IVVO
Instituut voor Zeewetenschappelijk Onderzoek (vzw)
Institute for Marine Scientific Research
VICTORIALAAN 3 - B-8400 OOSTENDE BELGIUM
Tel. +32-(0)59-321045 — Fax: +32-(0)59-321135

Habitat-karakteristieken van de Nederlandse kustzone

Beleidsgericht ecologisch onderzoek van de Noordzee/Waddenzee

BEON

IBN-DLO
NIOZ
RIVO-DLO

B

IZWO
Instituut voor Zeewetenschappelijk Onderzoek (vzw)
Institute for Marine Scientific Research
VICTORIALAAN 3 - B-8400 OOSTENDE BELGIUM
Tel. +32-(0)59-321045 — Fax: +32-(0)59-321135

Habitatkarakteristieken van de Nederlandse kustzone

G. Wintermans (IBN-DLO)
N. Dankers (IBN-DLO)
H. van der Veer (NIOZ)
A. D. Rijnsdorp (RIVO-DLO)
P. I. van Leeuwen (RIVO-DLO)
B. Vingerhoed (RIVO-DLO)

648

december 1995

BEON rapport nr. 95-12

BEON project IBN 94 H 02

ISSN 0924-6576

INHOUD

Inleiding

Samenvatting en conclusies

deel 1: Habitatkarakteristieken van het benthos van de Nederlandse kustzone
G. Wintermans en N. Dankers

deel 2: Habitat characteristics of the fish fauna of the Dutch coastal zone
H. van der Veer en A. Rijnsdorp

deel 3: Variations in abundance and distribution of demersal fish species in the coastal zone of the southeastern North Sea between 1980 and 1993
P. van Leeuwen, A. Rijnsdorp en B. Vingerhoed

INLEIDING

Het huidige beleid voor de kustzone is gericht op een zo natuurlijk mogelijke ontwikkeling waarin ruimte wordt gehouden voor menselijke activiteiten. Tevens zijn een aantal gekwantificeerde doelen geformuleerd die binnen die ontwikkeling zouden moeten worden gerealiseerd. Deze gekwantificeerde doelen bestaan voor het merendeel uit een aantal soorten waarvan het voorkomen in een bepaalde dichtheid gewenst is. Deze soorten stellen specifieke eisen aan hun habitat. Daarom richt het beleid zich in eerste instantie op het veiligstellen van de kwaliteit van deze habitats. Het is echter niet duidelijk in hoeverre verstoring van habitat (o.a. veranderingen in stroomgeulen, zeespiegelstijging of bodemdaling, visserij met bodemberoerende vistuigen, biotoopaantasting, verstoring door recreatie of werkzaamheden, verontreinigingen etc.) ook werkelijk effect heeft op soorten of dat de dichtheid en verspreiding van soorten bepaald wordt door andere habitatkarakteristieken.

Voor de beschrijving van habitats en het belang van bepaalde ecotopen voor verschillende soorten kunnen verscheidene invalshoeken worden gekozen.

1. Vanuit de eisen van een soort waarvan veel bekend is kan een beschrijving van een habitat worden gemaakt waar de soort zich 'thuisvoelt'. Deze methode staat bekend als de HEP (Habitat Evaluation Procedure) methode. Het komt in de praktijk neer op het kwantificeren van biotische en abiotische parameters waarbij aangegeven wordt bij welke waarde een soort in de hoogste dichtheden voorkomt. Deze benadering levert potentiele verspreidingsgebieden van bepaalde soorten

2. Op basis van inventarisaties van het voorkomen van soorten kan een beschrijving worden gegeven van de verspreidingsgebieden. Bij deze beschrijving kunnen zowel fysische, geomorfologische en biologische aspecten betrokken worden. Met deze benadering kunnen concrete verspreidingskaarten geproduceerd worden die vertaald worden in habitatkaarten.

3. Soorten kunnen worden ingedeeld in functionele groepen die bepaalde eisen stellen aan hun omgeving. Deze eisen kunnen zowel fysische als biologische parameters omvatten, maar ook mechanismen die transport, settlement of voedselbeschikbaarheid bepalen. Daarom is het mogelijk dat soorten niet of nauwelijks voorkomen op plaatsen die op basis van onder één of twee uitgevoerde analyses wel geschikt zijn. Deze benadering levert potentiële verspreidingsgebieden van functionele groepen.

4. Op basis van algemene ecologische kennis kan een beschrijving worden gegeven van de belangrijkste fysische en biologische parameters die verspreiding en dichtheden van verschillende soorten bepalen. Vervolgens kunnen op grond daarvan habitats beschreven worden. Dit zijn dus theoretische verspreidingsgebieden van soorten.

5. Ecotopen kunnen worden beschreven gebaseerd op processen, geomorfologie, fysische en biologische aspecten. Deze benadering wordt veelal gekozen door beleids-, beheers- en beschermingsinstanties. De achtergrondgedachte bij deze benadering is het idee dat door bescherming van duidelijk te herkennen ecotopen de organismen beschermd worden die in deze ecotopen voorkomen. Vanuit deze invalshoek kunnen kaarten met de verspreiding van ecotopen geproduceerd worden. Deze ecotopen scheppen de leefomstandigheden voor bepaalde functionele groepen of specifieke soorten

In deze rapportage zal een aanzet worden gegeven vanuit de invalshoeken 2, 3 en 4. De 5e invalshoek is gevolgd bij een onlangs geproduceerde rode lijst van habitats van de Waddenzee (Dankers & Wolff; in manuscript). Ook een recente rapportage van Leeuwis (in druk) is volgens deze invalshoek opgezet. De 1e invalshoek wordt vooral gevolgd bij uit te voeren natuurontwikkelingsprojecten of restauratiewerkzaamheden. In het zoete water schijnt de methode perspectieven te bieden.
De beschikbare informatie voor invalshoek 2 bestaat uit de inventarisaties van de visfauna in de Noordzee en kustwateren. Deze informatie is uitgewerkt en en gerapporteerd in deel 3 van deze rapportage. De derde invalshoek is gevolgd bij een beschrijving van factoren die de verspreiding van een aantal vissoorten bepalen. In deel 2 wordt hierover gerapporteerd.
Omdat deze rapportage een eerste aanzet poogt te zijn voor het beschrijven en indelen van habitats en ecotopen ligt de nadruk op de 4e invalshoek. Op basis van een deel van de beschikbare literatuur wordt een inzicht gegeven in de factoren die verspreiding en dichtheid van benthische organismen bepalen. Op grond van deze factoren kan een aanzet gegeven worden voor het ontwerpen van een legenda voor een habitatkaart waarop voor de verspreiding van organismen relevante informatie is aangegeven. Dit onderdeel is gerapporteerd in deel 1.

SAMENVATTING EN CONCLUSIES

Vele jaren is het onderzoek naar het al dan niet voorkomen van organismen of de dichtheid waarin zij voorkomen gericht geweest op de relatie met stoffen, zoals verontreinigingen en voedingsstoffen. Ook werden relaties gelegd met de hoeveelheid potentieel voedsel. De fysische randvoorwaarden lijken echter een zeer belangrijke parameter bij het al dan niet voorkomen van een organisme, en **voedselbeschikbaarheid** lijkt belangrijker dan de aanwezige hoeveelheid biomassa. De voedselbeschikbaarheid (o.a. juiste tijd, juiste plaats) lijkt voor een belangrijk deel bepaald te worden door fysische en ecologische parameters. Welke deze parameters precies zijn en in hoeverre ze door beleid en beheer te beïnvloeden zijn is nooit in goede samenhang onderzocht.
Bij vogels, die over betrekkelijk grote afstanden kunnen vliegen, zal de dichtheid waarin zij voorkomen in belangrijke mate worden bepaald door de **beschikbaarheid** van voedsel. Onder beschikbaarheid wordt hier o.a. verstaan de aanwezigheid van consumeerbare biomassa in een dichtheid die vanuit energetisch oogpunt interessant is; de bereikbaarheid zoals afstand van broedplaats, diepte onder water of diepte in het sediment; de mate van verstoring; intra- of interspecifieke interacties zoals territoriaal gedrag, etc. Het voorkomen van broedvogels zal behalve door de beschikbaarheid van voldoende voedsel ook bepaald worden door de aanwezigheid van een geschikt broedbiotoop.
Evenals bij vogels wordt de verspreiding en dichtheid van vissen zal binnen een kustgebied op grotere schaal bepaald worden de beschikbaarheid van voedsel, d.w.z. dat bij kleine hoeveelheden voedsel ook weinig vis voor zal komen. De meer kleinschalige verspreiding in gebieden met voldoende voedsel hangt samen met de mogelijkheden voor vislarven en jonge vis om op bepaalde plaatsen te komen (processen die transport bepalen) en te overleven (predatie), fysische aspecten zoals temperatuur, saliniteit, zuurstofgehalte, dynamiek (golven, stroom etc.)
Het voedsel van de hogere trofische niveaus (vogels en vissen) bestaat in kustwateren hoofdzakelijk uit benthos. Voor het beschrijven van de habitatkarakteristieken van de hogere trofische niveaus is het belangrijk de habitatkarakteristieken van het benthos te beschrijven. Ook bij het benthos zijn er sterke aanwijzingen dat de dichtheid op een bepaalde plaats niet in hoofdzaak bepaald wordt door de gemiddelde hoeveelheid aanwezig voedsel. Die hoeveelheid voedsel is wellicht wel bepalend voor de gemiddelde benthosbiomassa in een estuarium. Er zijn aanwijzingen dat vooral fysische parameters bepalen waar broedval optreedt en hoe groot de overlevingskansen van broed en grotere dieren zijn. Ook van belang is de invloed van predatoren, waarvan de verspreiding in belangrijke mate ook gereguleerd wordt door fysische parameters. Lokaal kan ook de voedselbeschikbaarheid door fysische parameters bepaald worden.

Bij het karakteriseren van habitats moet worden uitgegaan van de soort. Een soort stelt eisen aan zijn leefgebied, en op grond van die eisen wordt dat gebied gekarakteriseerd. Dit op basis van een aantal kenmerken beschreven gebied

noemen we een habitat. Als een gebied aan alle eisen voldoet wil dat nog niet zeggen dat de soort er altijd voor zal komen. Het voorkomen kan tijdelijk of permanent onmogelijk zijn doordat soorten elkaar beïnvloeden of dat de soort zich (nog) niet in het geschikte gebied heeft kunnen vestigen. Bij het beschrijven van habitats lijkt het essentieel om ook aandacht te schenken aan processen die vestiging en overleving van organismen bepalen.

Op basis van de verspreiding van een aantal vissoorten kon een viertal gebieden worden onderscheiden. Op basis van dat patroon kan gezocht worden naar de onderliggende processen die de verspreiding verklaren. Aangezien de grenzen van de verspreiding van een aantal soorten binnen de Noordzee samenvallen wordt aangenomen dat daar ook grenzen liggen van abiotische parameters (sediment, stroming, diepte, golfslag).

Abiotische en biotische karakteristieken die een effect hebben op de vestiging en de overleving van het zoöbenthos bepalen in belangrijke mate het voorkomen, verspreiding en soortensamenstelling van bodemdieren.
Relatief grote temperatuursschommelingen stimuleren en/of beperken de vestiging en overleving van bepaalde bodemdieren en kunnen gedurende een aantal jaren de soortensamenstelling in een gebied bepalen.
Afhankelijk van het sediment en met name de organische fractie en permeabiliteit van het substraat vindt vestiging plaats terwijl de soortensamenstelling voornamelijk wordt bepaald door korrelgroottesamenstelling, slibfractie, organische fractie en de interstitiële ruimte.
Voor zowel de vestiging als de soortensamenstelling is de helling/het verhang van de bodem van belang.
In het intergetijdegebied speelt de hoogteligging een belangrijke rol omdat het de droogvaltijd bepaalt. De droogvaltijd bepaalt de beschikbaarheid van voedsel, de mate van predatie en de fluctuaties van een aantal fysische parameters, hetgeen vooral een effect heeft op de soortensamenstelling.
Stroming lijkt een belangrijke abiotische variabele omdat het zowel een effect heeft op de sedimentsamenstelling als op de sedimentstabiliteit. Daarnaast reguleert stroming de aanvoer van voedsel, larven en de kwaliteit van de waterkolom.
Zowel soortensamenstelling als vestiging worden in belangrijke mate bepaald door de saliniteit en het lichtregime (troebelheid); eutrofiëring (voedselaanbod) heeft vooral een effect op de soortensamenstelling.

Naast abiotische variabelen bepalen ook biotische variabelen het voorkomen en de verspreiding van bodemdieren.
De aan- of afwezigheid van vegetatie heeft een grote invloed op de vestiging en soortensamenstelling van het zoöbenthos. Hetzelfde geldt ook voor de aan- of afwezigheid van de bodemdieren zelf waarbij vooral door de intra- en interspecifieke interactie: predatie, de vestiging en de soortensamenstelling wordt beïnvloed.

Wellicht is het voor het beleid nuttiger uit te gaan van de karakterisering van ecotopen. Onder ecotoop wordt verstaan 'een gebied met een aantal duidelijk te

omschrijven karakteristieke eigenschappen'. Deze ecotopen vormen het leefgebied voor een aantal soorten, maar het wil niet zeggen dat alle soorten die normaal in het gebied voorkomen daar ook elk jaar aanwezig zijn. In veel gevallen is het echter wel mogelijk aan de hand van het voorkomen van een bepaalde soort of soortengroep te bepalen of een ecotoop aan bepaalde kwaliteitscriteria voldoet.

deel 1

Habitatkarakteristieken van het benthos van de Nederlandse kustzone

650

G. Wintermans (IBN-DLO)
N. Dankers (IBN-DLO)

INHOUD

SAMENVATTING

CONCLUSIES

1. INLEIDING 5

2. ABIOTISCHE KARAKTERISTIEKEN VAN HET GEBIED 5
2.1 Weer en klimaat (temperatuur, neerslag, wind) 5
2.2 Morfologie 6
2.3 Sediment 6
2.3.1 Sediment typen (silt/slib/klei/lutum fractie; mediane korrelgrootte; sortering) 7
2.3.2 Sediment stabiliteit (sedimentatie/erosie) 9
2.3.3 Belangrijke karakteristieken van het sediment 10
- helling/verhang
- interstitiële ruimte/water: porositeit/perrneabiliteit
- interstitiële temperatuur/saliniteit/zuurstofgehalte
- chemische samenstelling
- organische fractie
2.4 Hydrologie 13
2.4.1 Getijden (droogvaltijd/frequentie;amplitude) 13
2.4.2 Stromingen (getijde/rivier/wind) 14
2.4.3 Golf-energie/beweging 14
2.4.4 Waterdiepte 15
2.4.5 Verblijftijd water 15
2.5 Water 15
2.5.1 Saliniteit (ion-samenstelling; zoet/zout) 15
2.5.2 Zuurstofgehalte 17
2.5.3 Temperatuur 17
2.5.4 Troebelheid 17
2.5.5 Verontreiniging (trofiestatus, zware metalen en micro-verontreiniging) 18
2.6 Stabiliteit fysische/chemische karakteristieken 19

3. BIOTISCHE KARAKTERISTIEKEN VAN HET GEBIED 20
3.1 Planten 20
- Vestigingsinteracties ~facilitatie, sedimentatie, cementatie)
3.2 Dieren 21
3.2.1 Vestiging 23
- chemische prikkeling, facilitatie, bioturbatie, predatie, spacing-out
3.2.2 Aanwezigheid en dichtheid 24
- facilitatie, sedimentatie, bioturbatie, cementatie, predatie, competitie/territorialiteit, parasitaire infectie

LITERATUUR

SAMENVATTING

Abiotische en biotische karakteristieken die een effect hebben op de vestiging en de soortensamenstelling van het zoöbenthos bepalen in belangrijke mate het voorkomen en de verspreiding van bodemdieren. Middels een literatuurstudie is een overzicht samengesteld van die karakteristieken die voor de verschillende diergroepen van belang lijken te zijn en waarvan kwantitatieve en/of kwalitatieve gegevens voorhanden zijn.
Relatief grote temperatuursschommelingen stimuleren en/of beperken de vestiging van bepaalde bodemdieren en kunnen gedurende een aantal jaren de soortensamenstelling in een gebied bepalen.
Afhankelijk van het sediment en met name de organische fractie en permeabiliteit van het substraat vindt vestiging plaats terwijl de soortensamenstelling voornamelijk wordt bepaald door korrelgrootte-samenstelling, slibfractie, organische fractie en de interstitiële ruimte.
Voor zowel de vestiging als de soortensamenstelling is de helling/het verhang van de bodem van belang.
In het intergetijde gebied speelt de hoogteligging een belangrijke rol omdat het de droogvaltijd bepaalt hetgeen vooral van invloed is op de soortensamenstelling.
Stroming lijkt een belangrijke abiotische variabele omdat het zowel een effect heeft op de sedimentsamenstelling als op de sedimentstabiliteit. Daarnaast reguleert stroming de aanvoer van voedsel, larven en de kwaliteit van de waterkolom.
Zowel soortensamenstelling als vestiging worden in belangrijke mate bepaald door de saliniteit en het lichtregime (troebelheid); eutrofiering (voedselaanbod) heeft vooral een effect op de soortensamenstelling.

