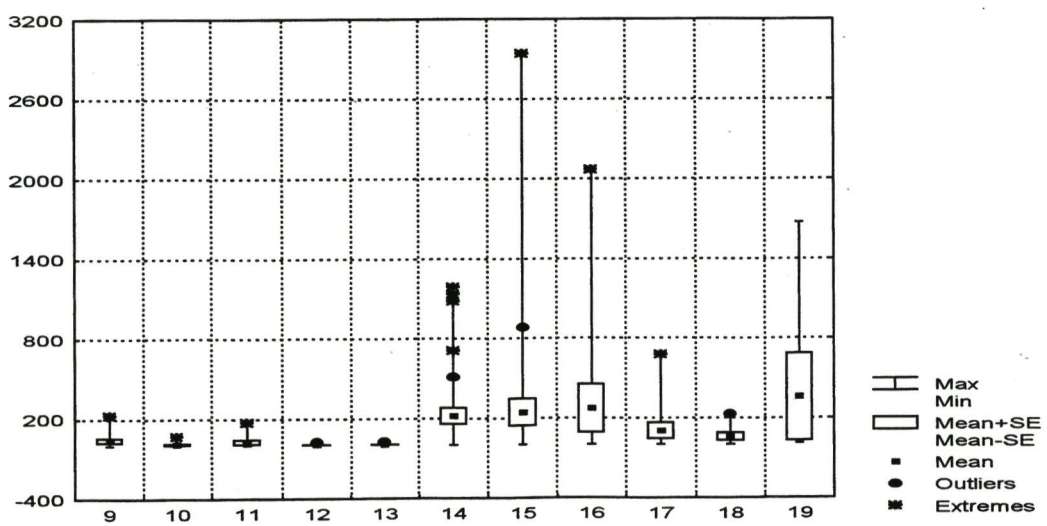
4) *Potamothrix bavaricus* (2 ex. Appels), *Quistadrilus multisetosus* (1 ex. Mariekerke), *Ilyodrilus templetoni* (1 ex. Appels; 1 ex. Mariekerke) en Enchytraeidae *spec.* (3 ex. Mariekerke; 1 ex. Appels) zijn bijkomende soorten die slechts als enkelingen op één of meer van de zoetwaterstations werden aangetroffen.

Frequentie van voorkomen

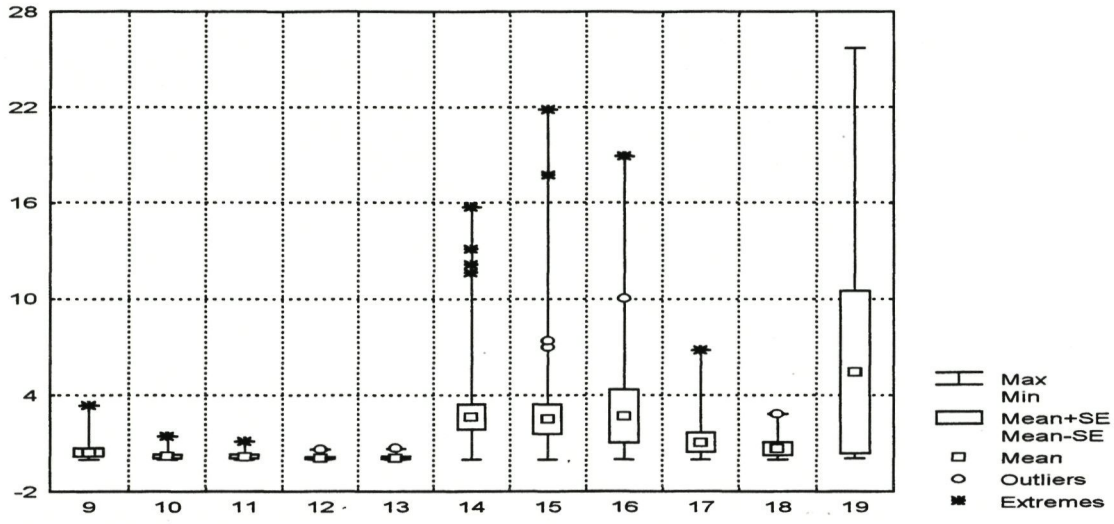
Oligochaeten werden aangetroffen in 85 % van alle zoetwaterstations, met in volgorde van belangrijkheid: *L.hoffmeisteri* (87 %), *T.tubifex* (65 %), *L.claparèdeianus* (62 %), *L.udekemianus* (45 %) en *L.profundicola* (37 %). In het brakwaterdeel werden duidelijk meer stations gevonden zonder Oligochaeta en lag de globale frequentie van voorkomen op 43 %, met elk van de dominante soorten aanwezig in minder dan een derde van de stations: *T.heterochaetus* (28 %), *H.costata* (19 %) en *P.litoralis* (6 %).

Totale densiteit en biomassa

Totale densiteit en biomassa vertonen een patroon van matig hoge aantallen in de mesohaliene zone, zeer lage waarden in het oligohalinicum tot extreem hoge waarden in het zoetwatergetijdegebied (Fig. 5 & 6). De hoge gemiddelde waarden voor compartiment 19 (Tab.8) zijn ten dele te wijten aan de impact van één zeer rijk station nabij de brug van Melle op een diepte van TAW - 0,8 m, met een biomassa van 25,7 g ADW.m^{-2}. Op zes zoetwaterstations werden densiteiten hoger dan 1.10^{6} ind.m^{-2} vastgesteld met als absolute maximum een intertidaal station te Mariekerke met massapopulaties van ca. 3.10^{6} ind.m^{-2} en dit in dikke paketten "fluid mud".



Figuur 5. Totale densiteit oligochaeten (gemiddeld aantal. 10 cm^{-2} per compartiment) in de Zeeschelde.
Figure 5. Total density of oligochaetes (mean number.10 cm^{-2} per compartment) in the Zeeschelde.



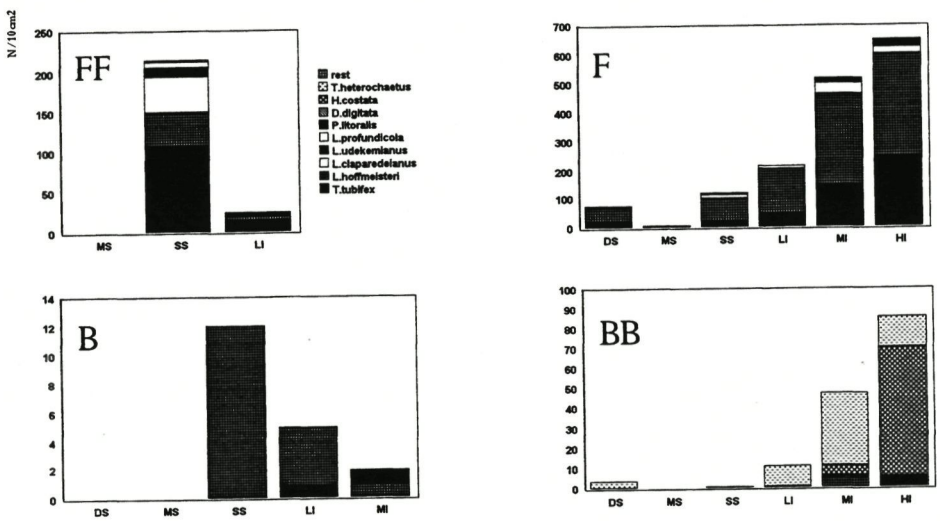
Figuur 6. Totale biomassa oligochaeten (gemiddeld aantal g ADW.m^{-2} per compartiment) in de Zeeschelde.
Figure 6. Total biomass of oligochaetes (mean g ADW.m^{-2} per compartment) in the Zeeschelde.

Belang 250 µm- en 1 mm fractie

Tussen de 75 en 97 % van alle oligochaeten (respectievelijk 75 %, 86 % en 97 % in zoet, oligohalien en mesohalien) bevonden zich in de 250 µm fractie (cfr. hoger), met toenemend belang bij stijgend zoutgehalte. Het biomassa-aandeel van de 250 µm fractie volgt dezelfde lijn voor het brakke deel (resp. 79 % en 95 % voor oligohalien en mesohalien) en valt lager uit voor de zoetwaterzone: 59 %. Het massaal reproduceren van *Limnodrilus*, met hoge aantallen zeer kleine exemplaren is daar de oorzaak van .

Relatie met omgevingsvariabelen

Voor de ganse Zeeschelde bestaat een duidelijk verband tussen totale densiteit Oligochaeta en expositieduur (Fig.7). De meest geëxposeerde intertidale slikken zijn het rijkst in termen van totale densiteit en densiteiten van dominante soorten. Het ondiep subtidale stratum heeft dichtheden die, gemiddeld over de volledige saliniteitsgradiënt, vergelijkbaar zijn met die in het laag intertidaal: in de F & BB zone liggen ze lager in het ondiep subtidaal, in de FF & B hoger (Fig.7).



Figuur 7. Cumulatieve densiteiten van verschillende soorten oligochaeten in relatie tot saliniteit, zuurstofcondities en diepte. Strata met onvoldoende exemplaren of niet bemonsterd binnen de sectie zijn weggelaten. Voor meer uitleg secties FF/F/B/BB en dieptezones 1-6 cfr. Materiaal en methoden.

Figure 7. Cumulative densities of various oligochaete species in relation to salinity, oxygen conditions and depth. Strata with either insufficient number of individuals or not sampled within the section are omitted. More explanation about sections FF/F/B/BB and depth zones 1-6 see 'Material and methods'.

De correlatie abundantie - expositieduur is het gevolg van de interactie tussen diepte en sedimentsamenstelling, waarbij sediment en niet vrijligging op zich bepalend is voor het voorkomen van Oligochaeta. Totale densiteit en totale biomassa zijn dan ook significant gecorreleerd met sedimenttype (gedefiniëerd als klassen 1-8 cfr. Materiaal & Methode) en slibfractie (< 38 μm)($p<0.05$), maar niet met diepte als dusdanig. Een multiple regressie

bevestigt de impact van saliniteit op dichtheid, biomassa en soortenaantal en de relatie tussen deze variabelen en de aanwezigheid van fijn sediment (Tab.9). Het voorkomen van hoge aantallen (548.000 ind.m^{-2}) en biomassa's (17,73 g ADW.m^{-2}) Oligochaeta op minstens één diep subtidaal station nabij de monding van de Durme - een station met een zeer fijnzandig sediment - ligt in dezelfde lijn en geeft aan dat het ontbreken van vrijligging of de grotere diepte (bv. via onvoldoende zuurstoftoevoer) op zich geen belemmering hoeven te zijn voor grotere populaties tubificiden in deze strata van de Zeeschelde. Terwijl sedimenttype en slibfractie een verklaring bieden voor aantalsverschillen in Oligochaeta, kon geen relatie worden gevonden met totale hoeveelheid organisch materiaal, zoals gemeten in de bovenste 2 cm van de bodem.

De hierboven geschetste patronen reflecteren tevens de relaties tussen omgevingsvariabelen en de meest abundante zoetwatersoorten *T.tubifex* en *L.hoffmeisteri*. Andere (minder) abundante soorten zijn veel minder duidelijk in verband te brengen met bepaalde sedimenttypes en/of dieptestrata (Tab.9). De twee dominante brakwatersoorten *H.costata* en *T.heterochaetus* zijn significant gecorreleerd met diepte en niet met sedimentkarakteristieken.

	Saliniteit max	Slib%	OM	Diepte	Aantal wnm.	R^2_{adj}
Biomassa totaal	-0,190	0,235			132	0,115***
Densiteit totaal	-0,190	0,212		0,224	132	0,150***
L.hoffmeisteri	-0,200			0,215	132	0,141***
L.claparèdeianus	-0,180				132	0,037
L.udekemianus					132	0,038
L.profundicola	-0,200				132	0,044*
T.tubifex	-0,190	0,235		0,176	132	0,133***
T.heterochaetus	0,272				132	0,078**
H.costata	0,367			0,267	132	0,193***
P.litoralis		0,208		0,198	132	0,083**
% *T.tub./Limnodrilus*	-0,270	0,490			77	0,267***
Aantal soorten	-0,460			0,416	132	0,435***
% Adulten	-0,260			-0,300	65	0,180**

*Tabel 9. Samenvattende tabel met resultaten van een multiple regressie van densiteiten, totale biomassa, totaal aantal soorten N_0 en relatief belang van adulten, t.o.v. een selectie van omgevingsvariabelen; enkel de significante gestandardizeerde regressie coëfficiënten zijn weergegeven; voor de 'overall coefficient of determination' (R^2_{adj}): * p<0.05; ** p<0.01;*** p<0.001.*

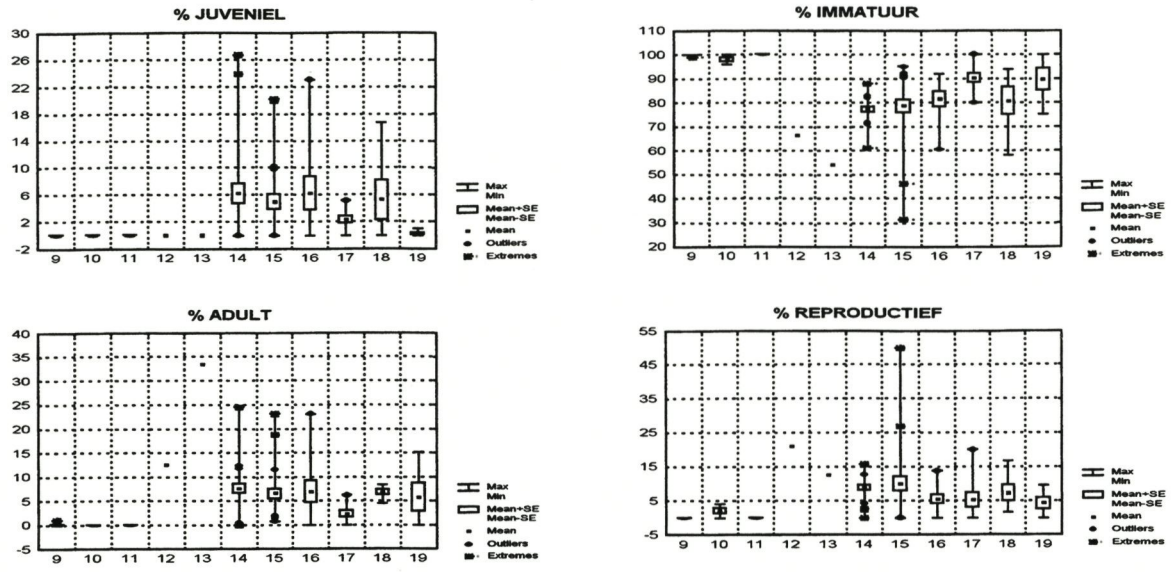
Table 9. Summary table with results of a multiple regression of densities, total biomass, total number of species N_0 and relative abundance of adults versus a selection of environmental variables; only significant standardized regression coefficients are presented; for the overall coefficient of determination (R^2_{adj}): * p<0.05; **p<0.01; ***p<0.001.

De vier *Limnodrilus*-soorten en *T.tubifex* vormen een associatie in het volledige zoetwaterdeel van de Zeeschelde, in verhoudingen die gemiddeld 59:25:10:4:2 % bedragen voor *L.hoffmeisteri*: *T.tubifex*: *L.claparèdeianus*: *L.udekemianus*: *L.profundicola*. *Limnodrilus claparèdeianus* is het meest talrijk tussen Gent en Dendermonde, waar zijn relatief aandeel kan oplopen tot 35 % van de totale dichtheid. *L.udekemianus* en *L.profundicola* vertonen dezelfde trend met relatief hogere abundanties tussen Gent en Mariekerke. Stroomafwaarts Mariekerke, worden *L.hoffmeisteri* en *T.tubifex* dominant met gesommeerde relatieve abundanties van > 85 %.

Hoewel *L.hoffmeisteri* en *T.tubifex* samen voorkomen in de meeste zoetwaterstations en beide soorten fijne sedimenten prefereren, tonen ze toch ook verschillen in habitatpreferentie. *Tubifex tubifex* is met name relatief talrijker naarmate het belang van de fijne slibfractie toeneemt. Bijgevolg is in een multiple regressie de ratio *T.tubifex/Limnodrilus* significant gecorreleerd met de slibfractie (Tab.9). Sedimenten met mediane korrelgroottes van > 125 µm bevatten gemiddeld slechts 10-15 % *T.tubifex*, kleien en 'silts' halen veel hogere aandelen (38 %). De zeer fijne zanden hebben gemiddelde waarden rond 30 %, uitgezonderd voor de twee strata rond de laagwaterlijn waar *T.tubifex* slechts even goed scoort als in de grovere sedimenten. Mogelijk wijzen deze verbanden op het mijden van hoog-dynamische strata door laatst genoemde soort. Immers, zowel in de grofkorrelige sedimenten als t.h.v. de laagwaterlijn (veel golfslag o.a. bij voorbijvaren schepen) is sprake van tijdelijke hydrodynamische stress. Dat een soort als *T.tubifex* het dan relatief slechter gaat doen, kan tevens wijzen op een betere adaptatie aan dergelijke omstandigheden bij *Limnodrilus*. In dit verband kan vermeld worden dat uit praktische handelingen met tubificide Oligochaeta geweten is dat *T.tubifex* veel minder mucus vormt dan *Limnodrilus* soorten, wat indirect een handicap kan zijn naar stabilisatie van de bodem toe.

Populatie-opbouw

De populatiestructuur zoals aangetroffen bij deze bemonstering in september/oktober 1996 (Fig.8) is slechts een momentopname. Een gedetailleerder beeld van de populatie-opbouw in de loop van een jaar wordt gegeven onder "Temporele patronen en populatie-dynamica". Toch kunnen voor deze najaarsperiode een aantal bevindingen worden naar voor geschoven. In de eerste plaats is de populatie-opbouw niet dezelfde voor de verschillende soorten, vermits de timing van reproductie soortspecifiek is. Noch *T.heterochaetus*, noch *H.costata* reproduceren in de nazomer, wat in september-oktober leidt tot nagenoeg integraal immature populaties in het mesohalinicum. Ook *T.tubifex* is gekend als een voorjaarsreproducerende soort, dit in contrast met de *Limnodrilus* vertegenwoordigers. Deze laatste bestonden ten tijde van de ruimtelijke bemonstering in de Zeeschelde uit 85 % immaturen, 5 % pas uitgeslopen juvenielen, 5 % adulten en 5 % exemplaren met spermatozeugmata en/of eieren. Cocons van *Limnodrilus* waren talrijk in veel zoetwaterstations met op een aantal intertidale locaties dichtheden van 100.000-200.000 ind.m^{-2}.
De relatieve abundantie van adulte exemplaren van Oligochaeta bleek significant negatief gecorreleerd te zijn met diepte en saliniteit (Tab.9), waarbij het saliniteit-effect het gevolg is van het voorkomen van andere soorten langsheen de gradiënt in zoutgehalte en het diepte-effect waarschijnlijk vooral veroorzaakt wordt door verschillen in 'timing': de hooggelegen intertidale slikken zijn in september/oktober immers bevolkt door zeer grote aantallen wormen waarvan 90 % immaturen/juvenielen, dit t.g.v. de massale reproductie die er op gang komt in de zomer-nazomer. In dieper gelegen strata - die naar korrelgrootte verdeling toe veel minder gunstige habitats voor Oligochaeta blijken - komen een beperkter aantal individuen terecht (als spin-off van deze reproductiegolf op de slikken) die daar sneller gaan rijpen dan op de slikken (rijpingssnelheid is immers omgekeerd evenredig met densiteit).



Figuur 8. Relatief aandeel van juvenielen, adulten en reproducerende oligochaeten in populaties Zeeschelde in september/oktober 1996, weergegeven per compartiment.

Figure 8. Relative abundance of juveniles, adults and reproducing oligochaetes in populations Zeeschelde in September/Oktober 1996, per compartment.

Verticale distributie in de bodem

Oligochaeta zijn typische endobenthische organismen, levend in zelf gegraven gangen of gravend tussen de sedimentpartikels. Toch omvat de familie Naididae vooral soorten die zich zwemmend voortbewegen en zich bovenop het sediment tegoed doen aan levend of dood plantaardig materiaal. Deze soorten, waarvan *Amphichaeta sannio*, *Paranais litoralis* en *P.frici* voorbeelden zijn die veelvuldig in de temporele stations werden aangetroffen, worden dan ook steevast in de bovenste centimeter van het sediment aangetroffen. De andere talrijke Oligochaeta van de Zeeschelde, de grotere Tubificidae, vinden we - afhankelijk van leeftijd, soort, densiteit en omgevingsvariabelen - op verschillende dieptes in het substraat. Bij alle door ons uitgevoerde bemonsteringen werd meer dan 95% van alle individuen gevonden in de bovenste 10 cm van het sediment en meer dan 90% in de bovenste 7 cm. Andere belangrijke vaststellingen worden hieronder geschetst en dit achtereenvolgens voor een brakwatersituatie en een situatie op een zoetwaterslik:

1. Brakwatersituatie (a.d.h.v. data Groot Buitenschoor)

Algemeen

Over het ganse jaar beschouwd (= op basis van verticaal verdeelde monsters in de maanden januari, maart, mei, juni, juli, september en november) werden de verschillende soorten Oligochaeta en hun respectievelijke reproductieve stadia op volgende dieptes aangetroffen (Tab.10).

	Biomassa						*Densiteit*													
Diepte	*H.c.*	*T.h.*	*T.t.*	*L.h.*	*P.l.*	*A.s.*	*H.c.*					*T.h.*					*T.t.*	*L.h.*	*P.l.*	*A.s.*
(cm)							juv	imm	sub	ad	rep	juv	imm	sub	ad	rep	imm	imm	tot	tot
0-1	21	18	0	0	74	84	82	74	49	1	12	89	47	0	1	8	0	0	73	83
1-2	13	26	0	0	18	14	8	15	22	11	18	2	20	32	18	38	0	0	19	15
2-3	17	21	0	0	6	2	4	5	17	18	21	0	8	38	29	40	0	0	6	2
3-4	13	10	0	0	1	0	3	3	7	24	17	0	5	11	9	11	0	0	1	0
4-5	11	13	0	0	0	0	3	2	2	16	14	5	11	11	19	3	0	0	0	0
5-6	7	5	0	0	0	0	0	1	0	15	7	0	5	4	14	0	0	0	0	0
6-7	6	2	0	0	0	0	0	0	3	7	2	0	3	0	7	0	0	0	0	0
7-8	4	0	100	17	0	0	0	0	1	4	4	4	0	0	0	0	100	44	0	0
8-9	2	3	0	13	0	0	0	0	0	1	3	0	1	0	1	0	0	22	0	0
9-10	3	0	0	13	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	11	0	0
10-11	0	1	0	40	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0
11-12	0	1	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	11	0	0
12-13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13-14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14-15	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabel 10. Jaargemiddelde procentuele verticale verdeling van Oligochaeta op station Groot Buitenschoor R per soort (densiteit + biomassa) en leeftijdsklasse (densiteit). Vermelde soorten zijn: H.c.: Heterochaeta costata*; T.h.:* Tubificoides heterochaetus*; T.t.:* Tubifex tubifex*; L.h.:* Limnodrilus hoffmeisteri*; P.l.:* Paranais litoralis*; A.s.:* Amphichaeta sannio.

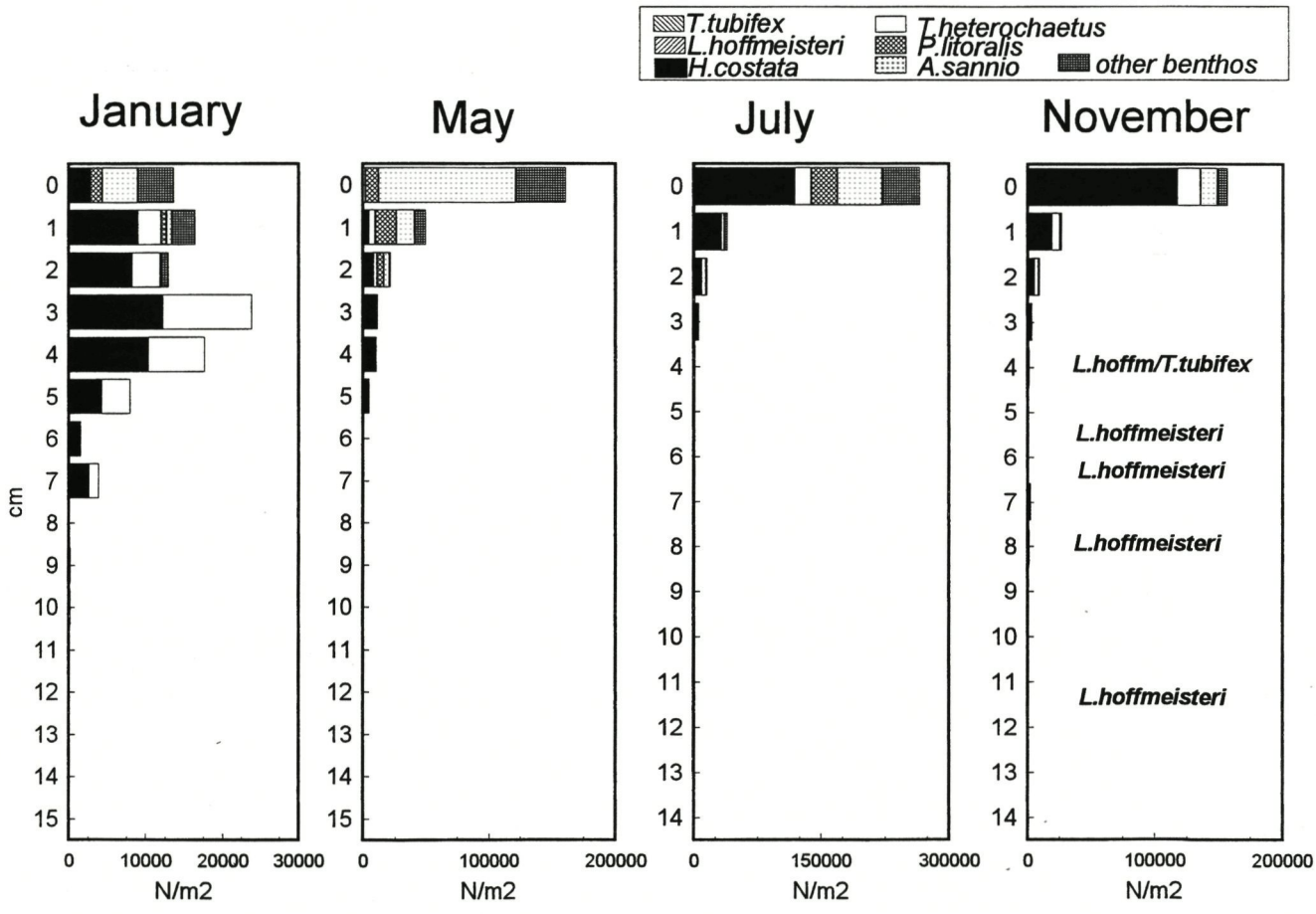
***Table 10. Relative abundance (biomass and density) of various oligochaete species and age classes versus depth throughout the year at the brackish station Groot Buitenschoor R. Species are: H.c.:* Heterochaeta costata*; T.h.:* Tubificoides heterochaetus*; T.t.:* Tubifex tubifex*; L.h.:* Limnodrilus hoffmeisteri*; P.l.:* Paranais litoralis*; A.s.:* Amphichaeta sannio.**

Bevindingen:

- Naididae zoals *P.litoralis* en *A.sannio* zitten uitsluitend in de bovenste sedimentlagen.
- De zoetwatersoorten *T.tubifex* en *L.hoffmeisteri* worden opvallend diep aangetroffen: dit is des te merkwaardiger vermits het hier om onvolwassen exemplaren gaat die veelal ondieper voorkomen dan adulten; een zeer aannemelijke verklaring is dan ook dat deze zoetwaterdieren - die overigens enkel in november, d.i. ten tijde van maximale aantallen in het zoetwatergetijdegebied, in dit brakwaterstation werden vastgesteld - zich beschermen tegen hogere zoutgehaltes door de diepere saliniteitsgebufferde zone van het sediment op te zoeken; op die wijze kunnen ze de voor hen ongunstige omgevingsomstandigheden gedurende enige tijd overleven.

- De overige Tubificidae, *H.costata* en *T.heterochaetus*, zijn qua densiteiten dominant in de opperste lagen, maar wat betreft biomassa redelijk goed verdeeld over de top 5 cm; dit is ondermeer een gevolg van het proportioneel talrijker zijn van de jonge, kleine stadia die ondieper voorkomen dan de grotere, rijpere stadia: daar waar pas uitgeslopen juvenielen overwegend aangetroffen worden in de bovenste centimeter van het sediment zijn adulte en rijpe exemplaren van beide soorten vrij homogeen verdeeld over de top 5 cm. Dat het biomassa-verloop een ander beeld geeft dan het densiteitenprofiel is echter ook een gevolg van de gebruikte methodiek: op basis van de gevonden 'koppen' en hun breedte (segment V) wordt een biomassa berekend voor de betreffende sedimentschijf zonder hierbij rekening te houden met het feit dat een (groot) deel van deze biomassa zich eigenlijk niet in deze schijf, maar in ondiepere sedimentlagen bevindt cf. 'head-down' houding van tubificidae.

Temporeel patroon in diepteverdeling (Fig.9):



Figuur 9. Seizoenale verticale verspreiding van oligochaeten in sedimenten van het brakke station GBR.
Figure 9. Seasonality in vertical distribution of oligochaetes in sediments of the brackish station GBR.

Grotere exemplaren van *H.costata* (adulten en rijpe ex.) worden opvallend ondiep aangetroffen in de maanden juni-juli: hun maximale verspreiding situeert zich dan in de laag -1 tot -3 cm, daar waar de grootste aantallen in januari en mei op -3 tot -4 cm en in maart zelfs op -5 tot -7 cm gevonden worden; hoewel (door de moeilijke interpretatie ervan) de resultaten van de redoxprofielmetingen hierover geen uitsluitsel konden geven, lijkt het erop dat de hogere temperaturen in late voorjaar/zomer de wormen naar het oppervlak jagen (sulfidevorming cfr. opschuiven gereduceerde laag); indien mogelijk proberen de wormen immers dieper in het sediment te graven waar ze minder vatbaar zijn voor predatie en extremen in o.a. temperatuur en saliniteit. Het dieper voorkomen van *T.heterochaetus* in de maand januari (maxima rond -4 tot -5 cm) in vergelijking met de andere maanden (maxima tussen 0 en -3 cm) zou kunnen wijzen op het wegkruipen naar de meer temperatuurgebufferde diepere lagen.

2. Zoetwatersituatie (a.d.h.v. data Ballooi)

Algemeen

De verticale spreiding van Oligochaeta in het zoetwatergetijdegebied wordt weergegeven a.d.h.v. de situatie zoals waargenomen op de Ballooi (Tab.11). De waarnemingen op het slik van Appels geven vergelijkbare resultaten. Op het ondiep subtidale station Mariekerke is het algemene patroon gelijklopend, en zijn een aantal eigenaardigheden waarschijnlijk toe te schrijven aan 'verstoring' van het verticaal profiel t.g.v. klif-erosie en/of opwarreling door schroefwerking (station gelegen naast veerpont).