Naast abiotische variabelen bepalen ook biotische variabelen het voorkomen en de verspreiding van bodemdieren.
De aan/afwezigheid van vegetatie heeft een grote invloed op de vestiging en soortensamenstelling van het macrobenthos. Hetzelfde geldt ook voor de aan/afwezigheid van de bodemdieren zelf waarbij door intra- en interspecifieke interactie en predatie, de vestiging en de soortensamenstelling wordt beïnvloed.
Ook de aanwezigheid van biogene structuren (mosselbanken, oesterbanken en riffen) heeft een grote invloed op het voorkomen van organismen

CONCLUSIES

BELANGRIJKSTE ABIOTISCHE KARAKTERISTIEKEN:

1) DE TEMPERATUUR. Met name de gemiddelde jaartemperatuur en schommelingen in de temperatuur binnen een jaarcyclus.

2) HET SEDIMENT. Met name de volgende eigenschappen/karakteristieken:

* Korrelgrootte-samenstelling

* Slibfractie. De slibfractie kan worden uitgedrukt in de fractie < 0,016 mm (Beukema, 1976) of de fractie < 0,05 mm (De Gee, 1987; zie ook tabel korrelgrootte-samenstelling).

Sediment-indeling volgens het RIJP-concept naar Ente (1982) en ten Brinke (1985).

NAME	Grade limits particle diameter (mm)	Correspondin g phi values	Sorting coefficient based on phi values
boulder	>250	<-8	very well sorted
cobble	64-250	-6 to -8	very well sorted
coarse gravel	16- 64	-4 to -6	very well sorted
medium gravel	8- 16	-3 to -4	very well sorted
fine gravel	4- 8	-2 to -3	very well sorted
very fine gravel	2- 4	-1 to -2	very well sorted
SAND			
very coarse sand	1-2	0 to -1	very well sorted
coarse sand	0.5-1.0	1 to 0	< 0.35 very well sorted 0.35-0.50 well sorted
medium sand	0.25-0.50	2 to 1	> 0.5 less well sorted
fine sand	0.125-0.250	3 to 2	less well sorted
very fine sand	0.063-0.1250	4 to 3	poorly sorted
(muddy sand)			poorly sorted
MUD			
coarse silt	0,016-0,063	6 to 4	poorly sorted
medium/fine silt	0.002-0.016	9 to 6	poorly sorted
clay	<0.002	> 9	poorly sorted

* Organische fractie. De organische fractie of humus/koolstof gehalte kan zowel direct via gravimeterisch volgens de humus-elementair-methode van Hofstee(1980) als indirect via het silt/clay-gehalte worden bepaald.

* Interstitiële ruimte. Met name de permeabiliteit zijnde de mate van doorstroming per tijdseenheid.

* Sedimentstabiliteit.

3) DE HELLING/HET VERHANG VAN HET SUBSTRAAT

4) DE DROOGVALTIJD. De droogvaltijd/emersietijd of overspoelingsduur/submersietijd kan worden uitgedrukt in het percentage van een volledig tij (12,4 uur) of etmaal dat een locatie droog ligt/overspoelt is.

5) DE STROOMSNELHEID

Stroomsnelheid-indeling volgens Verdonschot e.a. (1992).

Omschrijving	Stroomsnelheid (m per s)
(Semi-)stagnant	0,00 - 0,20
Matig stromend	0,15 - 1,00
Snel stromend	0,90 - 2,00
Zeer snel stromend	> 1,90

6) DE SALINITEIT.

	ZONE	o/oo CL	o/oo S
SEA	euhaline	22,0 - 16,5	40,0 - 30,0
	polyhaline	16,5 - 10,0	30,0 - 18,0
ESTUARINE	alpha-mesohaline	10,0 - 5,5	18,0 - 10,0
	beta-mesohaline	5,5 - 3,0	10,0 - 5,0
	oligohaline	3,0 - 0,3	5,0 - 0,5
RIVER	fresh	≤ 0,3	≤ 0,5

Naast deze indeling zou ook gebruik moeten worden gemaakt van een categorie 'wisselende zoutgehalte' voor gebieden die als gevolg van menselijk ingrijpen een sterk schommelende zoutgehalte kennen.

7) DE TROEBELHEID/HET LICHTREGIME

Omschrijving	Doorzicht
Helder	> 5 m
Matig helder	1 - 5 m
Troebel	< 1 m

8) DE TROFIETOESTAND

Trofie-indeling zoals toegepast in de Noordzee-atlas (ICONA, 1992).

Omschrijving	Gehalte P (?M/l)	Gehalte N (?M/l)
Voedselarm	< 0,40	< 4
Matig voedselrijk	0,40 - 0,75	4 - 10
Voedselrijk	> 0,75	> 10

DE BELANGRIJKSTE BIOTISCHE KARAKTERISTIEKEN

1) DE AAN/AFWEZIGHEID VAN VEGETATIE. De vegetatie kan het best worden beschreven in (asvrij-droge) gewicht per m^2.

2) DE AAN/AFWEZIGHEID VAN (VERWANTE) BODEMDIEREN. Het macrobenthos kan het beste worden beschreven in (asvrij-droge) gewicht per m^2 en het aantal individuen per m^2.

3) DE AANWEZIGHEID VAN BIOGENE STRUCTUREN
4 DE PREDATIE.

1 INLEIDING

Ten behoeve van het BEON-project 'Habitatkarakteristieken van de Nederlandse kustzone' wordt voor een aantal belangrijke soortengroepen (bodemdieren, vissen en vogels) nagegaan aan welke kwantitatieve en kwalitatieve randvoorwaarden de kustzone moet voldoen om als kinderkamer voor Noordzee-organismen en foerageergebied voor wad- en watervogels te kunnen (blijven) functioneren. Hierbij wordt onderscheid gemaakt tussen antropogene en natuurlijke randvoorwaarden.
De Nederlandse kustzone wordt gevormd door de estuaria in het Delta- en het Waddenzeegebied en een 22 km (12 mijl) brede strook van de Noordzee grenzend aan de estuaria, het vaste land en de eilanden.
Over de relatie tussen abiotische en biotische karakteristieken en de aanwezigheid van (groepen)organismen is al het een en ander gepubliceerd. In dit rapport is middels een literatuurstudie een overzicht samengesteld van die karakteristieken die het macrobenthos van belang lijken te zijn en waarvan kwantitatieve en/of kwalitatieve gegevens voorhanden zijn.
In een later stadium (1995-1997) zal iedere karakteristiek afzonderlijk in kaart worden gebracht en wel zo dat de verschillende kaarten 'over elkaar kunnen worden gelegd'. Door het combineren van de abiotische en biotische data kunnen met behulp van multivariate statistische methoden ruimtelijke 'eenheden' (habitats) in het aquatische milieu worden onderscheiden (Verdonschot, 1991; Verdonschot e.a., 1992).

De belangrijkste vraag die in het kader van dit rapport moet worden beantwoord zijn:
-'Door welke abiotische (fysische/chemische) en biotische karakteristieken worden verspreiding en dichtheid van de verschillende (groepen)organismen bepaald?

2 ABIOTISCHE (FYSISCHE/CHEMISCHE) KARAKTERISTIEKEN VAN HET GEBIED

2.1 Weer en klimaat

Temperatuur speelt een belangrijke rol in de geografische verspreiding van mariene organismen en bepaalt via een effect op de mortaliteit, migratie, metabolisme en reproductie het voorkomen en de verspreiding van soorten in de Nederlandse kustzone.
Door de bufferende werking van het zeewater zijn de fluctuaties in temperatuur in de kustzone kleiner dan in de estuaria en gebieden met droogvallende platen. Ook de invloed van golven en stroming is sterker in de ondiepe zones. Door wind opgewekte golven hebben zowel een invloed op de morfologie als op de dynamiek van het sediment.
De invloed van temperatuur op de overleving van bentische organismen is reeds door vele onderzoekers beschreven waarbij de grenzen voor de gematigde luchtstreek liggen tussen de -10 en 25-30 graden Celcius (Boyden, 1972; Wolff, 1973; Bayne, 1976; Beukema, 1979; Murphy & Johnson, 1980).
Volgens Wolff (1973) kan de fauna van het Delta-gebied en het aangrenzende gedeelte van de Noordzee verdeeld worden in een relatief stenotherme component die alleen 'offshore' te vinden is en een relatief eurytherme component die zowel 'offshore' als 'inshore' voorkomt. Naar het zich laat aanzien is de estuarine fauna niet alleen euryhaline maar ook eurytherm.
Volgens Beukema (1990) worden de dichtheid en de soortensamenstelling van het macrozöobenthos van de Nederlandse intergetijde gebieden in belangrijke mate bepaald door schommelingen in de wintertemperatuur. Na een aantal zachte winters neemt zowel het aantal soorten als de dichtheid van de soorten toe. Bij een constante toename van het aantal zachte winters zal de dichtheid van het aantal individuen per m2 steeds groter worden (Beukema 1992).
Ook de biomassa van individuen en soorten, met name tweekleppigen, is afhankelijk van jaar en seizoens-invloeden (Beukema, 1974; Zwarts, 1993). Gewichtsverlies tijdens strenge winters is beperkt omdat de dieren inactief worden en zodoende minder energie verbruiken. Als gevolg van het relatief hoge energie verbruik tijdens zachte winters is het reproductie succes in het daaropvolgende voortplantingsseizoen laag (Beukema, 1992).
Hummel et al. (1988) en Fortuin et al. (1989a en b) hebben aangetoond dat de mortaliteit

toeneemt bij een stijging van de temperatuur gecombineerd met een toegenomen droogvaltijd. Vooral bij extreme temperaturen van meer dan 24 graden C en minder dan -1 graad Celsius neemt de mortaliteit zeer sterk toe.
Afhankelijk van de temperatuur vertonen borstelwormen seizoensmigratie waarbij zij de ondiepe kustzone verlaten en naar de diepere delen van het verspreidingsgebied trekken.

Tijdens een periode van het Eemien waarin het klimaat warmer was, was de macrobenthische fauna van het Nederlandse intergetijde gebied volgens van Straaten (1956) rijker aan soorten dan tegenwoordig. De Vooys (1990) leidt uit een vergelijking van de samenstelling van het macrozobenthos van de Waddenzee en de estuaria van de Seine en de Gironde af dat bij een stijging van de gemiddelde temperatuur van het water in de Waddenzee het aantal soorten zal toenemen. De soortensamenstelling in de Waddenzee zal dan meer overeenkomst gaat vertonen met die van de Franse estuaria.

2.2 Geomorfologie

De Nederlandse kustzone wordt gevormd door de estuaria van de Delta, het Waddenzeegebied en een 22 km (12 mijl) brede strook van de Noordzee grenzend aan de estuaria, het vaste land en de eilanden. Het gebied is goed in kaart gebracht, en van het merendeel van het gebied is historische informatie beschikbaar zodat ontwikkelingen kunnen worden beschreven. Uit ecologische overwegingen is het beter in plaats van de 22 km brede strook de -20 meter diepte lijn aan te houden.

2.3 Het sediment

Samen met het klimaat en de geomorfologie van het gebied speelt het sediment een belangrijke rol in de vestiging en verspreiding van zöobenthossoorten (Gray, 1974; Reise 1985).
Het sediment van de Nederlandse kustzone bestaat voornamelijk uit zand. Golven en getijdenstromingen vervoeren en sorteren de sedimentdeeltjes en bepalen aldus de verspreiding, de stabiliteit en de samenstelling van het sediment. Mariene sedimenten varieren sterk in samenstelling (mediane korrelgrootte, slibfractie, gehalte organisch stof en sortering) en stabiliteit hetgeen van invloed is op de eigenschappen van het sediment (interstitiële ruimte/temperatuur/water, porositeit en permeabiliteit etc.).
Vooral korrelgrootte lijkt een belangrijke variabele. Korrelgrootte speelt een belangrijke rol bij de vestiging van organismen; sommige soorten hebben zelfs een specifieke voorkeur voor een bepaalde korrelgrootte (Gray, 1974). Diverse soorten Ciliata en kleine Metazoa leven in de interstitiel ruimte van het sediment en hebben er afhankelijk van de korrelsamenstelling en -vorm een soortspecifieke vertikale verspreiding (Ax, 1968; Fenchel, 1978) terwijl in een sediment met een hoog gehalte fijnere deeltjes (< 200 mu) veel soorten niet worden aangetroffen.
Verschillende macrobenthossoorten kunnen dankzij het zachte substraat van de Nederlandse kustzone een ingegraven levenwijze leiden. Is het substraat echter tè zacht/slikkig dan kunnen deze soorten er niet voor komen omdat de tunnels of kokers die zij nodig hebben om te (over)leven resp. instorten of uit elkaar vallen terwijl een tè hard substraat een ingegraven levenswijze niet toestaat.
Bodemdieren die hun voedsel uit het sediment zelf halen (deposit-feeders) hebben een voedselrijk substraat nodig terwijl soorten die het voedsel uit het water filtreren (suspension-feeders) voornamelijk aangewezen zijn op een voedselrijke waterkolom. Een hoge troebelheid van het water als gevolg van een hoog slibgehalte in het sediment kan de aanwezigheid van suspension-feeders hinderen omdat de verterings/ademhalingsorganen verstopt kunnen raken.
De relatie tussen het sediment en de aanwezigheid van bepaalde organismen is vanwege de grote variatie in eigenschappen, samenstelling en stabiliteit van het sediment niet eenduidig. Verschillende foerageermethodes lijken in elk van de onderscheiden sediment typen voor te kunnen komen omdat de verschillen tussen de methodes klein en niet expliciet zijn. Desalniettemin troffen Rhoads & Young (1970) in zeer zacht kleiig sediment alleen deposit-feeders aan.
Dankers en Beukema (1981) vonden optimum curves voor biomassa en dichtheid van het

macrozöobenthos voor de sediment parameters mediane korrelgrootte en slibfractie. Problematisch bij het verklaren van de variatie in de biomassa of het aantal soorten aan de hand van abiotische factoren is de onderlinge korrelatie van de parameters. De Gee (1987) kon via 'path analysis' slechts 2 % van de variatie in het aantal soorten en 22 % van de variatie in biomassa in het sublitoraal van de Nederlandse Waddenzee verklaren met de abiotische factoren: mediane korrelgrootte, slibfractie en sortering. Voor het Noordzee- macrozöobenthos zijn er wel duidelijke relaties met de sedimentsamenstelling gevonden (Holtmann & Groenewold, ??). Dieren die in het sediment leven (infauna) profiteren itt dieren die op het sediment leven (epifauna) van de buffercapaciteit van het sediment. Schommelingen in temperatuur, zoutgehalte en watergehalte nemen af met de diepte (Wilde & Berghuis 1979; Hummel et al., 1986). Tijdens droogvallen treden er voornamelijk in de bovenste 10 cm van het sediment schommelingen op in saliniteit en watergehalte. Deze schommelingen hebben niet of nauwelijks een effect op de bodemdieren, zelfs niet tijdens perioden van lang droogvallen (3 mnd; Hummel et al., 1994). Een toename van de droogvaltijd gecombineerd met een stijging van de temperatuur heeft daarentegen wel een effect op bodemdieren (zie 2.1).

2.3.1 Sediment typen

Om gegevens van sediment en benthos te kunnen correleren zijn in het verleden door een aantal onderzoekers verschillende sediment typen onderscheiden.
Wolff (1973) maakt onderscheid tussen korrelgrootte klassen uitgedrukt in phi-eenheden (phi $= -^2\log$ van de ratio korreldiameter en een standaard korrelgrootte van 1 mm) en een sorteringscoëfficiënt ook uitgedrukt in phi-eenheden (Tabel 1 en 2).

Tabel 1: Korrelgrootte uitgedrukt in phi-eenheden (phi $= -^2\log$ van de ratio korreldiameter en een standaard korrelgrootte van 1 mm; Wolff, 1973).

median diameter between		name
phi-units	microns	
0-1	500-1000	coarse sand
1-2	250-500	medium sand
2-3	125-250	fine sand
3-3.75	75-125	muddy sand
>3.75	<75	mud

Tabel 2. Sorteringscoëfficiënt uitgedrukt in phi-eenheden (phi $= -^{2}\log$ van de ratio korreldiameter en een standaard korrelgrootte van 1 mm; Wolff, 1973).

Sortingcoëfficiënt	name
<0.35 phi-units	very well sorted
0.35-0.50 phi-units	well sorted
0.50-2.00 phi-units	less well sorted
>2.00 phi-units	poorly sorted

De sortering is van invloed op de permeabiliteit van het sediment en is ook een maat voor het aantal fijne deeltjes in het sediment. Een hoge sorteringscoëfficiënt komt meestal overeen met een hoog gehalte klei. De sortering is moeilijk te relateren aan de aanwezigheid en de dichtheid van bodemdieren.
Wolff (1973) veronderstelt dat soorten van zandig sediment de voorkeur geven aan zandig sediment zonder klei waardoor de watercirculatie wordt beperkt en dus ook de zuurstofvoorziening; soorten die de voorkeur geven aan slikkige sedimenten zijn in de eerste plaats afhankelijk van het aan de kleifractie gerelateerde organisch materiaal als voedselbron.