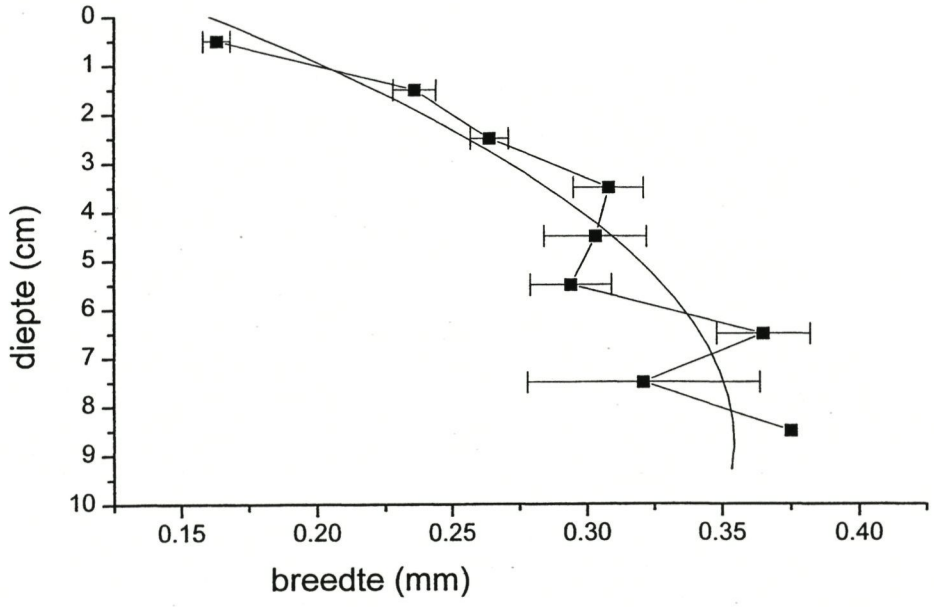
	Biomassa						*Densiteit*													
Diepte	*T.t.*	*L.h.*	*L.c.*	*L.u.*	*L.p.*	*P.l.*	*T.t.*					*L.h.*					*L.c.*	*L.u.*	*L.p.*	*P.l.*
(cm)							juv	imm	sub	ad	rep	juv	imm	sub	ad	rep	tot	Tot	tot	tot
0-1	3	16	12	1	0	100	47	8	0	1	0	47	42	7	2	2	43	3	0	100
1-2	9	12	7	12	0	0	46	12	7	5	1	33	20	18	2	5	13	30	0	0
2-3	14	21	6	3	0	0	4	17	7	6	9	5	14	31	10	6	9	14	0	0
3-4	18	13	26	12	0	0	2	21	32	22	27	6	10	14	8	12	7	18	0	0
4-5	23	20	6	4	0	0	0	24	19	32	51	7	9	8	40	38	8	9	0	0
5-6	18	13	31	6	7	0	0	11	19	16	9	1	3	14	23	30	7	3	54	0
6-7	12	4	10	10	0	0	0	6	14	14	2	0	1	5	12	5	10	9	0	0
7-8	2	1	0	3	0	0	0	1	0	4	1	0	0	2	1	1	1	4	0	0
8-9	0	0	0	19	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	5	0	0
9-10	0	1	1	7	93	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	3	46	0
10-11	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11-12	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
12-13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
13-14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14-15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabel 11. Jaargemiddelde procentuele verticale verdeling van dominante Oligochaeta op station Ballooi per soort (densiteit + biomassa) en leeftijdsklasse (densiteit). Vermelde soorten zijn:
*L.h.:*Limnodrilus hoffmeisteri*; T.t.:* Tubifex tubifex*; L.c.:* L.claparèdeianus*; L.u.:* L.udekemianus*; L.p.:* L.profundicola*; P.l.:* Paranais litoralis

Table 11. Relative abundance (biomass and density) of various oligochaete species and age classes versus depth throughout the year at the tidal freshwater station Ballooi. Species are:
L.h.:*Limnodrilus hoffmeisteri*; T.t.:* Tubifex tubifex*; L.c.:* L.claparèdeianus*;
***L.u.:* L.udekemianus*; L.p.:* L.profundicola*; P.l.:* Paranais litoralis**

Bevindingen:

- Naididae zoals *P.litoralis* zitten uitsluitend in de opperste sedimentlagen
- Ook in de zoetwaterstations is het profiel in densiteitsverloop voornamelijk een functie van de soort en de reproductieve leeftijd (die de lengte weerspiegelt, en dus de diepte die een worm kan bereiken met zijn kop zonder contact te verliezen met het bodemoppervlak: Fig.10); soorten als *L.hoffmeisteri* en *L.claparèdeianus* die over een groot deel van het jaar reproductief actief zijn en waarvan dus veelal redelijke aantallen kleine onvolwassen en/of juvenielen te verwachten zijn, lijken gemiddeld iets ondieper voor te komen dan bijvoorbeeld *T.tubifex* en *L.udekemianus* (en misschien *L.profundicola*: maar weinig individuen), soorten die duidelijker afgebakende reproductieve periodes kennen.
- De belangrijkste zoetwatersoorten kennen een verticale verdeling in het sediment die gekoppeld is aan hun reproductieve 'leeftijd': juvenielen worden overwegend in de bovenste centimeters aangetroffen, rijpe exemplaren gemiddeld rond de 5 cm diepte en de andere stadia tussenin; dit houdt verband met de noodzaak om cocons in diepere lagen af te zetten (als bescherming tegen o.a. uitspoeling); het merendeel van de cocons wordt dan ook aangetroffen in de lagen 2-6 cm (*Limnodrilus*) en 5-8 cm (*T.tubifex*) diep. De uitsluipende juvenielen, die zeer gevoelig zijn voor lage zuurstofspanningen, proberen zo snel mogelijk het sediment-oppervlak te bereiken, vanwaaruit ze gradueel dieper graven naarmate ze groeien.
- Van *L.udekemianus* (en *L.profundicola)* worden regelmatig grote exemplaren in de diepere lagen (> 7 cm diep) aangetroffen, een fenomeen dat zeker ten dele te maken heeft met de grotere lengte van deze soort(en).

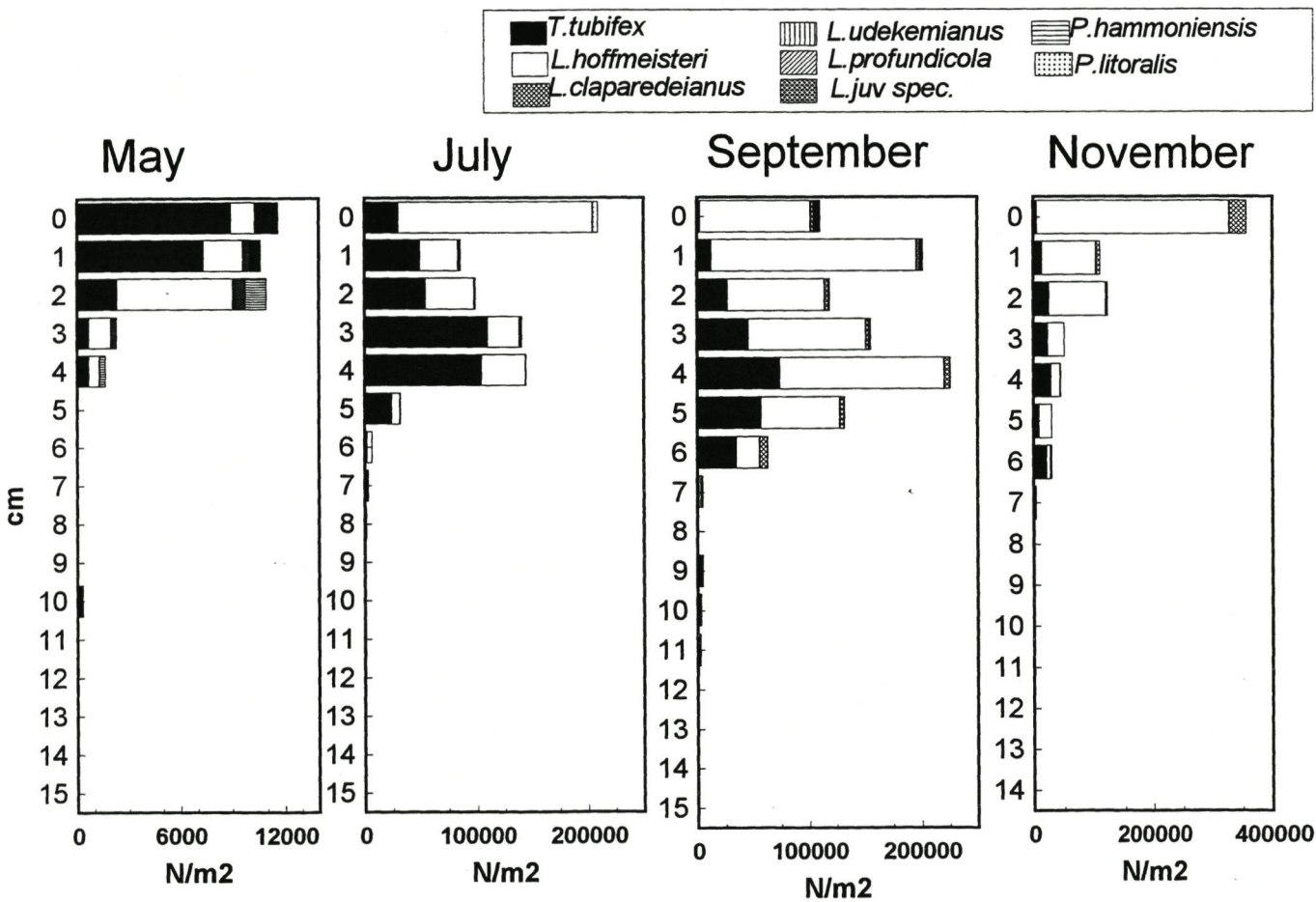


Figuur 10. Correlatie tussen de diepte waarop L.hoffmeisteri *wordt gevonden in het slik van de Ballooi (data november 1996) en de breedte van het V^e segment (als indirecte maat voor de lengte).*

Figure 10. Correlation of depth of occurrence in* L.hoffmeisteri *on the Ballooi intertidal flat (data November 1996) with the width of the V^th segment (as indirect measure for length).

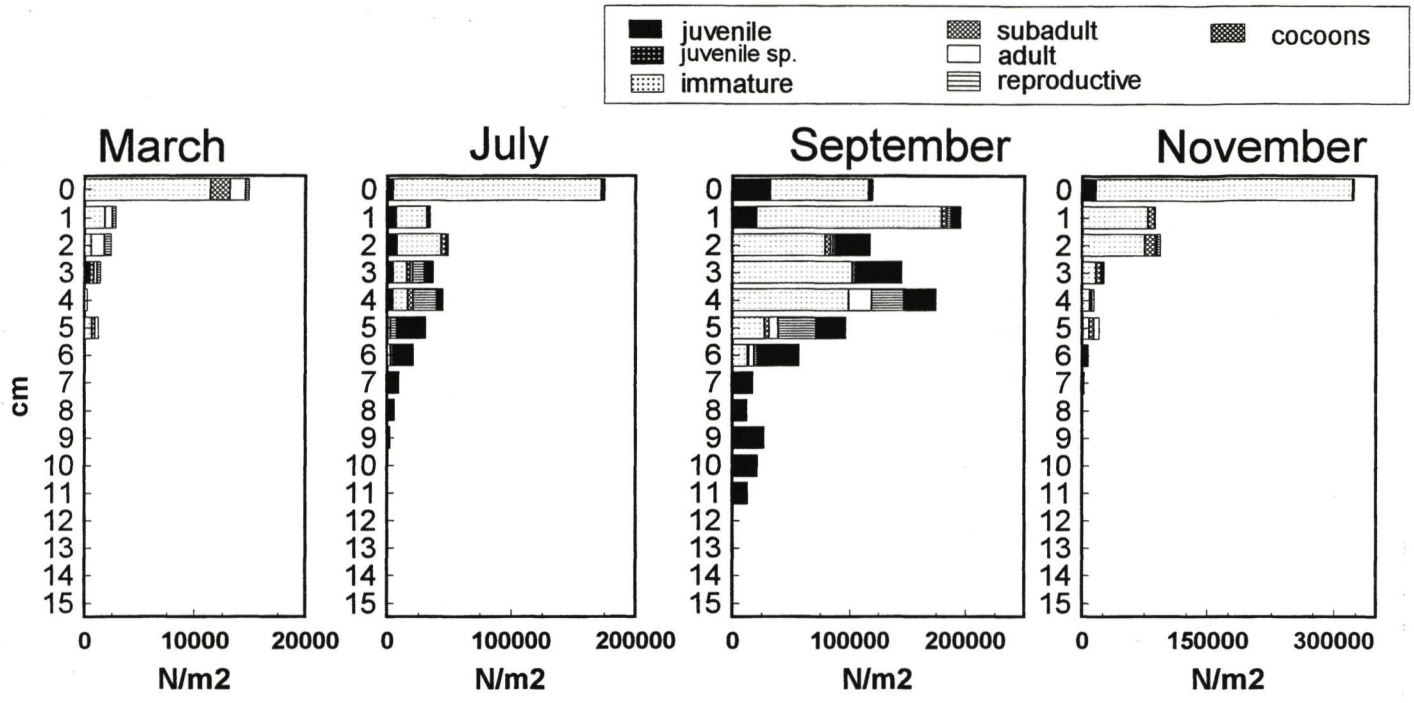
Temporeel patroon in diepteverdeling (Fig.11,12 & 13):

Ook in het temporeel verloop van de diepteverdeling blijkt de lengte van de worm, waarvoor het reproductieve stadium hier als maatstaf wordt genomen, te bepalen op welke diepte ze voorkomen; in periodes waarin een bepaalde soort veel jonge exemplaren voortbrengt, zal het globale verspreidingsprofiel van de soort ondiep zijn, in niet-reproductieve periodes met overwegend grotere exemplaren vinden we de soort gemiddeld enkele centimeters dieper; concreet vinden we zo op de Ballooi de grootste aantallen *T.tubifex* aan het bodemoppervlak in maart-mei (reproductiegolf) en rond (2)3-5(6) cm in de rest van het jaar; voor *L.hoffmeisteri*, die gedurende bijna het ganse jaar sexueel actief is, is de aantalspiek veelal te vinden in de toplaag, enkel in september worden de aantallen geëvenaard door die in de zone 2-4 cm diep.



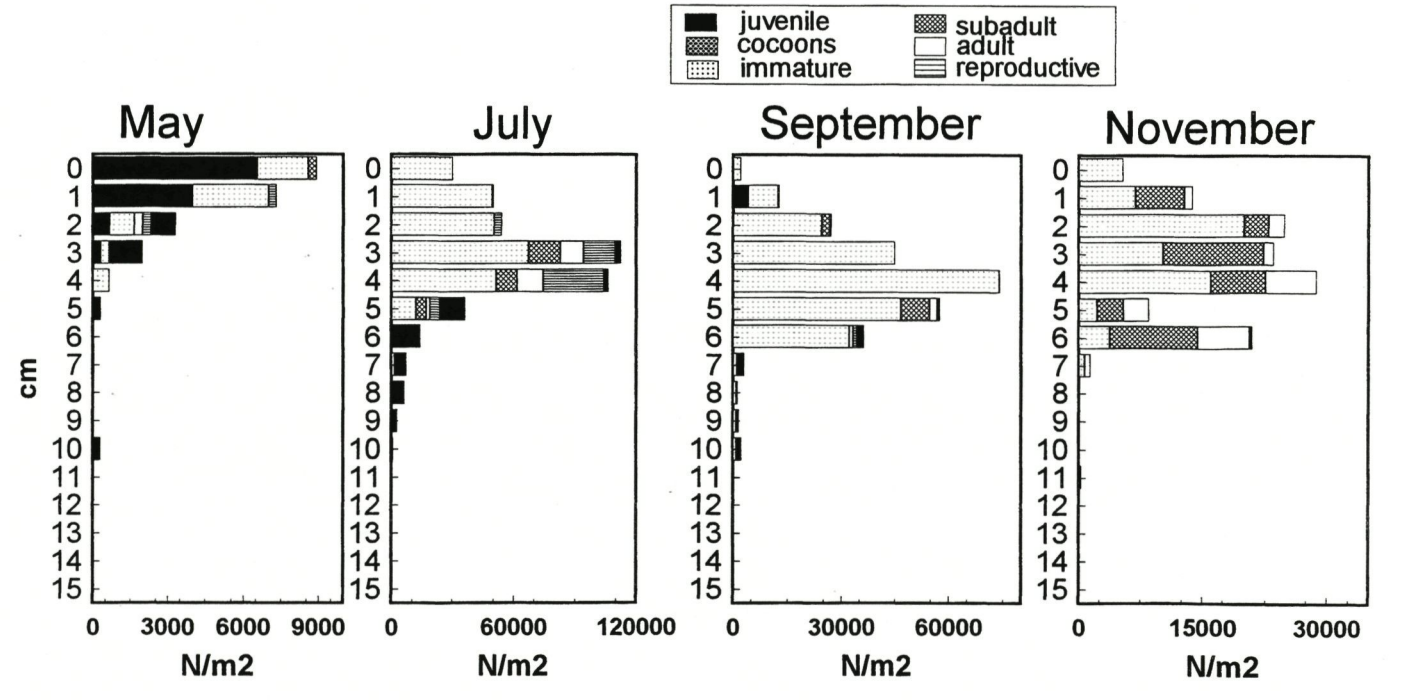
Figuur 11. Seizoenale verticale verspreiding van oligochaeten in sedimenten van het zoetwatergetijstation Ballooi.

Figure 11. Seasonality in vertical distribution of oligochaetes in sediments of the freshwater tidal station Ballooi.



Figuur 12. Seizoenale verticale verspreiding van L.hoffmeisteri *in sedimenten van het zoetwatergetijstation Ballooi.*

Figure 12. Seasonality in vertical distribution of* L.hoffmeisteri *in sediments of the freshwater tidal station Ballooi.



Figuur 13. Seizoenale verticale verspreiding van T.tubifex *in sedimenten van het zoetwatergetijstation Ballooi.*

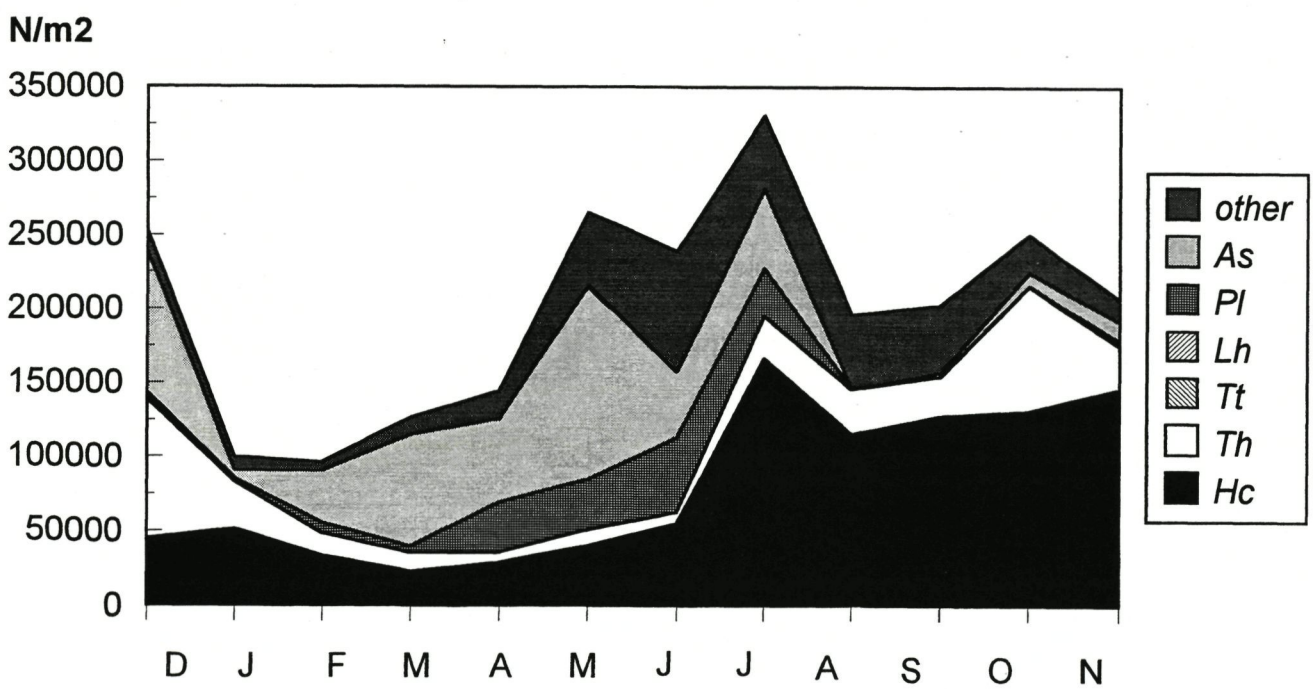
Figure 13. Seasonality in vertical distribution of* T.tubifex *in sediments of the freshwater tidal station Ballooi.

Temporele patronen en populatie-dynamica

De temporele patronen van Oligochaeta in de Zeeschelde kunnen worden toegelicht a.d.h.v. de maandelijks bemonsterde stations Groot Buitenschoor R (GBR), Ballooi Temse (Ballooi), Mariekerke voetveer (MK) en Appels slik (Appels). Dit betekent dat enkel de strata ß-mesohalien intertidaal (GBR), zoetwatergetijde intertidaal (Ballooi en Appels) en ondiep subtidaal (MK) kunnen worden belicht. Van het oligohalinicum, het subtidale mesohalinicum en de diepere zones van het zoetwatergetijdegebied zijn geen gegevens voorhanden. Vermits dit de zones zijn waar aantallen Oligochaeta doorgaans zeer laag zijn (cfr. "Ruimtelijke bemonstering") kan de evolutie in de bovenvermelde stations min of meer beschouwd worden als representatief voor de Zeeschelde als geheel.
Brakwaterzone (ß-mesohalien) en zoetwatergetijdezone worden apart behandeld vanwege hun verschillen in soortensamenstelling, totale densiteit en biomassa en functionele rol van de Oligochaeta.

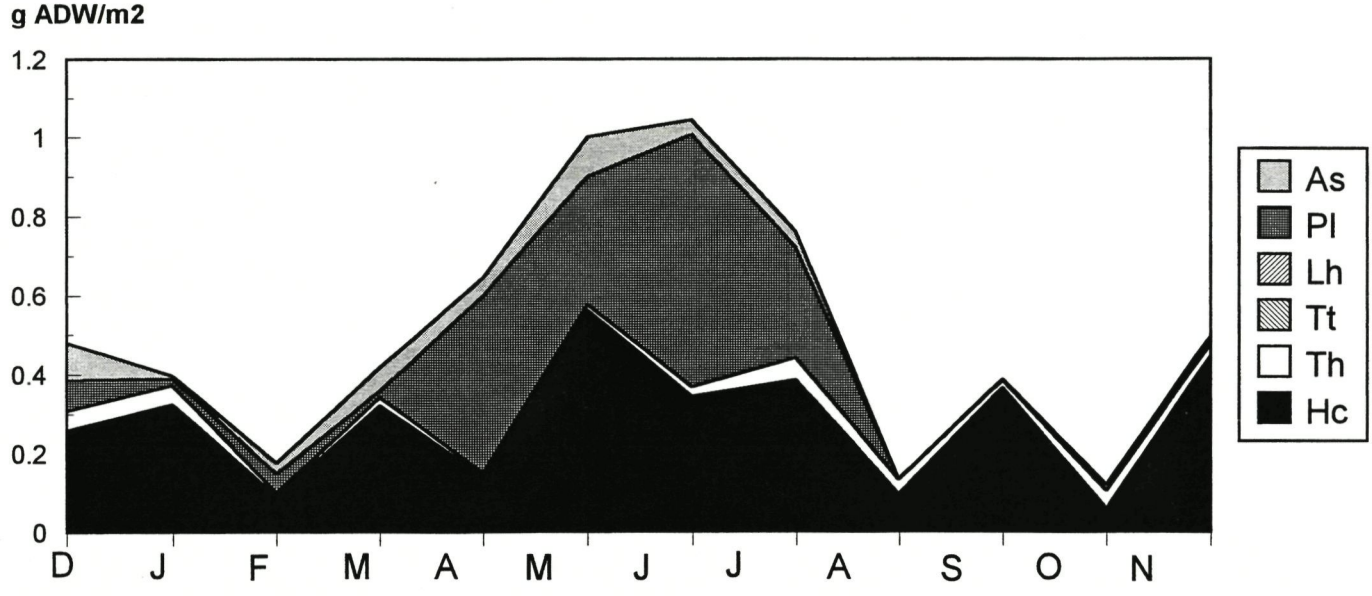
1. Brakwaterzone (Fig 14-20)

Algemeen patroon



Figuur 14. Seizoenaal verloop in densiteit van oligochaeten op het brakke GBR station.
Figure 14. Seasonality in density of oligochaetes on the brackish GBR station.

Dominante soorten op GBR zijn de tubificiden *H.costata* en *T.heterochaetus*, en de Naididae *P.litoralis* en *A.sannio*. De tubificiden vertonen qua biomassa een rond het zelfde niveau fluctuerende populatiegrootte (Fig.14). De hoge mate van koude-tolerantie bij *H.costata* is daar zeker niet vreemd aan. Zo vermeldt Muus (1967) dat *H.costata* in Deense kustwateren verbazend gemakkelijk de strenge winter van 1963 wist te overleven, en zelfs levend werd gerecupereerd uit ontdooide zandblokken ! Qua densiteiten is er wel duidelijk sprake van pieken in juli tot december en lage waarden van januari tot juni (Fig.15). De naididen daarentegen zijn zowel in densiteit als in biomassa het nadrukkelijkst aanwezig het ganse voorjaar en verdwijnen vrijwel volledig in nazomer-vroege herfst: dit verklaart waarom een niet zeldzame soort als *A.sannio* bij de ruimtelijke bemonstering in september-oktober 1996 niet (!) werd aangetroffen in de Zeeschelde.

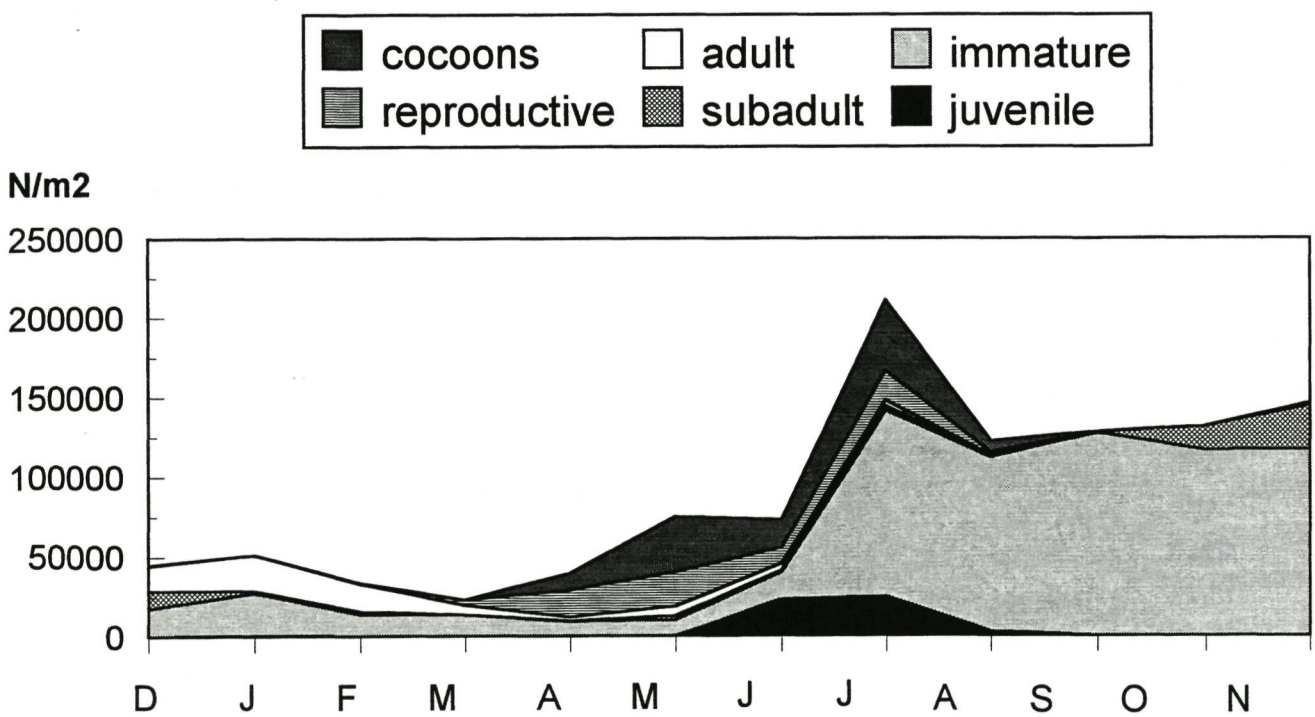


Figuur 15. Seizoenaal verloop in biomassa van oligochaeten op het brakke GBR station.
Figure 15. Seasonality in biomass of oligochaetes on the brackish GBR station.

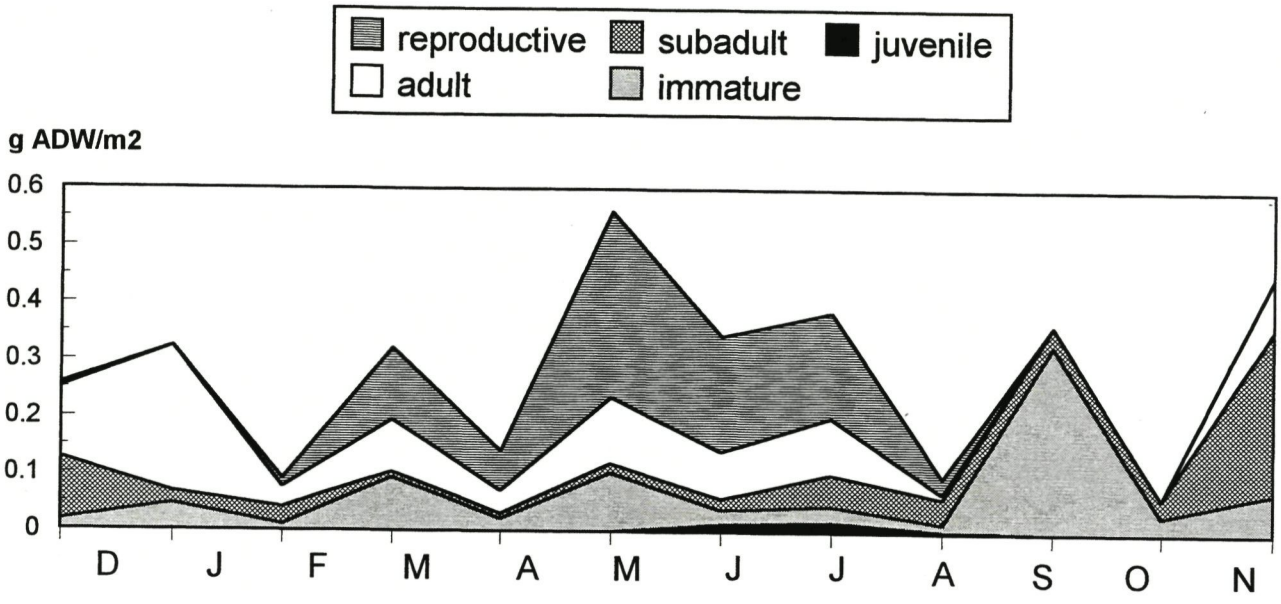
Populatie-dynamiek soorten

Populaties van *Heterochaeta costata* (Fig.16 & 17) bestaan in september nagenoeg uitsluitend uit onvolwassen exemplaren en bereiken dan densiteiten van ca. 130.000 ind.m^{-2}. In oktober en vooral november resulteert dit in hoge aantallen subadulten (15.000 - 30.000 ind.m^{-2}), leidend tot pieken in het aantal adulten in december-februari (15.000 - 23.000 ind.m^{-2}). De eigenlijke reproductie - met exemplaren die of eieren, of spermatozeugmata bezitten - start reeds in februari, maar kent zijn hoogtepunt in april-juli, een periode waarin ook 10.000 - 40.000 oligochaeten cocons per m^2 aangetroffen worden in het slik. Hoewel deze cocons niet op soort werden gedetermineerd bestaat toch het vermoeden dat een belangrijk deel ervan aan *H.costata* toebehoort. Het voorkomen van juvenielen in juni- juli (ca 25.000 ind.m^{-2})

bevestigt overigens de hoger geschetste reproductieve periode van de soort. De cyclus van *H.costata* wordt afgesloten met het verschijnen van sterk toegenomen aantallen immaturen van juli tot november (110.000 - 130.000 ind.m^{-2}).
Het algemene reproductiepatroon van *H.costata* in het brakke deel van de Zeeschelde sluit hiermee heel goed aan bij de bevindingen uit o.a. de Thames (Brinkhurst, 1964; Birthwell & Arthur, 1980). De door laatstgenoemde auteurs geschatte tijd tussen het verschijnen van de eerste reproducerende exemplaren en de piek in uitkomende juvenielen (70-110 dagen) is vergelijkbaar met die op het Buitenschoor. *H.costata* is ook in de Zeeschelde een soort die zich reproduceert in late voorjaar - zomer, waarna de adulten en reproducerende exemplaren zeer snel verdwijnen, wat wijst op afsterven (i.p.v. degenereren van genitaal systeem). Een duidelijk verschil in grootte tussen de 'broedende' wormen en de immaturen, en de continue aanwezigheid van grotere aantallen immaturen gedurende het ganse broedseizoen, wijzen op een tweejaarlijkse broedcyclus. Hierbij bepaalt de sterkte van de immature herfstpopulatie de reproductieve intensiteit in de daaropvolgende lente.

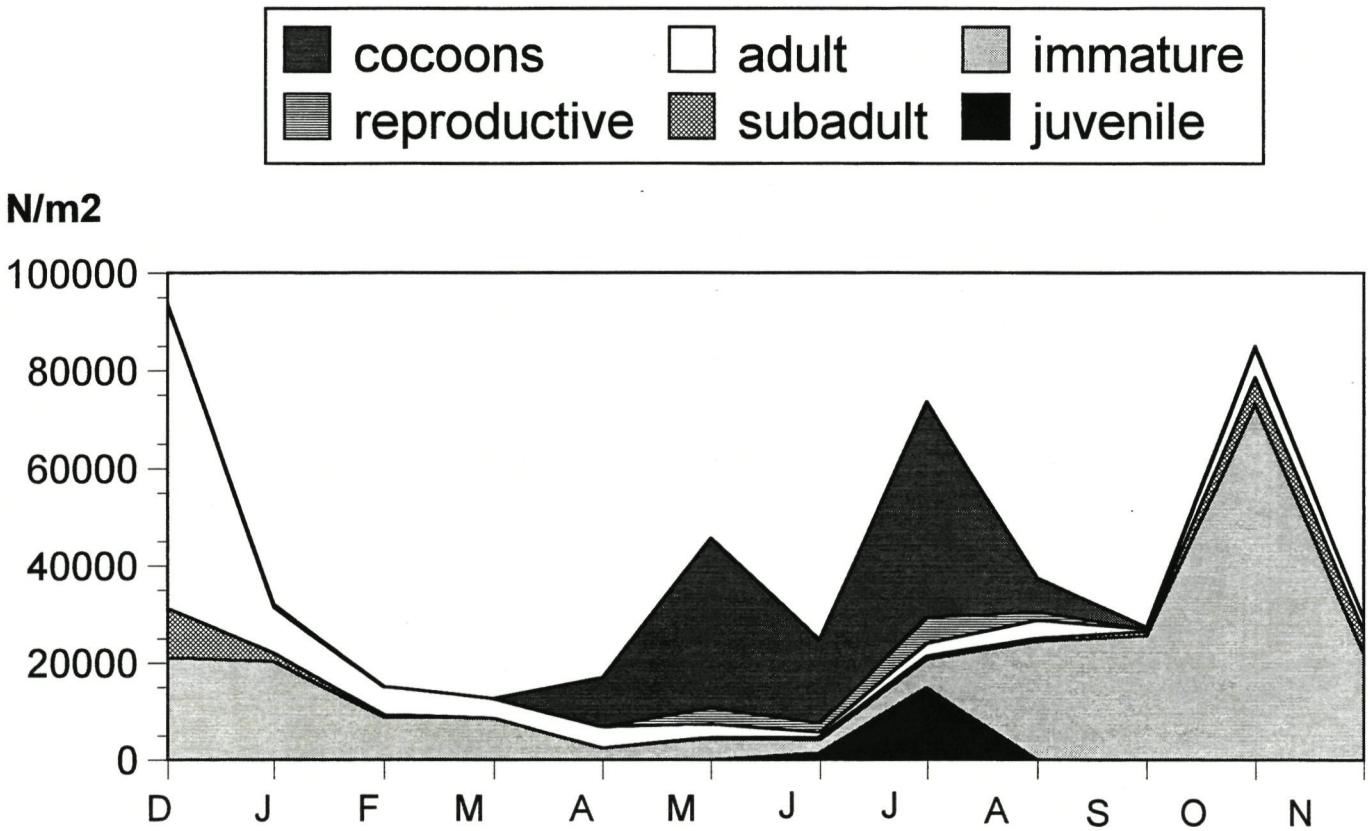


Figuur 16. Seizoenaal verloop in densiteit van H.costata *op het brakke GBR station.*
Figure 16. Seasonality in density of* H.costata *on the brackish GBR station.



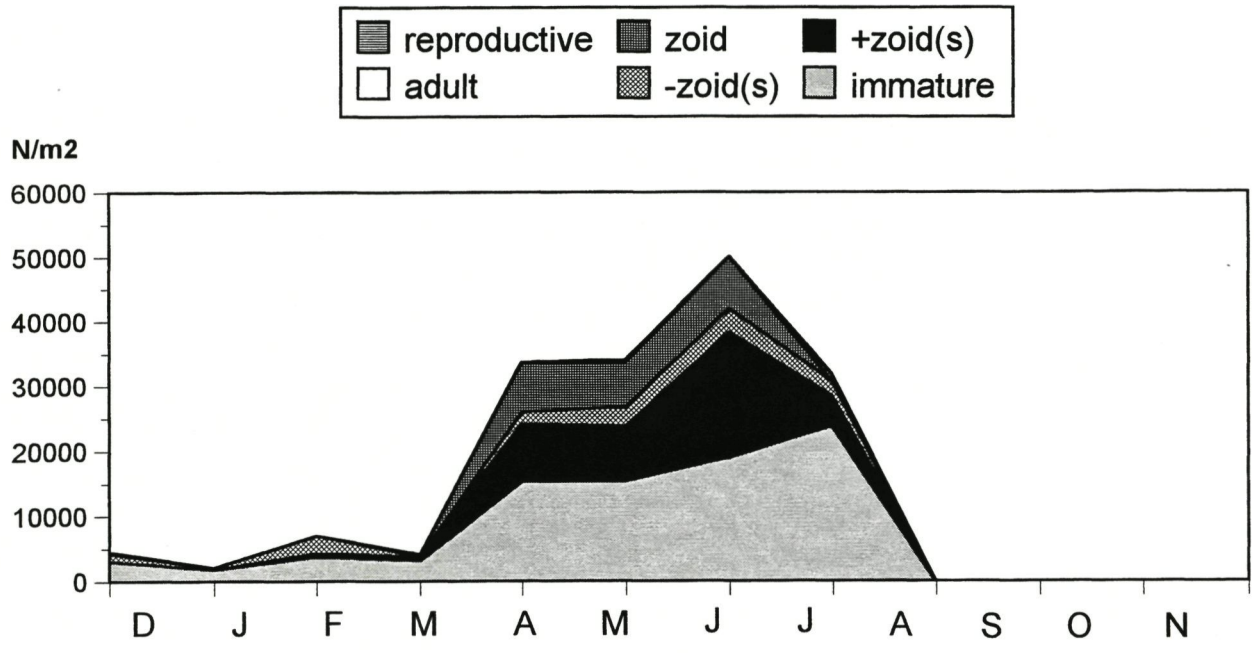
Figuur 17. Seizoenaal verloop in biomassa van H.costata *op het brakke GBR station.*
Figure 17. Seasonality in biomass of* H.costata *on the brackish GBR station.

De veelal kleinere en steeds slankere *T.heterochaetus* vertoont op GBR in grote trekken een gelijkaardige reproductieve cyclus als die van *H.costata*, met een lichte verschuiving richting zomer (Fig.18). Immaturen zijn talrijkst in augustus-januari (piek van 73.000 ind.m^{-2} in oktober) en groeien door tot een subadulte (oktober-december: 5.000 - 10.000 ind.m^{-2}), en later adulte groep in december-januari. Reproductieve exemplaren worden pas aangetroffen in mei-augustus, wat er lijkt op te wijzen dat deze soort iets hogere temperaturen prefereert dan *H.costata*. De juvenielen worden vooral in juli aangetroffen, resulterend in de abrupte stijging van het aantal immaturen vanaf augustus. Afwijkend van *H.costata* is de korte, en schijnbaar falende aanzet tot voortplanting in de mid-winter (december-januari) met piekaantallen in adulten en subadulten en zelfs enkele rijpe exemplaren, maar niet gevolgd door coconafzet of verschijnen van juvenielen ! Dit fenomeen samen met de latere voortplanting in voorjaar in vergelijking met *H.costata* zou wel eens kunnen wijzen op een grotere temperatuurs- (lees vorstgevoeligheid) van *T.heterochaetus*.



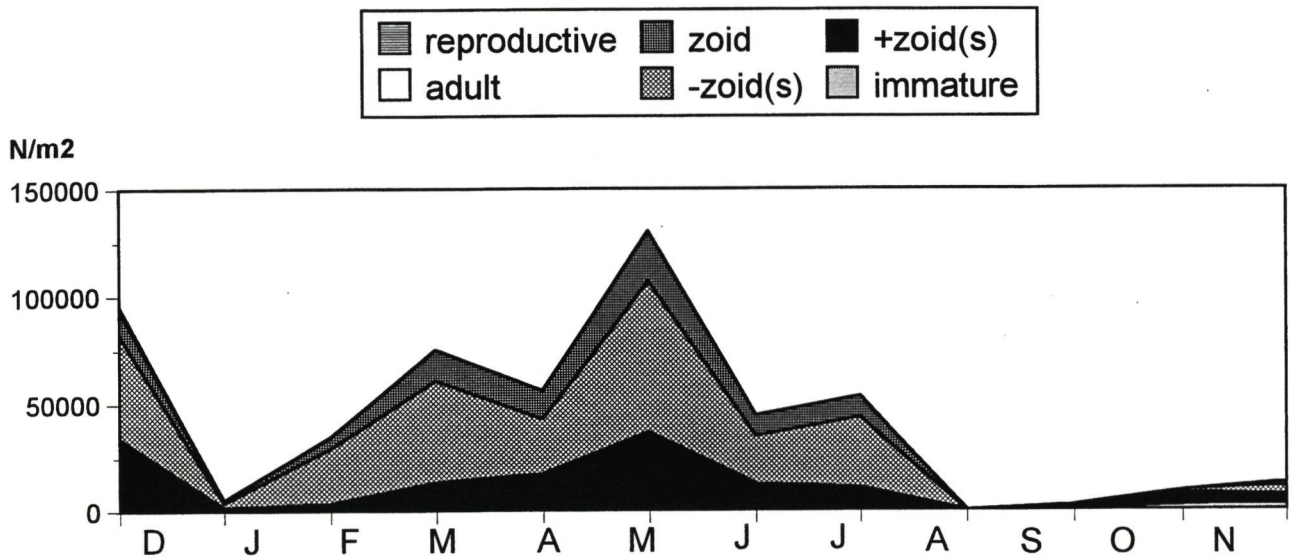
Figuur 18. Seizoenaal verloop in densiteit van T.heterochaetus *op het brakke GBR station.*
Figure 18. Seasonality in density of* T.heterochaetus *on the brackish GBR station.

Paranais litoralis is afwezig op GBR van augustus tot november (Fig.19). In december verschijnen de eerste exemplaren uit het 'niets' waarna de populatie vrij stabiel blijft tot in het voorjaar. De maand april kent dan, synchroon met de ontwikkeling van diatomeeën en het toenemende aantal harpacticiden (uitwerpselen van deze laatste belangrijk voedsel voor *P.litoralis* in Deense brakke wateren: Muus, 1967) op het slik, een abrupte toename (van ca 2.000-7.000 ervoor tot ca 30.000-50.000 erna) waarbij actieve deling optreedt tot en met juni. Even snel als de populatie verscheen verdwijnt ze daarna opnieuw. Het enige rijpe exemplaar met eieren (geslachtelijke vpl.) werd in juni aangetroffen. Het plotse verdwijnen van de soort in de zomer houdt mogelijks verband met de aantrekkelijkheid als prooi voor ondermeer jonge platvis, bij hun overgang van een harpacticiden- op een polychaetenmenu (Muus, 1967).



Figuur 19. Seizoenaal verloop in densiteit van P.litoralis *op het brakke GBR station.*
Figure 19. Seasonality in density of* P.litoralis *on the brackish GBR station.

De laatste dominante soort, *A.sannio*, is op GBR zeer weinig talrijk tot vrijwel ontbrekend van late zomer tot winter (Fig.20), en kent voornamelijk een densiteitspiek in het voorjaar (maart-juli: 130.000 ind.m^{-2} in mei). Als diatomeeëneter is dan immers het meeste voedsel voorhanden (Pfannkuche, 1977), wat leidt tot massale deling, piekend in de mei-maand. Merkwaardig is het optreden van een tweede densiteitspiek in december 1995, met totaalwaarden van ca. 95.000 ind.m^{-2}, en een piek in zich delende exemplaren vergelijkbaar met die in mei ! Het enige rijpe exemplaar van deze soort (met eieren) werd eveneens in december aangetroffen. Voor een vergelijkbaar gebied in de Elbe, vond Pfannkuche (1977) verhoogde abundanties en geslachtsrijpe dieren in voorjaar en herfst.
Wat de oorzaak is van deze december-densiteitspiek, gevolgd door een abrupte daling in aantallen (van 95.000 naar 5.000 ind.m^{-2}), is alsnog onduidelijk. Het feit dat een dergelijke populatie-decimering zich in volgorde van belangrijkheid afspeelt bij de oppervlakkig levende soorten *A.sannio*, *T.heterochaetus* en *P.litoralis* maar niet bij de dieper levende en grotere *H.costata* kan evenwel wijzen in de richting van een vorst-effect, of een 'scouring'-effect tijdens de winterperiode (winterstormen). Kleine, zeer oppervlakkig voorkomende vormen als *A.sannio* mogen geacht worden hiervan het eerste slachtoffer te worden.

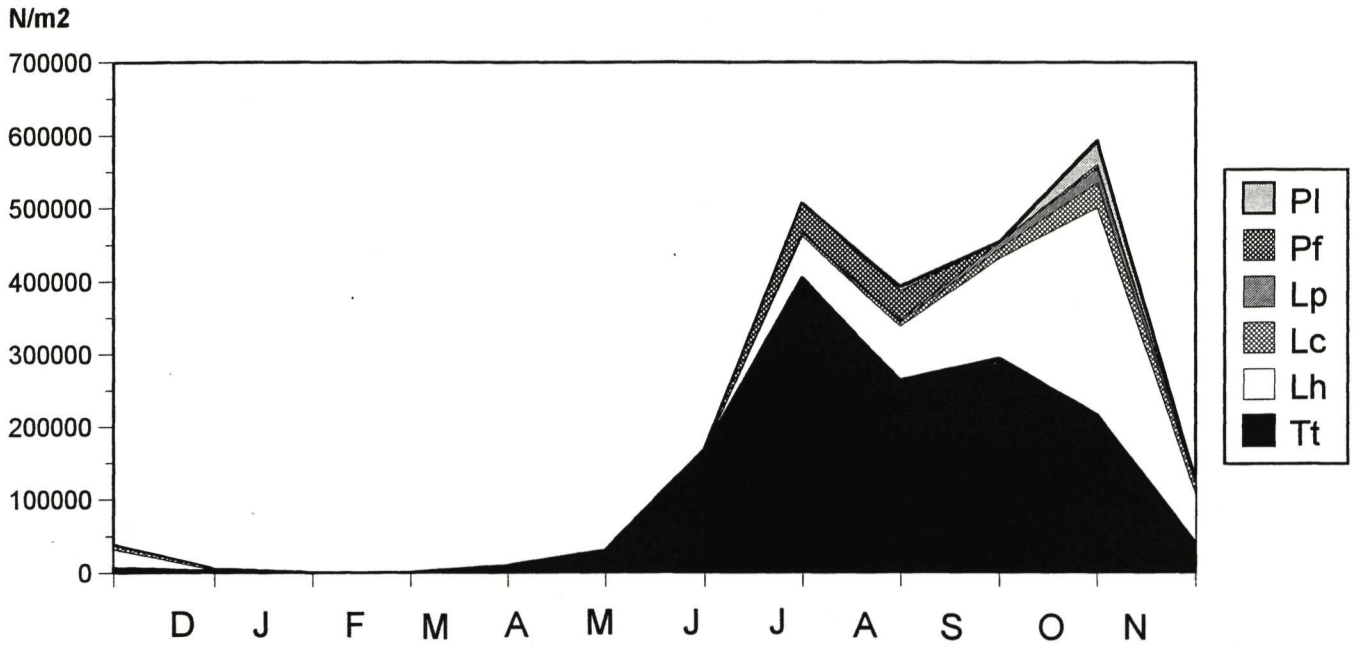


Figuur 20. Seizoenaal verloop in densiteit van A.sannio *op het brakke GBR station.*
Figure 20. Seasonality in density of* A.sannio *on the brackish GBR station.

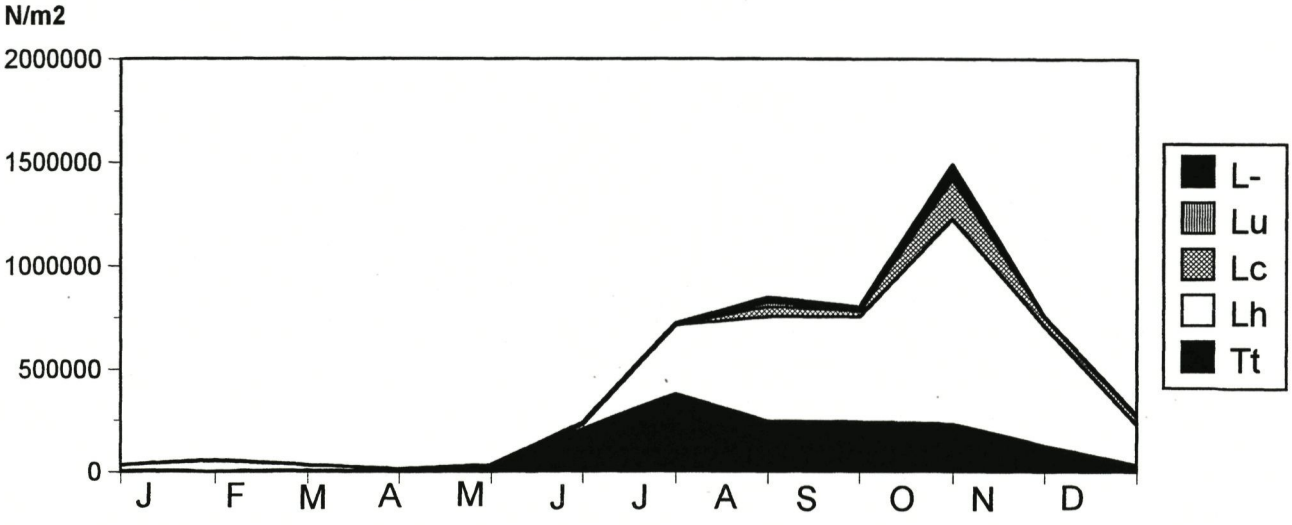
2. Zoetwatergetijdezone (Fig.21-29)

Algemeen patroon

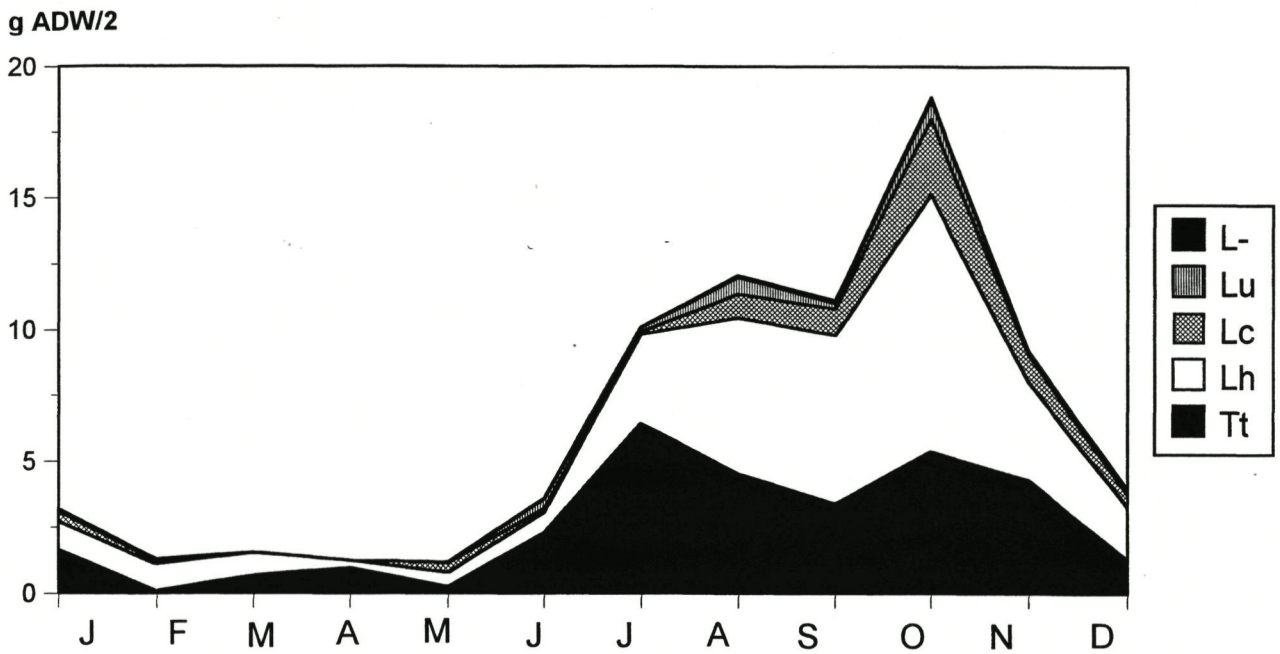
Grosso modo komen de patronen aangetroffen op het slik van de Ballooi en op dat van Appels goed met elkaar overeen (Fig. 21, 22 & 23) . Piekaantallen in oktober (resp. 1.492.000 en 602.000 ind.m^{-2}) worden op korte tijd herleid tot minimumaantallen in de eerste helft van de winter: januari geeft nog 'slechts' 76.000 ex. op de Ballooi, alle oligochaeten zijn in februari verdwenen van het bemonsterde Appelspunt. Het duurt vervolgens tot mei-juni vooraleer de aantallen duidelijk gaan toenemen, om tenslotte te pieken in de late zomer. De belangrijkste verschillen tussen beide stations liggen in de veel hogere totaalaantallen op de Ballooi (2,5 x hoger) en een andere soortsverdeling: op Appels is *T.tubifex* enkel in de periode oktober-januari minder talrijk dan *L.hoffmeisteri*, op de Ballooi is *L.hoffmeisteri* met uitzondering van de maanden mei-juli, steeds de dominante soort.



Figuur 21. Seizoenaal verloop in densiteit van oligochaeten op het zoetwatergetijdestation Appels.
Figure 21. Seasonality in density of of oligochaetes on the freshwater tidal Appels station.

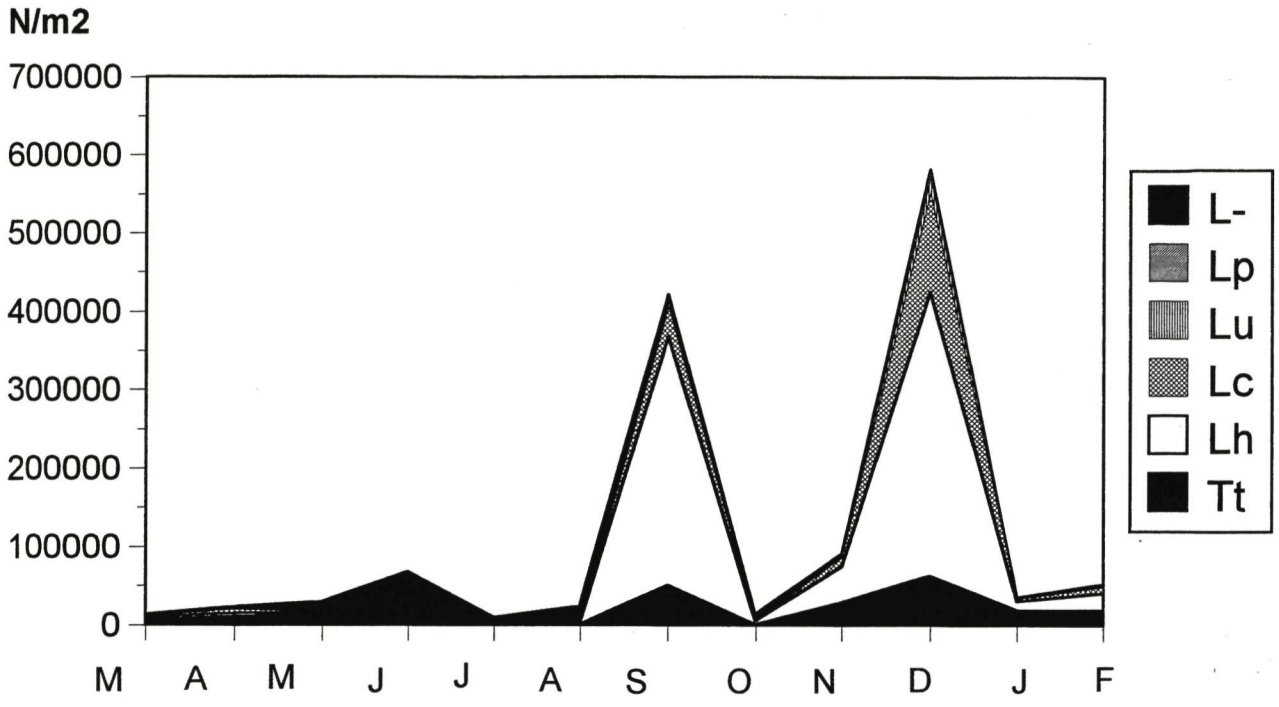


Figuur 22. Seizoenaal verloop in densiteit van oligochaeten op het zoetwatergetijdestation Ballooi.
Figure 22. Seasonality in density of of oligochaetes on the freshwater tidal Ballooi station.



Figuur 23. Seizoenaal verloop in biomassa van oligochaeten op het zoetwatergetijdestation Ballooi.
Figure 23. Seasonality in biomass of of oligochaetes on the freshwater tidal Ballooi station.

Op het ondiepe subtidale station te Mariekerke, waar *T.tubifex* van januari tot juli de dominante soort is, vinden we een veel minder coherent beeld (Fig.24): hier wordt een trage opbouw in mei-juni (cfr. intertidale stations) snel weer tenietgedaan in juli (10.000 ind.m^{-2}), waarna de aantallen opnieuw toenemen tot een piek in september (422.000 ind.m^{-2}). Opnieuw stort de populatie ineen (oktober: 14.000 ind.m^{-2}), om weer aan te groeien tot een nieuw maximum in december (583.000 ind.m^{-2}). Een staalname in januari 1997 - na de strenge vorstperiode met veel ijsgang - geeft nog slechts 38.000 ind.m^{-2}.



Figuur 24. Seizoenaal verloop in densiteit van oligochaeten op het subtidale zoetwaterstation Mariekerke.
Figure 24. Seasonality in density of of oligochaetes on the subtidal freshwater station Mariekerke.

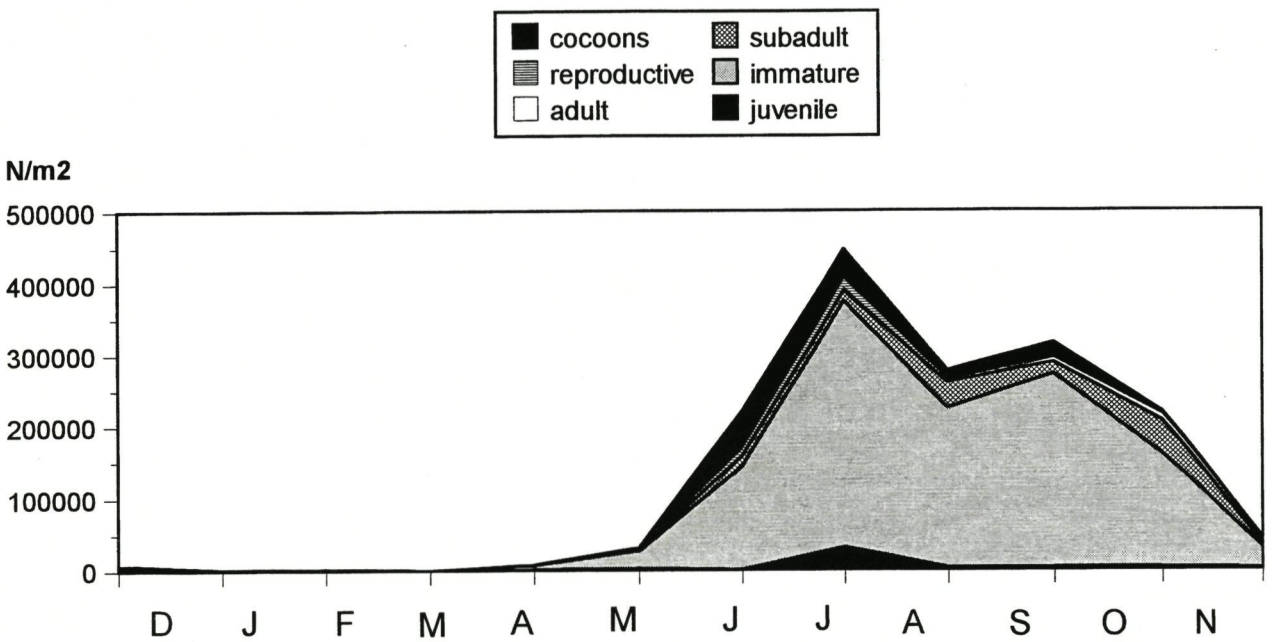
De verklaring voor het zeer onregelmatige patroon op dit ondiep subtidaal station ligt vermoedelijk in zijn ligging, vlak naast het veerponton en de nabijgelegen eroderende oever. Zowel het kunstmatig omwoelen van het onderwatersediment t.g.v. de schroefwerking van de veerboot, als het 'natuurlijk' afkalven van de vooroever kunnen hebben bijgedragen tot de sterke aantalsfluctuaties. Het onderwater bemonsteren m.b.v. een verlengde steekbuis verhinderde overigens het visueel inspecteren van eventuele grovere bodemwijzigingen. Aanwijzingen voor bovenstaande veronderstelling volgen uit de vastgestelde wijzigingen in sedimentsamenstelling, organisch gehalte en wisselende moeilijkheidsgraad bij het bemonsteren. In hoeverre natuurlijke dan wel artificiële oorzaken aan de grondslag liggen van de vermoede afkalving is onduidelijk.

Populatie-dynamiek soorten

De twee dominante soorten op alle zoetwaterstations zijn *L.hoffmeisteri* en *T.tubifex*.

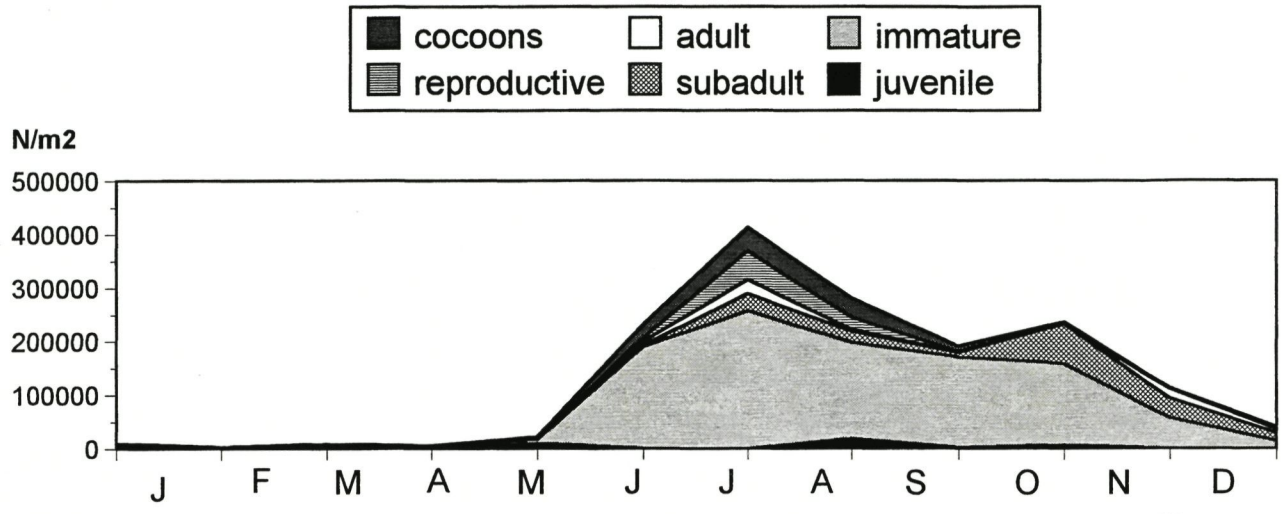
Hoewel van *Tubifex tubifex* nagenoeg het ganse jaar exemplaren van de diverse reproductieve stadia kunnen worden aangetroffen, wijzen duidelijke toenames in het aandeel van bepaalde leeftijdsklasses op twee reproductie-golven (Fig.25 & 26). De eerste juvenielen in april-mei geven aanleiding tot sterk verhoogde aantallen immaturen in juni-juli, kort daarna gevolgd

door hoge aantallen adulten. De piek in reproducerende exemplaren (met eieren en/of spermatozeugmata) en cocons vinden we voornamelijk in juli-augustus, zodat een nieuwe golf van juvenielen in de monsters kan worden geteld in deze zomermaanden (Appels: juli = 32.000 juvenielen.m^{-2}; Ballooi: augustus = 20.000 juv.m^{-2}). Deze tweede generatie juvenielen groeit op tot immaturen en wordt 2-3 maand later adult (Appels: september; Ballooi: november). Een beperkt deel hiervan reproduceert tijdens de wintermaanden en vormt hiermee vermoedelijk de basis voor een nieuwe generatie in het vroege voorjaar.



Figuur 25. Seizoenaal verloop in densiteit van T.tubifex *op het zoetwatergetijstation Appels.*
Figure 25. Seasonality in density of* T.tubifex *on the freshwater tidal Appels station.

De situatie te Mariekerke is in grote trekken vergelijkbaar, alleen is de winterpiek hier veel belangrijker dan die in de zomer.

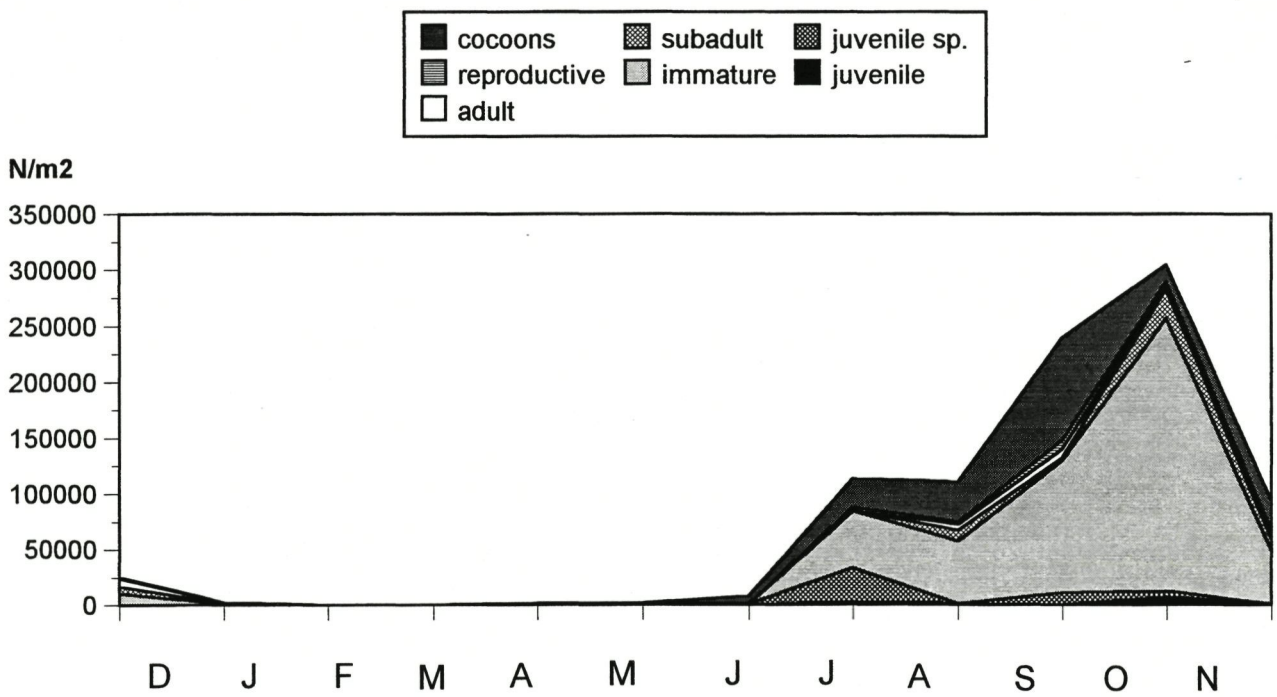


Figuur 26. Seizoenaal verloop in densiteit van T.tubifex *op het zoetwatergetijstation Ballooi.*
Figure 26. Seasonality in density of* T.tubifex *on the freshwater tidal Ballooi station.