Beukema (1976) maakt gebruik van het slib (<0,016 mm)-gehalte en de mediane korrelgrootte van het sediment na verwijdering van de slibfractie (Tabel 3). De slibfractie (< 0,016 mm) wordt weggevangen, gedroogd en gewogen. De overgebleven fractie wordt gezeefd (over 11 zeven), gewogen en omgerekend naar gewichtspercentages aan de hand waarvan de mediane korrelgrootte wordt berekend.
De Gee (1987) gebruikt voor het sublitoraal dezelfde methode als Beukema maar definieert de slib/silt fractie als de fractie < 0,050 mm.
Dijkema et al. (1989) maken gebruik van lutum (clay; < 0,002 mm) gehaltes (Tabel 3) en geeft een tabel met daarin de verhouding tussen lutum (clay), silt en zand fractie (Tabel 4).

Om tot een sediment-indeling te komen die voor de hele Nederlandse kust bruikbaar is, is gekozen voor het RIJP-concept zoals beschreven door Ente (1982) en ten Brinke (1985; Tabel 5).

Tabel 3. Sediment indeling volgens Beukema (1976, 1981) en Dijkema et al. (1989). Mud (< 0,063 mm) = clay/lutum (<0,002) + silt (0,002-0,063).

Sediment type Beukema	% clay (< 2 μ)	Sediment type Dijkema	% clay (< 2 μ)
Sandy sediment	< 1.5 %	Sand	< 5 %
Mixed sediment	1.5 - 5.0 %	Muddy sand	5 - 8 %
Silty sediment	> 5.0 %	Mud	> 8 %

Tabel 4. Sediment indeling uit Dijkema et al. (1989) naar Sindowsky (1973, 1979).

Sediment type	Grain size distribution % clay (<2 μ)	% silt (2-63 μ)	%sand (>63μ)	Field scale surface	footprints
Sand	0 - 5	0 - 10	100 - 90	rough	negligible
Mixed sand	0 - 8	0 - 50	95 - 42	slightly slippery	to the knuckles
Mud	8 - 75	0 - 92	92 - 0	silky, shining	deep

Tabel 5. Sediment-indeling volgens het RIJP-concept naar Ente (1982) en ten Brinke (1985).

NAME	Grade limits particle diameter (mm)	Correspondin g phi values	Sorting coëfficiënt based on phi values
boulder	>250	<-8	very well sorted
cobble	64-250	-6 to -8	very well sorted
coarse gravel	16- 64	-4 to -6	very well sorted
medium gravel	8- 16	-3 to -4	very well sorted
fine gravel	4- 8	-2 to -3	very well sorted
very fine gravel	2- 4	-1 to -2	very well sorted
SAND			
very coarse sand	1-2	0 to -1	very well sorted
coarse sand	0.5-1.0	1 to 0	< 0.35 very well sorted 0.35-0.50 well sorted
medium sand	0.25-0.50	2 to 1	> 0.5 less well sorted
fine sand	0.125-0.250	3 to 2	less well sorted
very fine sand	0.063-0.1250	4 to 3	poorly sorted
(muddy sand)			poorly sorted
MUD			
coarse silt	0,016-0,063	6 to 4	poorly sorted
medium/fine silt	0.002-0.016	9 to 6	poorly sorted
clay	<0.002	> 9	poorly sorted

2.3.2 Verspreiding sedimenttypen

Evenals de geomorfologie is de verspreiding van de verschillende sedimenttypen voor de Waddenzee, de Delta en de ondiepe kustzone van de Noordzee in het verleden meerdere malen in kaart gebracht. Wel moet rekening worden gehouden met het feit dat sedimentkarakteristieken sterk kunnen veranderen door veranderingen in de geomorfologie, bv door grote waterstaatkundige ingrepen. Ook biologische factoren kunnen een grote invloed hebben. Het verdwijnen van de mosselbanken in de Waddenzee had zowel een invloed op het relief, als op de sedimentsamenstelling. Door de hervestiging van de mosselbanken in het gebied onder Ameland

in 1994 werd het sediment over grote oppervlakten ook slikkig

2.3.3 Belangrijke karakteristieken van het sediment

- Helling/verhang
McLusky & Elliot (1981) noemen de helling of het verhang van het sediment als een variabele die de aanwezigheid van bodemdieren kan beinvloeden. De broedval van kokkels zou positief beinvloedt worden door een flauwe helling. Mossel- en kokkelbanken ontwikkelen zich bij voorkeur op hellingen evenwijdig aan de waterlijn (Nijkamp & Slegtenhorst, 1992). In de Westelijke Waddenzee vestigen sublitorale mosselbanken zich vooral op hellingen die op lopen in de richting van de vloedstroom (Dankers, pers com). Verhagen (....) verklaart dit door verkleinen van de benthic boundary layer onder deze condities. Zodoende wordt voedseluitputting voorkomen. Ook Reise (1985) noemt de helling van het sediment als variabele; in steile hellingen van stranden en zandbanken bestaat de macrofauna voornamelijk uit de polychaet Scololepis squamata.

- Interstitiële ruimte/water: porositeit en permeabiliteit
De grootte van de interstitiële ruimte in het sediment wordt bepaald door de grootte en de vorm van de sedimentkorrels en de sortering (zie 2.3.1) van het sediment. De sortering is een maat voor de uniformiteit van de korrelgrootte-samenstelling; naarmate het sediment meer is opgebouwd uit korrels van verschillende grootte is de sortering lager. Bij een afname van de korrelgrootte of de sortering neemt ook de interstitiële ruimte af. Ook de wijze waarop de korrels in het sediment gestapeld zijn is van invloed op de interstitiële ruimte.
Transport van water via de interstitiële ruimte van het sediment vindt plaats door de hydraulische gradienten die ontstaan onder invloed van getijden, golven en stromingen. De mate waarin en de snelheid waarmee transport plaats vindt, wordt bepaald door de interstitiële ruimte en dus door de sedimentsamenstelling (korrelgrootte, korrelvorm, sortering). In dit verband worden voor het sediment karakteristieken als porositeit (volume water/totale volume sediment) en permeabiliteit (mate van doorstroming per tijdseenheid) gebruikt (Wolff 1973).

De porositeit van het sediment is onafhankelijk van de interstitiële ruimte. In slikkige sedimenten waarin de interstitiële ruimte relatief klein is vanwege de kleine korrelgrootte, is de porositeit hoog als gevolg van de chemische wisselwerking tussen slib en water. Naarmate het lutumgehalte toeneemt neemt ook het watergehalte (g water/100g droge grond) toe (Tabel 6). Volgens Veenstra (1969) kan in het algemeen worden gesteld dat het watergehalte > 4 x het lutumgehalte van het sediment is.

Tabel 6: Verband tussen lutumgehalte en watergehalte van de bodem (zie referenties Zwarts 1988). De stevigheid/begaanbaarheid van de bodem wordt oa bepaald door het watergehalte van het sediment.

Lutumgehalte	watergehalte (g water per 100g droge grond)	Begaanbaarheid	Referentie
<2%	23% 18-25%	voetafdruk	Linke, 1939 Muller, 1963
<3%	25%	voetafdruk	Zwarts, 1988
<10%	30% 25-40%	wegzakken tot enkel	Linke, 1939 Muller, 1963
10%	40-45%	wegzakken tot over enkel	Zwarts, 1988
10-30%	54-71% 40-60%	wegzakken van enkel tot knie	Linke, 1939 Muller, 1963

De permeabiliteit van het sediment is afhankelijk van de beschikbare interstitiële ruimte en neemt af als die ruimte kleiner wordt.
Zowel porositeit als permeabiliteit zijn afhankelijk van de sortering. De porositeit neemt af naarmate de sedimentkorrels minder uniform (lagere sortering) zijn terwijl de permeabiliteit aanvankelijk toe neemt. Bij een sterke afname van de uniformiteit van de sedimentkorrels neemt echter de permeabiliteit ook af. Een en ander kan worden verklaard door het opvullen van de interstitiële ruimte door kleinere korrels bij een afname van de uniformiteit (Wolff, 1973).
Ook de vorm van de sedimentkorrels is van invloed op porositeit en permeabiliteit. Rondkorrelig sediment heeft een hogere porositeit maar een lagere permeabiliteit dan sediment opgebouwd uit hoekige korrels.
Via de invloed op de watercirculatie bepaalt de permeabiliteit in belangrijke mate de temperatuur en de saliniteit van het sediment en de beschikbaarheid van zuurstof en voedsel in de interstitiële ruimte.

- Interstitiële temperatuur/saliniteit/zuurstofgehalte
De interstitiële temperatuur varieert het meest in de bovenste lagen (tot 10 cm) van het sediment en kent een jaar- en dagritmiek. In de intergetijde gebieden zijn de schommelingen in temperatuur op de hoger gelegen delen groter dan in de laag gelegen delen die op hun beurt weer meer temperatuurvariatie kennen dan het sublitoraal. Volgens Linke (1939) treden veranderingen in de temperatuur van het sediment 2 keer zo snel op in zandige als in slikkige sedimenten waarschijnlijk als gevolg van de hogere permeabiliteit van het zandige sediment waardoor warmte met het water sneller naar de diepere lagen van het sediment kan worden getransporeerd.

De saliniteit van het interstitiële water is altijd hoger dan in de waterkolom en wordt bepaald door de saliniteit van de waterkolom, de droogvaltijd (Smit 1956 uit Wolff 1973) en de luchttemperatuur (Hummel et al. 1986). Dit kan worden verklaard door het zwaardere gewicht van zout water waardoor het meer in contact staat met het sediment èn door de ionbinding die het zoute water aangaat met de sedimentkorrels. Schommelingen in de saliniteit van de waterkolom beinvloeden afhankelijk van het sedimenttype en de frequentie van de schommelingen slecht de bovenste laag van het sediment. Volgens Wolff (1973) mag worden

aangenomen dat het zoutgehalte van het sediment van de Nederlandse kustzone oiv schommelingen in de waterkolom alleen verandert in de bovenste centimeters van het sediment. In zachte slikkige bodems verandert de saliniteit op een diepte van 5 cm niet of nauwelijks (Sanders et al., 1965). In zandige sedimenten is de invloed op grotere diepte waarneembaar. Ook tijdens lange droogvaltijden (1 tot enkele dagen) verandert volgens Hummel et al. (1994) de saliniteit (en de porositeit) van het sediment alleen in de bovenste 10 cm.

Zuurstof dringt alleen door in de bovenste laag van de wadbodem: de zgn oxydatie-, aeratie of hydroxydelaag. De kleur van deze laag is meestal licht en varieert van bruin tot grijs in tegenstelling tot de zwarte anaerobe laag die eronder ligt.
De zuurstofverzadiging van het water in de interstitiële ruimte wordt bepaald door:
- het transport van water in het sediment (permeabiliteit).
- de diffusie van zuurstof uit de water/luchtkolom
- de zuurstof consumptie.

Er bestaat dan ook een sterke correlatie tussen de sedimentsamenstelling (cq de mediane korrelgrootte) en de diepte waarop de zwarte zuurstofloze/arme laag in het sediment wordt aangetroffen (Wolff, 1973).
Bij afwezigheid van een hydraulische gradient die het watertransport in het sediment reguleert, vindt transport door diffusie plaats. Diffusie is niet afhankelijk van de permeabiliteit maar van de porositeit (Wolff, 1973). De bijdrage van diffusie aan de zuurstofvoorziening is het hoogst in de fijnere sedimenten vanwege het relatief hoge watergehalte (Callame 1967; Tabel 6). Diffusie is een langzaam proces dat bovendien nog wordt geremd door zuurstofconsumptie van bacterien en andere benthische organismen. Benthische organismen oxideren organisch materiaal en verbruiken daarbij zuurstof waardoor het zuurstofgehalte aan de oppervlakte hoog is, vergeleken met het zuurstofgehalte in de diepere lagen.
In estuariene sedimenten is de zuurstofvoorziening dan ook beperkt tot de bovenste laag van het sediment. Afhankelijk van de temperatuur, de golf-energie, de aanvoer van organisch materiaal, het watertransport in het sediment en de dagelijkse variatie in de photosynthese ligt de scheiding tussen de zuurstofhoudende en de zuurstofloze laag hoger of lager in het sediment.
In het algemeen kan worden gesteld dat de zuurstofvoorziening in zandige sedimenten dieper (5-40 cm) reikt dan in slikkige sedimenten (enkele millimeters; Wolff 1973). Volgens Zwarts (1988) varieert de dikte van de oxydatie-laag van enkele milimeters in slikkig sediment tot enkele centimeters in zandig sediment en neemt de dikte van de laag toe bij een afname van het lutumgehalte. Reineck (1970) vond een oxydatielaag van 0,1 cm in zeer slikkig sediment, 1,5 cm in gemengd sediment en >6 cm in zand hetgeen in overeenstemming is met de bevindingen van Wolff (1973) en Zwarts (1988).

- Chemische samenstelling
De chemische samenstelling van het sediment wordt in belangrijke mate bepaald door de minerale samenstelling van het sediment en de chemische processen die zich er afspelen. Kwarts en carbonaat zijn de belangrijkste minerale componenten. Kwarts is een harder materiaal dan carbonaat Het meeste carbonaat wordt vermalen zodat in het sediment kwarts meestal domineert. Afhankelijk van de carbonaatproductie bevat het sediment veel of weinig kalk (Reise 1985).
In de chemische processen spelen micro-organismen en zöobenthossoorten een grote rol. In de meeste sedimenten is sprake van een verticale chemocline. Dieper in het sediment wordt het zuurstofaanbod lager maar neemt het aandeel waterstofsulfide toe. In het sediment kunnen daardoor vaak drie verschillend gekleurde lagen worden onderscheiden: een bruine toplaag, een grijze onderlaag met daartussen een zwarte laag. In de bovenste laag die door ferri-hydroxiden (Fe[OH]3) bruin wordt gekleurd vindt vooral oxidatie van organisch materiaal plaats. In de door ferrosulfide (FeS) zwart gekleurde laag is zuurstof niet of nauwelijks beschikbaar. Hier vindt voornamelijk zuurstofloze ontbinding van organisch materiaal plaats. Pyrite (FeS2) kleurt de onderste laag grijs. In deze laag bevindt zich geen zuurstof en wordt nagenoeg geen organisch materiaal afgebroken (Reise 1985). In veel estuaria met overwegend fijne deeltjes en een hoge organische fractie vormt het sulfide systeem een belangrijke onderdeel van het estuarine habitat

(Wolff 1983). In het sulfide systeem kunnen geen macrobenthische soorten leven zonder in verbinding te staan met het water. Meio- en microfauna soorten daarentegen leven er in redelijk hoge aantallen (Wolff 1983).
Verschillende organismen beinvloeden door hun positie in de gradient van zuurstof naar zuurstofloos de chemocline in het sediment.

- Organische fractie
De organische fractie van het sediment wordt gevormd door levende organismen en detritus. Afhankelijk van de stroomsnelheid vindt afzetting van organisch materiaal plaats. In gebieden met een geringe stroomsnelheid, waar fijnere deeltjes bezinken, bezinkt ook veel organische materiaal. Er is dan ook een rechtlijnig verband tussen het lutum/slib-gehalte en de organische fractie van het sediment. Als het lutum/slib-gehalte toeneemt neemt ook de organische fractie toe. Naast sedimentatie wordt de organische fractie ook bepaald door de aan- of afwezigheid van organismen. Wood (1965) heeft aangetoond dat micro-organismen zich makkelijker vestigen op fijnere sedimenten waardoor de organische fractie van het sediment relatief hoog is.
In diverse onderzoeken is een positieve correlatie gevonden tussen de mediane korrelgrootte en de organische fractie. De mediane korrelgrootte alleen, kan echter niet als maat voor de organische fractie worden gebruikt omdat onafhankelijk van de mediane korrelgrootte de organische fractie per gebied en per seizoen sterk kan verschillen (Wolff 1973).
Vooral voor de macrozöobenthossoorten die hun voedsel uit het sediment opnemen, de zg deposit-feeders, is de organische fractie van belang. Tussen de aanwezigheid en de dichtheid van deze soorten en de organische fractie van het sediment zijn dan ook correlaties gevonden (Longbottom, 1970; Newell, 1965).
In grof sediment is de organische fractie relatief laag. Hierdoor zullen in of op grof sediment vooral bodemdieren voor komen die voor hun voedselvoorziening niet op het voedsel in de bodem maar op het voedsel in de waterkolom zijn aangewezen, de 'Suspension-feeders' (Dankers & Beukema, 1981).

2.4 Hydraulica

2.4.1 Getijden (amplitude/droogvaltijd/droogvalfrequentie)

De aanwezigheid van benthische organismen in het intergetijde gebied wordt oa bepaald door het aanbod van water, voedsel en zuurstof en dus door de droogvaltijd/hoogteligging en de droogvalfrequentie (Dankers & Beukema, 1981; Hummel et al., 1994, Forttuin et al.; 1989a en b; Coosen et al., 1994).
Het getijde ritme langs de Nederlandse kust behoort tot het 'semi-diurnale' type wat inhoudt dat twee maal per 'maan-dag' van 24,8 uur, het hoog en laag water wordt. Gemiddeld bedraagt de tijd tussen twee opeenvolgende perioden van hoog/laag water 12,4 uur. Per dag treed dus een verschuiving op in het getij van ongeveer 50 minuten. De getijde amplitude varieert van plaats tot plaats afhankelijk van de afstand tot het zg amfidromisch punt. De getijamplitude bepaalt de geomorfologie van zandige kusten. Bij een middelmatige amplitude ontstaan "barrier" eilanden waar achter wadplaten liggen, bij een grotere amplitude onstaat een open kust met zandbanken zoals in de Duitse Bocht. In estuaria wordt landinwaarts de amplitude geleidelijk aan iets hoger. Afhankelijk van de hoogteligging, de maanstand en de weersomstandigheden vallen bepaalde gedeelten van de Nederlandse kustzone (het intergetijdegebied) tussen de 0 uur en 6 uur en 25 minuten droog. Bentische organismen van het intergetijdegebied hebben zich aangepast aan het afwisselend droogvallen en onder water staan en de daarmee gepaard gaande stromingsveranderingen (zie 2.4.2). De belangrijkste overlevingsstrategien om zich te beschermen tegen of te ontrekken aan uitdroging tijdens de droogvalperiode zijn:
1: Fysiologische aanpassingen (osmoregulatie en ion-regulatie)
2: Gedragsaanpassingen (ingraven, migreren)

In de literatuur wordt de verspreiding van bodemdieren vaak beschreven als een zonering van hoog (lutumrijk) naar laag (zandig) wad. Deze zonering ligt voor de hand omdat deze gradient in het getijde gebied ook daadwerkelijk wordt aangetroffen. In het getijde gebied bepaalt de

hoogteligging van de platen waarin bodemdieren voorkomen de droogvaltijd en dus het aanbod van water, voedsel en zuurstof. Effecten van de temperatuur op bodemdieren (uitdroging, opwarming, bevriezing) zijn extremer hoger in de getijdezone.
Bij een toename van de droogvaltijd neemt ook de fysiologische stress toe waardoor het aantal soorten en de dichtheid van de soorten afneemt (McIntyre & Eleftheriou 1968; Johnson 1970; Zwarts, 1988). Volgens Beukema (1976) is rond het gemiddeld getij niveau het aantal macrobenthos soorten en de biomassa van het macrobenthos het hoogst. Zowel biomassa als dichtheid zijn lager in de diepere (zanderige) en hogere (slikkige) delen van de Nederlandse Waddenzee. Beukema en Zwarts (1988) vonden ook een sterke correlatie tussen het percentage voedselfiltreerders en de hoogteligging van het gebied tov NAP. Hoe hoger het wad des te minder suspension-feeders waarbij een droogvaltijd van meer dan 55 a 60 % de grens lijkt te zijn (De Vooys, 1985; Seed, 1976; Kristensen, 1957 In Nijkamp & Slegtenhorst).
Zuhlke & Reise (1994) vinden echter een afname van het aantal soorten en het aantal individuen per soort bij een afname van de hoogteligging cq droogvaltijd. Hieruit blijkt dat niet alleen de ligging tov het waterniveau en dus de mate van fysiologische stress door droogvallen, bepalend is. Ook veranderingen in het lichtregime die gepaard gaan met het getijde ritme zijn van invloed door een effect op het zwem-, loop- en begraafgedrag van bodemdieren met name van amphipoden (Gray, 1974).
Ook in die delen van de kustzone die niet droogvallen (het sublitoraal) heeft het getij invloed op de aanwezigheid van benthische organismen bv door een verandering in waterdiepte en stroming (zie 2.4.2 en 2.4.4).

2.4.2 Stromingen (getijde/rivier/wind)

Stromingen reguleren de aan- en afvoer van voedsel en nutrienten voor bodemdieren en verzorgen het transport van larven en juvenielen. Daarnaast hebben stromingen een effect op de sedimentsamenstelling/stabiliteit zodat ook via het sediment de aanwezigheid en de dichtheid van bodemdieren wordt beinvloedt (zie 2.3; 2.6; Reise et al., 1989). Wadpieren, mossels, kokkels strandgapers en slijkgarnalen mijden gebieden met een hoge stroomsnelheid (Nijkamp en Slegtenhorst 1992). Door progressieve kustbescherming neemt de stroming ook toe wat van invloed is op de biotische gemeenschappen in de hogere delen van de getijdezone en mogelijk ook op de epifauna van de diepe geulen (Reise et al., 1989).
Directe fysieke beinvloeding van bodemdieren kan ook plaatvinden, met name op die zöobenthossoorten, die op of in de bovenste laag van het sediment leven en in ondiepe zones waar de invloed van golven en stroming sterker is(Dankers & Beukema, 1981; Nicolaisen & Kanneworff, 1983; Zuhlke & Reise, 1994). Sterke getij-stromen zetten vier maal per dag de bovenste 5 cm van het sediment om. Alleen snel gravende soorten kunnen onder dergelijke omstandigheden overleven. Volgens Zuhlke & Reise (1994) hebben sterke getijde stromen vooral een effect op de horizontale mobiliteit van het sediment hetgeen de verspreiding van fauna waarschijnlijk meer beinvloedt dan de verticale mobiliteit.
Volgens Dorjes (1976), Croker (1977), Oliver et al. (1980) en Dexter (1984) is sediment dynamiek in gebieden met sterke stromingen verantwoordelijk voor de verspreidingspatronen van het macrozöobenthos. Tijdens stormen kan als gevolg van het sedimenttransport de dichtheid van soorten en individuen sterk afnemen (Ansell et al., 1972; Rachor & Gerlach, 1978; Yeo & Risk, 1979; Rhode 1985). Volgens Gray (1974) is voor de vestiging van larven, vooral als ze al contact hebben met de bodem, stroming een van de belangrijkste variabelen. De wijze waarop larven op stroming reageren kan echter per soort sterk verschillen.
Ook de afwezigheid van stroming al of niet in combinatie met een beperkt zuurstof-aanbod) kan de aanwezigheid van bodemdieren beinvloeden (Hummel et al., 1994). Kluijver en Leewis (1994) constateerden dat veranderingen in stroomsnelheden veranderingen in de soortensamenstelling van het macrozöobenthos tot gevolg hebben.

2.4.3 Golfenergie/-beweging

Golfenergie kan van invloed zijn op de aanwezigheid en de dichtheid van bodemdieren omdat een aantal soorten niet bestand zijn tegen de mechanische belasting (direct effect) of de

instabiliteit/mobiliteit van het sediment (indirect effect; zie 2.4.2).
De relatie tussen golfenergie en zonatiepatronen in de verspreiding van het macrozöobenthos is echter nog nauwelijks gekwantificeerd (Kuyper & Kuijper 1994. Over het algemeen lijken gebieden met een zacht sediment en veel golf-energie niet soortenrijk te zijn (Wolff, 1973).
Het effect van golf-energie op het sediment en dus indirect op zöobenthos is afhankelijk van de mediane korrelgrootte. Grof sediment ondervindt op grotere diepte meer invloed van golf-energie dan fijn sediment (Wolff 1973). Volgens Zulke & Reise (1994) wordt in gebieden met een hoge golfenergie de verspreiding van macrofauna vooral bepaald door de mobiliteit van het sediment. De talrijkheid en dichtheid van soorten en vooral juvenielen neemt af bij een stijging van de mobiliteit waarbij zwemmende soorten minder hinder ondervinden dan sessiele soorten.
Coosen et al. (1994) constateerden dat veranderingen in golfenergie de soortensamenstelling beinvloedt. Bepaalde soorten worden 'uitgespoeld' terwijl tegelijkertijd voor andere soorten nieuwe niches worden gevormd.
Bovendien belemmert golfenergie door sediment-omzetting de kieming van macrofyten wat ook van invloed kan zijn op het zöobenthos (Reise, Kolbe & de Jonge, 1994).

2.4.4 Diepte (anders dan droogvaltijd/frequentie; alleen voor het sublitoraal)

De aanwezigheid en de dichtheid van bodemfauna in het sublitoraal wordt mede bepaald door de diepte ofwel de hoogte van de waterkolom boven de dieren. De ondergrens van de diepte waarop soorten nog voor komen wordt echter meestal niet door de diepte zelf bepaald maar door abiotische variabelen als licht, temperatuur, saliniteit en sedimenttype en biotische variabelen als predatie en competitie die ook afhankelijk van de diepte varieren.
Directe effecten van hydrostatische druk op de aanwezigheid van bodemdieren zijn tot nu toe nog niet waargenomen (Wolff, 1973). Larven reageren op drukveranderingen hetgeen van invloed kan zijn op de vestiging en dus het voorkomen van de betreffende soorten (Gray,1974).
Soorten als wadpier, zeeduizendpoot, nonnetje, mossel, kokkel, strandgapers en wadslakje komen voor tot op een diepte van - 15 a - 25 m NAP (Nijkamp & Slegtenhorst, 1992). Op een diepte van 10 meter of meer is het aantal kokkels, strandgapers en wadslakjes echter zeer beperkt.
Volgens de Gee (1987) neemt in het sublithoraal, in tegenstelling tot het intergetijde gebied, het aantal soorten en de biomassa van de soorten af als de diepte toeneemt.

2.4.5 Verblijftijd water

In estuaria wordt de samenstelling van het water (zout-, zuurstof-, chlorofyl-gehalte etc.) onder andere bepaald door de tijd die het water in het gebied verblijft ofwel de snelheid waarmee het water wordt vervangen of ververst. Een maat die hiervoor kan worden gebruikt is de 'verblijftijd' waarmee de tijd wordt bedoeld die een volume water in een gebied (bv komberging) doorbrengt zonder het gebied tussentijds te hebben verlaten.
Omdat over de relatie tussen de verblijftijd en de aanwezigheid en de dichtheid van bodemdieren weinig bekend is en omdat de samenstelling van het water al als variabele wordt meegenomen, is de verblijftijd als variabele niet verder uitgewerkt.

2.5 Water

2.5.1 Saliniteit. (ion-samenstelling; zoet/zout)

Volgens vele onderzoekers is saliniteit de belangrijkste variabele voor zowel de verticale als horizontale verspreiding van het estuarine zöobenthos (Wolff; 1985; Michaelis, 1981; Kinne, 1966; McLusky, 1968). De verspreiding wordt bepaald door de tolerantie voor zoutgehaltes en voor schommelingen in zoutgehaltes. Het achterhalen van de mate waarin saliniteit de aanwezigheid en de dichtheid van bodemdieren bepaalt, wordt bemoeilijkt door het feit dat parallel aan saliniteitsveranderingen er ook veranderingen in chemische en fysische factoren plaatsvinden.
Omdat het praktisch onuitvoerbaar is de ionensamenstelling van het water in zijn geheel te

bepalen wordt meestal gebruik gemaakt van het chloride-gehalte (Tabel 7). Zoet water heeft een chloride-gehalte van 0,15 tot 0,30 promille terwijl het chloride gehalte van zout water altijd hoger is dan 16,5 promille.

Tabel 7. Zoutgehalte-indeling. (Omdat het zoutgehalte in de Waddenzee en Delta nogal kan varieren lijkt het verstandig om kaarten van de gebieden te maken waarin de saliniteitsranges over het jaar, weergegeven als polygonen, zijn ingetekend. Hierbij zoveel mogelijk deze indeling aanhouden.)

	ZONE	o/oo CL	o/oo S
SEA	euhaline	22,0 - 16,5	40,0 - 30,0
	polyhaline	16,5 - 10,0	30,0 - 18,0
ESTUARINE	alpha-mesohaline	10,0 - 5,5	18,0 - 10,0
	beta-mesohaline	5,5 - 3,0	10,0 - 5,0
	oligohaline	3,0 - 0,3	5,0 - 0,5
RIVER	fresh	≤ 0,3	≤ 0,5

Vanuit fysiologisch oogpunt is vooral de omslag van magnesium- naar calcium-ionen voor zöobenthos van belang. Andere ionenratios spelen echter ook een rol. In het zoute water overheersen Mg-ionen, in het zoete water zijn dat Ca-ionen. Het omslagpunt ligt in het brakke gebied bij een Chloride-gehalte van 1-2 promille. Bij dit zoutgehalte vinden volgens Khlebovich (1968) ook grote veranderingen plaats in andere ionen-ratios waarbij verontreinigingen een grote rol spelen (Michaelis 1983).
In het estuarine brakke water met een chloridegehalte dat varieert tussen de 16,5 en 0,3 promille komen relatief weinig soorten voor omdat slechts een beperkt aantal soorten van het zoute en het zoete water zich in dit milieu kunnen handhaven. Volgens Wolff (1973) zijn 'echte' stenohaline brakwatersoorten zeldzaam; als ze al bestaan.
De mariene soorten hebben de grootste verspreiding en zijn het talrijkst.
De meeste soorten van het estuarine milieu zijn euryhalien hetgeen betekent dat zij hoge en lage zoutgehaltes en schommelingen in zoutgehaltes goed kunnen verdragen. Afhankelijk van het zoutgehalte en de frequentie en duur van de schommelingen komen meer of minder soorten voor. Wolff (1973) vond in het Delta-gebied 157 soorten in het Noordzee gedeelte, 144 soorten in het zoute gedeelte (> 16,5 promille) van de Oosterschelde, 34 soorten in het brakke gedeelte van het Haringvliet en 34 soorten (Oligochaeten en Chironomiden niet meegegrekend) in het zoetwatergedeelte van de Biesbosch.
In de estuaria van rivieren waar het chloride-gehalte sterk varieert - van 0,15 naar 16,5 promille - vertoont de bodemfauna een duidelijke gradient (Wolff, 1973; Michaelis, 1983; Vermeulen & Govaere, 1983; Meire et al., 1991). In de Waddenzee daarentegen zijn schommelingen in het zoutgehalte relatief klein (Dankers 1981) daarbij komt nog dat schommelingen vlak bij de bodem van het ondiepe sublithoraal nog veel kleiner zijn dan schommelingen aan het wateroppervlak (Essink, 1989). Essink (1989) kon geen correlatie vaststellen tussen de gemiddelde dichtheid van broedjes van vier schelpdiersoorten (Nonnetje, Strandgaper, Mossel en Kokkel) op het Balgzand en het spuidebiet van de sluizen bij Den Helder (cq het zoutgehalte). Kleef (1986) vond geen duidelijke invloed van de saliniteitsschommelingen op de schelpgroei van nonnetje en wadslak in de westelijke Waddenzee. Schiedek & Schottler (1991) constateerden een afname in de dichtheid van juveniele wadpieren bij een daling van de saliniteit.

Uit laboratorium experimenten is gebleken dat schommelingen binnen de 3 uur en beneden 8 promille een onherstelbare schade toebrengen aan euryhaline evertebraten (Schiedek & Schottler, 1991; Kinne, 1971 in Est. & Coasts 1991).
Larven van borstelwormen reageren op een verlaging van het zoutgehalte door te stoppen met zwemmen of door photonegatief te worden; zodoende reguleren ze hun verspreiding.

2.5.2 Zuurstofgehalte van het water

Het zuurstofgehalte van het water speelt een belangrijke rol in de aanwezigheid en de dichtheid van bodemdieren. Bodemdieren verbruiken zuurstof bij het verbranden (verteren) van het organisch materiaal (voedsel). De zuurstofverzadiging van zoet rivier water is meestal door verontreinigingen lager dan 100% en kan in sommige rivieren zelfs minder zijn dan 50%. In het overgangsgebied van zoet naar zout neemt de verzadiging toe tot zo,'n 100% of meer. In zout water is meestal sprake van oververzadiging die kan oplopen tot maximaal zo'n 150%.
In estuaria kan afhanklijk van de mate van verversing/doorstroming en de organische belasting, water voorkomen met een lage zuurstofverzadiging. Soms zijn deze lage verzadigingen beperkt tot de onderste waterlagen als gevolg van temperatuur- en/of saliniteitstratificatie (Wolff, 1985).
Over het algemeen kunnen benthische organismen lage zuurstofverzadigingen goed verdragen. Anelliden en sommige Crustaceen echter zijn zeer gevoelig voor lage zuurstofverzadigingen Elmgren (1975).
Volgens Rosenberg (1980) leiden zuurstofgehaltes lager dan 2 ml/l (=2,86 mg/l) tot een afname van tweekleppigen in de kustwateren. Tijdens experimenten bij 10-11° C komen Rosenburg et al. (1991) tot een kritische grens voor bodemdieren bij een zuurstofverzadiging van 10% (0.9 mg/l). Rosenberg & Loo (1988) en Baden et al. (1990) constateerden lokale mortaliteit als gevolg van tijdelijke lage zuurstof verzadigingen.