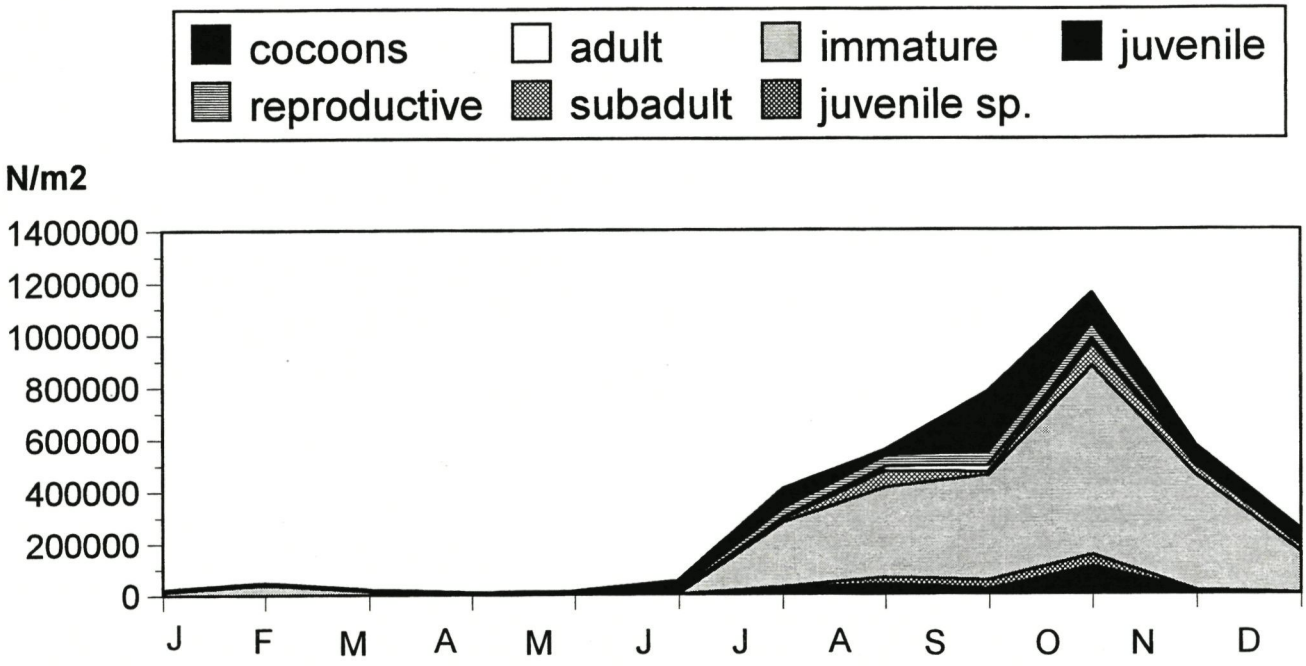
Bij *Limnodrilus hoffmeisteri* komt de reproductie heel wat trager op gang dan bij *T.tubifex* . Pas in juli-augustus worden verhoogde aantallen immaturen aangetroffen (Fig. 27 & 28), leidend tot adulten in augustus-september, die reproduceren in september-oktober (cfr. ook cocons massaal). Slechts een zeer beperkt deel van die generatie lijkt te kunnen doorgroeien tot adulte exemplaren in de winter en tot reproductief actieve individuen in het daaropvolgende voorjaar. Het zijn vermoedelijk deze wormen die de eerste grotere golf juvenielen doen verschijnen vanaf juli.
Samengevat kunnen we stellen dat ook *L.hoffmeisteri* twee generaties per jaar vertoont, maar dat de reproductieperiode met 1-2 maand verlaat is t.o.v. *T.tubifex*.

Te Mariekerke lijkt de wintergeneratie aan belang te hebben gewonnen t.o.v. de zomergeneratie, een situatie die ook al werd vastgesteld voor *T.tubifex*. Het bufferend effect van bovenstaand water (versus bevriezen slik) en de vermoedelijk lagere predatie door vogels (cf. verder) tijdens het winterhalfjaar kunnen daartoe hebben bijgedragen. Een mogelijk gevolg hiervan is dat de subtidale waters van de zoete Zeeschelde wel eens zouden kunnen fungeren als reserve-stocks voor de tijdens de winter sterk gedecimeerde wormenpopulaties op de intertidale slikken. Een bijkomende aanwijzing hiervoor komt voort uit de waarnemingen tijdens de winter 1996-1997 op de Ballooi. Toen lagen de slikken van de zoete Zeeschelde er gedurende 2 weken (tot 10 januari) hard bevroren bij, bovendien bedekt met soms metershoog opgestuwde pakken ijs. Op 15 januari was het reeds enkele dagen lichtjes aan het dooien (dagmaxima van +1 tot +5°C) en bleek bij visuele inspectie een duidelijke gradiënt in overleving van wormen langsheen de helling van het slik: het laag intertidaal was volledig ontdooid en bevatte 'normale' aantallen wormen, het hoog intertidaal was nog volledig bevroren, waaruit vermoedelijk moet worden afgeleid dat (nagenoeg) alle wormen

hier waren verdwenen. Bij een proefbemonstering op het Ballooi-station (TAW+2,1 m) werd vastgesteld dat in de ontdooide bovenste 3,5 cm vrijwel geen grote wormen aanwezig waren, maar dat toch reeds dichtheden van 20.000.m^{-2} aan kleinere tubificiden konden worden genoteerd ! Gezien dit deel van het slik enkele dagen voorheen volkomen bevroren was tot op grote diepte, is hier duidelijk sprake van recolonisatie vanuit andere (deel)gebieden. Hogere delen van zoetwaterslikken kunnen dus op enkele dagen tijd d.m.v. drift vanuit lager gelegen delen worden gehercoloniseerd. Een gelijkaardige conclusie volgt uit de aanwezigheid van (zij het kleine aantallen) tubificiden op zes punten langsheen een verticaal profiel op het Ballooi-slik en drie punten op het Notelaar-slik in april 1997 (Dethier, 1997). Dat drift van oligochaeten als fenomeen werkelijk plaatsgrijpt in de Zeeschelde blijkt uit maandelijks of tweemaandelijks genomen planktonmonsters in de periode augustus 1995 - juni 1996 (mededeling M.Tacx/R.Van Wiegelen). Bij deze bemonsteringen werden gemiddeld 14 oligochaeten per 50 l oppervlaktewater aangetroffen, d.i. 28.000 ex/100 m^3.

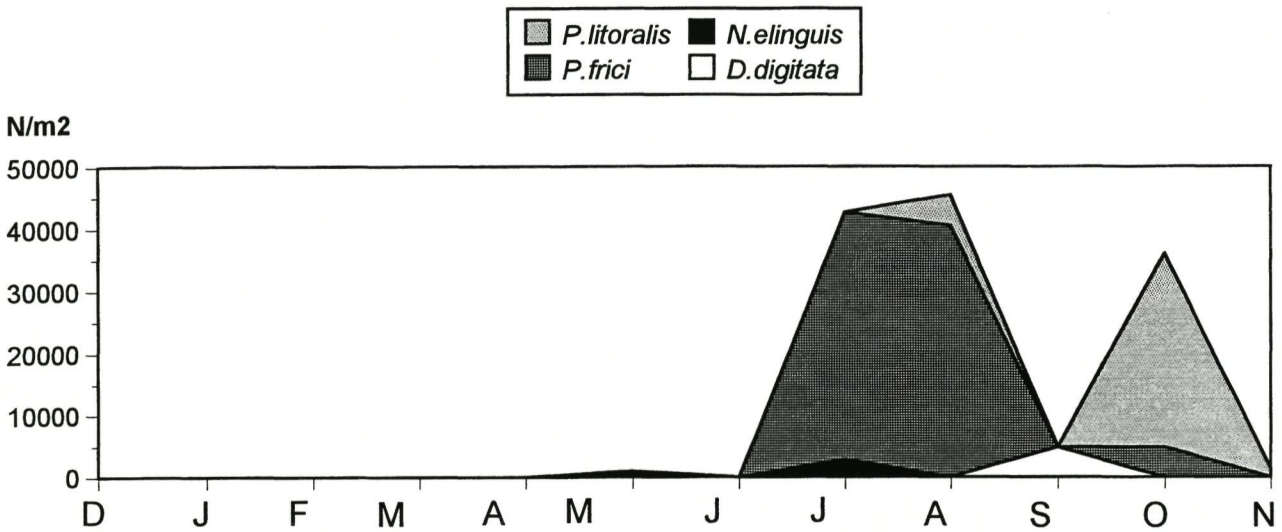


Figuur 27. Seizoenaal verloop in densiteit van L.hoffmeisteri *op het zoetwatergetijstation Appels.*
Figure 27. Seasonality in density of* L.hoffmeisteri *on the freshwater tidal Appels station.



Figuur 28. Seizoenaal verloop in densiteit van L.hoffmeisteri *op het zoetwatergetijstation Ballooi.*
Figure 28. Seasonality in density of* L.hoffmeisteri *on the freshwater tidal Ballooi station.

De belangrijkste zoetwaternaididen worden op Appels aangetroffen tussen mei en oktober (Fig. 29), d.i. een periode waarin t.h.v. het bemonsteringspunt een min of meer dichte groene algenmat kan worden waargenomen op het slik. Als eerste relatief weinig abundante soort verschijnt *Nais elinguis* (mei-juli), gevolgd door *Paranais frici* (juli-augustus), *D.digitata* (september) en *P.litoralis* (vnl.oktober).



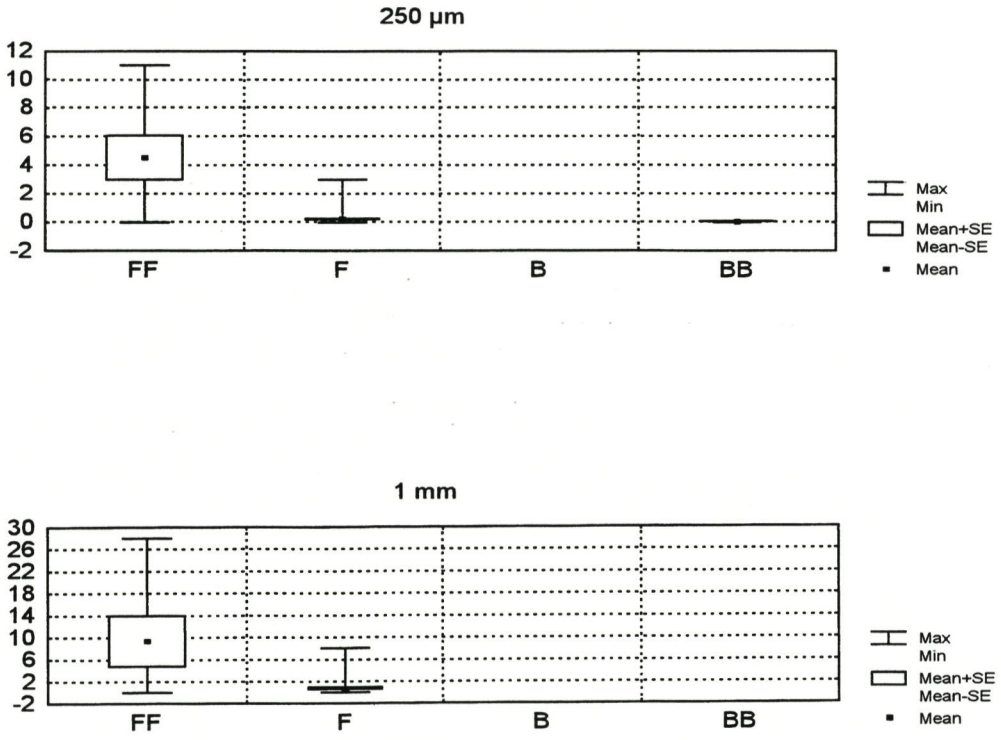
Figuur 29. Seizoenaal verloop in densiteit van Naididae op het zoetwatergetijstation Appels.
Figure 29. Seasonality in density of Naididae on the freshwater tidal Appels station.

Epizoïsche organismen

Op de staarteinden van zoetwater-oligochaeten werden regelmatig epizoïsche ciliaten aangetroffen, behorende tot de familie Vorticellidae. De frequenties nemen toe stroomopwaarts met in de compartimenten nabij Gent (FF) waarden van 4% (250µm) tot 9% (1mm). In de zuurstofarme zoetwaterzone (F) hebben minder dan 0,5% epizoïsche Vorticellidae en in het brakwaterdeel ontbreken deze klokdiertjes volledig (Fig.30).

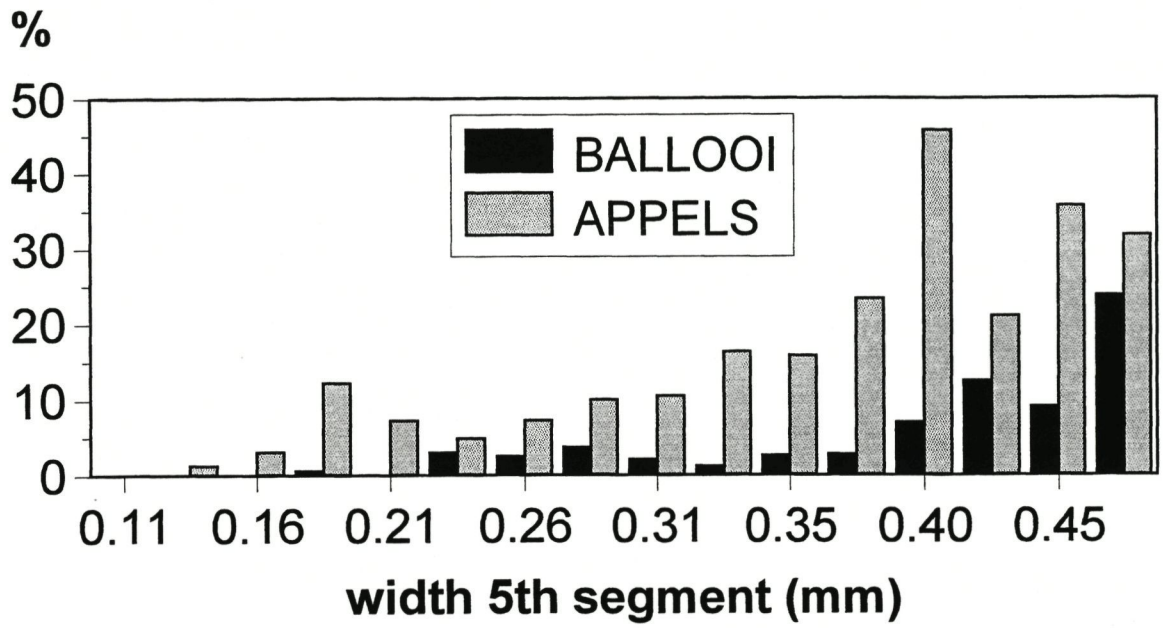
Grote wormen zijn vaker 'bezet' dan kleinere exemplaren, wat o.a. blijkt uit het verschil tussen de 250µm en 1mm-fracties (Fig.30). Uit Fig.31 blijkt een lineair verband te bestaan tussen de lengte van de worm (hier voorgesteld d.m.v. de afgeleide breedte van het vijfde segment) en de kans op ciliatenbezetting en dit zowel voor de wormen aangetroffen op het Appelsslik als die op de Ballooi. Dit wordt tevens vertaald in een hogere bezetting bij oudere wormen: pas uit de cocon geslopen juvenielen bezitten nooit ciliaten, adulte exemplaren halen de hoogste waardes (Fig. 32 & 33). Voorts is de bezettingsfrequentie ook

sterk afhankelijk van het soort oligochaet: voor de gecombineerde Appels- en Ballooigegevens vinden we in dalende volgorde van gevoeligheid: *L.udekemianus* (39%), *T.tubifex* (11%), *L.profundicola* (3%), *L.hoffmeisteri* (0%) en *L.claparèdeianus* (0%). Vermoedelijk speelt hier het effect van het gedrag een belangrijke rol, met grotere soorten die hun staarten verder uit het substraat steken om via 'dansbewegingen' maximale zuurstofvoorziening te genereren, als meer geschikte substraten.
Vorticellidae werden nagenoeg uitsluitend aangetroffen in de periode juli tot november. Ze waren vooral opvallend aanwezig op hoger gelegen stations met slibrijke sedimenten.

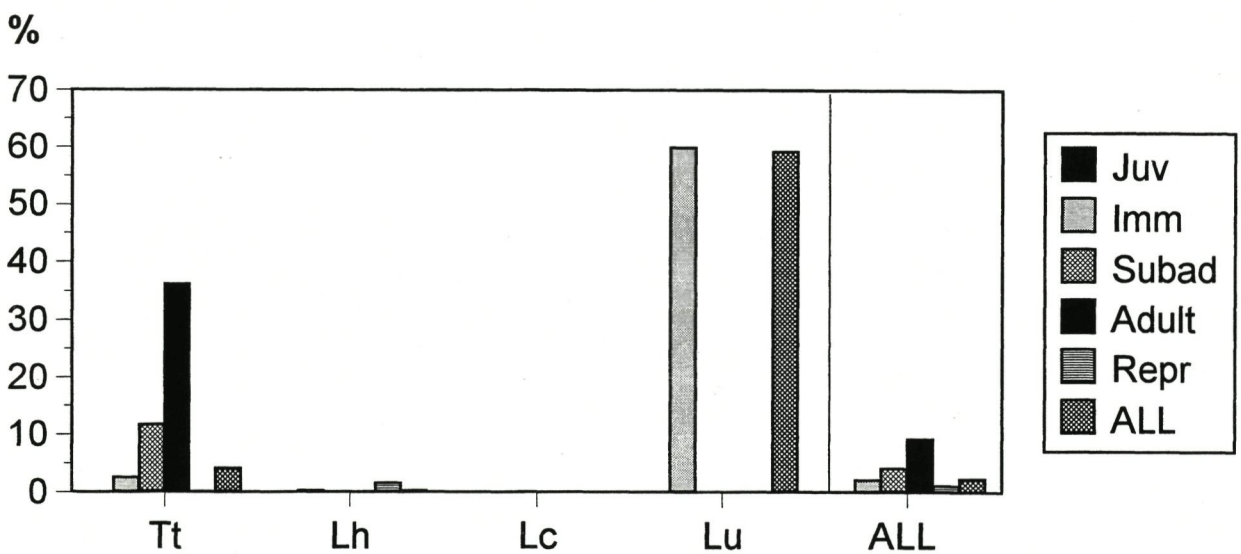


Figuur 30. Mate van bezetting (%) van staarten van oligochaeten met epizoïsche ciliaten (Vorticellidae) uitgedrukt per sectie (FF,F,B,BB) en per fractie (250 µm, 1 mm).

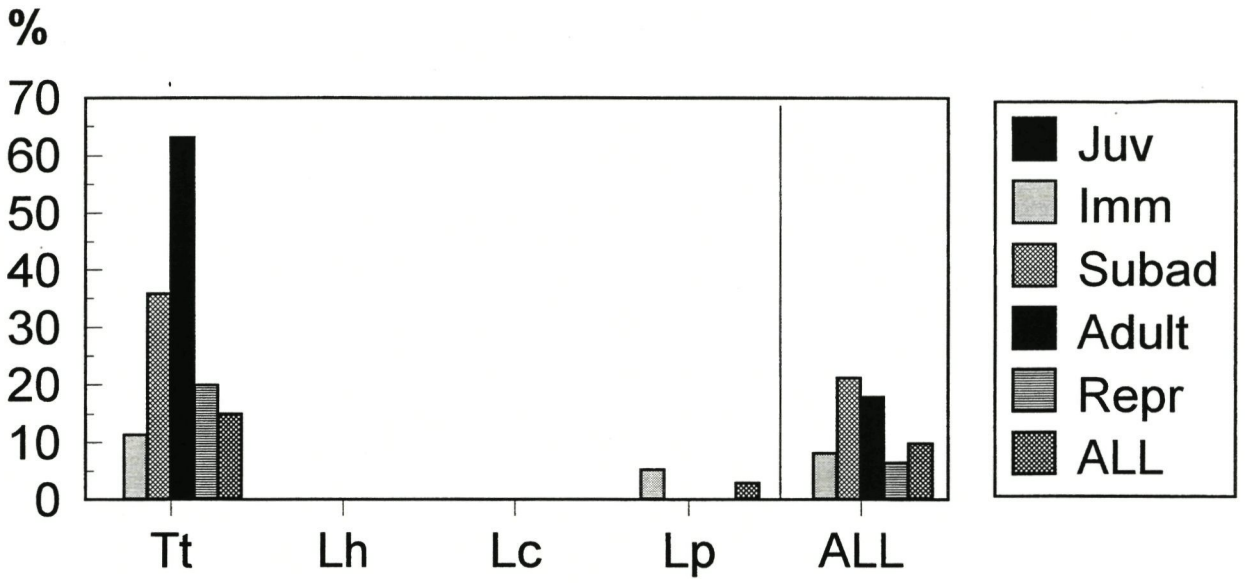
Figure 30. Infestation rates (%) of oligochaete tails with epizoic ciliates (Vorticellidae) per section (FF,F,B,BB) and per fraction (250 µm, 1 mm).



Figuur 31. Correlatie tussen breedte V^e segment en ciliatenbezetting voor station Appels en Ballooi.
Figure 31. Correlation of width V^th segment and infestation rate with ciliates on station Appels and Ballooi.



Figuur 32. Leeftijdsspecifieke ciliatenbezetting uitgedrukt per soort voor het Ballooi station.
Figure 32. Age-specific infestation rate with ciliates per species on the Ballooi station.



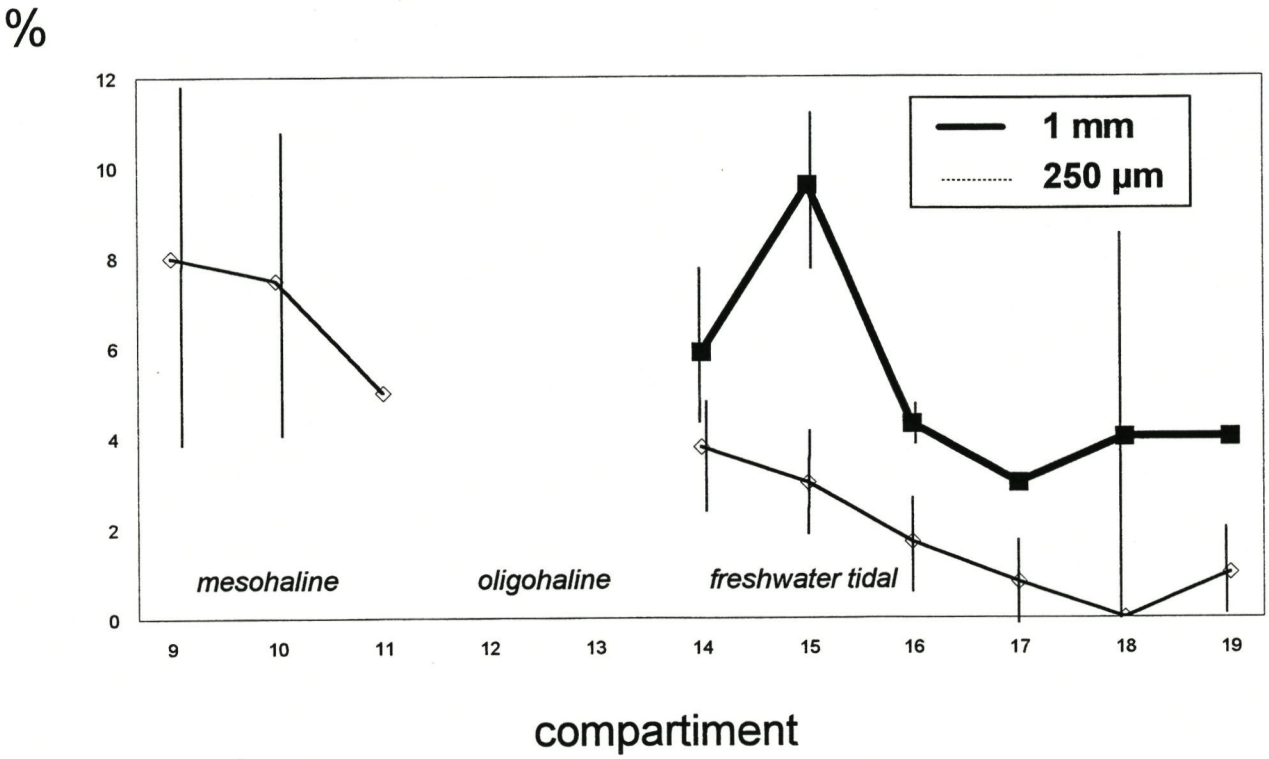
Figuur 33. Leeftijdsspecifieke ciliatenbezetting uitgedrukt per soort voor het Appels station.
Figure 33. Age-specific infestation rate with ciliates per species on the Appels station.

Conclusie: Vorticellidae komen vrij frequent voor op staarten van zoetwateroligochaeten, met een voorkeur voor de grotere exemplaren van *L.udekemianus* en *T.tubifex*, en voor eerder hoog gelegen, slibrijke stations van het meest stroomopgelegen deel van de zoete Zeeschelde.

Regeneratie

Eén van de merkwaardige bevindingen uit de resultaten van de ruimtelijke bemonstering in het najaar van 1996 was dat de regeneratie-rate van Oligochaeta in de Zeeschelde lijkt toe te nemen met toenemende saliniteit en bovendien groter is bij de 1mm fractie dan bij de 250 µm fractie (Fig.34). Dit zou kunnen wijzen op een toenemende impact van 'tail-cropping' door vissen in stroomafwaartse richting. Immers, van de visfauna in de Zeeschelde is gekend dat populaties abundanter zijn in de richting van de Nederlandse grens (Maes, 1997).
Overigens bleek geen enkel van de twintig gecontroleerde exemplaren van *L.hoffmeisteri* in de zuurstofdeficiënte oligohaliene zone (B) - waar de visfauna nagenoeg volledig ontbreekt - tekenen van regeneratie te vertonen, dit in fel contrast met acht van de elf individuen in de

mesohaliene zone, die hierop konden worden gecheckt (in dit laatste gebied zijn wel aanzienlijke vispopulaties vastgesteld: Maes, 1997).

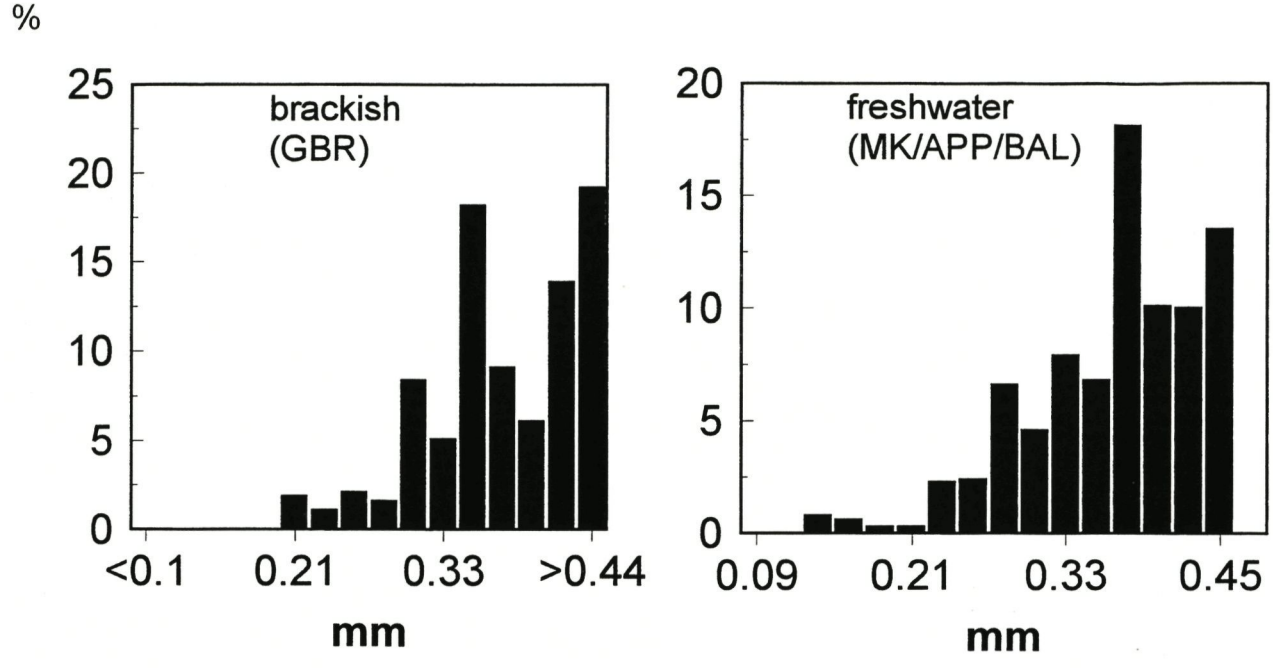


Figuur 34. Regeneratiefrequentie bij oligochaeten, zoals aangetroffen bij een ruimtelijke bemonstering van de Zeeschelde in september/oktober 1996.

Figure 34. Regeneration rate of oligochaetes, as found during a spatial sampling campaign of the Zeeschelde in September/Oktober 1996.

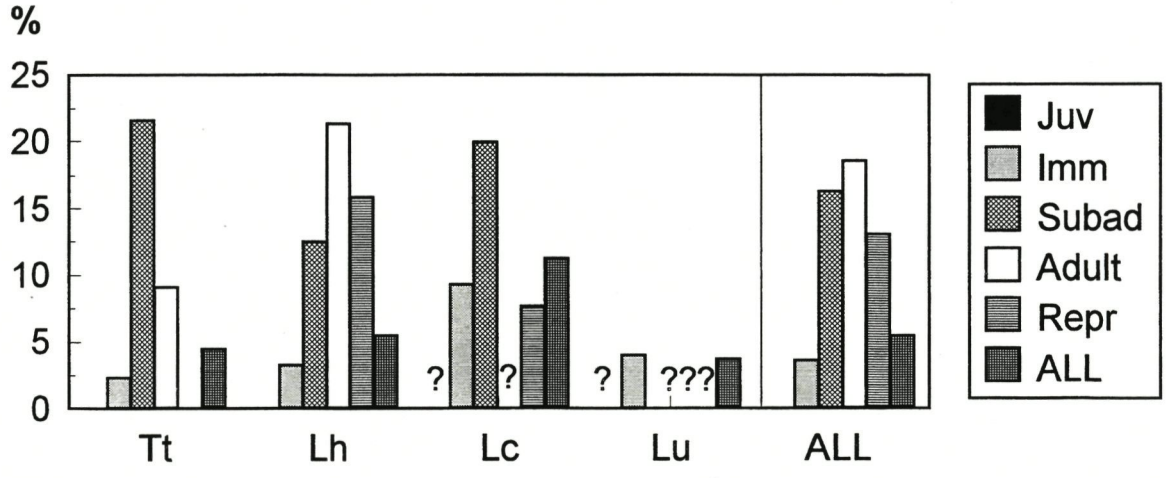
Bij nader toezien bleken beide trends bij deze momentopname echter ook sterk beïnvloed door verschillen in soortensamenstelling: hoge waarden worden gevonden bij *T.tubifex* (5-10%) en *H.costata* (10%), lage waarden bij *Limnodrilus*-soorten (1-5%) en geen exemplaren met geregenereerde staarten konden worden vastgesteld bij *T.heterochaetus* en *P.litoralis*.

Het feit echter dat deze soortsverschillen deels vervielen (wel nog steeds hogere waarden bij *H.costata* vergeleken met *T.heterochaetus* bijvoorbeeld) bij een analyse van de maandelijks bemonsterde stations wees dan weer veeleer op een grootte-effect, dan wel een soortseffect: soorten die tijdens de momentopname van de ruimtelijke bemonstering een bepaalde grootte hadden bereikt zouden bijvoorbeeld gevoeliger kunnen geweest zijn voor 'tail-cropping' (en dus herkenbaar zijn als 'staartgeregenereerde' exemplaren). Dit grootte-effect, met meer kans op regeneratie bij grotere exemplaren, kan inderdaad treffend worden geïllustreerd a.d.h.v. Fig.35, en dit zowel voor de drie zoetwater- als voor het brakwaterstation. Grotere oligochaeten zijn immers niet alleen vatbaarder voor tail-cropping (kleine wormpjes worden vaak in hun geheel ingeslikt en dus niet meer teruggevonden als 'geregenereerd'), ze hebben door hun langere levensduur ook al meer kans gehad op staartverlies, en dus regeneratie. Analoog bezitten oudere exemplaren vaker een nieuwe staart dan jonge (Fig.36).



Figuur 35. Regeneratiefrequenties bij tubificide oligochaeten in functie van de breedte van het V^e segment, voor het brakke GBR station en de drie maandelijks gevolgde zoetwatergetijdestations (Mariekerke, Appels en Ballooi).

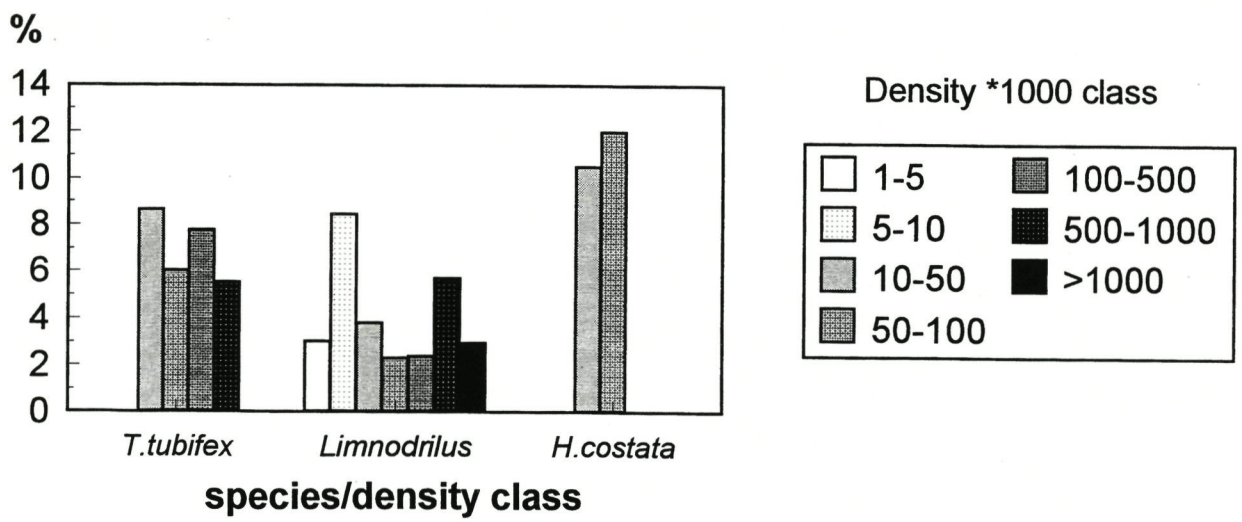
Figure 35. Regeneration rates of tubificid oligochaetes in relation to the width of the V^{th} segment, on the brackish station GBR and the three freshwater stations Mariekerke, Appels and Ballooi.



Figuur 36. Regeneratiefrequenties bij tubificide oligochaeten in functie van de soort en reproductieve leeftijd op het zoetwatergetijdestation Ballooi.

Figure 36. Regeneration rates of tubificid oligochaetes in relation to species and reproductive age on the freshwater tidal station of Ballooi.

Terugkomend op de eerder gedane vaststelling als zouden Oligochaeta meer onderhevig zijn aan tail-cropping naarmate men zich stroomafwaarts begeeft, is het wenselijk na te gaan of dit effect niet indirect is veroorzaakt door een onbekende variabele die net als de saliniteit een gradiënt vertoont in de langsrichting van de Zeeschelde. In dit verband blijken noch de totale densiteit van de aanwezige wormen (Fig.37), noch het sedimenttype (Fig.38) van enig belang. Wel is er een duidelijk effect merkbaar van de hoogteligging van het bemonsterde station (Fig.39): zowel bij *T.tubifex* als bij *Limnodrilus* sp. nemen regeneratie-% toe, naarmate men zich van het diepe subtidaal naar hoog intertidaal verplaatst ! (merk op: de 'uitbijter' bij *T.tubifex* in de zone dieper dan -6m, is enkel en alleen te wijten aan één rijk *Tubifex*-station op -10m met hoge regeneratiewaardes). Dit is verrassend temeer daar de hogere delen van de slikken belangrijke recruteringszones zijn voor deze wormen en we hier dus eerder lagere regeneratie-waarden zouden verwachten (cfr. verhoudingsgewijs meer jonge dieren). Dit hoogte-effect is bijgevolg niet te koppelen aan een andere grootte-verdeling van de oligochaeten hier, maar mogelijk is er sprake van een gerichte stijging in predatie-intensiteit met toenemende vrijligging. Een hypothese zou dus kunnen zijn dat de hogere delen van slikgebieden in de Zeeschelde actief worden opgezocht door vissen gedurende hoogwaterperiodes, om zich daar te goed te doen aan de staartuiteinden van de dense matten oligochaeten. Gezien momenteel noch een gedetailleerd beeld van het seizoenale distributiepatroon, noch kennis voorhanden is m.b.t. tidale verticale en horizontale migraties van de visfauna in de zoete Zeeschelde, kan niet gecontroleerd worden of er enige overeenkomst bestaat in deze patronen en die van de hoger geschetste regeneratie-cijfers.

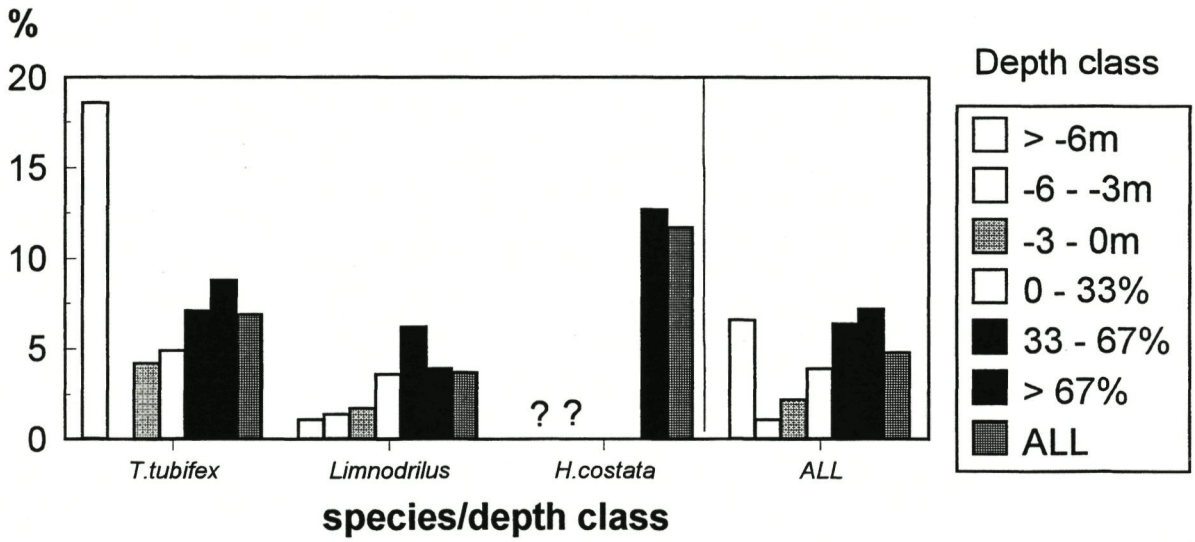


Figuur 37. Regeneratiefrequenties bij tubificide oligochaeten in functie van de aanwezige densiteit aan tubificiden bij een ruimtelijke bemonstering van de Zeeschelde in september/oktober 1996.

Figure 37. Regeneration rates of tubificid oligochaetes in relation to the total density of tubificids during a spatial sampling campaign of the Zeeschelde in September/Oktober 1996.

Figuur 38. Regeneratiefrequenties bij tubificide oligochaeten in functie van sedimenttype bij een ruimtelijke bemonstering van de Zeeschelde in september/oktober 1996.

Figure 38. Regeneration rates of tubificid oligochaetes in relation to the kind of sediment during a spatial sampling campaign of the Zeeschelde in September/Oktober 1996.

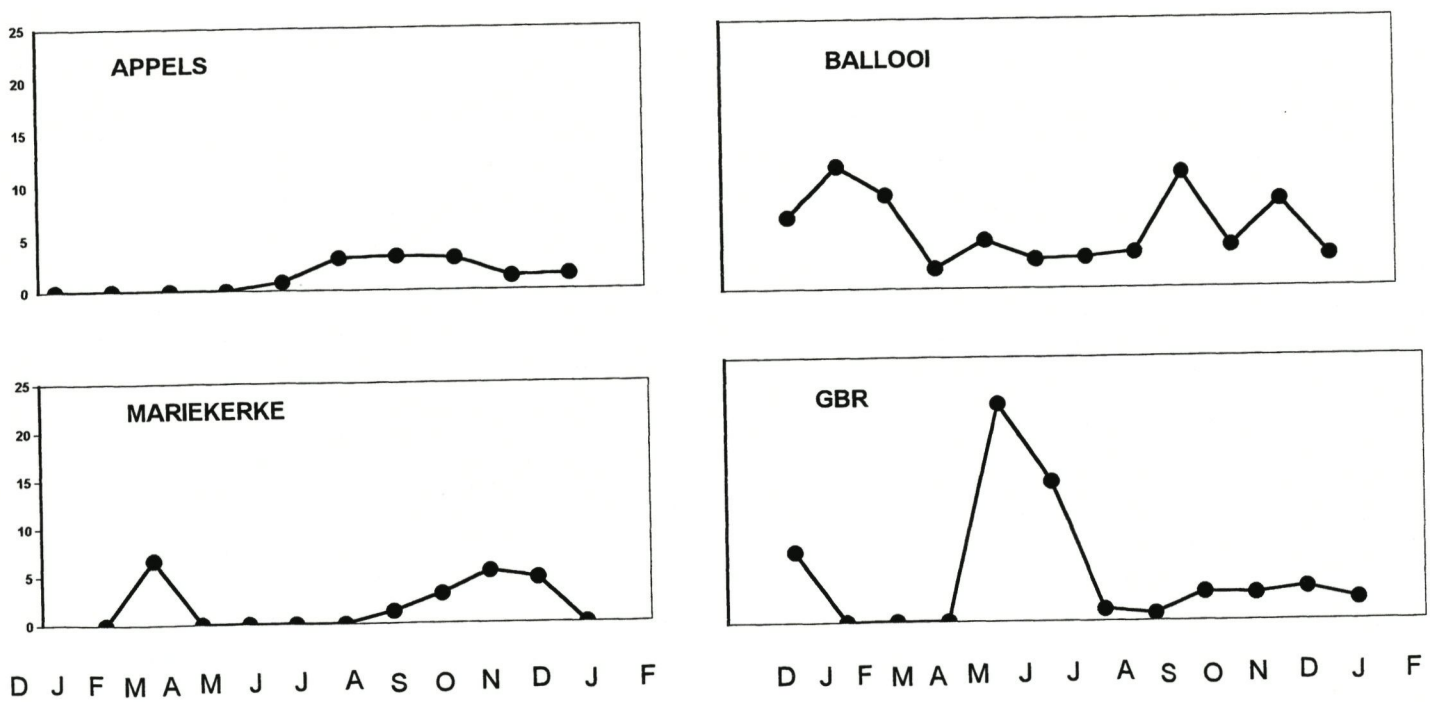


Figuur 39. Regeneratiefrequenties bij tubificide oligochaeten in functie van de expositieduur bij een ruimtelijke bemonstering van de Zeeschelde in september/oktober 1996.

Figure 39. Regeneration rates of tubificid oligochaetes in relation to exposure time during a spatial sampling campaign of the Zeeschelde in September/Oktober 1996.

Uit het temporeel verloop van deze regeneratiewaarden op de vier maandelijks gevolgde stations (Fig.40) kan worden afgeleid dat:

1) er geen algemeen patroon bestaat geldend voor alle soorten en alle stations.
2) op soortsniveau:
- *T.tubifex* steeds hogere waarden vertoont in zomer/najaar dan in winter/voorjaar (abstractie gemaakt van de zwak onderbouwde aprilpiek op de Ballooi: 3 op 11 exemplaren geregenereerd).
- *H.costata* als brakwatersoort geen regeneratie-exemplaren opleverde in de periode januari-maart, om dan heel snel piekwaardes van 26, resp. 18 % te bereiken in april en mei (met daarna weer een daling naar ca. 4% in zomer/herfst): deze voorjaarspiek in tailcropping valt samen met de reproductief meest actieve, en dus mogelijk (?) de meest kwetsbare periode voor de soort.
- *Limnodrilus* als genus enkel op de Ballooi hogere regeneratiecijfers vertoont, en daarbij eerder hoog scoort in winter/voorjaar dan in zomer/najaar, een omgekeerde situatie dus aan die geschetst voor *T.tubifex.*
3) deze laatste bevindingen er zouden kunnen op wijzen dat predatie, tenminste op *T.tubifex* en de brakwatersoort *H.costata,* voornamelijk optreedt in zomer/najaar, een periode waarin jonge visstadia (belangrijke predatoren van staarteinden oligochaeten) het talrijkst voorkomen.



Figuur 40. Regeneratiefrequentie bij tubificide oligochaeten in functie van de tijd op de vier maandelijks bemonsterde stations in de Zeeschelde.

Figure 40. Regeneration rate of tubificid oligochaetes in relation to season on the four stations sampled every month.

Experimenteel onderzoek naar impact Oligochaeta

In een eerste aanzet tot experimenteel onderzoek werd nagegaan of tubificide Oligochaeta zoals aangetroffen in de slikken van de zoetwatergetijzone van de Zeeschelde, in staat zijn de gelaagdheid van sediment te gaan wijzigen en of hierbij duidelijke toename in 'slijm' t.h.v. het slib kan worden aangetoond. Zo ja kan immers worden aangenomen dat oligochaeten ook een (sterke) impact kunnen hebben op de erodeerbaarheid van fijn slib en zodoende hun eigen microhabitat gunstig dan wel ongunstig kunnen beïnvloeden.

Vraag 1: Kan op een tijdsduur van ca. 60 dagen een grondige herwerking van sedimentlagen worden teweeggebracht door tubificiden in semi-nagebootste Zeeschelde-condities ?

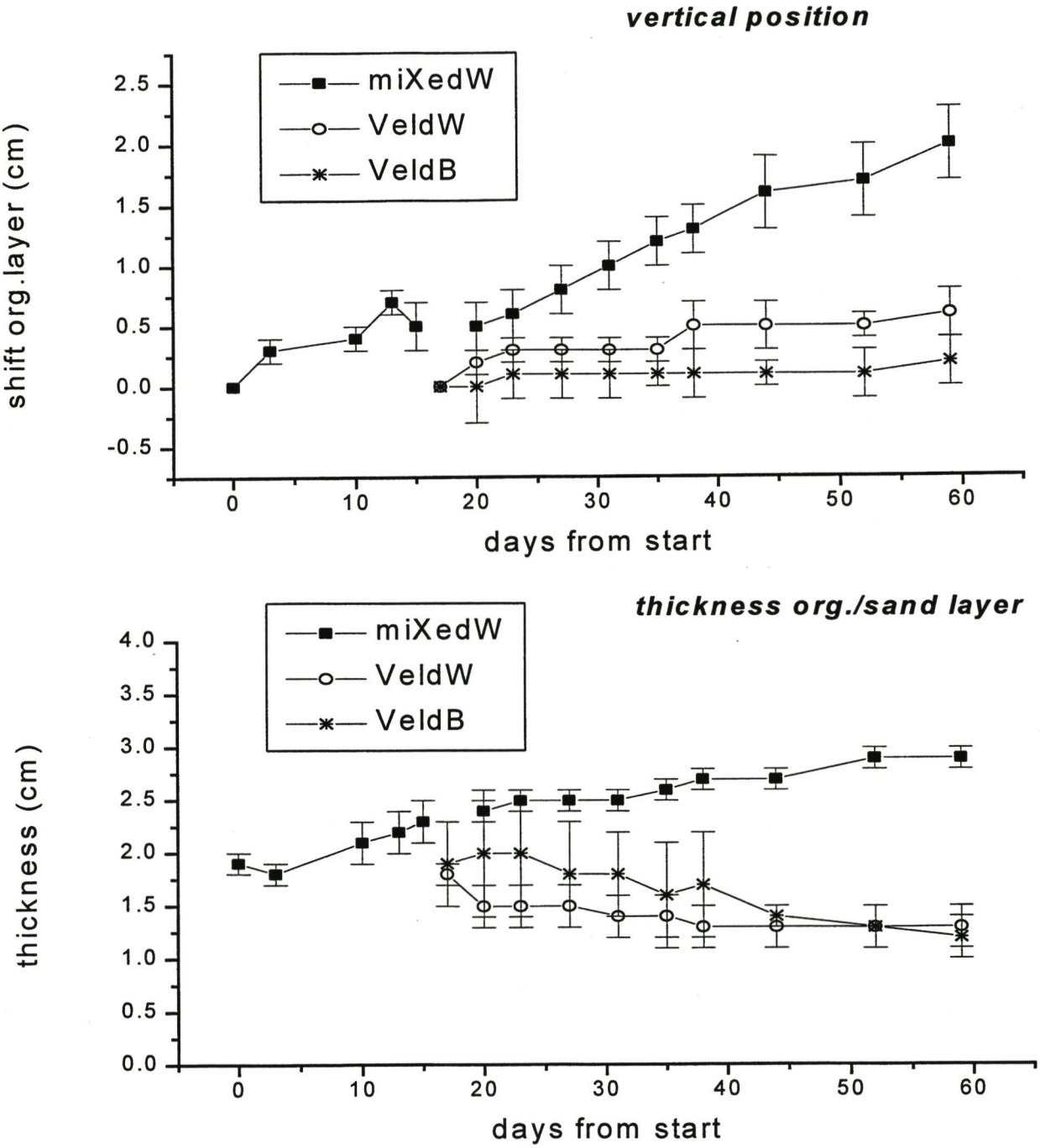
Uit Fig.41a blijkt dat wanneer een organische laag met gekende densiteiten aan wormen (in dichtheden en soortensamenstelling zoals in januari op het Ballooi-slik aangetroffen) wordt geënt in plexi buisjes met gehomogeniseerd Ballooi-sediment, deze organische laag door de wormen geleidelijk aan naar beneden wordt getrokken. De verplaatsing bedraagt ca. 1 cm per maand en is ook na twee maand (bij het beëindigen van het experiment) nog niet ten einde. Niet alleen kon een verdieping van deze organische laag worden vastgesteld, ook bleek de dikte ervan geleidelijk toe te nemen (ca. 1 cm op twee maand tijd). Dat deze verplaatsing en 'verluchting' van de organische laag een actief proces is vanwege de wormen, blijkt uit analoge metingen van een ingeënte zandlaag met/zonder wormen in andere replica's Schelde sediment: hierbij bleek geen noemenswaardige verplaatsing van de zandlaag te zijn opgetreden en was er sprake van een zeer beperkte verdichting, veeleer dan een losser maken van deze ingeënte laag (Fig.41b).

Concluderend kan worden gesteld dat densiteiten aan tubificiden zoals aangetroffen in het zoetwatergetijdegebied van de Zeeschelde, in staat moeten worden geacht organisch aangerijkte lagen actief naar beneden te trekken, waarbij de laag wordt losser gemaakt (doorgraven met gangen en deels gemengd met sediment) en dus mogelijk beter geschikt voor kolonisatie met bacteria. Als deze redenering wordt doorgetrokken zouden tubificiden op deze wijze 'voedselvoorraden' kunnen aanleggen en optimaliseren als substraat voor hun geliefkoosd voedsel, bacteria.

Vraag 2: Zijn veranderingen in sedimentopbouw gedurende de duur van het experiment terug te voeren op de activiteit van de wormen ?

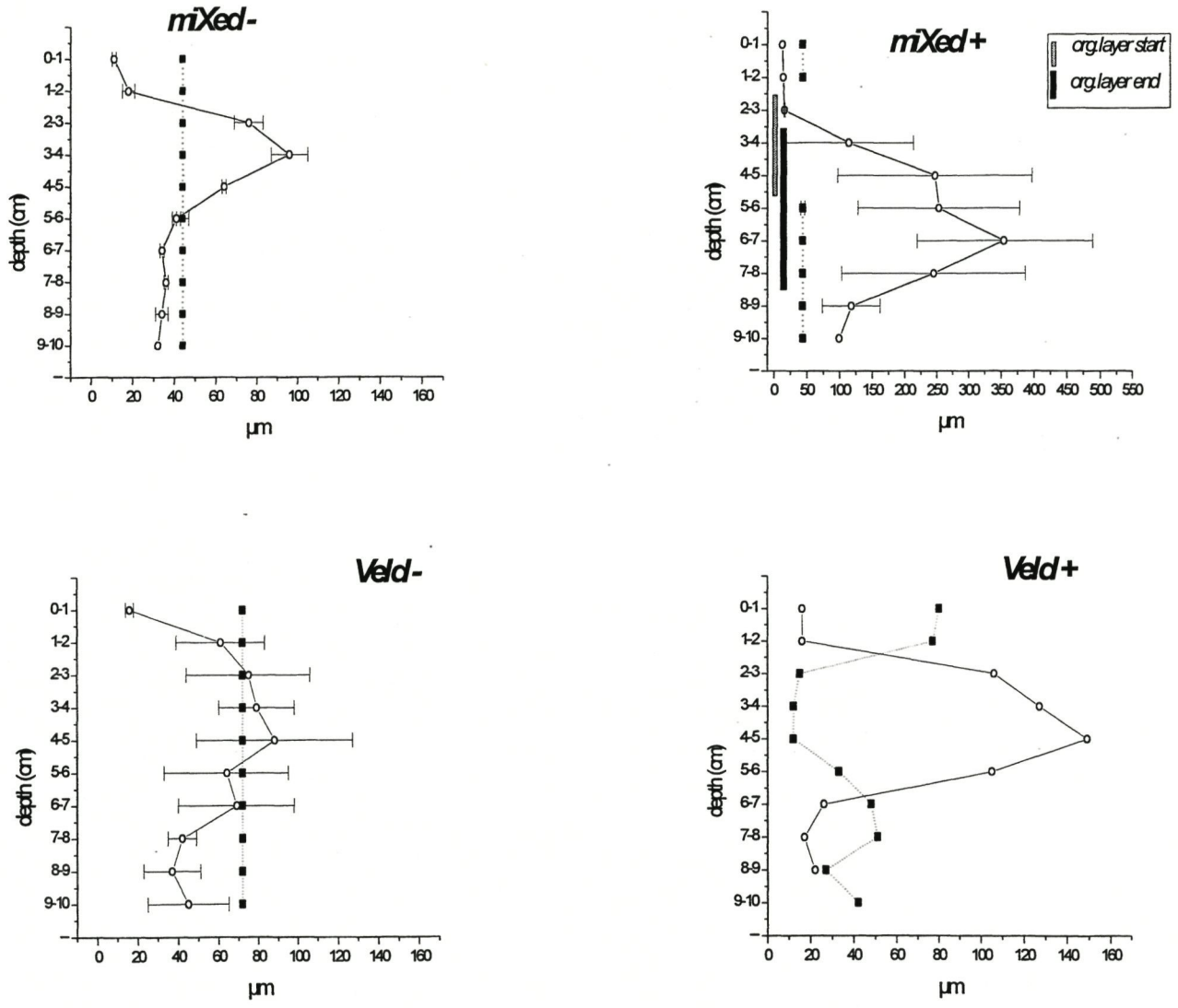
Bij een vergelijking tussen de modi, mediane korrelgroottes en organische gehaltes van de verschillende deellagen in buisjes met en zonder wormen (in praktijk: met sterk gereduceerde aantallen wormen, d.i. ca 1/10 van densiteit 'met') voor en na het experiment, kan geen eenduidig antwoord worden verkregen op deze vraag (Fig.42). In alle proefopstellingen blijkt de toplaag (0-2 cm) duidelijk te zijn gewijzigd in de loop van het experiment: een goed gesorteerd sediment van 80-100 µm heeft plaatsgemaakt voor een minder goed gesorteerd zeer fijn slibbig materiaal (ca. 20 µm). Vermits ook de zogezegd 'wormloze' buisjes toch nog steeds voldoende kleine wormpjes bleken te bevatten, zeker voor een effect in de toplaag (waar deze kleinsten leven), is geen uitsluitsel te geven over wie deze verschuiving in sedimentsamenstelling in de toplaag kan hebben veroorzaakt; immers, naast wormen kan ook een zuurstoftoevoer en lagere stroomsnelheid (zoals voorkomend in de experimentele goot)

hebben geleid tot wijzigingen t.h.v. andere biota (bacteria, diatomeeën,...) in deze toplaag. In dit geval is het niet onmogelijk dat te hoge stroomsnelheden in de Zeeschelde de vorming van een dergelijke fijnslibbige laag verhindert, een laag die zich mogelijk wel kon vormen onder de condities van dit experiment.



Figuur 41. Wijzigingen in de diepte (a) en de dikte (b) van een 'ingeplante' organische laag vs. inerte zandlaag in functie van de tijd, o.i.v. de bioturberende activiteit van tubificide zoetwateroligochaeten (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).

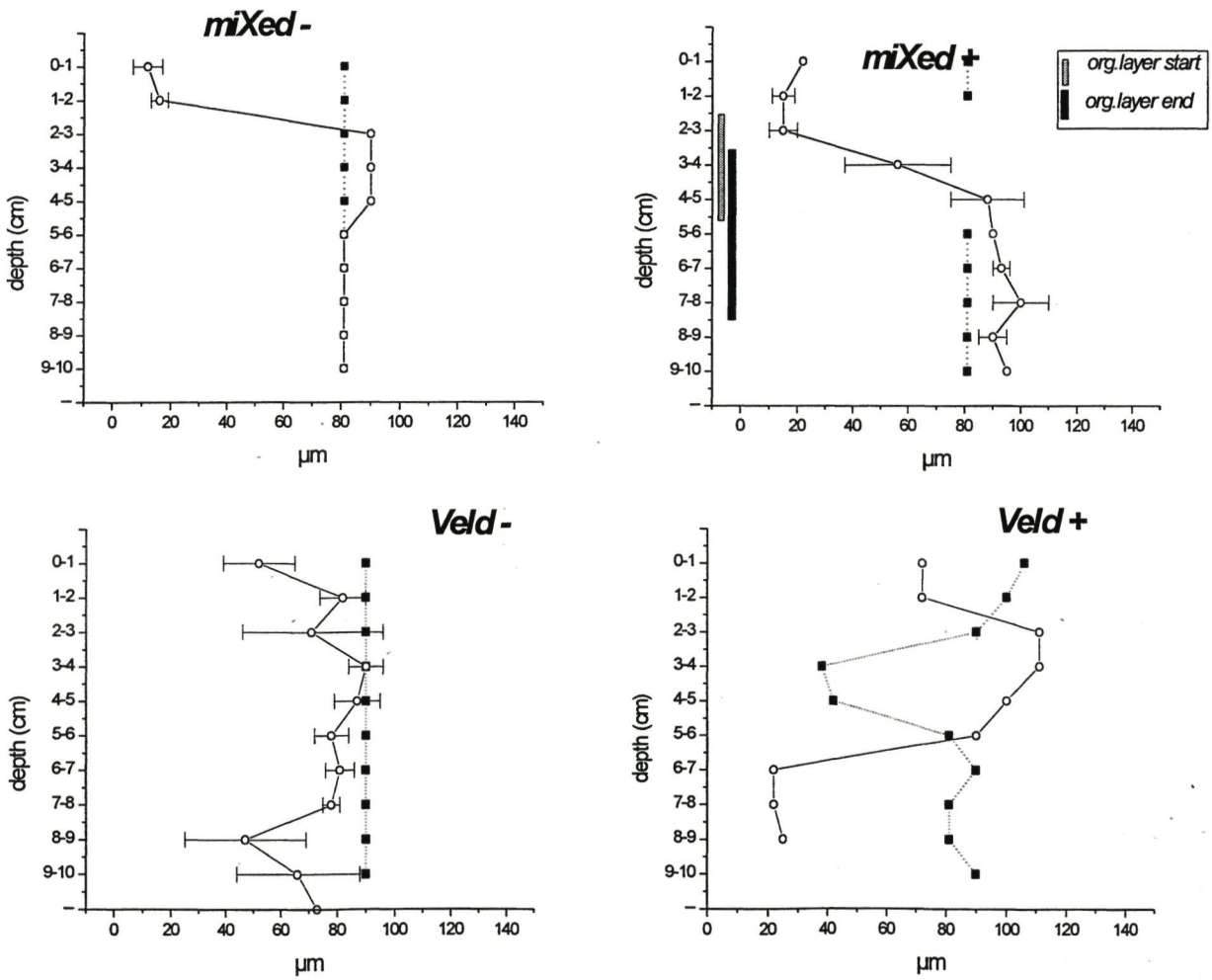
Figure 41. Changes in depth (a) and thickness (b) of an 'implanted' organic layer vs. inert sandlayer in relation to time, through the bioturbating activity of tubificid freshwater oligochaetes (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).



Figuur 42a. Veranderingen in mediane korrelgrootte bij de start (■) en het einde (○) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).

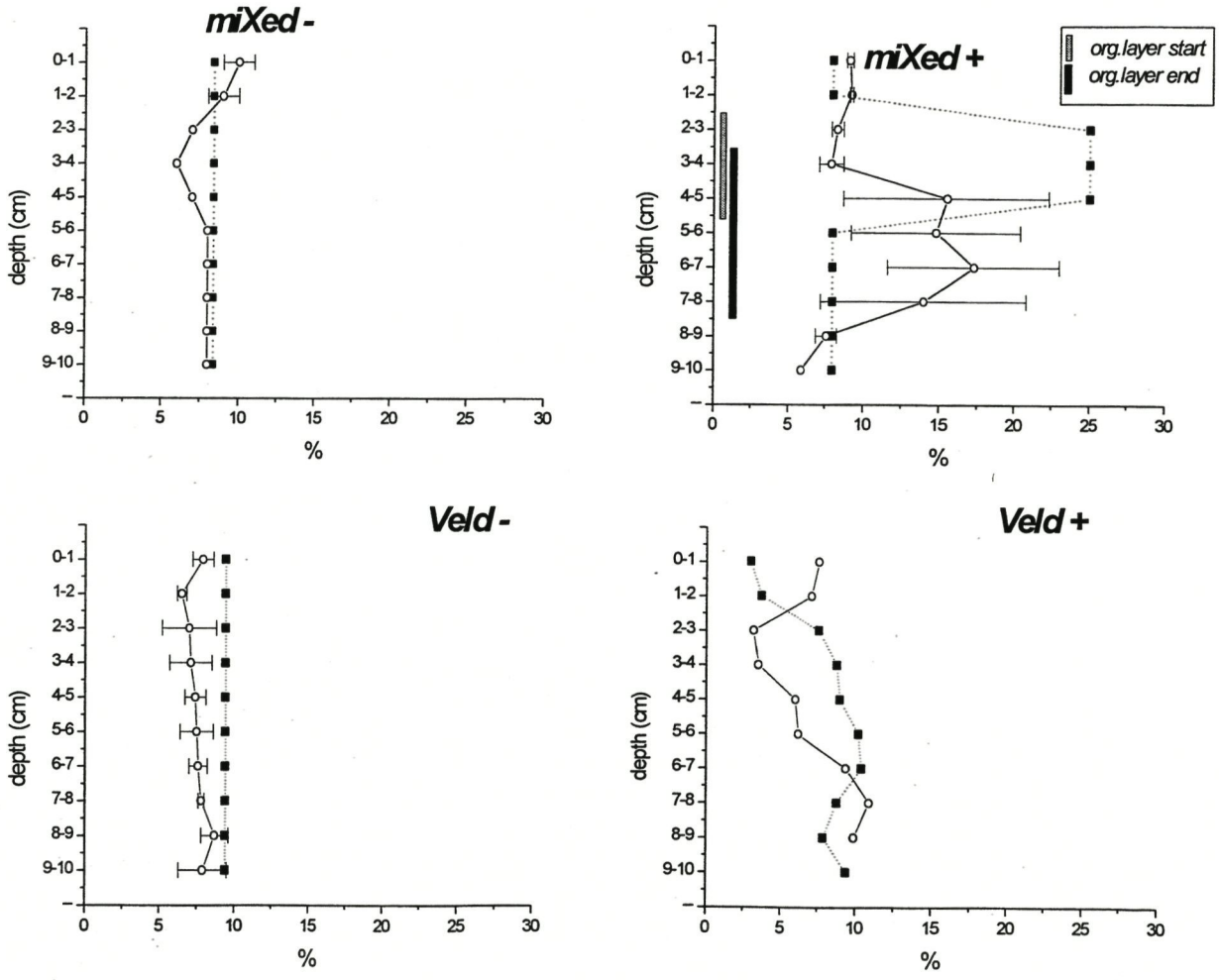
Figure 42a. Changes in median grainsize at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).

Modus (µm)



Figuur 42b. Veranderingen in modus bij de start (■) en het einde (○) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).