2.5.3 Temperatuur van het water

De temperatuur van het kustwater wordt niet alleen bepaald door de luchttemperatuur maar ook door hydrografische veranderingen in de Noord Atlantische Oceaan. Vanaf 1910 tot op heden vertonen zowel lucht- als watertemperatuur een nagenoeg gelijk verloop (de Vooys, 1990) waarbij het verschil tussen beide, gemiddeld over 10 jaar, 1 graad Celsius of minder bedraagt. De aanwezigheid en de dichtheid van bodemdieren zijn waarschijnlijk op dezelfde wijze gerelateerd aan de watertemperatuur als aan de luchttemperatuur (zie 2.1).

2.5.4 Troebelheid

De troebelheid van het water kan zowel in tijd als in ruimte aanzienlijk varieren. Sommige gebieden zijn altijd helder terwijl andere tijdelijk of continu troebel zijn. In rivier-estuaria wordt vaak een wolk van modder waargenomen in het overgangsgebied van zoet naar zout en met name bij een chloridegehalte van 0,5 tot 5,0 promille (Michaelis, 1983).
De hoge troebelheid in rivier-estuaria wordt veroorzaakt door:
- de hoge dynamiek (stromingen en golven) in het gebied waardoor de kleinere deeltjes in oplossing blijven
- de grote sterfte onder mariene en zoetwater organismen in de overgangszone
- de aanwezigheid van grote hoeveelheden klei, anorganisch en organisch materiaal,

Troebelheid kan de aanwezigheid en de dichtheid van bodemdieren beinvloeden omdat het een effect heeft op een groot aantal dierlijke/plantaardige organismen en biologische processen (Dankers 1987). De belangrijkste effecten van een sterk verhoogde troebelheid voor bodemdieren zijn:
1) een afname van het voedselaanbod door:
- een afname van de fotosynthese waardoor de primaire productie en in tweede instantie ook de secundaire productie wordt geremd.
- een afname van de beschikbaarheid van voedingszouten en kleine algen die zich binden aan deeltjes en vervolgens bezinken waardoor de primaire productie en in tweede instantie ook de secundaire productie wordt geremd..

- een afname van het zuurstofgehalte van het water (als gevolg van de bacteriele consumptie bij mineralisatie van deeltjes en een verminderde fotosynthese) waardoor de secundaire productie wordt geremd
2) een afname van het zicht waardoor het sociaal gedrag van schaaldieren en de foerageermogelijkheden van oogjagers wordt belemmerd.
3) een belemmering van de ademhaling en voedselopname als gevolg van het verstopt raken van de filtreer/ademhalings mechanismen waardoor de groei en voortplanting van bodemdieren wordt gehinderd (Rhoads & Youngh, 1970; Howell & Shelton 1970; beide in Wolff 1983/5).
4) een afname van de overleving/groei/vestiging van (kiem)planten, eieren en larven (Reise et al. 1994; Dankers, 1987; Gray, 1974)
5) een toename van zwevende deeltjes gebonden verontreinigingen waardoor de aanwezigheid van soorten kan worden gehinderd (Wolff, 1973; zie 2.5.5)
6) een verandering in het lichtregime/behoefte van organismen (Gray, 1974)

2.5.5 Verontreiniging van het water (trofiestatus, zware metalen en micro-verontreiniging)

Verontreinigingen kunnen zowel direct (via het organisme) als indirect (via het leefmillieu) een effect hebben op organismen. Verhoogde sterfte als gevolg van bijvoorbeeld een olieverontreiniging is een direct effect. Indirecte effecten vinden meestal plaats via de voedselketen.
Er kan onderscheid worden gemaakt tussen verontreinigingen met voedingszouten (eutrofiering) en verontreinigingen met chemicalien als minerale olie, metalen en organochloriden.
Ondanks het feit dat er in sterk wisselende hoeveelheden chemische verontreinigingen in bodemdieren worden aangetroffen zijn er geen aanwijzingen die duiden op een schadelijk effect op populatieniveau (de Jonge, Essink & Boddeke, 1993).Effecten van chemische verontreinigingen op organismen hoger in de voedselketen zoals vissen, vogels en zoogdieren zijn wel bekend (Essink, 1988, 1989; Rooth & Jonkers, 1972; Swennen, 1972; Reijnders, 1986). Wolff (1973) zag in de afwezigheid en afname van een aantal bodemdiersoorten in de Nieuwe Waterweg een aanwijzing van anorganische verontreiniging. Ook voor de Dollard is dat aangetoond (Essink 1984). Everaarts et al. (1979) toonden aan dat koper en zink concentraties die lokaal in de Noordzee worden aangetroffen een sublethaal effect kunnen hebben op wadpieren.
Verontreiniging van het water met TBT (tributyltin) is er de oorzaak van dat vrouwelijke wulken en purperslakken hun voortplantingsvermogen verliezen (Ten Hallers-Tjabbes, 1993; Gibbs et al. 1987).
Eutrofiering leidt in eerste instantie tot een verhoogde primaire/algen productie; wat over het algemeen een verhoogd voedselaanbod voor zooplankton en zöobenthos betekent hetgeen niet noodzakelijkerwijs schadelijk hoeft te zijn. Eutrofiering kan echter ook negatieve gevolgen hebben zoals veranderingen in soortensamenstelling van algen, algenbloei en extreme zuurstofconsumptie als gevolg van ontbindingsprocessen (Schaub & Gieskens, 1991; Reise et al. 1994); wat weer van invloed is op de soortensamenstelling en de biomassa van het zöobenthos (Beukema & Cadee 1986; Michaelis & Reise 1994).
In het gedeelte van de Noordzee dat onder invloed staat van de rivier de Rijn wordt de primaire productie beinvloed door de verrijking met voedingszouten die met het rivierwater worden aangevoerd (Schaub & Giekens, 1991). Ook in de westelijke Waddenzee, het Eems-estuarium en op enkele locaties in de oostelijke Waddenzee is dit verband gevonden (BOEDE, 1985; Essink, 1984). In de westelijke Waddenzee bestaan indicaties dat ook de secundaire productie als gevolg van de eutrofiering is toegenomen (Beukema & Cadee, 1986). Pearson et al. (1986) konden aantonen dat de dichtheid en de biomassa toe was genomen als gevolg van een sterke organische verontreiniging van het kustwater. Wolff (1973) constateerde dat twee soorten borstelwormen in de meest geeutrofieerde gedeeltes van de Delta het talrijkst waren.
Veranderingen in de soortensamenstelling kan een groot effect hebben op de omgeving. Een toename van het aantal wadpieren als gevolg van eutrofiering kan een effect hebben op de aanwezigheid en de dichtheid van andere bodemdieren (Flach, 1994) maar ook op zeegras en dus op een specifiek habitat van de ondiepe kustzone (Reise 1985; Philippart, 1994).
In rivier-estuaria komen uiteindelijk alle verontreinigingen terecht die langs de rivieren hebben

plaatsgevonden. Een gedeelte van de verontreinigingen blijft in de estuaria achter, met name in de troebele overgangszone van zoet naar zout waar zwevende deeltjes de verontreinigingen binden en vervolgens bezinken (Essink, 1978; Wellerhaus, 1978; zie 2.5.4). Verontreinigingen die, al dan niet gebonden aan algen of zwevende deeltjes, zijn gesedimenteerd kunnen periodiek weer in de waterkolom en dus ook in de voedselketen terecht komen, bijvoorbeeld door opwoeling van het sediment bij stormen en scheepvaart.

2.6 Stabiliteit abiotische karakteristieken (Sanders, 1968; Wolff, 1983)

Sanders (1968) en Slobodkin & Sanders (1969) hebben een theorie ontwikkeld waarmee de verschillen in diversiteit van macrobenthossoorten van allerlei zachte marine bodems kunnen worden verklaard aan de hand van de stabiliteit of voorspelbaarheid van de omgeving en de geologische geschiedenis. De ecologische karakteristieken in brakke wateren en estuaria zijn onstabiel en onvoorspelbaar waardoor soortsvorming minder waarschijnlijk en het uitsterven van soorten waarschijnlijker is. Bovendien zijn brakke wateren en estuaria ecologisch kortstondige systemen en is het aantal soorten dat zich heeft kunnen aanpassen laag waardoor de diversiteit gering is. Het voordeel van brakke wateren en estuaria is dat er periodiek vestigingsplaatsen (niches) 'vrij komen' of worden gevormd die kunnen worden geexploiteerd hetgeen de relatief snelle toename/vestiging van soorten (waaronder soms ook exoten) verklaart (Wolff, 1983, Reise, 1985). In dergelijke gebieden ontwikkelen zich dan ook geen gemeenschappen die min of meer in een evenwichtssituatie verkeren zoals beschreven door Wiens (1984).
In de Nederlandse kustzone zijn de abiotische karakteristieken erg veranderlijk en af en toe zelfs extreem. In de omgeving van de zeegaten van de Waddenzee worden meer soorten aangetroffen dan in de Waddenzee zelf; niet alle Noordzee soorten kunnen zich aanpassen aan de extreme omstandigheden in de Waddenzee (Wolff, 1981). De structuur van de macrobenthosgemeenschappen is niet stabiel. Soorten varieren min of meer onafhankelijk van elkaar (Beukema & Essink, 1986; Elliot & Ducrotoy, 1991; Coosen et al. 1994) en exotische soorten vestigen zich zonder zelfs enige waarneembaar effect op de andere soorten te hebben (Meire et al., 1994). Als gevolg van de grote variatie in abiotische karakteristieken mag een losse gemeenschapsstructuur worden verwacht waarin soorten onafhankelijk van elkaar reageren op de veranderlijke omgeving (Meire et al. 1991).

- stabiliteit sediment (sedimentatie/erosie) Zuhlke & Reise 1994:
Sanders (1958) veronderstelde dat de verspreiding van filter-feeders enerzijds wordt beperkt door de instabiliteit van het substraat als het sediment grover wordt en anderzijds door de afnemende hoeveelheid voedsel in suspensie wanneer het sediment fijner is. Uit de verspreiding van verschillende soorten tweekleppige in de Ooster- en Westerschelde leiden ook Meire et al. (1994) af dat de belangrijkste factor die de verspreiding bepaald, de mobiliteit van het sediment is. (zie ook Jespen 1965 Hydrobiologia Suppl 3/4).
Volgens Zulke & Reise (1994) heeft sediment mobiliteit zelfs onder beschutte omstandigheden een effect op de zonering van het macrofauna van het intergetijde gebied. Ook de verspreidng van macrophyten wordt bepaald door de stabiliteit van het sediment. Macrofyten kunnen bij een hoge sedimentmobiliteit niet tot ontkieming komen omdat de kiemplanten bedekt raken. Echter dankzij de sedimentomzettingen van wadpieren kan het sediment door macrofyten worden gebruikt als aanhechtingsplaats (Reise et al. 1994).
Flach (1994) toonde aan dat sediment instabiliteit veroorzaakt door wadpieren en in mindere mate door kokkels een effect kan hebben op het voorkomen en de dichtheid van een groot aantal bodemdieren.

- stabiliteit samenstelling waterkolom
Beeftink (1965, 1966) heeft aangetoond dat het aantal plantensoorten op kwelders minimaal was in gebieden met een sterk schommelende saliniteit. Margalef, Wolff en Beeftink concluderen dat dit verschijnsel in zekere mate ook opgaat voor plankton en bodemdieren (in Wolff, 1973).

3 BIOTISCHE KARAKTERISTIEKEN VAN DE KUSTZONE

In getijde gebieden worden zoneringspatronen aangetroffen die gerelateerd zijn aan een ecologische gradient veroorzaakt door het getij. Fysische factoren hebben volgens Rakocinski et al. (1993) een grote invloed op die gradient met name aan het relatief 'bodemdieronvriendelijke' uiteinde van de gradient terwijl biotische factoren van belang zijn aan het relatief 'bodemdiervriendelijke' uiteinde. In getijde gebieden betekent dit dat biotische factoren de verspreiding van mariene soorten bepalen in het laagst gelegen gedeelte tov het getij niveau (Flach, 1994).

3.1 Planten

De aan/afwezigheid van planten is van invloed op het voorkomen en de dichtheid van bodemdieren. Planten kunnen de vestiging en/of het verblijf van bodemdieren stimuleren, mogelijk maken (facilitatie) maar ook (ver)hinderen. Zij kunnen zelf als substraat of als voedsel dienen. Ook kunnen zij de samenstelling van het sediment zodanig veranderen (bioturbatie/cementatie) dat het als substraat of voedsel geschikt of juist ongeschikt wordt. Daarnaast reduceren planten de stroomsnelheid, golfenergie en lichtinval en bieden ze fysieke bescherming tegen predatoren wat de soortensamenstelling van het benthos beinvloedt.

- Microphytobenthos en microorganismen

Het microphytobenthos is een belangrijke voedselbron voor zooplankton en zöobenthos. Ook vanwege de rol die de algen spelen bij het vastleggen van het sediment is het microphytobenthos voor bodemdieren van belang (zie 2.3.2).
Het microphytobenthos komt in en op alle sedimenttypen van het zoute, het brakke en het zoete water voor, met een duidelijke voorkeur voor kleiig sediment. In tegenstelling tot wat de naam doet vermoeden zijn de algen niet strikt aan het sediment gebonden. Opgewoeld microphytobenthos levert een grote bijdrage aan het phytoplankton en dus aan het voedselaanbod voor bodemdieren in de waterkolom. Het microphytobenthos is als voedselbron dan ook van belang voor zowel supension-feeders als deposit-feeders.
Verschillende onderzoekers hebben ook kunnen aantonen dat vestiging en metamorfose van larven en, in mindere mate, van volwassen organismen wordt gestimuleerd door de aanwezigheid in het substraat van micro-organismen. Volgens Gray (1974) wordt de vestiging van vele bodemdiersoorten zelfs 'in belangrijke mate' beinvloed door levende micro-organismen.

- Macrophytobenthos

Macrofhyten verhogen de variatie in niches in zowel de waterkolom als het sediment en bieden verschillende epifauna-soorten bescherming tegen predatie doordat het zicht en de bewegingsruimte van predatoren wordt beperkt. Bovendien beperken macrofyten de stroomsnelheid en bevorderen aldus de sedimentatie waardoor de leefomstandigheden van bodemdieren zoals crustaceen en amphipoda worden verbeterd. Een hoge sedimentatie kan echter ook de leefomstandigheden van bijvoorbeeld tweekleppigen zoals mosselen en kokkels nadelig beinvloeden.
Veranderingen in macrovegetaties kunnen leiden tot veranderingen in de samenstelling van de bodemdiergemeenschap. Vooral epibenthossoorten als crustaceen en kleine vissen die leven tussen de macrofyten zijn gevoelig voor veranderingen (Isaksson & Pihl, 1992). In de ondiepe (0 - 1,5 m) westelijke kustzone van Zweden ging een sterke toename van draadalgen die als epiphyten op het zeegras groeien, gepaard met een significante afname van de totale dichtheid en biomassa van het epibenthos van met name crustaceen (Isaksson & Pihl, 1992). Elders langs de Zweedse kust bleek het verschil in epifauna bij een vegetatieve bedekking van het sediment door Ruppia sp. en draadalg van 0 % tot 90 % niet significant te zijn terwijl bij een bedekking van 50% de dichtheid en biomassa van de epifauna wel significant hoger was dan bij 0 en 90 % bedekking. Waaruit blijkt dat vooral de mate van begroeiing van het substraat een rol speelt. Baden & Pihl (1984) en Pihl (1986) constateerden dat de epifauna van zeegrasvelden van de Zweedse kust wordt gedomineerd door Rood Sprietgarnalen en strandkrabben terwijl op het onbedekt substraat vooral vissen en Gewone Garnalen (Crangon crangon) worden aangetroffen.

Reise (1985) toonde experimenteel aan dat de bedekking van wadplaten met macro-algen een negatieve invloed heeft op de aanwezigheid en de dichtheid van enkele bodemdiersoorten. De dichtheid van platwormen was 5 x hoger en de soortendichtheid 2 x hoger op wadplaten die vrij waren gehouden van macro-algen. Ook op zeegras en zeegrasvelden heeft bedekking met macro-algen een negatief effect (Reise et al., 1994).
Raffaeli et al. (1989) zagen het aantal slijkgarnalen sterk afnemen door de vorming van Entromorpha matten (Rafaeli et al 1989). Reise (1984) en Isaksson & Pihl (1992) constateerde dat onder matten van draadalgen zich hypoxische en anoxische omstandigheden ontwikkelden wat een negatief effect had op de epifauna en de infauna. (Reise, 1984; Isaksson & Pihl, 1992). Draadalgen als epiphyten op zeegras kunnen een negatief effect hebben op het zeegras en dus een kararkteristiek habitat van de ondiepe kustzone beinvloeden (Phillipart, 1994).