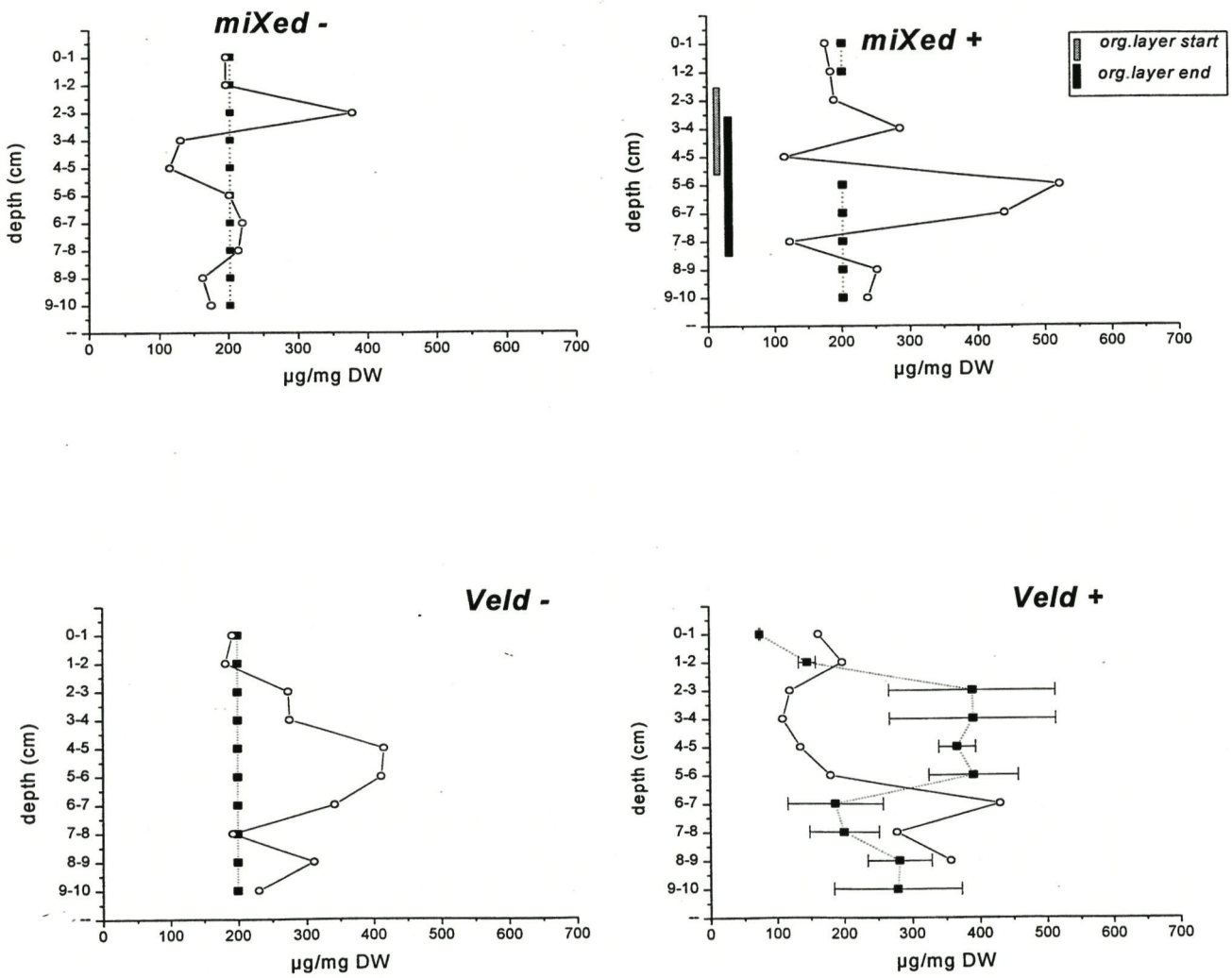
Figure 42b. Changes in modus at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).



Figuur 42c. Veranderingen in organisch gehalte bij de start (■) en het einde (○) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).

Figure 42c. Changes in organic content at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).

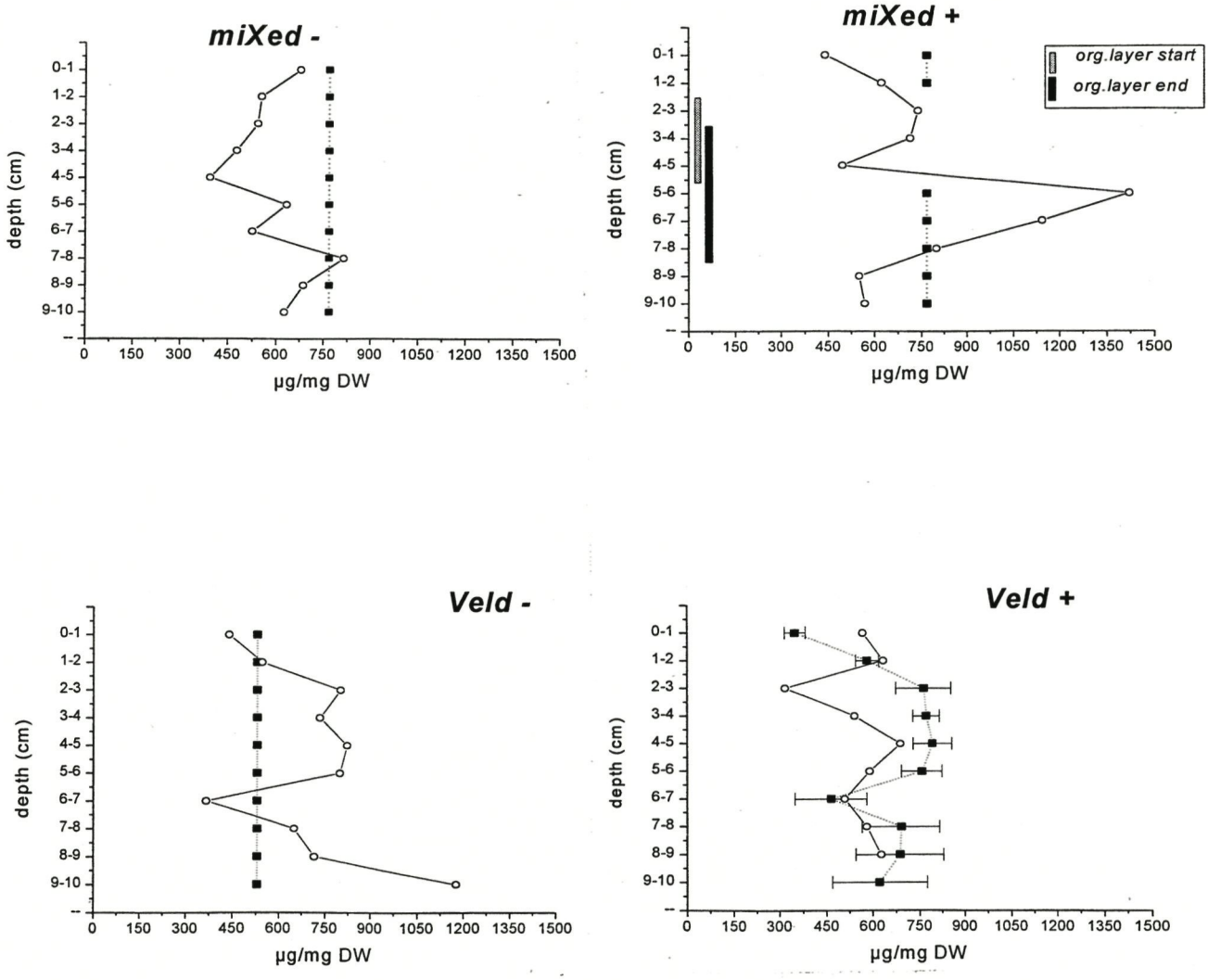
Water eps (µg/mg DW)



Figuur 42d. Veranderingen in water-eps bij de start (■) en het einde (○) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).

Figure 42d. Changes in water-eps at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).

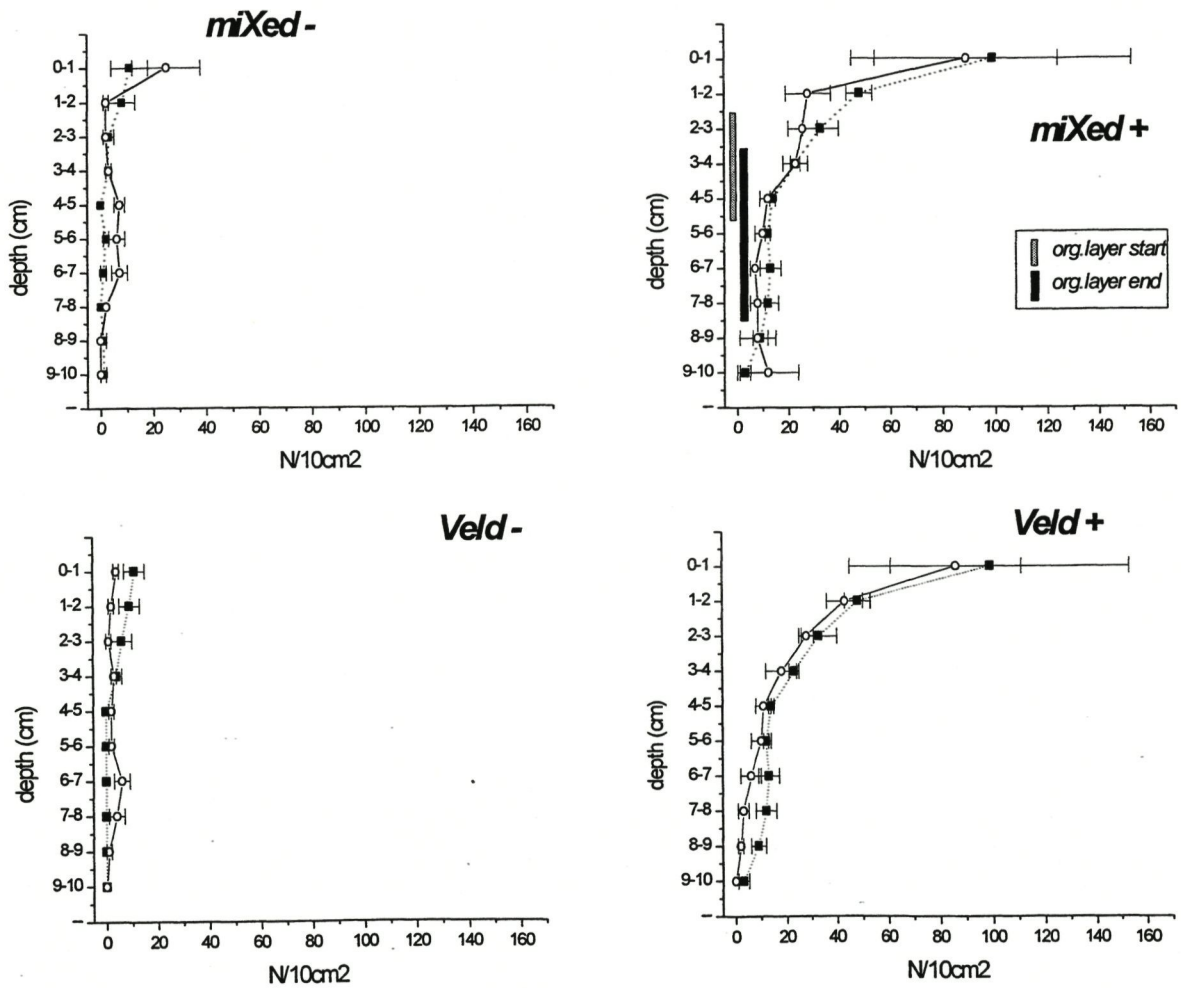
EDTA eps (µg/mg DW)



Figuur 42e. Veranderingen in EDTA-eps bij de start (■) en het einde (○) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).

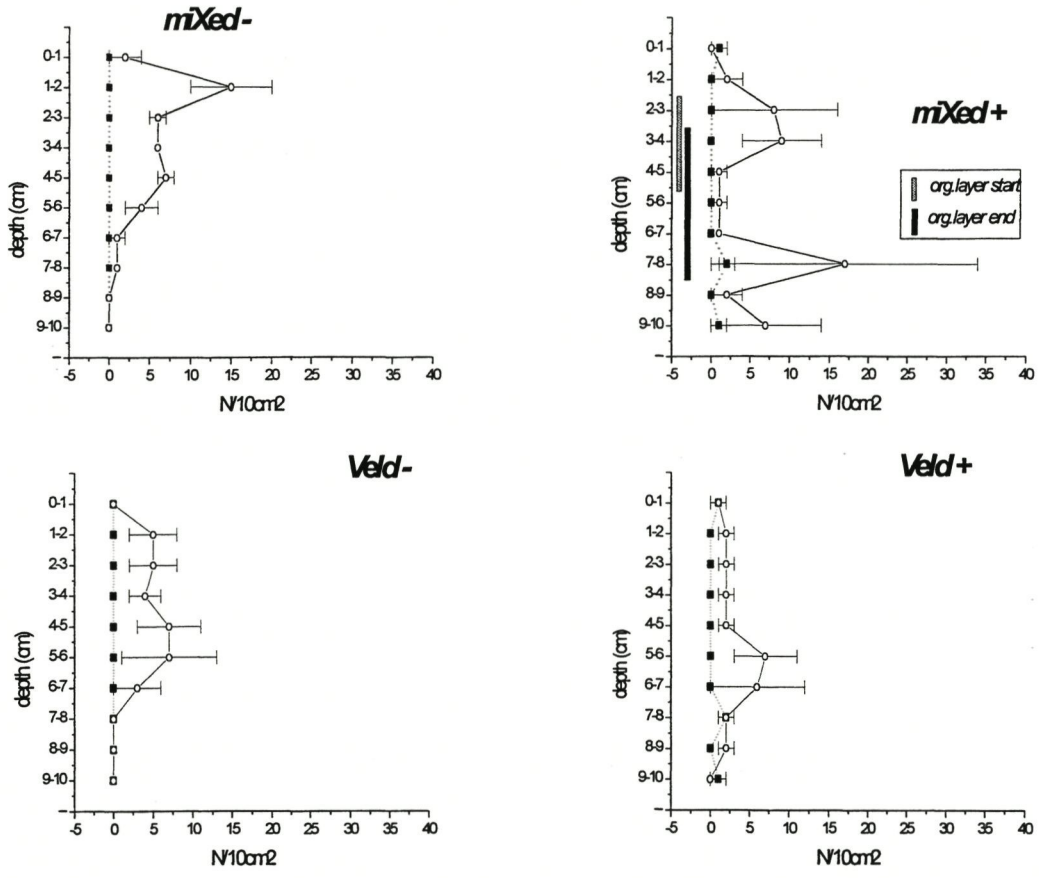
Figure 42e. Changes in EDTA-eps at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).

Total nr. oligochaetes



Figuur 42f. Veranderingen in dichtheid oligochaeten bij de start (■) en het einde (○) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).

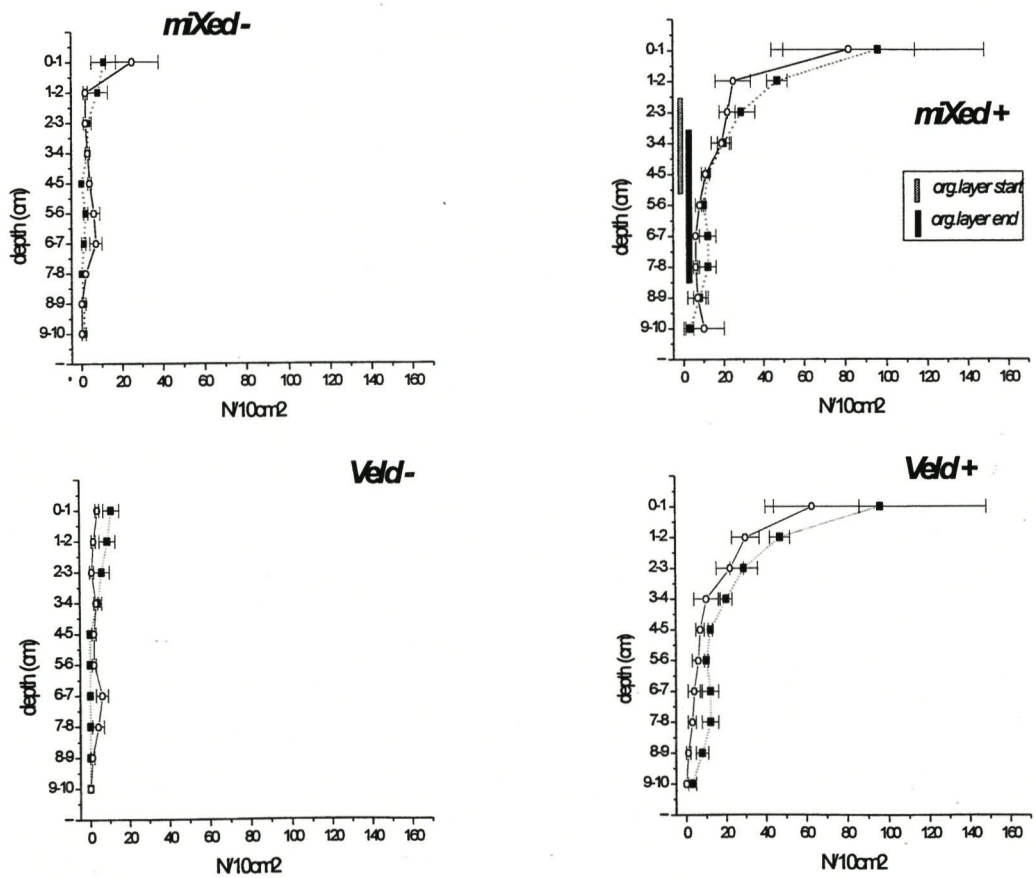
Figure 42f. Changes in density oligochaetes at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).



Figuur 42g. Veranderingen in aantal kokons bij de start (■) en het einde (○) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).

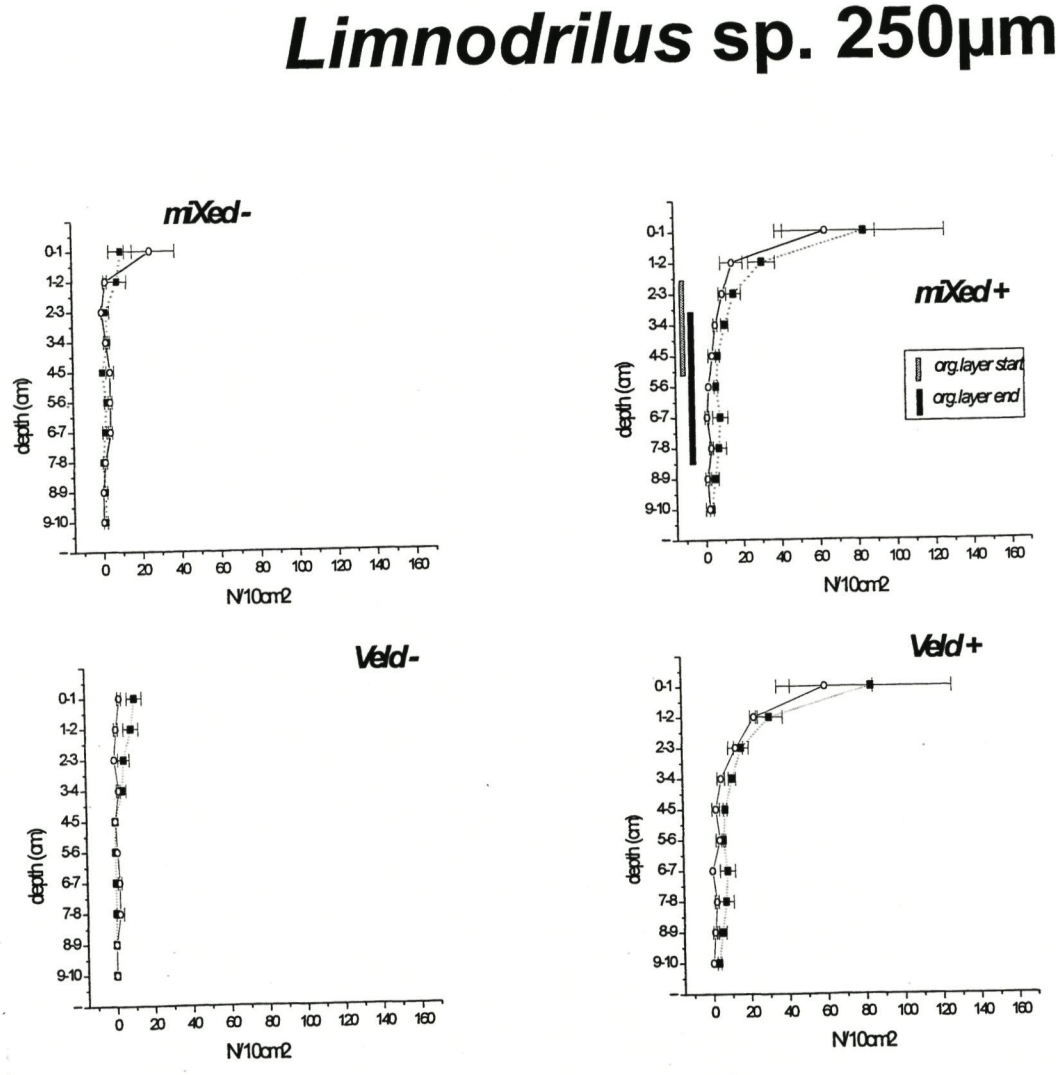
Figure 42g. Changes in number of cocoons at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).

Limnodrilus sp. total



Figuur 42h. Veranderingen in totale dichtheid Limnodrilus *sp.bij de start (■) en het einde (○) van het Experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).*

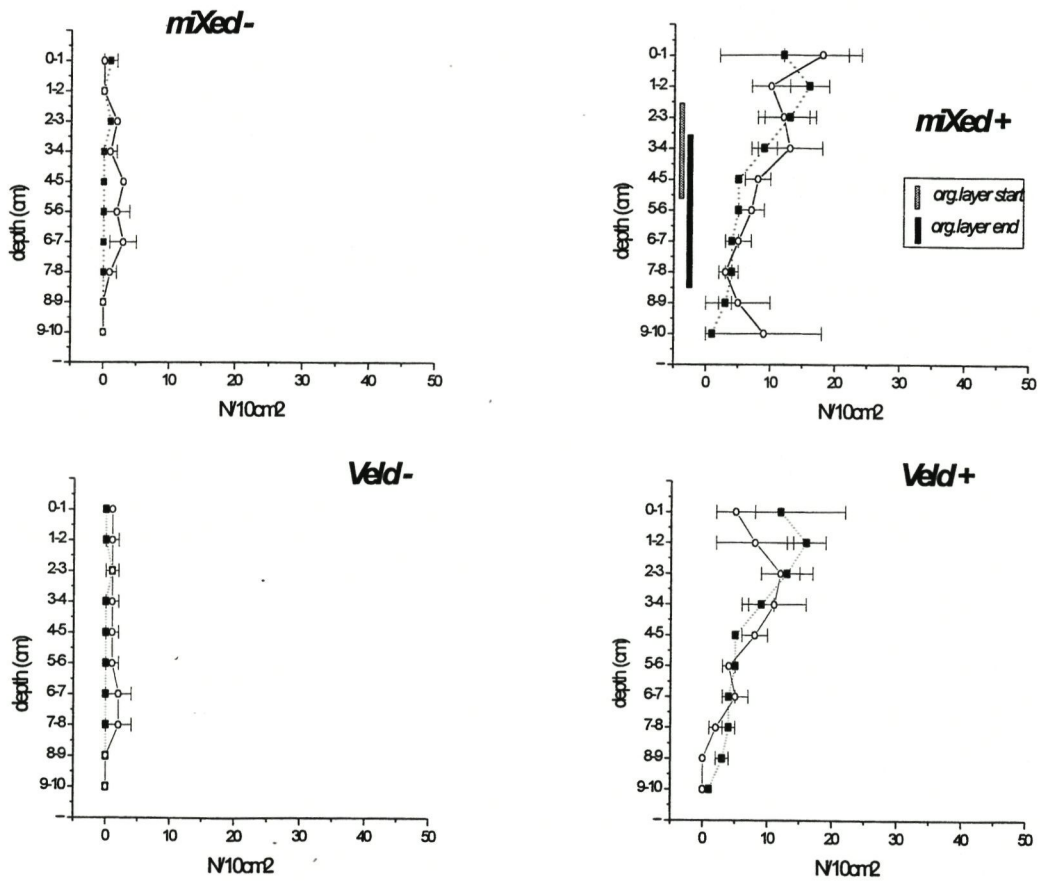
Figure 42h. Changes in total density **Limnodrilus** ***sp. at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).***



Figuur 42i. Veranderingen in dichtheid Limnodrilus *sp. 250 µm bij de start (■) en het einde (○) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).*

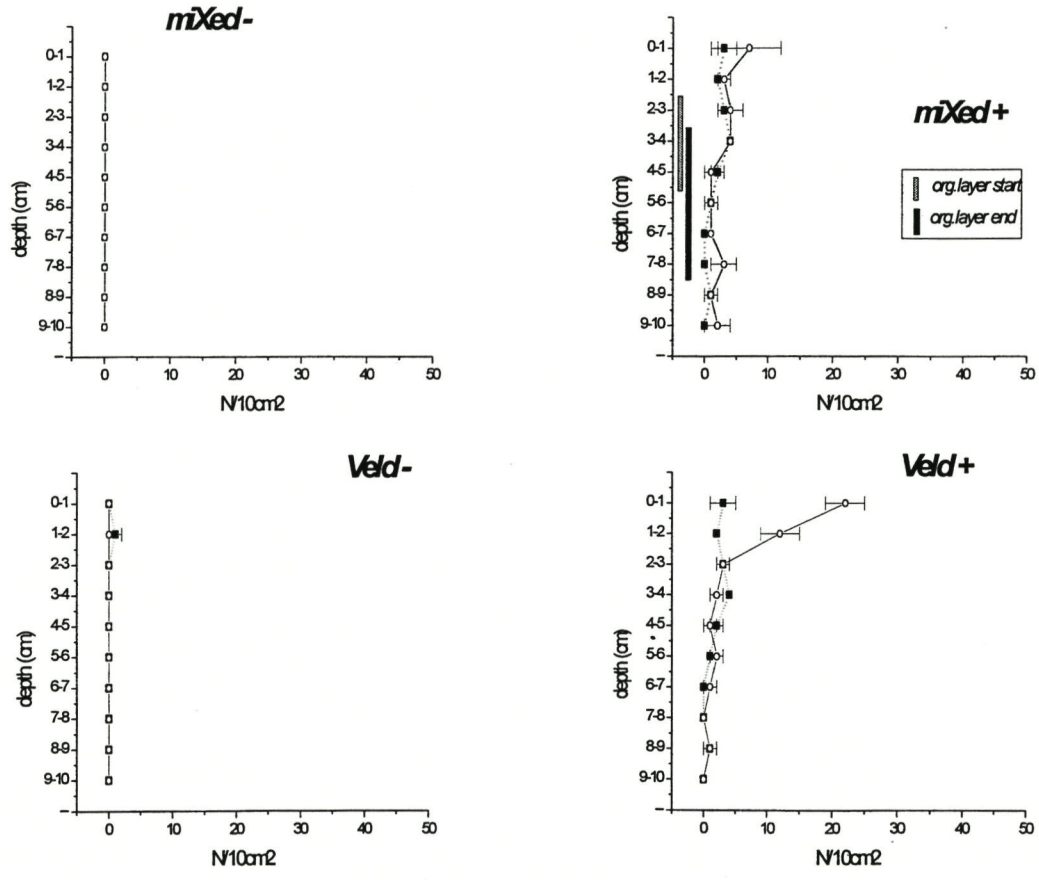
Figure 42i. Changes in density* Limnodrilus *sp. 250 µm at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).

Limnodrilus sp. 1mm



Figuur 42j. Veranderingen in dichtheid Limnodrilus *sp. 1 mm bij de start (■) en het einde (○) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).*

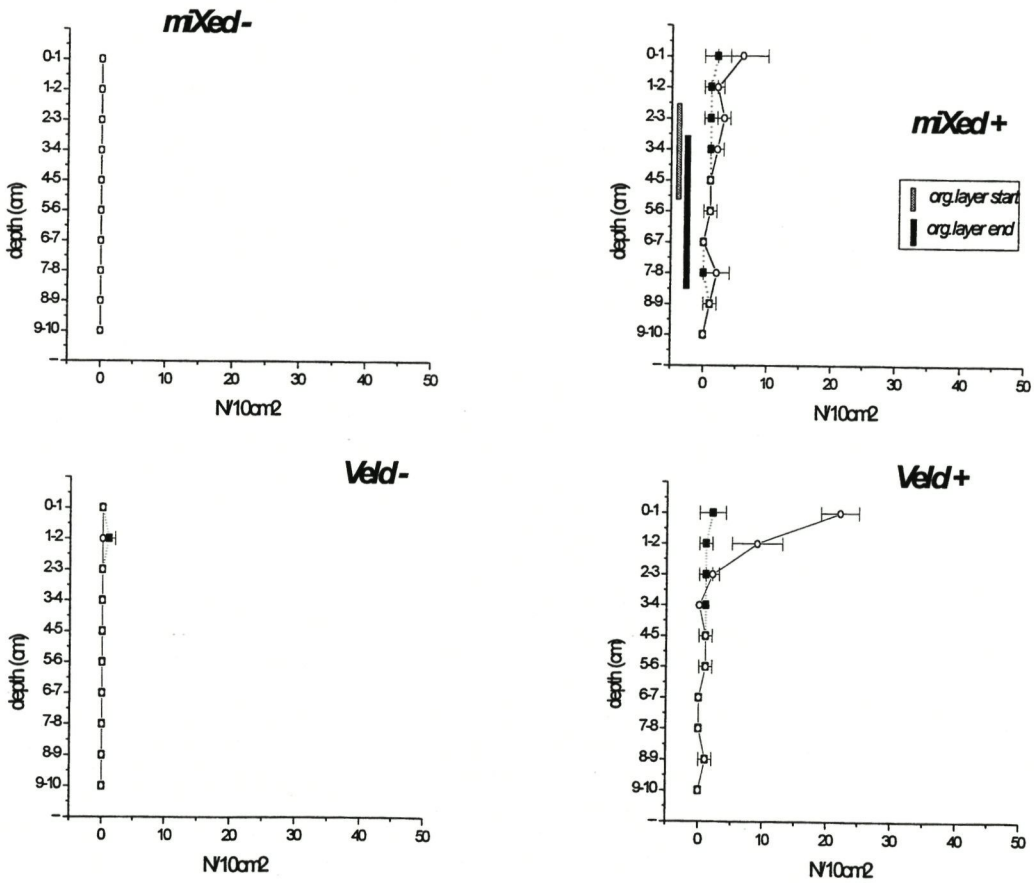
Figure 42j. Changes in density* Limnodrilus *sp. 1 mm at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).



Figuur 42k. Veranderingen in T.tubifex *totaal bij de start (■) en het einde (○) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).*

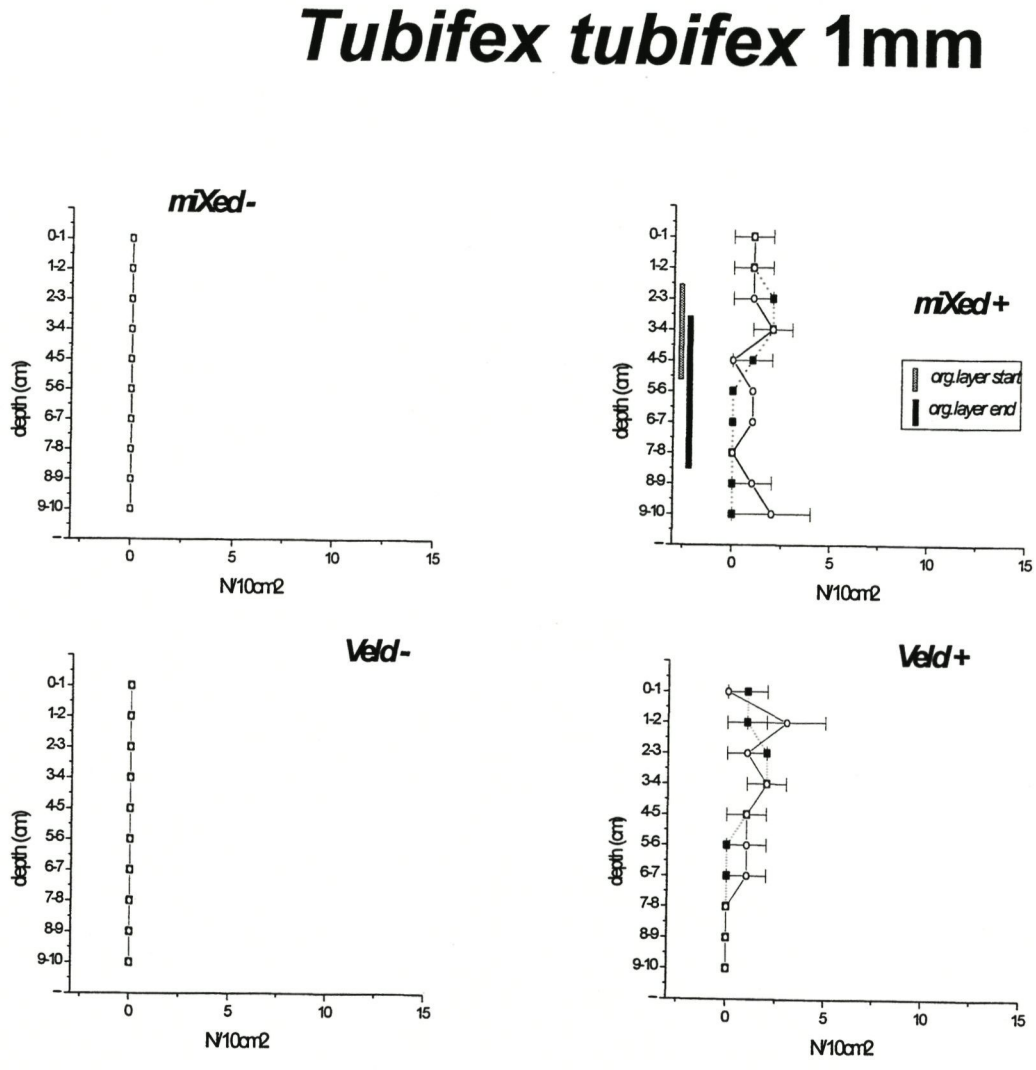
Figure 42k. Changes in* T.tubifex *total at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).