- Zeegras
Zeegras en vooral zeegrasvelden vormen een bijzonder habitat binnen het ecosysteem van de Waddenzee. Zeegrasvelden stabiliseren de bodem en bieden voedsel aan verschillende herbivore en detritus-etende bodemdieren.
Slakken als Rissoa membranacea, Lacuna vincta en Nassarius reticularus leven van de algen die als epifyten op de bladeren van het zeegras groeien; juveniele garnalen en krabben groeien in de 'luwte' van de bladeren op (Wolff 1985; Hootsmans & Vermaat, 1985; Howard & Short, 1986; Philippart, 1994; Reise et al. 1994).
Door de vestiging van Klein Zeegras kan de dichtheid van kleine bodemdieren (meiofauna) op een getijdeplaat sterk toenemen (Reise 1985).
In dichte zeegrasvelden echter wordt vanwege een beperkte lichtinval de groei van microphytobenthos geremd waardoor indirect het voedselaanbod van bodemdieren wordt beperkt.

- Kweldergewassen
Op of aan de rand van kwelders kunnen verschillende soorten slakken (Gastropoda), vlokreeften (Amphipoda), pissebedden (Isopoda) en platwormen (Oligochaeten) worden aangetroffen die uitsluitend hier voor komen. Wolff (1973) vond in de Delta tussen de vegetatie rond de GHW-lijn 1 - 3 verschillende soorten herbivore slakken, vlokreeften en platwormen.

3.2 Dieren

Evenals bij planten kan de aan/afwezigheid van bepaalde benthossoorten de vestiging en het verblijf van anderen stimuleren, mogelijk maken (facilitatie) of (ver)hinderen. Hierin spelen directe (via een effect op het organisme) en/of indirecte (via een effect op de leefomgeving) biotische interacties een rol. In tegenstelling tot stimulering en (ver)hindering is facilitering meestal een facultatief proces dat alleen bij een zeer hoge dichtheden overgaat in een niet-facultatieve interactie: competitie (Reise 1985).
Directe interacties vinden plaats bij chemische stimulering/remming, competitie, parasitisme en predatie. Directe competatieve interacties komen vanwege de 3-dimensionale structuur van het habitat zeer beperkt voor. Indirecte competitie daarentegen zoals bijvoorbeeld plaats vindt bij voedselconcurrentie ('exploitieve competitie') mag eerder worden verwacht.
De meeste indirecte interacties hebben een effect op het benthos via het sediment zoals bv bij cementatie, bioturbatie en fertilisatie en/of via de waterkolom zoals bv bij vertroebeling, resuspensie en stroomsnelheidreductie.
In hoeverre de biotische interactie 'accommodatie' (het verschaffen van onderdak; Reise, 1985) direct of indirect is, is niet duidelijk daar het mechanisme dat de interactie tot stand brengt en de kosten of baten die er aan verbonden zijn (nog) niet bekend zijn.
Indirect interacties tussen functioneel gelijke organismengroepen spelen een belangrijke rol in het voorkomen en de verspreiding van bodemdieren. De zg 'functionele groepen-theorien' proberen in eerste instantie de karakteristieken van de verschillende organismengroepen en de manier waarop zij elkaar beinvloeden, te definieren. Het 'trophische groepen amensalisme' (Rhoads & Young, 1970; Woodin, 1976) veronderstelt dat organismen met verschillende foerageermethodes elkaar uitsluiten. 'Adult-larve interacties' die de recruitering van organismen beinvloeden kunnen

een veklaring opleveren voor bepaalde verspreidingspatronen (Woodin, 1976). De zg "mobility-mode' hypothese houdt in dat organismen via een effect op het sediment de verspreiding van andere organismen beinvloeden/uitsluiten (Rhoads & Young, 1970; Woodin, 1976; Brenchley, 1981 en 1982) terwijl Josefson (1985) de verspreiding van organismen verklaart vanuit de foerageer-positie van de verschillende bodemdieren. Combinaties of aanpassingen van de verschillende theorien en hun betekenis voor de verspreidingspatronen van bodemfauna worden beschreven door Thayer (1983) en Wilson (1991).

In tabel 8 is een classificatie van de verschillende interacties tussen individuen van twee verschillende soorten en hun effect weergegeven. Daarnaast worden ook nog intraspecifieke interacties en interacties tussen adulten en larven/juvenielen (zowel intra- als interspecifiek) onderscheiden. Bij interacties tussen adulten en larven/juvenielen bepaalt volgens Wilson (1981) de grootte van de individuen het effect van de interactie. Dit is in overeenstemming met de 'mobility-mode' hypothese zoals gedefinieerd door Posey (1987) die zegt dat hoge concentraties grote organismen of organismen die een groot effect hebben op het sediment kleiner soorten buitensluiten door veranderingen die gepaard gaan aan hun mobiliteitstype.
Intraspecifieke interacties hebben een gemeenschappelijk belang of een gemeenschappelijk nadeel hetgeen wordt bepaald door de dichtheid waarin de individuen voorkomen. Bij te hoge dichtheden gaat mutualisme over in competitie.

Tabel 8. Classificatie van interacties tussen individuen van twee verschillende soorten en hun effect. Naar Arthur & Mitchell 1989 uit Flach (1994).

Effect	Type interactie
+ +	mutualisme (gemeenschappelijk belang)
+ o	commensalisme (eenzijdig belang)
+ -	contramensalisme (tegengesteld belang; parasitisme, predatie)
- o	amensalisme (eenzijdig nadeel)
- -	competitie (gemeenschappelijk nadeel)

3.2.1 Vestiging

De meeste larven van mariene evertebraten maken een pelagische fase door. Na verloop van tijd ondergaan de larven (onder invloed van abiotische variabelen zoals licht, druk, zwaartekracht en zoutgehalte) een gedragsverandering die hen in contact brengt met het substraat. Na het substaat te hebben verkend vindt afhankelijk van zowel de abiotische als biotische samenstelling van het substraat (en het water) vestiging plaats waarna de larven metamorfoseren (Gray, 1974). Ook adulten van mobiele evertebraten kennen een dergelijke wisselwerking met het substraat waarin de samenstelling van het substraat een belangrijke rol speelt.
Soortgenoten of verwante soorten, planten en micro-organismen kunnen via een effect op het gedrag de vestiging van bodemdieren beinvloeden terwijl verschillende bodemdiersoorten, planten en algen via een effect op de leefomgeving invloed kunnen uitoefenen op de vestiging.
In het veld en in laboratorium proeven is gebleken dat larven van een groot aantal sessiele marine soorten zich bij voorkeur vestigen in de omgeving van volwassen soortgenoten (groepsvorming) en wel daar waar de dichtheid niet al te hoog is ('spacing-out'). Naast kolonie-vormende soorten vertonen ook niet kolonie-vormende soorten dit gedrag waarbij, afhankelijk van de soort, de individuen een zekere afstand tot elkaar bewaren (Gray, 1974). In beide processen speelt (soortspecifieke) chemische prikkeling een rol en is sprake van een gerichte (directe) interactie. Ook onder adulten van enkele mobiele soorten zoals decapoden, amphipoda, polychaeten en gastropoden vindt groepsvorming geinitieerd door chemisch prikkeling plaats waarbij de ruimtelijke scheiding vooral door territoriale interacties/agressie wordt bepaald (Gray, 1974; Meadows & Campbell, 1972).
De aanwezigheid van macro-organismen kan vestiging van soorten beinvloeden. Suspension-feeders filteren larven van bodemdieren waaronder die van henzelf uit het water (predatie); deposit-feeders zetten het sediment om (bioturbatie) waardoor het substraat instabiel wordt en de vestiging van bodemdieren wordt gehindert doordat larven wegspoelen, begraven of opgegeten worden en filtermechanismen verstopt raken (Flach, 1994); wadpieren maken gaten in het sediment waardoor macroalgen (Entromorpha spp) zich makkelijker kunnen vestigen (facilitatie; Reise 1985).
Volgens Meire et al. (1994) worden de verschillen in vestiging van bodemdieren bepaald door variaties in het aantal geproduceerde nakomelingen en de omstandigheden waaronder vestiging plaats vindt. Binnen een habitat zijn verschillende combinaties van dominante soorten mogelijk en veranderingen in soortensamenstelling treden alleen op als de omgevings variabelen zich drastisch wijzigen.
In een gebied waarin door een of andere verstoring geen bodemfauna meer voorkomt, vestigen zich meestal eerst de opportunistische soorten waarna vestiging van soorten met een relatief constante dichtheid plaatsvindt (Wilson, 1991). Connell & Slatyer (1977) hebben een model ontwikkeld dat de vestiging van de 'nakomers' (successie) beschrijft; opportunisten kunnen een

negatief (inhibition model), positief (facilitation model) of geen effect (tolerance model) hebben op de 'nakomers'. Aan de hand van een aantal experimentele onderzoeken concludeert Wilson (1991) dat alle drie de modellen in het veld werkzaam zijn.

3.2.2 Aanwezigheid en dichtheid

- indirecte interacties

Processen die bij de vestiging van soorten een rol spelen bepalen ook de aanwezigheid en de dichtheid van adulte individuen van bodemdieren.
Volgens Rhoads (1974) veranderen alle organismen die opgeloste of gesedimenteerde deeltjes eten (cq resp. suspension- en deposit-feeders) de korrelgrootte samenstelling, de korrelvorm en de ruimtelijke verspreiding van de korrelgroottes van het sediment waardoor indirect de aanwezigheid en de dichtheid van bodemdieren wordt beinvloed.
Mobiele deposit-feeders zetten de bovenste laag van het sediment om (bioturbatie) waardoor de porositeit van de bovenste laag toeneemt en de laag gevoeliger wordt voor stromingen en golven. Hierdoor neemt ook de resuspensie en redepositie van materiaal uit de bovenste laag en de troebelheid vlak boven het sediment toe. Door de verhoogde instabiliteit van de sediment wordt het voorkomen van suspension-feeders en sessiele epifauna verhinderd. Individuen worden begraven of spoelen weg, filtermechanismen raken verstopt.
Bodemdieren beinvloeden door hun inwerking op het sediment zowel de soorten diversiteit van een gebied als de diversiteit van de foerageermethodes die in het gebied kunnen worden toegepast. Ook de verspreiding van kleinere organismen wordt beinvloed door de intensieve omzetting van het sediment en de toename van de interstitiële ruimte en de dikte van de geoxideerde laag.
Verschillende soorten borstelwormen die in kokers leven stabiliseren het sediment (cementatie) waardoor de vestging van bepaalde soorten mogelijk wordt gemaakt (facilitatie) terwijl enkele gravende soorten erdoor worden gehinderd. Wadpieren geven door de gaten die zij in het sediment maken macroalgen (Enteromorpha spp) de gelegenheid om te ankeren en zich vervolgens te vestigen (facilitatie; Reise, 1985).
Ook sessiele deposit-feeders, suspension-feeders en zelfs 'particle-feeders' als amphipoden en gastropoden kunnen de stabiliteit en/of de samenstelling van het sediment beinvloeden en aldus het voorkomen van soortgenoten en andere soorten beinvloeden (Gray, 1974).

- directe interacties (predatie/competitie)

De structuur van levensgemeenschappen wordt volgens Gray (1974) bepaald door biotische interacties als predatie en competitie.
Volgens Wiens (1984) verkeren ecologische gemeenschappen min of meer in een evenwichtssituatie, zijn de gemeenschappen verzadigd en worden ze gelimiteerd door 'resources' en gereguleerd door biotische interacties met name door competitie. De fluctuaties die in de natuurlijke gemeenschappen optreden, zijn het gevolg van veranderingen in het aanbod van 'resources'. Beukema & Essink (1986), Elliot & Ducrotoy (1991) en Coosen et al. (1994) constateren echter dat estuariene gemeenschappen niet in een of ander evenwicht verkeren en ook niet verzadigd zijn, gezien het gemak waarmee exoten zich kunnen vestigen. Volgens Reise (1985) en Wilson (1991) is predatie de belangrijkste vorm van biotische interactie en speelt competitie alleen een rol in een gemeenschap met een hoge dichtheid van een bepaalde soort (zoals op mosselbanken) en bij het ontbreken van regelmatig terugkerende fysische verstoringen en predatoren. Bovendien sluiten in een competatieve gemeenschap intra- en interspecifieke competitie elkaar niet uit zodat de structuur van de gemeenschap er niet noodzakelijkerwijs door wordt bepaald. Schattingen van de predatie-druk geven aan dat vele predatoren in staat zijn om prooidierpopulaties te reduceren terwijl ook uit experimenten is gebleken dat predatoren van de infauna een significant effect kunnen hebben op de dichtheid en de verspreiding van de prooidieren zowel in ruimte als in tijd (Meire et al., 1994). Het voorkomen en de dichtheid van soorten zou dan ook voornamelijk worden bepaald door de soortspecifieke verschillen in vestigings-eigenschappen en de daaropvolgende predatie.
Volgens Olafsson (1989 EF) en Reise (1985) speelt interspecifieke competitie een belangrijkere rol in het stuctureren van de macrozöobenthosgemeenschap dan intraspecifieke competitie en is

competitie in deposit-feedergemeenschappen belangrijker dan in suspension-feedergemeenschappen wat in overeenstemming is met de bevindingen in het veld van Kamermans et al. (1992 EF).
Volgens Reise (1985) wordt de aan/afwezigheid van soorten/gemeenschappen bepaald door hun specifieke eigenschappen zoals grootte, reproductie/ foerageermethode en mobiliteit. Afhankelijk van de interstitiële ruimte komen bepaalde soorten micro- en meiofauna voor; eieren worden afgezet op een specifieke plaats/substraat, in een specifiek sediment of in water van een bepaalde samenstelling; suspension-feeders geven de voorkeur aan min of meer stabiel sediment, een voedselrijke waterkolom en een beperkte droogvaltijd; deposit-feeders prefereren sediment dat voldoende organisch materiaal bevat; vissen en kreeftachtigen zijn aanwezig in het getijde gebied bij hoog water, vogels bij laag water.

LITERATUUR

Ansell AD, P Sivadas, B Narayanan, VN Sankaranarayanan & A Trevallion, 1972. The ecology of two sandy beaches in south-west India. Mar Biol 17:38-62.

Ax P, 1968. Populationsdynamik, Lebenszyklen und Fortpflanzungsbiologie der Mikrofauna des Meeressandes. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1968:66-113.

Baden SP & L Pihl, 1984. Abundance, biomass and production of mobile epibenthic fauna in Zostera marina (L.) meadows, wstern Sweden. Ophelia 23:65-90.

Baden SP, LO Loo, L Pihl & R Rosenberg, 1990. Effects of eutrophication on benthic communities including fish - Swedish West Coast. Ambio 19;113-122.

Baden SP, L Pihl & R Rosenberg, 1990. Effects of oxygen depletion on the ecology, blood physiology and fishery of the Norway lobster Nephrops norvegius. Mar. Ecol. Prog. Ser. 67:141-155.

Bayne BL, 1976. Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 506 pp.

Beeftink WG, 1965. De zoutvegetaties van ZW-Nederland beschouwd in Europees verband. Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen, 65 (1):1-167.

Beeftink WG, 1966. Vegetation and habitat of the salt marshes and beach plains in the south western part of the Netherlands. Wntia, 15:83-108.

Beukema JJ, 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 8:240-259.

Beukema JJ, 1976. Biomass and species richness of the macro-zoobentic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 10 (2): 236-261.

Beukema JJ, 1979. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter. Neth. J. Sea Res. 13 (2):203-223.

Beukema JJ, 1981. Quantative data on the benthos of the Wadden Sea proper. In: N Dankers, H Kühl & WJ Wolff (eds). Invertebrates of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam: 69-103

Beukema JJ, 1990. Expected efects of changes in winter temperatures on benthic animals living in soft sediments in coastal North Sea areas. In: JJ Beukema, WJ Wolff & JJWM Brouns (eds). Expected effects of climatic change on marine coatsal ecosystems. Developments in Hydrobiol. 57. Kluwer Ac. Publ.:83-92.

Beukema JJ, 1992. Expected changes in the Wadden Sea Benthos in a warmer world: Lessons from periods with mild winters. Neth. J. Sea Res. 30:73-79.

Beukema JJ & GC Cadee, 1986. Zöobenthos responses to eutrophication of the Dutch Wadden Sea. Ophelia 26:55-64.

Beukema JJ & K Essink, 1986. Common patterns in the fluctuations of macrozoobenthic species living at different places on tidal flats in the Wadden Sea. Hydriobiologia 142:199-207.

BOEDE, 1985. Biological Research Ems-Dollard Estuary. Rijkswaterstaat Communications no. 40, The Hague, 188 pp.

Boyden CR, 1972. Relationship of size to age on the cockles Cerastoderma edule and C. glaucum from the river Crouch Estuary, Essex. J. Conchol. 27:457-489.

Brenchley GA, 1981. Disturbance and community structure: an experimental study of bioturbation in marine soft-bottom environments. J. Mar. Biol. Ecol. 39:767-790.