Tubifex tubifex 250µ



Figuur 42l. Veranderingen in T.tubifex *250 µm bij de start (■) en het einde (○) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).*

Figure 42l. Changes in* T.tubifex *250 µm at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).



Figuur 42m. Veranderingen in T.tubifex *1 mm telkens bij de start (■) en het einde (○) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).*

Figure 42m. Changes in* T.tubifex *1 mm at the start (■) and at the end (○) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).

Vraag 3: Zijn hoge dichtheden aan zoetwater tubificiden in staat meetbare veranderingen aan concentraties EPS (exopolymeren) te veroorzaken in de sedimenten waarin ze leven ?

Metingen van EDTA-eps en water-eps in verschillende deellagen van de experimentele buisjes toonden geen eenduidig beeld (Fig.42d,e). De belangrijkste conclusie die hier kon worden gemaakt is dat de gehaltes aan exopolymeren (afkomstig van wormen, diatomeeen, bacteria,...) uitzonderlijk hoog bleken te liggen, vele malen hoger dan de hoogst gemeten waarden voor brakwatersituaties (mond.meded. Eric Dedeckere). Deze bevinding is op zich al voldoende reden om dit soort exopolymeer-analyses te herhalen in experimentele dan wel veldsituaties met zoetwatersedimenten van de Zeeschelde.

DISCUSSIE

Benthos soortensamenstelling

De benthische fauna van het **mesohaliene** deel van de Zeeschelde is vergelijkbaar met die aangetroffen in andere West-Europese estuaria. Deze bevinding strookt met de resultaten van macrofauna studies - exclusief Oligochaeta - uitgevoerd door Ysebaert die slechts kleine verschillen ontdekte in soortensamenstelling en dominantie in het mariene en brakke deel van het Schelde estuarium in vergelijking met Ems, Weser, Elbe, Loire en Forth (Ysebaert *et al.*, 1993). Het mesohalinicum van de Zeeschelde wordt bewoond door vier Oligochaeta soorten, de tubificiden *H.costata* en *T.heterochaetus*, en de naididen *P.litoralis* en *A.sannio*, soorten die ook algemeen worden aangetroffen in andere estuaria (Giere & Pfannkuche, 1982). *Heterochaeta costata* komt in alle brakke delen van Europese estuaria voor, terwijl *T.heterochaetus* amfi-atlantisch is in zijn verspreiding en endemisch voor brakke wateren. Deze soort wordt o.a. vermeld van de oligohaliene zones van estuaria in New-England (Diaz, 1980) en van de Elbe (Giere & Pfannkuche, 1982) en Weser (Schuchardt *et al.*, 1993).
Paranais litoralis is gevonden in tal van mariene en brakke habitats (vb: Schlei-Förde, Elbe, Weser, Tees, Forth estuarium) maar ook in zoetwater (vb: Elbe). De tubificide *Monopylephorus rubroniveus* die regelmatig wordt aangetroffen in het ß-mesohalinicum van andere brakke wateren ontbreekt klaarblijkelijk in de Zeeschelde.

Het voorkomen van Oligochaeta in de Westerschelde is nooit in detail bestudeerd. Toch wijzen losse waarnemingen (Verdonschot, 1981) van o.a. *Tubificoides benedeni* Udekem en *Tubificoides pseudogaster* Dahl op een soortenspectrum dat ook in het β-mesohalinicum en polyhalinicum vergelijkbaar is met dat van andere estuaria.

De vier dominante ß-mesohaliene soorten in de Zeeschelde, *H.costata*, *T.heterochaetus*, *P.litoralis* en *A.sannio* bereiken maximale densiteiten in de Zeeschelde die vergelijkbaar zijn met piekwaarden van andere gebieden. Giere & Pfannkuche (1982) vermelden *P.litoralis* en *T.costatus* als bewoners van zwaar gepollueerde wateren, nog talrijk waar andere soorten reeds zijn geëlimineerd (zie ook Muus, 1967; Gray, 1976) en Leppäkoski (in Giere & Pfannkuche, 1982) vond *T.heterochaetus* in zeer sterk gepollueerde oligohaliene Finse kustwateren, toenemend zowel ruimtelijk als in aantal bij een hogere pollutiegraad.

De **oligohaliene** zone van de Zeeschelde is extreem arm aan benthos: in tien van de zestien stations werd geen leven aangetroffen, in de resterende zes stations enkel wat Copepoda, de polychaet *B.redeki* en/of de oligochaeten *L.hoffmeisteri* en *T.tubifex*. Enkel *L.hoffmeisteri* bereikte densiteiten tot 20.000 ind.m^{-2} in twee ondiep sublittorale stations. Deze soort dringt verder dan de andere zoetwatersoorten het brakwatergebied binnen (Chapman *et al.*,1982; Diaz, 1989) en werd aangetroffen tot aan het Boerenschans-slik daar waar *T.tubifex* (op uitzondering van het ene exemplaar aangetroffen op het Groot Buitenschoor november 1996) en de andere *Limnodrilus*-vertegenwoordigers afwezig zijn stroomafwaarts de Rupelmonding. Vermits de ruimtelijke uitgebreide staalname plaatsgreep vrij kort na een periode met belangrijke rivierwaterafvoer en het effect op het zoutgehalte nog steeds merkbaar was, kan men zich de vraag stellen waarom niet meer zoetwatersoorten hiervan gebruik konden maken om verder door te dringen in het brakke gebied. Mogelijk heeft deze verhoogde rivierwaterafvoer eind augustus '96 nauwelijks impact gehad op de interstitiële

saliniteiten (Chapman & Brinkhurst, 1981). Een andere verklaring zou kunnen zijn dat *L.hoffmeisteri* meer dan andere soorten gevoelig is voor actieve en/of passieve dispersie.

Een abrupte overgang van brak naar zoet via een erg verarmde oligohaliene zone, werd ook aangetroffen in het James estuarium (Diaz, 1980). De oligohaliene zone is een fysische, chemische en biologische buffer. Grote fluctuaties in zoutgehalte en slechte zuurstofcondities t.g.v. afbraak van organisch materiaal in deze maximum turbiditeitszone, verhindert settling van de meeste soorten hier. De fysiografie van het oligohaliene deel van de Zeeschelde (met een diepe, kleiige, rechte vaargeul en weinig slikgebieden), de zuurstofdeficiëntie gedurende bijna gans het jaar en belangrijke concentraties van zware industrie kunnen worden aanzien als de voornaamste oorzaken voor het nagenoeg ontbreken van biota in dit deel van het estuarium. Het feit dat in najaar 1997 wel redelijk wat Oligochaeta werden aangetroffen op delen van het slik t.h.v. Kallebeek (maar niet t.h.v. de Kennedy-tunnel) zou er kunnen op wijzen dat vooral de aanwezigheid van een minimale hoeveelheid zuurstof hierbij van belang is. Met het verschuiven van de maximale turbiditeitszone verschuift dan immers ook de zone van minimale zuurstofconcentraties, en dus het gebied waarbinnen Oligochaeta zich kunnen handhaven. Ook de melding van grote aantallen 'rode wormpjes' in najaar 1998 (med. T.Ysebaert) in de slikken van het hier als oligohaliene zone aangeduid gebied, sluiten aan bij deze stelling. Zeer overvloedige regenval na een 'slechte' zomer verhinderden immers het binnendringen van de estuariene zouttong en leverden voldoende waterverversing voor het massaal ontwikkelen van een zoetwateroligochaetenfauna in deze zone in 1998.

Het **zoetwatergetijdegebied** van de Zeeschelde is arm aan soorten en gekarakteriseerd door massa-populaties van de zeer euryoeke soorten-associatie *T.tubifex*, *L.hoffmeisteri*, *L.claparèdeianus*, *L.udekemianus* en *L.profundicola*. Samen met enkele minder algemene zoetwatersoorten en de hogervermelde brakwatervertegenwoordigers brengt dit het totaal aantal Oligochaeta aangetroffen in de Zeeschelde op 18 soorten.

Dat buiten Oligochaeta enkel Nematoda, Copepoda en enkele Diptera-larven werden aangetroffen (de duidelijk terrestrische groepen buiten beschouwing gelaten) heeft overigens deels met de staalname methode en het bemonsterde habitat te maken. Zo werd de bloedzuiger *Erpobdella* sp., gekend als een belangrijke predator van Oligochaeta (Pfannkuche, 1977; Kaster, 1989), veelvuldig waargenomen onder stenen van de dijkbestortingen t.h.v. Temse en werden zo'n vijftig Chironomidae-larven geteld op een steen bovengehaald t.h.v. Schoonaarde. Dit verklaart ook de bijkomende waarnemingen bij een studie m.b.v. artificiële substraten en handnet in de Zeeschelde in december 1990, uitgevoerd door Prof.N.De Pauw en medewerkers (De Pauw *et al.*, 1992). Zij vonden op drie stations (nabij Dendermonde, Temse en de Rupelmonding) naast zeer veel tubificide oligochaeten ook kleine aantallen Enchytraeidae, Aelosomatidae, Chironomidae en één *Gammarus* sp. Nabij Melle was de fauna nog iets diverser met veel tubificiden in december en maart, en kleine aantallen Aelosomatidae, Enchytraeidae, Lumbricidae, Lumbriculidae en Naididae, drie genera bloedzuigers, chironomiden, de zoetwaterpissebed *Asellus* sp. en één *Corixa* sp. waterwants. Nagenoeg al deze taxa zijn of eerder terrestrisch van oorsprong en dus te beschouwen als toevallige 'passanten', of gebonden aan vegetatie en/of hard substraat wat de kans op het aantreffen in slikstalen sterk reduceert. Ook een studie van de schorvegetaties - niet opgenomen in deze studie - zal zeker het totaal aantal soorten aangetroffen in de Zeeschelde verder doen toenemen.

De zeer lage diversiteit reflecteert de zware pollutie van de Zeeschelde, met lage zuurstofconcentraties gedurende langere periodes en hoge organische input. *Tubifex tubifex* en *L.hoffmeisteri* zijn "geprogrammeerd" om dergelijke grote hoeveelheden gemakkelijk assimileerbaar organisch materiaal te gaan benutten. Hun ecologische expansie in organisch verontreinigde wateren is primair het resultaat van een "voorsprong" die ze weten uit te bouwen t.o.v. andere soorten: hun ontwikkeling start immers bij de laagst mogelijke temperatuur, de embryonale ontwikkeling vereist het laagst aantal effectieve graad-dagen en hun verder rijping geschiedt sneller dan bij ander Oligochaeta (Finogenova & Lobasheva, 1987). Daardoor worden Oligochaeta en meer specifiek tubificiden veelvuldig gebruikt als goede ecologische indicatoren van organische pollutie en zuurstofbeschikbaarheid in zoetwatermeren en rivieren (Chapman *et al.*, 1982; Brinkhurst & Gelder, 1991). Op deze schaal worden *T.tubifex* en *Limnodrilus* spec. beschouwd als de meest tolerante soorten (Brinkhurst, 1980; Milbrink, 1980; Lang, 1984).
Zoetwatergetijdegebieden hebben Oligochaeten-fauna's die vrij sterk gelijken op die van eutrofe grote meren, de diepere zones van kleinere meertjes of gepollueerde havens. Zoetwatergetijdegebieden worden immers gedomineerd door pelofiele opportunisten, die vrij ongevoelig zijn voor allerhande verstoringen (Diaz, 1994). Het klassieke concept van een opmerkelijke toename in aantal soorten als men van het oligohaliene gebied naar het zoetwatergebied gaat is dus veeleer misleidend. Immers, deze stijging doet zich eigenlijk pas voor eens men stromend water met hogere habitatdiversiteit bereikt (zie ook Schwank, 1982). Hoge slibconcentraties creëren een lage habitatdiversiteit in zoetwatergetijdegebieden. Deze belemmert in belangrijke mate de opbouw van diverse gemeenschappen, vermits bijvoorbeeld geen geschikte substraten aanwezig zijn voor epifauna of holte-bewonende organismen, kenmerkend voor snelstromende rivieren (Diaz, 1989).

Massa-populaties en trofische rol

Een grote plasticiteit t.a.v. plaatselijke omstandigheden stelt *L.hoffmeisteri* en *T.tubifex* in staat massa-populaties op te bouwen, zoals aangetroffen in het zoetwatergetijdegebied van de Zeeschelde: piekwaarden van 3.10^6 ind.m^{-2}, waarvan 700.000 ind.m^{-2} macrobenthisch (weerhouden op een 1mm-zeef), en biomassa's tot 25,7 g ADW.m^{-2} kunnen dan ook wedijveren met de hoogste waardes ooit beschreven. Caspers (1948) vermeldt massa-populaties tot 800.000 grote tubificiden per m^2 in de goed geaëreerde, polysaprobe slibbodems van Hamburg haven en Palmer (1968) vond dichtheden tot $5,7.10^6$ ind.m^{-2} *T.tubifex* en *L.hoffmeisteri* dicht bij een lozingspunt voor koelwater in de Thames. De combinatie van overmatig organisch materiaal en lage, maar voldoende zuurstoftoevoer is de sleutel tot de ontwikkeling van dergelijke massapopulaties, condities waar klaarblijkelijk momenteel in de Zeeschelde ruimschoots wordt aan voldaan. Nog hogere dichtheden zijn vermoedelijk niet meer mogelijk omwille van puur ruimtegebrek (Caspers, 1948). Zo kunnen we voor de Zeeschelde berekenen (a.d.h.v. gekende breedtes van het vijfde segment bij ad random uitgekozen *Limnodrilus* sp. uit dergelijke massapopulaties) welk deel van het beschikbaar oppervlak slik wordt ingenomen door de wormen indien rekening wordt gehouden met de hoogst aangetroffen densiteit. Bij die dichtheid van 3.10^6 ind.m^{-2} wordt zowat één vijfde van het oppervlak bezet als we uitgaan van de waargenomen populatie-opbouw. Berekenen we nu ook of elk van die exemplaren theoretisch kan uitgroeien tot maximale grootte, dan blijkt dit niet mogelijk: hun lichaamsoppervlak t.h.v. het vijfde segment (dat een stuk smaller is dan bijvoorbeeld het tiende/elfde zadelsegment !) zou immers al 78 % uitmaken, en bij het naast

elkaar plaatsen van alle wormen binnen vierkantjes (met zijde = diameter worm) blijft helemaal geen ruimte meer over (99 % ingenomen).

Het moge tevens duidelijk zijn dat dergelijke massa-populaties een zeer aantrekkelijke voedselbron kunnen zijn voor hogere trofische niveaus. Rofritz (1977) toonde de dominante rol aan die tubificiden (*T.tubifex* en *L.hoffmeisteri*) kunnen spelen in gepollueerde zoetwaterbodems als voedsel voor eenden. Gray (1976) concludeerde dat oligochaeten en kleine polychaeten een belangrijk aandeel van het dieet van estuariene vogels kunnen uitmaken voornamelijk in gepollueerde estuaria zoals de Forth, waar ze een belangrijke component van de fauna zijn. Warnes (1981) toonde dan weer aan dat *T.benedeni* in hetzelfde gebied van belang is in het dieet van de Bergeend *Tadorna tadorna*. Een studie naar het (foerageer)gedrag van de Wintertaling *Anas crecca* in de Zeeschelde (Dethier, 1997) en in het voormalige zoetwatergetijdegebied de Ventjagersplassen in de Nederlandse Delta (Zwarts, 1976) wijzen sterk in de richting van exploitatie van massa-populaties oligochaeten door deze eendesoort. Uit energetisch standpunt is dit nauwelijks te verwonderen: zoetwater tubificiden zijn in de Zeeschelde niet alleen present in uitzonderlijke concentraties - de hoogste biomassa's corresponderen er met meer dan 1 kg nat gewicht.m^{-2} - maar hun calorische waarde is tevens één van de hoogste in vergelijking met die van andere diergroepen (5575 cal.g^{-1}DW, ter vergelijking die voor polychaeten: 3503 cal.g^{-1}DW; Cummins & Wuycheck, 1971). De vraag in welke mate deze vrij directe transfer van bacteriële energie naar topcarnivoren zoals vogels plaatsgrijpt, is een item dat in de toekomst de nodige aandacht verdient.

Predatie van oligochaeten door voornamelijk jonge vis is uitvoerig gedocumenteerd zowel voor brakke/mariene (Giere & Pfannkuche, 1982) als voor zoetwatersystemen (Yaroskhenko *et al.*, 1980). "Tail-cropping", gevolgd door regeneratie kan hierbij een inzicht verschaffen in predatiedruk door vis op bepaalde soorten oligochaeten. Wisniewski (in Drewes & Zoran, 1989) concludeerde bij een studie van tubificiden in Poolse meren dat deze vorm van predatie gemakkelijker te benaderen is in termen van toenemende regeneratie dan van afnemende abundanties van de wormen. Diaz (1980) vond bij 1-2 % van *Limnodrilus* sp. uit het zoetwatergetijdegebied van de James rivier "cropped tails", een cijfer dat overeenstemt met onze gegevens voor de Zeeschelde. In de brakwaterzone kon hij echter nooit enige vorm van "tail-cropping" vaststellen wat hij toeschrijft aan andere gedragsvormen en het kleiner formaat van de wormen waardoor ze volledig worden ingeslikt in plaats van de staart afgerukt. In de Zeeschelde zien we daarentegen een toename in de mate van regeneratie als we van zoet naar brak bewegen, en neemt de regeneratie-rate toe met de grootte van de wormen en de hoogte in het getijdegebied. De werkhypothese als zou het toenemend aantal vissen in het brakwatergebied (Maes, 1997) de oorzaak zijn van de toenemende mate van staartregeneratie, verdient verdere aandacht in de toekomst.

De Zeeschelde nu en in de toekomst

Waar saliniteit en in mindere mate zuurstof kunnen beschouwd worden als de masterfactors in het verklaren van de soortensamenstelling van oligochaeten in de Zeeschelde, wordt de abundantie klaarblijkelijk veeleer gereguleerd door sedimentsamenstelling, in nauwe correlatie met diepte. Intergetijdeslikken zijn sedimentatiegebieden voor fluid mud en worden

bewoond door grotere populaties tubificiden dan de subtidale grofkorrelige sedimenten onderhevig aan sterke hydrodynamische krachten.

De zeer dichte populatie aangetroffen in minstens één diep subtidaal zoetwaterstation suggereert dat **zuurstofcondities** zoals nu aangetroffen in de Zeeschelde op zich geen belemmerende factor zijn voor het voorkomen van de opportunisten *T.tubifex* en *L.hoffmeisteri*. Aanwijzingen voor eliminatie en beperkingen in de reproductieve output t.g.v. zuurstofdeficiëntie, zoals vastgesteld in de Thames (Hunter, 1981), konden wij in deze studie niet vinden. Anderzijds wijzen de hogere absolute en relatieve aantallen *L.claparèdeianus*, *L.udekemianus* en *L.profundicola* in de iets zuurstofrijkere zone nabij Gent (in tegenstelling met de 'monoculturen' van *T.tubifex* en *L.hoffmeisteri* meer stroomafwaarts) op een zekere gevoeligheid van deze soorten voor te sterk gereduceerde zuurstofconcentraties (Dzwillo, 1966; Pfannkuche, 1977). De positie van *L.hoffmeisteri* als de meest tolerante soort t.a.v. zuurstofdeficiëntie (Chapman *et al.*, 1982) kon in deze studie niet worden bevestigd.

De zwakke correlatie van tubificide abundantie met totaal **organisch materiaal**, zoals vastgesteld in deze studie, werd ook in tal van andere onderzoeken reeds aangehaald. De hoofdoorzaak ligt bij het feit dat deze parameter naast bruikbaar voedsel zoals bacteria of vers algenmateriaal ook substanties betrekt die niet opneembaar zijn als dusdanig (Pasteris *et al.*, 1994). Wagner (1968) benadrukte, op basis van experimenten met zoetwatertubificiden, het belang van de fijne sediment fracties (< 63 µm) voor tubificiden. Birtwell & Arthur (1980) linken dense populaties *L.hoffmeisteri* in de Thames aan substantiële depositie van fijn sediment < 63 µm. Verschillende studies leggen ook een verband tussen populatiegroei en toename in sedimentatie van fijne partikels zowel ruimtelijk als in de tijd (Sloreid, 1994; Pfannkuche, 1977; Lang, 1989) en McLusky *et al.* (1993) vond een terugval in populatie-omvang t.g.v. een reductie in de organische input in het Forth estuarium. Juget (in Giere & Pfannkuche, 1982) bespreekt de relatie tussen partikelgrootte en darmdiameter van zoetwatertubificiden en berekent hieruit een specifieke index voor "sediment consumeerbaarheid". In het zoetwatergetijgebied van de Zeeschelde wijst de correlatie tussen tubificide abundantie en sediment type, met de hoogste aantallen in de 'fluid muds', in de richting van een nauw verband tussen massa populaties en gemakkelijk toegankelijk organisch voedsel met geassocieerde microflora.

De impact van **golfslag** en **waterstromingen** op de abundantie is weinig bestudeerd (Birtwell & Arthur, 1980) en onvoldoende begrepen. Sedimenten met een mediane korrelgrootte van 180-200 µm zijn in het bijzonder gevoelig voor agitatie door stromingen en golfslag, wat mogelijk zou kunnen verklaren waarom deze zanden klaarblijkelijk worden gemeden door zowel meio- als macrobenthische oligochaeten in studies op het eiland Sylt (Giere & Pfannkuche, 1982). Wieser (in cit.) noemt 200 µm het kritisch niveau omwille van mechanische redenen. Dit zou tevens in overeenstemming zijn met de plotse afname in abundantie van zoetwatertubificiden in de Zeeschelde bij het afdalen van het ondiep subtidale stratum (159 µm) naar het stratum TAW -6 tot -3 m (218 µm).

Vermits we niet beschikken over data m.b.t. de ruimtelijke spreiding van **zware metalen** en **organische micropolluenten** in het zoetwaterdeel van de Zeeschelde, is het niet mogelijk enige uitspraak te doen over de relatie tussen deze contaminanten en de distributie van oligochaeten. Meerdere studies in het verleden hebben overigens aangetoond dat de interpretatie hiervan sterk bemoeilijkt wordt door de zeer verschillende respons bij

verschillende soorten en t.a.v. verschillende componenten (Lotufo & Fleeger, 1996; Chapman *et al.*, 1992; Verdonschot & Ter Braak, 1994).

Deze studie is de eerste kwantitatieve studie naar verspreiding en ecologie van oligochaeten in de Zeeschelde. Het werk van Konietzko (1953) in het α-mesohaliene deel van de Zeeschelde is de enige (niet-kwantitatieve) studie uit het verleden en lijkt te wijzen op een soortensamenstelling toendertijd (met o.a. *T.heterochaetus*, *P.litoralis*, *H.costatus*, *T.tubifex*, *N.elinguis* en Enchytraeidae) die niet significant afweek van de huidige. Het is ook niet duidelijk of het voorkomen van massa-populaties tubificiden ook vóór 1990 optrad in het zoetwatergetijdegebied van de Zeeschelde. De situatie zoals heden vastgesteld is kenmerkend voor hypertrofe wateren met minimale (maar voldoende) zuurstoftoevoer. Bij verbeterde zuurstofcondities en lagere organische input verwachten we dan ook een evolutie naar een hogere soortendiversiteit aan oligochaeten. Pfannkuche (1977) beschrijft 16 Naididae, 1 *Aelosoma* sp., 1 Enchytraeidae en 10 Tubificidae soorten op het Fährmannsand, een zoetwaterslik in de hypertrofe Elbe, die overigens hogere zuurstofconcentraties kent dan de Zeeschelde. Tubificide soorten als *Aulodrilus pluriseta*, *Psammoryctides barbatus* en *Potamothrix moldaviensis* zijn er beperkt tot meer zandige substraten. Op andere locaties in de Elbe met hogere organische input en lagere zuurstofwaarden komen overigens ook massa-populaties *T.tubifex* en *L.hoffmeisteri* (en *L.claparèdeianus*) voor. Hunter (1981) meldt *P.barbatus* dan weer van het zoetwaterdeel van de Thames, verdwijnend daar waar zuurstofspanningen beneden een bepaald niveau vallen. Tenslotte kan ook de waarneming in de Zeeschelde van *P.hammoniensis* in kleine aantallen beperkt tot de zuurstofgunstige voorjaarsperiode wijzen op potenties voor recolonisatie.
Naast een mogelijke kolonisatie door een extra-aantal soorten oligochaeten zal een substantiële reductie in de organische input in de Zeeschelde zeker leiden tot een daling in **abundantie** van de wormen. Toch kan deze aantalsafname mogelijk vrij traag geschieden, enerzijds vanwege de nog belangrijke aanwezige bronnen van organisch materiaal in de bodem, anderzijds onder invloed van de nog steeds omvangrijke in-situ productie van organisch materiaal op de schorren. Een juiste inschatting van het effect kan enkel gebeuren door experimenteel werk naar het geprefereerde type voedsel van deze wormen te koppelen aan de impact die deze heeft op groei, reproductie, enz..

Een vergelijking met andere zoetwatergetijdegebieden kan ons inzicht verschaffen in de **potenties** van recolonisatie van macrofauna-elementen bij verbeterde zuurstofcondities.
In de voormalige en kleine resterende delen zoetwatergetijdegebied in de beneden Rijn-Maas Delta (Amer, Biesbosch, Oude Maas,...) vinden we typische gemeenschappen bestaande uit tal van Mollusca (*Pisidium* sp., *Unio* sp., *Dreissena polymorpha*, *Sphaerium* sp., *Potamopyrgus antipodarum*), Chironomidae, enkele Amphipoda en rijke populaties Oligochaeta (Wolff, 1973). Toch is ook hier, zoals bijvoorbeeld in delen van het Hollands Diep waar hoge sedimentatie-snelheden optreden en dikke paketten fijn slib, de fauna arm en gedomineerd door tubificiden (de vier *Limnodrilus* soorten, *Quistadrilus multisetosus* Smith en *D.digitata*), met slechts kleine aantallen *Gammarus* sp., *Pisidium* sp., *Valvata* sp., *Potamopyrgus* sp. en slechts twee Chironomidae soorten. Tubificiden komen hier voor in populaties van 320.000 ind.m^{-2} daar waar de cumulatieve densiteit van de andere soorten tien keer lager ligt (36.000 ind.m^{-2})(Smit *et al.*, 1995). In de zoetwatergetijdezone van het James estuarium zijn zuurstofcondities veelal goed en tubificiden nog steeds dominant (75 % van de totale densiteit), met een eerder beperkt assortiment andere taxa (14 Chironomidae, 5 Bivalvia).

Het lijkt er dan ook op dat het zoetwatergetijdegebied van de Zeeschelde, met zijn grote tij-amplitude en sedimenttransport, een typisch voorbeeld is van het soort zoetwatergetijdesysteem zoals beschreven door Diaz (1994). Interacties tussen soorten en fysische verstoring zijn dusdanig dat de soortenrijkdom laag blijft en niet het niveau haalt dat een breder scala aan responsen t.a.v. fysische stress zou toelaten. Deze hoge fysische stress in zoetwatergetijdegebieden leidt m.a.w. tot een niet optimaal gebruik van benthisch hulpbronnen. Waarschijnlijk is de fysiografie van de Zeeschelde, de fysische stress t.g.v. de constante beweging van grote hoeveelheden fluid mud en de sterke stromingen van die aard dat ook in de toekomst geen echt veel rijker systeem dient te worden verwacht, bij verbeterde zuurstofcondities en verminderde pollutie. Enkel plaatselijk waar sedimentatie met fijn slib niet al te nadrukkelijk zijn stempel drukt, zullen mogelijkheden voor de ontwikkeling van een rijker scala aan soorten ontstaan.

Impact Oligochaeten op Zeeschelde ecosysteem

De impact van oligochaeten op de structuur en biochemie van de sediment-water interface is aanzienlijk. De dieptes tot waar ze de bodem doorwoelen, de grote populaties die ze kunnen opbouwen en hun onafgebroken activiteit resulteren in een substantiële herwerking van de bodems waarin ze leven. Appleby & Brinkhurst (1970) toonden aan dat oligochaeten in Toronto haven de bovenste 4-6 cm van het sediment twaalf maal per jaar volledig omwoelden, waarbij ze per etmaal hoeveelheden slib verplaatsten gelijk aan acht keer hun eigen lichaamsgewicht. Ze controleren bovendien de geochemische cycli in de bovenste 4 cm van de bodem en hebben een diepgaand effect op het redox-potentiaal profiel (Diaz, 1980). In een gedetailleerde studie naar de effecten van tubificiden op de fysische en chemische eigenschappen van de Lake Erie sedimenten, konden McCall & Fisher (1980) aantonen dat tubificiden er een bijzonder grote impact hebben op korrelgrootte-verdeling, erosie, porositeit, diffusie, permeabiliteit en zuurstofverbruik van de bodem, voornamelijk door partikels in diepere lagen op te nemen en als (met een slijmhulsel omgeven) 'pellets' terug af te zetten t.h.v. de sediment-water interface. Chatarpaul *et al.* (1978) beschreef bovendien de impact van tubificiden op het denitrificatie proces en verschillende studies wijzen op hun rol in de 'zuivering' van sedimenten o.i.v. bioturbatie (Giere & Pfannkuche, 1982).
Onze eigen aanzet tot experimenteel onderzoek naar de rol van tubificiden in de herwerking van de bodem en de sedimentstabiliteit, kon het vrij intense karakter van de bioturbatie door deze organismen bevestigen: organische lagen werden aan een tempo van 1 cm per maand de bodem ingesleurd en daarbij losser (en dus mogelijk gastvrijer voor bacterie-ontwikkeling) gemaakt. Opvallende hoge concentraties aan exopolymeren - mogelijk te wijten aan de activiteit van de wormen - werden gemeten in de sedimenten, maar konden alsnog niet worden gekoppeld aan de diepteverdeling van de tubificiden.

REFERENTIES

APPLEBY, A.G. & R.O.BRINKHURST, 1970. Defecation rate of three tubificid oligochaetes found in the sediments of Toronto Harbour, Ontario. J.Fish.Res.Bd Can. 27: 1971-1982.

BELMANS, H., 1988. Verdiepings- en onderhoudsbaggerwerken in Wester- en Zeeschelde. Water 43: 184-194.

BIRTWELL, I.K. & D.R.ARTHUR, 1980. The ecology of tubificids in the Thames estuary with particular reference to *T.costatus* (Claparède). In: R.O.Brinkhurst & D.G.Cook (eds), Aquatic oligochaete biology, Plenum Press, New York, London: 175-184.

BRINKHURST, R.O., 1980. Pollution biology - the North American experience. In: R.O.Brinkhurst & D.G.Cook (eds), Aquatic oligochaete biology, Plenum Press, New York, London: 205-209.

BRINKHURST, R.O. & S.GELDER, 1991. Annelida: Oligochaeta and Branchiobdellida. In: Thorp, U.H. & A.P.Covich (eds), Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Academic Press, San Diego: 401-435.

CASPERS, H., 1948. Ökologische Untersuchungen über die Wattentierwelt im Elb-Ästuar. Verh.Dt.Zoologen Kiel: 350-359.

CHAPMAN, P.M. & R.O.BRINKHURST, 1981. Seasonal changes in interstitial salinities and seasonal movements of subtidal benthic invertebrates in the Fraser River estuary, B.C. Estuar. coast. shelf Sci. 12: 49-66.

CHAPMAN, P.M., M.A.FARELL & R.O.BRINKHURST, 1982. Relative tolerances of selected aquatic oligochaetes to individual pollutants and environmental factors. Aquat. Tox. 2: 47-67.

CHATARPAUL, L., J.B.ROBINSON & N.K.KAUSHIK, 1978. Role of oligochaete worms in nitrogen transformation in stream sediments, Abstracts, 26st Annual Meeting, N.Am.Benthological Society. Winnipeg, Manitoba.

CUMMINS, K.W. & J.C.WUYCHECK, 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. Mitt.int. Verein.theor.angew.Limnol. 18: 158p.

DECHO, A.W., 1990. Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food webs and marine processes. Oceanogr.Mar.Biol.Annu.Rev.28: 73-153.

DE PAUW, N., V.LAMBERT & A.VAN KENHOVE, 1992. Kunstmatige substraten voor biologische monitoring van grote rivieren en kanalen in Vlaanderen en Nederland. Studie in opdracht van de Vlaamse Milieumaatschappij: 57p.

DETHIER, K., 1997. Voedselecologie van de Wintertaling (*Anas crecca*, L.) op twee slikgebieden in de Zeeschelde: verkennende studie naar het foerageergedrag en de voedselbeschikbaarheid. Licentiaatsverhandeling Universiteit Gent: 79p.

DIAZ, R.J., 1980. Ecology of tidal freshwater and estuarine Tubificidae (Oligochaeta). In: R.O.Brinkhurst & D.G.Cook. Plenum Press, New York: 319-330.

DIAZ, R.J., 1989. Pollution and tidal benthic communities of the James River Estuary, Virginia. Hydrobiologia 180: 195-211.

DIAZ, R.J., 1994. Response of tidal freshwater macrobenthos to sediment disturbance. Hydrobiologia 278: 201-212.

DREWES, C.D. & M.J.ZORAN, 1989. Neurobehavioral specialisations for respiratory movements and rapid-escape from predators in posterior segments of the tubificid *Branchiura sowerbyi*. Hydrobiologia 180: 65-71.

DZWILLO, M., 1966. Untersuchungen über die Zusammensetzung der Tubificidenfauna im Hamburger Hafen. Abh.Verh.naturw.Ver.Hamburg (NF) 11: 101-106.

FINOGENOVA, N.P. & T.M.LOBASHEVA, 1987. Growth of *Tubifex tubifex* Müller (Oligochaeta, Tubificidae) under various trophic conditions. Int.Revue ges.Hydrobiol. 72 (6): 709-726.

GIERE, O. & O.PFANNKUCHE, 1982. Biology and ecology of marine Oligochaeta: a review. Oceanogr.Mar.Biol.Ann.Rev. 20: 173-308.

GOOSEN, N.K., P. VAN RIJSWIJK & U.BROCKMANN, 1995. Comparison of heterotrophic bacterial production rates in early spring in the turbid estuaries of the Scheldt and the Elbe. Hydrobiologia 311: 31-42.

GRAY, J.S., 1976. The fauna of the polluted Tees estuary. Estuar.coast.mar.Sci 4: 652-676.

HILL, M.O., 1973. Diversity and eveness: a unifying notation and its consequences. Ecology 54: 427-432.

HUNTER, J., 1981. Survival strategies of Tubificids in the Thames and other estuaries. In: N.V.Jones & W.J.Wolff (eds), Feeding and survival strategies of estuarine organisms. Plenum Press, New York: 53-63.

KASTER, J.L., 1989. Observations of predator-prey interaction on dispersal of an oligochaete prey, *Limnodrilus hoffmeisteri*. Hydrobiologia 180: 191-193.

KONIETZKO, B., 1953. Notes sur les Oligochètes de Belgique. I. Eaux saumâtres du Bas-Escaut. Med. Kon. Belg. Inst. Natuurwetenschappen 29 (43): 14p.

LANG, C., 1984. Eutrophication of Lakes Léman and Neuchâtel (Switzerland) indicated by oligochaete communities. Hydrobiologia 115: 131-138.

LANG, C., 1989. Effects of small-scale sedimentary patchiness on the distribution of tubificid and lumbriculid worms in Lake Geneva. Freshwater Biology 21: 477-481.

LOTUFO, G.R. & J.W.FLEEGER, 1996. Toxicity of sediment-associated pyrene and phenanthrene to *Limnodrilus hoffmeisteri* (Oligochaeta: Tubificidae). Envir. Toxicol. and Chemistry 15 (9): 1508-1516.

MAES, J., 1997. Vis in de Zeeschelde: terug van weggeweest. Schelde nieuwsbrief 12: 1-3.

MCCALL, P.L. & J.B.FISHER, 1979. Effects of tubificid Oligochaetes on physical and chemical properties of Lake Erie sediments. In R.O.Brinkkhurst & D.G.Cook (eds), Aquatic oligochaete biology. Plenum Press, New York, London: 253-317.

MCLUSKY, D.S., S.C.HULL & M.ELLIOTT, 1993. Variations in the intertidal and subtidal macrofauna and sediments along a salinity gradient in the upper Forth estuary. Neth.J.Aq.Ecol. 27 (2-4): 101-110.

MEIRE, P., M.HOFFMANN & T.YSEBAERT (RED), 1995. De Schelde: een stroom natuurtalent. Instituut voor Natuurbehoud, Hasselt, rapport 95.10: 32p.

MILBRINK, G., 1980. Oligochaete communities iin pollution biology. The European situation with special reference to lakes in Scandinavia. In R.O.Brinkhurst & D.G.Cook (eds), Aquatic Oligochaete Biology. Plenum Publ. Corp., N.Y., 433p.

MUUS, B.J., 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. - Meddr. Danm. Fisk. - og Havunders 5: 1-316.

PALMER, M.F., 1968. Aspects of the respiratory physiology of *Tubifex tubifex* in relation to it's ecology. J.Zool.Lond. 154: 463-473.

PFANNKUCHE, O., 1977. Ökologische und systematische Untersuchungen an naidomorphen Oligochaeten brackiger und limnischer Biotope. PhD thesis University Hamburg: 138p.

ROFRITZ, D.J., 1977. Oligochaetes as a winter food source for the Old Squaw. J.Wildl.Mgmt. 41: 590-591.

SCHUCHARDT, B., U.HAESLOP & M.SCHIRMER, 1993. The tidal freshwater reach of the Weser estuary: riverine or estuarine ? Neth.J.Aq.Ecol. 27 (2-4): 215-226.

SCHWANK, P., 1982. Turbellaria, Oligochaeta and Archiannelida from Breitenbach and other highland streams in Eastern Hesse. III. The taxocoenoses of Turbellaria and Oligochaeta in running waters - a synecological classification. Arch.Hydrobiol./Suppl. 62: 191-253 (in German with English summary).

SEYS, J., M.VINCX & P.MEIRE, 1997. Benthische fauna van de Zeeschelde: ruimtelijke distributie en eerste resultaten temporele patronen, verticale distributie en impact Oligochaeten op ecosysteem. Rapport Universiteit Gent: 42p.

SEYS, J., M.VINCX & P.MEIRE, in press. Spatial distribution of oligochaetes (Clitellata) in the tidal freshwater and brackish parts of the Schelde estuary (Belgium). Hydrobiologia.

SLOREID, S., 1994. Oligochaete response to changes in water flow in the Dokka Delta, Lake Randsfjorden (Norway), caused by hydroelectric power development. Hydrobiologia 278: 243-249.

SMIT, H., H.C.REINHOLD-DUDOK VAN HEEL & S.M.WIERSMA, 1995. Sublittoral macrozoobenthic assemblages in the enclosed sediment polluted Rhine-Meuse Delta; their relationship to environmental conditions. Neth.J.Aq.Ecol.

STATSOFT, INC., 1995. STATISTICA for Windows, Statistics II, 2nd edition: 5405p.

VAN ZOEST, R. & G.T.M.VAN ECK, 1993. Behaviour of selected PCBs, PAHs and γ-HCH in the Scheldt estuary, S.W.Netherlands. Neth.J.Aq.Ecol. 27 (2-4): 288-300.

VERDONSCHOT, P., 1981. Some notes on the ecology of aquatic oligochaetes in the Delta Region of the Netherlands. Arch.Hydrobiol. 92 (1): 53-70.

VERDONSCHOT, P.F.M. & C.J.F.TER BRAAK, 1994. An experimental manipulation of oligochaete communities in mesocosms treated with chlorpyrifos or nutrient additions: multivariate analyses with Monte Carlo permutation tests. Hydrobiologia 278: 251-266.

WAGNER, G., 1968. Zur Beziehung zwischen der Besiedlungsdichte von Tubificiden und dem Nahrungsangebot im Sediment. Int.Revue ges.Hydrobiol. 53: 715-721.

WARNES, J.M., 1981. The impact of overwintering birds on the production ecology of estuarine benthic invertebrates. University of Stirling PhD thesis: 177p.

WOLFF, W.J., 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Zoologische Verhandelingen 126: 3-242.

YAROSKHENKO, M.F., O.I.VAL'KOVSKAYA & V.KH.CHOKYRIAN, 1980. Fresh-water Oligochaeta and their importance as food for fish. In G.M.Belyaev et al. (eds), Aquatic Oligochaete Worms: taxonomy, ecology & faunistic studies in the USSR. Amerind Publishing Co. Pvt Ltd, New Delhi, Bombay, Calcutta, New York: 191-196.

YSEBAERT, T., P.MEIRE, D.MAES & J.BUIJS, 1993. The benthic macrofauna along the estuarine gradient of the Schelde estuary. Neth.J.Aq.Ecol. 27(4): 327-341.

ZWARTS, L., 1976. Density-related processes in feeding dispersion and feeding activity of Teal (*Anas crecca*). Ardea 64: 192-209.

ZWOLSMAN, J.J.G. & G.T.M.VAN ECK, 1993. Dissolved and particulate trace metal geochemistry in the Scheldt estuary, S.W.Netherlands (water column and sediments). Neth.J.Aq.Ecol. 27 (2-4): 280-287.

APPENDIX 1

Lijst figuren - List of figures

Figuur 1. Het Zeeschelde studiegebied met de afbakening van de tien ecosysteemmodel compartimenten (9-19), de staalname transecten (ooooooo) en de vier secties FF,F,B,BB (zie Materiaal en methoden: Dataverwerking).

Figure 1. The Zeeschelde study-area with the demarcation of the ten ecosystemmodel compartments (9-19), the sampling transects (00000) and the four sections FF,F,B,BB (cfr. Material and methods: data analysis)

Figuur 2. Verticaal profiel redox-potentialen (E_h) van sediment maandelijks bemonsterde stations Zeeschelde december 1995 - januari 1997.

Figure 2. Vertical profile redox potentials (E_h) of sediment monthly stations Zeeschelde December 1995 - January 1997.

Figuur 3. Relatief aandeel in de abundantie van oligochaeten en andere taxa in vier secties en zes dieptezones in de Zeeschelde bij een ruimtelijke campagne in september/oktober 1996.

Figure 3. Relative abundance of oligochaetes and other taxa in four sections and six depth zones in the Zeeschelde during a spatial sampling campaign in September/Oktober 1996.

*Figuur 4. Abundantie van oligochaeten langsheen de saliniteitsgradiënt van de Zeeschelde. Gemiddelde densiteiten per compartiment worden gegeven. Densiteiten < 10.000 ind.m^{-2} worden weergegeven met een bolletje; losse individuen met *.*

Figure 4. Abundance of oligochaetes along the salinity gradient of the Zeeschelde. Mean densities per compartment are given. Densities < 10,000 ind.m^{-2}: o; single individuals: *.

Figuur 5. Totale densiteit oligochaeten (gemiddeld aantal. 10 cm^{-2} per compartiment) in de Zeeschelde.

Figure 5. Total density of oligochaetes (mean number.10 cm^{-2} per compartment) in the Zeeschelde.

Figuur 6. Totale biomassa oligochaeten (gemiddeld aantal g ADW.m^{-2} per compartiment) in de Zeeschelde.

Figure 6. Total biomass of oligochaetes (mean g ADW.m^{-2} per compartment) in the Zeeschelde.

Figuur 7. Cumulatieve densiteiten van verschillende soorten oligochaeten in relatie tot saliniteit, zuurstofcondities en diepte. Strata met onvoldoende exemplaren of niet bemonsterd binnen de sectie zijn weggelaten. Voor meer uitleg secties FF/F/B/BB en dieptezones 1-6 cfr. Materiaal en methoden.

Figure 7. Cumulative densities of various oligochaete species in relation to salinity, oxygen conditions and depth. Strata with either insufficient number of individuals or not sampled within the section are omitted. More explanation about sections FF/F/B/BB and depth zones 1-6 see 'Material and methods'.

Figuur 8. Relatief aandeel van juvenielen, adulten en reproducerende oligochaeten in populaties Zeeschelde in september/oktober 1996, weergegeven per compartiment.

Figure 8. Relative abundance of juveniles, adults and reproducing oligochaetes in populations Zeeschelde in September/Oktober 1996, per compartment.

Figuur 9. Seizoenale verticale verspreiding van oligochaeten in sedimenten van het brakke station GBR.

Figure 9. Seasonality in vertical distribution of oligochaetes in sediments of the brackish station GBR.

Figuur 10. Correlatie tussen de diepte waarop L.hoffmeisteri *wordt gevonden in het slik van de Ballooi (data november 1996) en de breedte van het V^e segment (als indirecte maat voor de lengte).*

Figure 10. Correlation of depth of occurrence in* L.hoffmeisteri *on the Ballooi intertidal flat (data November 1996) with the width of the V^{th} segment (as indirect measure for length).

Figuur 11. Seizoenale verticale verspreiding van oligochaeten in sedimenten van het zoetwatergetijstation Ballooi.
Figure 11. Seasonality in vertical distribution of oligochaetes in sediments of the freshwater tidal station Ballooi.

Figuur 12. Seizoenale verticale verspreiding van L.hoffmeisteri *in sedimenten van het zoetwatergetijstation Ballooi.*
Figure 12. Seasonality in vertical distribution of* L.hoffmeisteri *in sediments of the freshwater tidal station Ballooi.

Figuur 13. Seizoenale verticale verspreiding van T.tubifex *in sedimenten van het zoetwatergetijstation Ballooi.*
Figure 13. Seasonality in vertical distribution of* T.tubifex *in sediments of the freshwater tidal station Ballooi.

Figuur 14. Seizoenaal verloop in densiteit van oligochaeten op het brakke GBR station.
Figure 14. Seasonality in density of oligochaetes on the brackish GBR station.

Figuur 15. Seizoenaal verloop in biomassa van oligochaeten op het brakke GBR station.
Figure 15. Seasonality in biomass of oligochaetes on the brackish GBR station.

Figuur 16. Seizoenaal verloop in densiteit van H.costata *op het brakke GBR station.*
Figure 16. Seasonality in density of* H.costata *on the brackish GBR station.

Figuur 17. Seizoenaal verloop in biomassa van H.costata *op het brakke GBR station.*
Figure 17. Seasonality in biomass of* H.costata *on the brackish GBR station.

Figuur 18. Seizoenaal verloop in densiteit van T.heterochaetus *op het brakke GBR station.*
Figure 18. Seasonality in density of* T.heterochaetus *on the brackish GBR station.

Figuur 19. Seizoenaal verloop in densiteit van P.litoralis *op het brakke GBR station.*
Figure 19. Seasonality in density of* P.litoralis *on the brackish GBR station.

Figuur 20. Seizoenaal verloop in densiteit van A.sannio *op het brakke GBR station.*
Figure 20. Seasonality in density of* A.sannio *on the brackish GBR station.

Figuur 21. Seizoenaal verloop in densiteit van oligochaeten op het zoetwatergetijdestation Appels.
Figure 21. Seasonality in density of of oligochaetes on the freshwater tidal Appels station.

Figuur 22. Seizoenaal verloop in densiteit van oligochaeten op het zoetwatergetijdestation Ballooi.
Figure 22. Seasonality in density of of oligochaetes on the freshwater tidal Ballooi station.

Figuur 23. Seizoenaal verloop in biomassa van oligochaeten op het zoetwatergetijdestation Ballooi.
Figure 23. Seasonality in biomass of of oligochaetes on the freshwater tidal Ballooi station.

Figuur 24. Seizoenaal verloop in densiteit van oligochaeten op het subtidale zoetwaterstation Mariekerke.
Figure 24. Seasonality in density of of oligochaetes on the subtidal freshwater station Mariekerke.

Figuur 25. Seizoenaal verloop in densiteit van T.tubifex *op het zoetwatergetijstation Appels.*
Figure 25. Seasonality in density of* T.tubifex *on the freshwater tidal Appels station.

Figuur 26. Seizoenaal verloop in densiteit van T.tubifex *op het zoetwatergetijstation Ballooi.*
Figure 26. Seasonality in density of* T.tubifex *on the freshwater tidal Ballooi station.

Figuur 27. Seizoenaal verloop in densiteit van L.hoffmeisteri *op het zoetwatergetijstation Appels.*
Figure 27. Seasonality in density of* L.hoffmeisteri *on the freshwater tidal Appels station.

Figuur 28. Seizoenaal verloop in densiteit van L.hoffmeisteri *op het zoetwatergetijstation Ballooi.*
Figure 28. Seasonality in density of* L.hoffmeisteri *on the freshwater tidal Ballooi station.

Figuur 29. Seizoenaal verloop in densiteit van Naididae op het zoetwatergetijstation Appels.
Figure 29. Seasonality in density of Naididae on the freshwater tidal Appels station.

Figuur 30. Mate van bezetting (%) van staarten van oligochaeten met epizoïsche ciliaten (Vorticellidae) uitgedrukt per sectie (FF,F,B,BB) en per fractie (250 µm, 1 mm).
Figure 30. Infestation rates (%) of oligochaete tails with epizoic ciliates (Vorticellidae) per section (FF,F,B,BB) and per fraction (250 µm, 1 mm).

Figuur 31. Correlatie tussen breedte V^e segment en ciliatenbezetting voor station Appels en Ballooi.
Figure 31. Correlation of width V^{th} segment and infestation rate with ciliates on station Appels and Ballooi.

Figuur 32. Leeftijdsspecifieke ciliatenbezetting uitgedrukt per soort voor het Ballooi station.
Figure 32. Age-specific infestation rate with ciliates per species on the Ballooi station.

Figuur 33. Leeftijdsspecifieke ciliatenbezetting uitgedrukt per soort voor het Appels station.
Figure 33. Age-specific infestation rate with ciliates per species on the Appels station.

Figuur 34. Regeneratiefrequentie bij oligochaeten, zoals aangetroffen bij een ruimtelijke bemonstering van de Zeeschelde in september/oktober 1996.
Figure 34. Regeneration rate of oligochaetes, as found during a spatial sampling campaign of the Zeeschelde in September/Oktober 1996.

Figuur 35. Regeneratiefrequenties bij tubificide oligochaeten in functie van de breedte van het V^e segment, voor het brakke GBR station en de drie maandelijks gevolgde zoetwatergetijdestations (Mariekerke, Appels en Ballooi).
Figure 35. Regeneration rates of tubificid oligochaetes in relation to the width of the V^{th} segment, on the brackish station GBR and the three freshwater stations Mariekerke, Appels and Ballooi.

Figuur 36. Regeneratiefrequenties bij tubificide oligochaeten in functie van de soort en reproductieve leeftijd op het zoetwatergetijdestation Ballooi.
Figure 36. Regeneration rates of tubificid oligochaetes in relation to species and reproductive age on the freshwater tidal station of Ballooi.

Figuur 37. Regeneratiefrequenties bij tubificide oligochaeten in functie van de aanwezige densiteit aan tubificiden bij een ruimtelijke bemonstering van de Zeeschelde in september/oktober 1996.
Figure 37. Regeneration rates of tubificid oligochaetes in relation to the total density of tubificids during a spatial sampling campaign of the Zeeschelde in September/Oktober 1996.

Figuur 38. Regeneratiefrequenties bij tubificide oligochaeten in functie van sedimenttype bij een ruimtelijke bemonstering van de Zeeschelde in september/oktober 1996.
Figure 38. Regeneration rates of tubificid oligochaetes in relation to the kind of sediment during a spatial sampling campaign of the Zeeschelde in September/Oktober 1996.

Figuur 39. Regeneratiefrequenties bij tubificide oligochaeten in functie van de expositieduur bij een ruimtelijke bemonstering van de Zeeschelde in september/oktober 1996.
Figure 39. Regeneration rates of tubificid oligochaetes in relation to exposure time during a spatial sampling campaign of the Zeeschelde in September/Oktober 1996.

Figuur 40. Regeneratiefrequentie bij tubificide oligochaeten in functie van de tijd op de vier maandelijks bemonsterde stations in de Zeeschelde.
Figure 40. Regeneration rate of tubificid oligochaetes in relation to season on the four stations sampled every month.

Figuur 41. Wijzigingen in de diepte (a) en de dikte (b) van een 'ingeplante' organische laag vs. inerte zandlaag in functie van de tijd, o.i.v. de bioturberende activiteit van tubificide zoetwateroligochaeten (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).

Figure 41. Changes in depth (a) and thickness (b) of an 'implanted' organic layer vs. inert sandlayer in relation to time, through the bioturbating activity of tubificid freshwater oligochaetes (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).

Figuur 42. Veranderingen in a) mediane korrelgrootte b) modus c) organisch gehalte d) water-eps e) EDTA-eps f) dichtheid oligochaeten g) aantal kokons h) dichtheid Limnodrilus *sp. totaal i) dichtheid* Limnodrilus *sp. 250 µm j) dichtheid* Limnodrilus *sp. 1 mm k)* T.tubifex *totaal l)* T.tubifex *250 µm m)* T.tubifex *1 mm telkens bij de start (📝) en het einde (☺) van het experiment (zie 'Materiaal en methode: experimenteel luik' voor meer details).*

Figure 42. Changes in (a) median grainsize b) modus c) organic content d) water-eps e) EDTA-eps f) density oligochaetes g) number of cocoons h) total density* Limnodrilus *sp. i) density* Limnodrilus *sp. 250 µm j) density* Limnodrilus *sp. 1 mm k)* T.tubifex *total l)* T.tubifex *250 µm* T.tubifex *1 mm at the start (📝) and at the end (☺) of the experiment (see 'Material and methods: experimental approach' for more details).

APPENDIX 2

Lijst tabellen - List of tables

Tabel 1. Bemonsteringsschema temporele stations Zeeschelde t.b.v. bodemdieronderzoek, met aanduiding locatie stations en hoogteligging. Vetgedrukte data wijzen op verticale verdeling monsters.

Table 1. Macrobenthos sampling scheme temporal stations Zeeschelde, including location and elevation stations. Data in bold refer to samples that were analysed on vertical distribution.

Tabel 2 . Karakteristieken van het Zeeschelde studiegebied opgedeeld in de tien OMES-compartimenten (comp.9 aan Belgisch/Nederlandse grens, comp. 19 tot Melle), bemonsterd in september/oktober 1996. Data van saliniteit, O_2 verzadiging en BOD zijn afgeleid van de maandelijkse meetcampagnes op de Zeeschelde, periode december 1995 - november 1996. Maxima en minima zijn hoogste, resp. laagst gemeten maandwaarden in de genoemde periode. Gegevens over monsterdiepte, mediane korrelgrootte en slibfractie werden verzameld volgens methodes toegelicht onder 'Materiaal en methoden: omgevingsvariabelen'.

Table 2. Characteristics of the Zeeschelde study-area, divided in the ten OMES-compartments (comp.9 at the Belgian/Dutch border, comp.19 near Melle), as sampled inSeptember/Oktober 1996. Data on salinity, O_2 saturation and BOD are derived from monthly sampling campaigns on the Zeeschelde, period December 1995 - November 1996. Maxima and minima are highest, resp. lowest measured monthly values in the period mentioned above. Data on sampling depth, median grain size and silt fraction are collected according to methods described under 'Material and methods: environmental variables'.

Tabel 3. Gemeten variabelen bij de start, in de loop van en bij het einde van een experiment naar de impact van Oligochaeta op bioturbatie en slijmvorming in zoetwatersedimenten. Onderlijnde monsters werden niet over de volledige verticale gradiënt geanalyseerd, maar slechts op één diepte (cf. 'gemengd' dus homogeen sediment, V-: geen duidelijk zichtbare gelaagdheid).

Table 3. Measured variables at the start, during and at the end of an experiment into the impact of oligochaetes on bioturbation and mucus formation in freshwater sediments. Underlined samples were only analysed at one depth and not over the entire vertical profile (cf. 'mixed' i.e. homogenous sediment, V-: no distinct layers observed).

Tabel 4. Sedimentkarakteristieken van de stations per dieptestratum zoals bemonsterd bij de ruimtelijke campagne "benthos" in september/oktober 1996 (opgesplitst in het zoete deel = tot en met Rupelmonding, en het brakke deel). Mkgr: mediane korrelgrootte; slib%: volume% < 38 µm; OM: % totaal organisch materiaal.

Table 4. Sediment characteristics of the stations per stratum, as sampled during the 'spatial campaign benthos' in september/oktober 1996 (fresh water= up to Rupelmonde; rest= brackish). Mkgr: median grain size; slib%: volume% < 38 µm; OM: % total organic matter.

Tabel 5. Totaal organisch materiaal (%) van top 2 cm sediment maandelijks bemonsterde stations Zeeschelde december 1995 - maart 1997.

Table 5. Total organic matter (%) of top 2 cm sediment monthly stations Zeeschelde December 1995 - March 1997

Tabel 6. Dichtheden ($N.m^{-2}$) benthos in de Zeeschelde in september/oktober 1996. De twee fracties (250 µm en 1 mm) zijn apart en gesommeerd weergegeven en gemiddeld per compartiment en per dieptezone. Zie 'Materiaal en methoden'.

Table 6. Densities ($N.m^{-2}$) of benthos in the Zeeschelde in September/Oktober 1996. Both fractions (250 µm and 1 mm) are presented separately as well as lumped, averaged per compartment and per depth zone. See: 'Material and methods'.

Tabel 7. Biomassa (g ADW.m^{-2}) benthos in de Zeeschelde in september/oktober 1996. De twee fracties (250 µm en 1 mm) zijn apart en gesommeerd weergegeven en gemiddeld per compartiment en per dieptezone. Zie 'Materiaal en methoden'.

Table 7. Biomass (g ADW.m^{-2}) of benthos in the Zeeschelde in September/Oktober 1996. Both fractions (250 µm and 1 mm) are presented separately as well as lumped, averaged per compartment and per depth zone. See: 'Material and methods'.

Tabel 8. Soortensamenstelling, gemiddelde totale densiteit en biomassa van oligochaeten per station in de tien Zeeschelde compartimenten in september/oktober 1996.
Soorten: Lh=L.hoffmeisteri; *Lc*=L.claparèdeianus; *Lu*=L.udekemianus; *Lp*=L.profundicola; *Tt*=T.tubifex; *Hc*=H.costata; *Th*=T.heterochaetus; *Pl*=P.litoralis; *Dd*=D.digitata; *En=Enchytraeidae* sp. ; *Pb*=P.bavaricus; *Sf*=S.ferox.

Table 8. Species composition, mean total density and biomass of oligochaetes per station in the ten Zeeschelde compartments in September/Oktober 1996.
***Species: Lh*=L.hoffmeisteri; *Lc*=L.claparèdeianus; *Lu*=L.udekemianus; *Lp*=L.profundicola; *Tt*=T.tubifex; *Hc*=H.costata; *Th*=T.heterochaetus; *Pl*=P.litoralis; *Dd*=D.digitata; *En=Enchytraeidae* sp. ; *Pb*=P.bavaricus; *Sf*=S.ferox.**

*Tabel 9. Samenvattende tabel met resultaten van een multiple regressie van densiteiten, totale biomassa, totaal aantal soorten N_0 en relatief belang van adulten, t.o.v. een selectie van omgevingsvariabelen; enkel de significante gestandardizeerde regressie coëfficiënten zijn weergegeven; voor de 'overall coefficient of determination' (R^2_{adj}): * $p<0.05$; ** $p<0.01$; *** $p<0.001$.*

Table 9. Summary table with results of a multiple regression of densities, total biomass, total number of species N_0 and relative abundance of adults versus a selection of environmental variables; only significant standardized regression coefficients are presented; for the overall coefficient of determination (R^2_{adj}): * $p<0.05$; ** $p<0.01$; *** $p<0.001$.

Tabel 10. Jaargemiddelde procentuele verticale verdeling van Oligochaeta op station Groot Buitenschoor R per soort (densiteit + biomassa) en leeftijdsklasse (densiteit). Vermelde soorten zijn: H.c.: Heterochaeta costata; *T.h.:* Tubificoides heterochaetus; *T.t.:* Tubifex tubifex; *L.h.:* Limnodrilus hoffmeisteri; *P.l.:* Paranais litoralis; *A.s.:* Amphichaeta sannio.

Table 10. Relative abundance (biomass and density) of various oligochaete species and age classes versus depth throughout the year at the brackish station Groot Buitenschoor R. Species are: H.c.: Heterochaeta costata; T.h.: Tubificoides heterochaetus; T.t.: Tubifex tubifex; L.h.: Limnodrilus hoffmeisteri; P.l.: Paranais litoralis; A.s.: Amphichaeta sannio.

Tabel 11 . Jaargemiddelde procentuele verticale verdeling van dominante Oligochaeta op station Ballooi per soort (densiteit + biomassa) en leeftijdsklasse (densiteit). Vermelde soorten zijn:
*L.h.:*Limnodrilus hoffmeisteri; *T.t.:* Tubifex tubifex; *L.c.:* L.claparèdeianus; *L.u.:* L.udekemianus; *L.p.:* L.profundicola; *P.l.:* Paranais litoralis

Table 11. Relative abundance (biomass and density) of various oligochaete species and age classes versus depth throughout the year at the tidal freshwater station Ballooi. Species are: L.h.:Limnodrilus hoffmeisteri; T.t.: Tubifex tubifex; L.c.: L.claparèdeianus; L.u.: L.udekemianus; L.p.: L.profundicola; P.l.: Paranais litoralis

APPENDIX 3

Abstract paper *Seys et al.*, in press

Spatial distribution of oligochaetes (Clitellata) in the tidal freshwater and brackish parts of the Schelde estuary (Belgium)

J.Seys[1,2], M.Vincx[1] & P.Meire[2,3]
[1]*University of Gent, Department of Morphology, Systematics and Ecology, Marine Biology Section, K.L.Ledeganckstraat 35, B9000 Gent, Belgium;* [2]*Ministry of the Flemish Community, Institute of Nature Conservation, Kliniekstraat 25,B1070 Brussel, Belgium;* [3]*University of Antwerp, Department of Biology, Universiteitsplein 1, B2610 Wilrijk, Belgium.*

Key words: macrozoobenthos, oligochaetes, tidal fresh- and brackish water, spatial patterns

Abstract

The benthic fauna of the Belgian part of the polluted Schelde estuary, called the Zeeschelde, was studied in September-October 1996 at 143 stations along 35 transects. This study is part of the OMES research program, funded by the Flemish Government, to build an ecosystem model of the Zeeschelde in order to help policy makers to decide upon the future of this unique estuarine system.

Of all organisms retained on a 250 µm mesh-size, oligochaetes were co-dominant in the mesohaline part and the only dominant group in the tidal freshwater zone. The oligochaete fauna of the ß-mesohaline zone consisted of two brackish water tubificids, *Heterochaeta costata* and *Tubificoides heterochaetus*, and the euryhaline naidid *Paranais litoralis*. The freshwater species *Limnodrilus hoffmeisteri* penetrated as far as Boerenschans. Abundance in this zone is rather low with numbers increasing with exposure. The part of the oligohaline zone that coincides with the maximum turbidity zone is extremely poor in benthos, due to high physical, chemical and biological stress, with very low numbers of *L. hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex* and *P. litoralis*. In the tidal freshwater section mass populations of the tubificids *L. hoffmeisteri* and *T. tubifex* occur (peak densities of almost 3.10^6 ind.m^{-2}, maximum biomass: 25.7 g ADW.m^{-2}) with lower numbers of *Limnodrilus claparedeianus*, *Limnodrilus udekemianus* and *Limnodrilus profundicola* mainly in the part of the Zeeschelde close to Gent where better oxygen conditions are found. Oligochaetes are more abundant in finer sediments, resulting in a clear vertical gradient with low mean values in the deeper subtidal coarse sediments and highest numbers in the upper intertidal where fluid muds consolidate. In comparison with *L. hoffmeisteri*, *T. tubifex* was more abundant in the finest sediments. Vorticellidae are more common on tails of oligochaetes in the oxygen-enriched part (4-9 %) than in the oxygen-deficient zone (< 0.5 %). Regeneration rates, being considered as a suitable measure of predation pressure, increase with salinity and size of the worms and are highly specific.

In comparison with other temperate estuarine systems, the Zeeschelde has impoverished communities with oligochaetes as the dominant taxa. Though a future improvement of the water quality will definitely result in a less productive but more varied benthic community in the freshwater tidal zone, oligochaetes will probably continue to play an important role due to sustained harsh conditions .

Het Instituut voor Natuurbehoud

Het Instituut voor Natuurbehoud (I.N.) is een wetenschappelijke instelling van de Vlaamse Gemeenschap.

Het werd op 1 maart 1986 operationeel met als algemene taakstelling : *"alle passende wetenschappelijke studies, onderzoekingen en werkzaamheden uit te voeren in verband met het natuurbehoud, inzonderheid met het oog op het uitwerken van actiemiddelen en wetenschappelijke criteria tot het voeren van een beleid inzake natuurbehoud; hiertoe verzamelt het alle nuttige documentatie, onderneemt het de nodige studies en onderzoekingen, richt enquêtes in en zorgt voor de overdracht van de verworven kennis aan de bevoegde overheden..."*

Het onderzoek heeft betrekking op de biodiversiteit, meer bepaald op de inventarisatie, monitoring en ecologie van diverse plante- en diersoorten, populaties en levensgemeenschappen. In het landschapsecologisch onderzoek gaat de aandacht vooral naar ecohydrologie en habitatfragmentatie. De wetenschappelijke kennis ligt aan de basis van soortbeschermingsplannen, referentiekaders, kartering en evaluatie van natuurwaarden, gebiedsgerichte acties inzake natuurontwikkeling, -herstel en -beheer. Dit beoogt het inpassen van ruimtelijke en kwalitatieve noden van natuurbehoud in landinrichting, structuurplanning en milieubeheer.

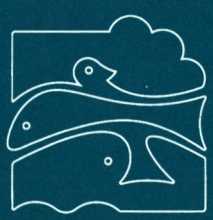
Het Instituut is betrokken bij verschillende internationale onderzoeksprojecten en organisaties.

Adviesverlening is een belangrijke taak van het Instituut. Deze gebeurt zowel naar het Kabinet van de bevoegde Minister, de Vlaamse Hoge Raad voor Natuurbehoud, de Milieu- en Natuurraad van Vlaanderen, de administratieve diensten voor natuurbehoud, als naar provincies, gemeenten en diverse particuliere natuurverenigingen.

In opdracht van derden kunnen via het *Eigen Vermogen* specifieke studies, karteringen en expertises worden uitgevoerd, waarvoor contractuele medewerkers kunnen worden aangetrokken.

Directeur van het Instituut : Prof. Dr. Eckhart Kuijken.

Wetenschappelijke instelling van de Vlaamse Gemeenschap



Instituut voor Natuurbehoud

Kliniekstraat 25 - B-1070 Brussel - België - Tel. 32-2 558 18 11 - Fax 32-2 558 18 05 - http://www.instnat.be/