Brenchley GA, 1982. Mechanisms of spatial competition in marine soft-bottom communities. J Exp. Mar. Biol. Ecol. 60:17-33.

Callame B, 1967. Sur la diffusion de l'oxygène à l'intérieur des sediments marins. Trav Centr Recherch Étud océanogr 7(2):25-29.

Connell JH & RO Slatyer, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am Natur. 111:1119-1144.

Coossen J, J Seys, PM Meire & JAM Craeymeersch, 1994. Effects of sedimentological and hydrological changes in the intertidal areas of the Oosterschelde estuary (SW Netherlands) on distribution, density and biomass of five macrobenhic species: Spio martinenses (Mesnil), Hydrobia ulvae (Pennant), Arenicola marine (L.), Scoloplos armiger (Muller) and Bathyporeia sp. Hydrobiologia 282/283:235-249.

Croker RA, 1977. Macroinfauna of nothern New England marine sands: long-term intertidal community structure. In: BC Coull Univ South Carolina Press Columbia (ed). Ecology of marine benthos 439-450.

Dankers N & JJ Beukema, 1981. Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. In: N Dankers, H Kühl & WJ Wolff (eds), Invertebrates of the Wadden Sea, Balkema, Rotterdam: 69-103.

Dankers N, 1987. Het slib in de Waddenzee. RIN intern rapport; ongepubliceerd.

De Gee A, 1987. Het voorkomen van het macrozöobenthos in realtie tot de bodemsamenstelling in het sublitorale gedeelte van de Westelijke Waddenzee. Ned. Inst. voor Onderzoek der Zee (concept-rapport).

De Jonge V, K Essink & D Boddeke, 1993. The Dutch Wadden Sea: a changed ecosystem. Hydrobiologica 265:45-71.

De Kluijver MJ & RJ Leewis, 1994. Changes in the sublitoral hard substrate communities in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands), caused by changes in the environmental parameters. Hydrobiol 282/283: 265-280.

De Vooys CGN, 1985. Biologie van de mossel. Waddenbulletin 20 (2):60-63.

De Vooys CGN, 1990. Expected biological effects of long-term changes in temperatures on the benthic ecosystems in coastal waters around the Netherlands. In: JJ Beukema, WJ Wolff & JJWM Brouns (eds.). Expected effects of climatic change on marine coatsal ecosystems. Developments in Hydrobiol. 57. Kluwer Ac. Publ.:77-82.

De Wilde PAW & EM Berghuis, 1979. Cyclic temperature fluctuations in tidal mud-flat. In: E Naylor & RG Hartnol (eds). Cyclic phenomena in marine plants and animals. Pergamon Press Oxford:435-441.

Dexter DM, 1984. Temporal and spacial variability in the community structure of the fauna of four sandy beaches in south-east New South Wales. Aust J Mar Freshwat Res 35:663-672.

Dijkema KS, G van Tienen & JG van Beek, 1989. Habitats of the Netherlands, German and Danisch Wadden Sea. Research Institute for Nature Managment, Texel. 30p.

Dörjes J, 1976. Primärgefüge, Bioturbation und Makrofauna als Indikatoren des Sandversatzes im Seegebiet vor Nordeney (Nordsee). II. Zonierung und Verteilung der Makrofauna. Senckenberg marit 8:171-188.

EBSA 16, 1986. The dynamics of turbid coastal environments. Inst. for Mar. Env. Res., Plymouth Polytechnic.

Elliot M & J-P Ducrotoy, 1991. Estuaries and Coasts: Spatial and temporal intercomparisons . Olson & Olson, Intenational Symposium Series, Fredensborg.

Ente PJ, 1982. Verwerkingsmethoden van granulometrische analyse gegevens en hun toetsing aan V.N.L. monsters van de Nederlandse Wadden. Werkdocument 1982-69 Abw. Min. van Verkeer en Waterstaat/RIJP, Lelystad.

Essink K, 1978. The effects of polution by organic waste on macrofauna in the eastern Dutch Wadden Sea. Neth. Inst. Sea Res. Publ. ser. 1-1978:135pp

Essink K, 1985. The discharge of organic waste into the Wadden Sea: local effects. Neth. J. Sea Res. Pub. Ser. 10: 165-178.

Essink K, 1988. Decrease of mercury pollution in tthe Dutch Wadden Sea and Ems Estuary. Mar. Pollut. Bull. 19: 317-319.

Essink K, 1989. Chemical monitoring in the Dutch Wadden Sea by means of benthic invertebrates and fish. Helgol. Meeresunters. 43: 435-446.

Essink K, 1989. Het sublitoraal van de westelijke Waddenzee. Onderzoek naar de bodemsamenstelling en naar het voorkomen en functioneren van bodemfauna en vissen (1981-1985). Rijkswaterstaat/DGW.

Fenchel TM, 1978. The ecology of micro- and meiobenthos. Annu Rev Ecol Syst 9:99-121.

Flach EC, 1994. Biotic interactions as structuring factors of the intertidal soft-bottom communities: The effect of lugworms and cockles on the macrozoobenthic community and Corophium in particular. Thesis. Febo- Enschede.

Fortuin AW, H Hummel, A Meijboom & L de Wolf, 1989a. Expected effects of the use of the Ooosterschelde storm surge barrier on the survival of intertidal fauna. Part 1 - The effects of prolonged submersion. Mar. Envir. Res. 27:215-227.

Fortuin AW, H Hummel, A Meijboom & L de Wolf, 1989a. Expected effects of the use of the Ooosterschelde storm surge barrier on the survival of intertidal fauna. Part 2 - The effects of protracted tidal cycles. Mar. Envir. Res. 27:229-239.

Gibbs, P.E., Bryan, G.W., Pascoe, P.L., Burt, G.R., 1987. The use of tthe dog-whelk, Nucella lapillus, as an indicator of tributyltin (TBT) contamination. J. Mar. Assoc. UK, Vol 67, no 3, p 507-523

Gray JS, 1974. Animal-sediment relationships. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 12:223-261.

Hootsmans MJM, Vermaat JE, 1985. The effect of periphyton grazing by the anomaly in the late 1970s and ealy 1980s - a result of a major food pulse? J. exp. mar, Biol. Ecol. 172:31-46.

Howard RK & FT Short, 1986. Seagrass growth and survivorship under the influence of epiphyte grazers. Aquat. bot. 24:287-302.

Howell BR & RGJ Shelton, 1970. The effect of China clay on the bottom fauna of St Austall and Meva gissey bays. J. Anim. Ecol. 39:357-381.

Hummel H, EBM Brummelhuis & L de Wolf, 1986. Effects on the benthic faunan of embanking an intertidal flat area (the Markizaat, Eastern Scheldt estuary, The Netherlands). Neth J Sea Res 29:397-406.

Hummel H, AW Fortuin, L de Wolf & A Meijboom, 1988. Mortality of intertidal benthic animals after a period of prolonged exposure. J. exp. mar. Biol. Ecol. 121: 247-254.

Hummel H, AW Fortuin RH Bogaards, A Meijboom & L de Wolf, 1994. The effects of prolonged emersion and submersion by tidal manipulation on marine macrobenthos. Hydrobiol 282/283:219-234.

Isaksson I & L Pihl, 1992. Structural changes in benthic macrovegetation and associated epibentic faunal communities. Neth. J. Sea Res. 30:131-140.

Jensen KT, 1992. Dynamics and growth of the cockle, Cerastoderma edule, on an intertidal mud-flat in the Danish Wadden Sea: effects of submersion time and density.

Jespen U, 1965. Die Struktur der Wattenbiozönosen im Vormundungsgebiet der Elbe. Arch. Hydrobiol./Suppl. 29:252-370.

Johnson RG, 1970. Variations in diversity within benthic marine communities. Am Nat 104:285-300.

Josefson AB, 1985. Distribution of diversity and functional groups of marine infauna in the Skagerrak (Eastern North Sea) - can larval availability affect diversity? Sarsia 70:229-249.

Josefson AB & R Rosenberg, 1988. Long-term soft-bottom faunal changes in three shallow fjords, West Sweden. Neth. J. Sea Res. 22:149-159.

Kamermans P, HW van der Veer, L Karczmarski & GW Doeglas, 1992. Competition in deposit- and suspesion-feeding bivalves: experiments in controlled outdoor environments. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 162:113-135.

Khlebovich VV, 1968. Some peculiarfeatures of the hydrochemical regime and the fauna of mesohaline waters. Mar. Biol. 2:47-49.

Kinne O, 1971. Salinity-Animals-Invertebrates. In: Kinne O (ed): Marine Ecology 1(2):821-995. John Wiley & Sons, London.

Kleef HL, 1986. De invloed van IJsselmeerspui op de groei an Macoma balthica en Hydrobia ulvae in de westelijke Waddenzee. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, Groningen, Rapport AOBB-86.152.

Kristensen I, 1957. Diffences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. Proefschrift Leiden.

Kuyper MWM & C Kuijper, 1994. Estuarine habitat simulatie. Mogelijkheden en gewenste ontwikkelingen. Waterloopkundig Laboratorium Z 652.

Linke P, 1939. Die biota des Jadebusenwattes. Helgoländer wiss Meeresunters 1:201-348.

Longbottem MR, 1970. The distribution of of Arenicola marina (L.) wit particular reference to the effects of particle size and organic matter of sediments. J exp mar Biol Ecol 5:138-157.

McIntyre AD & A Eleftheriou, 1968. The bottom fauna of a flat fish nursery ground. J Mar Biol Assoc UK 48:113-142.

McLusky DS, 1968. Some effects of salinity on the distribution and abundance of Corophium volutator in the Ythan Estuary. J Mar Biol Ass 48:443-454.

McLusky DS & M Elliot, 1981. The feeding and survival strategies of estuarine molluscs. In: Jones & Wolff 1981: 109-121.

Meadows PS & JI Campbell, 1972. Habitat selection by aquatic invertebrates. Adv. mar, Biol. 10:271-382.

Meire PM, JJ Seys, TJ Ysebaert & J Coosen, 1991. A comparison of the macrobenthic distribution and community structure between two estuaries in SW Netherlands. In: Elliott M & JP Ducrotoy (eds). Estuaries & Coats: spatial and temporal intercomparisons. Olsen & Olsen, international Symposium Series, Fredensborg.

Meire PM, J Seys, J Buijs & J Coosen, 1994. Spatial and tmporal patterns of intertidal macrobenthic populations in the Oosterschelde: are they influenced by the construction of the storm-surge barrier.

Michaelis H, 1981. Intertidal benthic animal communities of the estuaries of the rivers Ems and Weser. In: N Dankers, H Kühl & WJ Wolff (eds), Invertebrates of the Wadden Sea, Balkema, Rotterdam: 158-187.

Michaelis H & K Reise, 1994. Langfristige Veränderungen des Zöobenthos im Wattenmeer. In: JL Lozán, E Rachor, K Reise, H van Westernhagen & W Lenz (eds). Warnsignale aus dem Wattenmeer:90-99. Blachwell Wissenschafts-Verlag, Berlin.

Müller CD, 1963. Das Watt an die Butjadinger Küste von Langwarden bis Tossens. Jahresbericht Forschungsstelle Nordeney 14:115-142.

Murphy DJ & LC Johnson, 1980. Physical and temporal factors influencing the freezing tolerance of the marine snail Littorina littorea. Biol. Bull. 158:220-232.

Newell R, 1965. Water and chloride fluxes in estuarine nereid polychaetes. Comp Biochem Physiol 16:437-455.

Nicolaisen & Kanneworff, 1983. Annual variations in vertical distribution and density of Bathyporeia pilosa Lindström and Bathyporeia sarsi Watkin at Julebaek (Nort Sealand, Denmark). Ophelia 22:237-251.

Nijkamp H. & Slegtenhorst, 1992. Some representative species of the Wadden Sea and their dependence on the (physical) environment. Min Verkeer en Waterstaat/DGW; AIDEnvironment (Sea Division), Amsterdam.

Olafson EB, 1989. Contrasting influences of suspension-feeding and depositfeeding populations of Macoma balthica on infaunal recruitement. Mar Ecol. Prog. Ser. 55:171-179.

Oliver JS, PN Slattery, LW Hulberg & JW Nybakken, 1980. Relationship between wave disturbance and zonation of bentic invertebrate communities along a subtidal high-energy beach

in Monterey Bay, California. Fish Bull 78:437-454.

Philippart CJM, 1993. Trends of toeval? Fluctuaties in nutrienten en organismen in de nederlandse kustwateren. BEON Rapport 1993-1.

Philippart CJM, 1994. Eutrofication as a possible cause of decline in the seagrass Zostera noltii of he Dutch Wadden Sea. Thesis Agricultural University Wageningen, The Netherlands.

Pihl L, 1986. Exposure, vegetion and sediment as primary factors for mobile epibentic faunal community structure and production in shallow marine soft bottom areas. Neth. J. Sea Res. 20:75-83.

Posey MH, 1987. Influence of relative mobilities on the composition of benthic communities. Mar. Ecol. Prog. ser. 39:99-104.

Rachor E & SA Gerlach, 1978. Changes of macrobenthos in a subtidal sand area of the German Bight, 1967 to 1975. Rapp P-v Réun Cons int Explor Mer 172:418-431.

Rafaeli D, S Hull & H Milne, 1989. Longterm changes in nutrients, weed mats and shorebirds in an estuarine system. Cah. Biol. Mar. 30:259-270.

Rakocinski CF, RW Heard, SE Lecroy JA Mclellland & T Simons, 1993. Seaward change and zonation on the sandy-shore macrofauna at Perdido Key, Florida, USA. Estaur. coast. Shelf Sci. 36:81-104.

Reijnders P, 1986. Reproductive failure in common seals feeding on fish from polluted coastal waters. Nature: 324: 456-457.

Reineck HE, 1970. Das Watt. W. Kramer Verlag.

Reise K, 1984. Indirect effect of sewage on the sandy tidal flats of the Wadden Sea Neth. J. Sea Res. Publ. Ser. 10:159-164.

Reise K, 1985. Tidal flat ecology; an experimental approach to species intreactions. Springer Verlag, Berlin.

Reise K, E Herre & M Sturm, 1989. Historical changes in the benthos of the wadden Sea around the island of Silt in the North Sea. Helgoländer Meeresunters 43:417-433.

Reise K, K Kolbe & V de Jonge, 1994. Makroalgen- und Seegrasbestände im Wattenmeer. In: JL Lozán, E Rachor, K Reise, H van Westernhagen & W Lenz (eds). Warnsignale aus dem Wattenmeer:90-99. Blachwell Wissenschafts-Verlag, Berlin

Rhoads DC, 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 12:263-300.

Rhoads DC & DK Young, 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. J mar Res 28:150-178.

Rhode B, 1985. Langfristige Bestandsänderungen der makrobentische Fauna im Watt bei Nordeney: non-dominante Arten. Jber ForschSt Küste, Nordeney 37:147-174.

Rooth & Jonkers 1972. The status of some piscivorous birds in the Netherlands. TNO-Nieuws 27: 551-555.

Rosenberg R., 1980. Effect of oxygen defiency on benthic macrofauna. In: Freeland J.H., Farmer

D.M. & Levings C.D. (eds). Fjord oceanography. Plenum Publ. Corp., New York, p. 499-514.

Rosenberg R. & Loo L.O., 1988. Marine eutrophication induced oxygen deficiency: effects on soft bottom fauna. Mar. Ecol. Prog. Ser. 79:127-131.

Rosenberg R, LO Loo & P Möller, 1992. Hypoxia, salinity and temperature as stucturing factors for marine benthic communities in a eutrofic arae. Neth J Sea Res 30:121-129.

Sanders HI, 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. Limnol. Oceanogr. 3:245-258.

Sanders HL, PC Mangelsdorf & GR Hampson, 1965. Salinity and faunal distribution in the Pocasset River. Massachusetts. Limnol Oceanogr 10 (suppl): R216-R229.

Sanders HL, 1968. Marine benthic diversity: a comparartive study. Am. Nat. 102:243-282.

Schaub & Gieskens, 1991. Eutrofication of the North Sea: the relation between Rhine river discharge and chlorophyll-a concentration in Dutch coastal waters. In: Elliott M & JP Ducrotoy (eds). Estuaries & Coats: spatial and temporal intercomparisons. Olsen & Olsen, international Symposium Series, Fredensborg.

Scheidek D & U Schottler, 1991. The influence of freshwater runoff on the population density of juvinile Arenicola marina L. (Polychaeta). In: Elliott M & JP Ducrotoy (eds). Estuaries & Coats: spatial and temporal intercomparisons. Olsen & Olsen, international Symposium Series, Fredensborg.

Seed R, 1976. Ecology. In: BL Bayne (ed). Marine mussels, their ecology and physiology. Cambridge Univ Press 13-65.

Sindowsky KH, 1973. Das ostfriesische Küstengebiet. Sammlung geologischer Führer 57. Borntreager, Berlin, Stuttgart. 162 p.

Sindovsky KH, 1979. Zwische Jadebusen und Unterelbe. Sammlung geologischer Führer 66. Borntreager, Berlin, Stuttgart. 145 p.

Slobodkin LB & Sanders HL, 1969. On the controbution of environmental predictability to species diversity. Brookhaven Symp. Biol. 22:82-93.

Smit RI, 1956. The ecology of the Tamar estuary. VII Observations on the interstitial salinity of intertidal muds in the estuarine habitat of Nereis diversicolor. J Mar Biol Assoc UK 38:81-104.

Swennen 1972. Chlorinated hydrocarbons attacked the Eider population in the Netherlands. TNO-Nieuws 27: 556-560.

Ten Brinke A, 1985. Een programma voor verwerkingsmethoden van korrelgrootte analyse-gegevens. Werkdocument 1985-48 Abw. Min. Verkeer en Waterstaat/RIJP, Lelystad.

Ten Hallers-Tjabbes C, J Boon, H Lindeboom & C de Booijs, 1993. Eco profile of the Whelk, Buccinnum undatum. Ministry of Housing, Physical Planning and the Environment, Kantens, The Netherlands, 1-28.

Thayer CW, 1983. Sediment-mediated iological disturbance and evolution of marine benthos. In: Tevesz MJS &L McCall (eds). Benthic communities. Plenum Press, Nw York, p 479-625.

Veenstra K, 1969. De bodemkartering n het grondonderzoek in de kuststrook van de oostelijke Waddenzee gedurende de jaren 1953 t/m 1965. Flevobericht no. 63.

Vermeulen YM & JCR Govaere, 1983. Distribution of benthic macrofauna in the Western Scheldt estuary (the Netherlands). Cah. Biol. mar. 24:297-308.

Wellerhaus S, 1978. Transport of pollutants from the freshwater regime to the Wadden sea through rivers. In: Essink K & WJ Wolff (eds). Pollution of the Wadden Sea area. Balkema, Rotterdam:15-24.

Wiens J, 1984. On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns. In: Stron Dr, D Smberloff, LG Abele & AB Thistle (eds). Ecological communities. Conceptual issues and the evience. Princeton University Press, Prnceton:439-457.

Wilson WH, 1981. Sediment-mediated interactions in a densely populated infaunal assemblage: effects of the polychaete Abarenicola pacifica. J. Mar. Res. 39:735-748.

Wilson WH, 1991. Competition and predation in marine soft-sediment communities. Annu. Rev. Ecol. Syst. 21:221-241.

Wolff WJ, 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the river Rhine, Meuse and Scheldt. Zool. Verh. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden 126:1-242.

Wolff WJ, 1981. Adaptations of invertebrate species to the Wadden Sea environment. In: N Dankers, H Kühl & WJ Wolff (eds), Invertebrates of the Wadden Sea, Balkema, Rotterdam: 69-103.

Wolff WJ, 1983. Estuaries and enclosed seas. In: BH Ketchum (ed) Ecosystems of the world. Part 26:151-182. Elsevier Sc Publ Comp, Amsterdam-Oxford-New York.

Wood EJF, 1965. Marine microbiol ecology. Chapman & Hall, Londen; pp 1-243.

Woodin SA, 1976. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns and abundance. J. Mar. Res. 34:25-41.

Yeo RK & MJ Risk, 1979. Intertidal catastrophes: effects of storms and hurricanes on intertidal benthos of the Minas Basin, Bay of Fundy. J Fish Res Bd Can 36:667-669.

Zülke R & K Reise, 1994. Response of macrofauna to drifting tidal sediments. Helgoländer Meeresunters 48:277-289.

Zwarts I, 1988. De bodemfauna van de fries-groningse kust. Flevobericht nr 294. RIJP, Lelystad.

Zwarts L & JH Wanink, 1993. How the foodsupply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burrying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. Neth. J. Sea Res. 31 (4):441-476.

deel 2

Habitat characteristics of the fish fauna of the Dutch coastal zone

656

H. W. van der Veer (NIOZ)
A. D. Rijnsdorp (RIVO-DLO)

Table of contents

Abstract 3

1. Introduction 4

2. Definitions 4

3. Area description 5

4. Fish fauna characterisation 6

5. Habitat characterisation 7

6. Key factors in relation to life cycle 9
   6.1 Resident species 9
   6.2 Non-spawning species 10
   6.3 Nursery-type species 10
   6.4 Seasonally visiting species 11

7. Discussion 11
   7.1 Resident species 11
   7.2 Non spawning species 12
      7.2.1. Offshore spawners 12
   7.3 Nursery-type species 13
   7.4 Seasonally visiting species 13

8. Emerging hypothesis 13
   8.1 Resident species 13
   8.2 Non-spawning species 14
   8.3 Nursery-type species 14
   8.4 Seasonal visitors 14

9. Field test 15

ABSTRACT

The fish fauna of the Dutch coastal zone is discussed in relation to their use of the area. Four different functional groups are distinguished: (1) resident species, (2) non-spawning species, (3) nursery-type species and (4) seasonal visitors. For resident species, demersal eggs are an essential feature to be able to complete its whole life cycle in the coastal zone. Reproduction appears to be the limiting factor implying that there will be no food limitation among these species. For non-spawning species and for nursery-type species, it is speculated that especially estuaries are important, because of the 'trapping effect' of larvae by the tidal currents. As a consequence, in general highest densities of non-spawning species and nursery-type species are expected inside the estuaries. As a consequence, for both groups also no food limitation is expected.
For seasonal visitors, no relationships with habitat characteristics in the coastal zone and estuaries are assumed. Hereafter, the fish fauna will be characterized and based on this, the key factors in relation to the life cycle of the various functional groups will be analysed. Finally, hypotheses for testing the suggested habitat requirements for the different functional groups will be presented.
For all groups, relationships are expected between their abundance and the distribution of their main food items.

1 INTRODUCTION

The fish fauna is an important element of the Dutch coastal zone and the related estuaries (Dankers *et al.* 1978). On the other hand, the coastal area also plays an important role in the life cycle of many fish species. Many species have complex life histories and also show restricted distribution during especially their early juvenile stage (Wilbur 1980). Therefore, during part of their life cycle, most species will be sensitive to the habitat quality and quantity of the environment. In relation to this, it has been recognized for already a long time that habitat destruction, degradation or alteration are the principle causes of the decline or even extinction of species.

Anthropogenic influences will especially occur in the coastal zone and the related areas, and the fish fauna in these areas will suffer most from changes in their habitat. To permit an evaluation of the impact of anthropogenic activities on the fish fauna in the coastal zone and related estuaries, insight is needed in the habitat requirements for the various fish species.

In this paper the habitat requirements of the fish fauna in the Dutch coastal zone and related estuaries is discussed. Since over 100 fish species have been recorded in these areas (Dankers *et al.* 1978; Nijssen & De Groot 1987; Hovenkamp & Van der Veer 1993), the analysis is based on the use of the area by the different species. In this way, the fish fauna can be reduced to a number of functional groups (McHugh 1967; Zijlstra 1978) instead of a discussion of individual species. First, the principal terms used will be discussed briefly, followed by a summary of the main characteristics of the area. Secondly, both the fish fauna and the habitat will be characterized. Finally, the key factors for the various functional fish groups in relation to their type of life cycle will be determined and suggestions for hypotheses testing will be defined.

2 DEFINITIONS

Definitions of the various principal terms used are taken from Gibson (1994) and they are defined as (reference between brackets):

Habitat — The normal (a)biotic environment of an animal. Habitats frequently change during ontogeny at a variety of temporal and spatial scales and can be classified either in time and space or on the basis of their demographic effects (Begon *et al.* 1986).

Nursery — A part of the habitat where growth and survival of the young (juveniles) is enhanced.

Coastal zone	The zone along the coast, bordered by the extremes of high water and by a depth contour or distance from the mainland on the other hand
Estuary	A semi-enclosed coastal body of water that has a free connection with the open sea and within which seawater is mixed with freshwater runoff form the mainland (Baretta-Bekker *et al.* 1992).
Intertidal zone	The area with drained tidal flats at low-low-water spring (LLWS).
Subtidal area	The area between LLWS and LLWS - 5 m.
Deep waters	The areas below LLWS - 5 m.
Carrying capacity	The population size at which population growth rate is zero (MacCall 1990).

3 AREA DESCRIPTION

The present Dutch coastal zone, including the estuaries, is to a large extent determined and influenced by human activities in the past (Eisma & Wolff 1980). Nowadays, a number of four open estuaries are present along the Dutch coastal zone: the Western Scheldt, the Eastern Scheldt, the Wadden Sea and the Ems-Dollard. The Wadden Sea consists of a number of different tidal basins, connected with the coastal zone by tidal inlets. Tidal currents are present all along the Dutch coast and their velocity depends on tidal phase and location. The estuaries can be considered as interruptions in the coastline.

In principle, the coastal zone and the estuaries consist of the same types of morphological areas: (1) an intertidal zone, (2) a subtidal area and (3) deep waters. In the estuary these deep waters are formed by tidal channels. The intertidal area of the coastal zone is in general more exposed than the tidal flats of the estuary, and therefore they are also mentioned the beach or surf zone. The transition zone between coastal zone and deeper offshore waters is unclear, either a depth contour (20 m) can be defined or the distance offshore is used by definition. In contrast to the open coastal zone, estuaries are semi-closed with only a tidal inlet, connecting the tidal basin with the coastal zone. Transport through this tidal inlet is the only exchange between the coastal zone and the estuary.

Due to the freshwater runoff both the coastal zone and the estuaries show clear salinity gradients. Mixing of freshwater and seawater in both areas mainly be generated by tidal and wind-driven currents. The tidal amplitude along the Dutch

coast varies from about 4 m in the southernmost part, 1.4 m near Den Helder and again 3 m near Delfzijl in the eastern part (Anon 1994). Both the coastal zone and the estuary contain physical structures, such as rocky stones of the dike base and glacial relicts. Furthermore, parts of especially the intertidal area of the estuaries are partly covered permanently by eel grass beds and in summer by ulvae beds.

4 FISH FAUNA CHARACTERISATION

In total about 100 different fish species have been described for the Dutch coastal zone (Nijssen & De Groot 1987; Hovenkamp & Van der Veer 1993). A description of all individual species would result in an overwhelming amount of confusing information. Instead, the various fish species are discussed in relation to their use of the coastal zone and the estuary during their life cycle. McHugh (1967) has been the first who developed a classification of estuarine fish species using the function of the area for the different species as classifying principle. This method has been adopted for the Dutch estuaries, in particular the Wadden Sea, by Zijlstra (1978). In this study the fish fauna classification of Zijlstra (1978) is used and extended to the coastal zone. Main attention will be paid to those fish groups that prefer or depend on the coastal zone or estuary. The other group consists of species not preferring or not depending on the coastal zone or estuary. The area has no particular function for this group and the presence of these species in the coastal zone and/or estuary has to be considered as a consequence of dispersal from their true home-range (Zijlstra 1978).

The life cycle of a fish species can be devided into 4 main parts: spawning, egg and larval period, juvenile stage and adult stage. Based on the use of the coastal zone and estuary during one or more of these life stage periods, the following different fish groups can be distinguished (Table 1):

1 Resident species, staying in the area during their whole life cycle and consequently in all seasons.
2 Non-spawning species, staying in the area during the larger part of the year. They only leave the area for spawning in the freshwater or in the open sea.
3 Nursery-type species using the area as a nursery for their juveniles, whereas spawning by the adults occurs in the open sea.
4 Seasonally visiting species, visiting the area during their juvenile or adult life stage in summer or winter, but spawning occurs outside the area.

This classification of the fish fauna in relation to habitat requirements differs slightly from that of Zijlstra (1978). Instead of non-spawning species, Zijlstra (1978) distinguished near-resident species. However, near-resident species can partly be considered as belonging to the resident group, although they may leave the area temporarily if temperature conditions become suboptimal. The Dutch coastal areas and estuaries represent for some warm-water species the northern edge of their distribution, and for cold-water species the southern

Table 1 Classification of fish fauna in the coastal zone and estuaries according to their functional use of the area during the various life stages. The most important species of the various groups are listed.

	Spawning	Egg/larvae	Juvenile	Adult
Resident species	X	X	X	X
Agonus cataphractus				
Myoxocephalus scorpius				
Zoarces viviparus				
Non-spawning species		X	X	X
Pomatoschistus spec.				
Platichthys flesus				
Ciliata mustella				
Nursery-type species			X	
Pleuronectes platessa				
Solea solea				
Clupea harengus				
Seasonal visitors			X	X

edge. As a consequence, these species are forced to leave the shallow coastal areas and estuaries during periods of respectively low temperatures in winter and high temperatures in summer. By including these species in the group of resident species, the remaining group of near-resident species comprises only of species that spawn outside the coastal zone and estuary in either fresh water or the open sea. Therefore, this group is defined as non-spawning species instead of near-resident species.

5 HABITAT CHARACTERIZATION

Based on the function of the coastal zone during different parts of the life cycle of the various fish species a framework of habitat characteristics relevant for the distribution and abundance of the fish species can be developed that takes into account both the abiotic (physical, chemical) and biotic environment.

A diagram presenting the main factors that can be distinguished is presented in Table 2. Besides the main abiotic factors temperature, salinity oxygen conditions and habitat structure, the hydrographic aspects should be considered, such as exposure (by wave action), tidal current strength and tidal amplitude. Other structural elements that will be important are the presence of mussel beds, sea grass beds, stones and other hard substrata such as empty shells etc.

Table 2 Habitat characterization of the coastal zone and estuary, adapted after Gibson (1994).

	Factor
Abiotic factors	
	temperature
	salinity
	oxygen
Morphology	
	intertidal
	subtidal
	deep water
Hydrography	
	exposure
	tidal currents
	tidal amplitude
Structural elements	
	mussel beds
	sea grass
	dikes
	shells, stones
Biotic factors	
	food
	predation

The following scheme for the Dutch coastal zone and estuaries is especially based on Gibson (1994). The main factors affecting habitat quality will be food, predators and temperature. In addition, due to the relatively high tidal amplitude and the wind conditions in the area, also physical stress (wave action) can be added to these factors. From a morphological point of view a gradient from shallow intertidal towards deeper subtidal and deep tidal gullies can be distinguished.

Food The benthic food availability and composition will vary between these areas. In general, food abundance decreases with increasing water depth (Van der Veer & Witte 1993). The fish fauna inhabiting the intertidal, subtidal and deep channel zone will therefore differ with respect to their main food sources. The intertidal zone will contain especially benthic-feeding fish species, such as plaice and flounder, whereas in the deeper channels epibenthic feeding species will dominate, such as five-bearded rockling.

Predators The main predation on fish will be by seals, birds and other fish species. Predation by seals will take place in deeper subtidal and deep water, and this type of predation will be restricted to larger-sized fish, especially flatfish. Predation by birds also

occurs in subtidal and deeper waters and the main predator in the coastal zone and estuaries is the cormorant (Van der Veer *et al.* 1995). The gradient in feeding by fish species from benthic-type feeding to epibenthic-type feeding with increasing water depth, implies that predation on fish will also increase with water depth.

Temperature

Temperature can act in two ways on fish. Each fish has its species-specific range of temperature for survival and growth. Temperatures outside the range, result directly in mortality. High temperature will especially occur in shallow water in the intertidal zone. Temperature also has a direct influence on feeding rate, metabolism and growth of fish. Both ingestion and metabolism are temperature dependent, though in a different way (Jobling 1993) Metabolism will increase continuously with rising temperature. Ingestion will also increase at rising temperatures, but as soon as temperature approaches the upper lethal temperature of a species, ingestion rate will decrease. As a consequence, the relationship between temperature and growth will be a species-specific skewed dome-shaped curve. The temperature at which growth is highest is called the optimal temperature. With increasing fish size and hence weight, metabolism will increase in a similar way, but ingestion rate will relatively decline with increasing body weight (Jobling 1993). This means that the scope for growth decreases with fish size and also the optimal growth shifts towards lower temperatures with increasing size. In the coastal zone and estuaries temperature during the growth season will be highest in shallow water. Therefore, a species-specific linear relationship will be present in the coastal zone between water depth and fish size

Physical stress

Physical stress will especially operate in shallow water by wave action, such as in the beach zone. It might be considered as a limiting factor affecting the distribution of some species.

6 KEY FACTORS IN RELATION TO LIFE CYCLE

6.1 Resident species

The group of resident species consists of a relatively small number of in general common species. Resident species do not have pelagic eggs (Blaxter 1969; Zijlstra 1978). Passive pelagic eggs would be dispersed an transported outside the estuaries and the coastal zone by the strong tidal currents. Also the fluctuations in salinity might affect the floating of pelagic eggs.

All resident species have demersal eggs, attached to stones, shells etc., preventing the eggs from being disturbed and most of them have some form of parental care. The blenny *Zoarces viviparus* is even ovoviviparous. Another characteristic of resident species is their low fecundity compared with other fish species. For instance the reproduction of the blenny *Zoarces viviparus* is between about 20 and 300 eggs per female. This implies that egg and larval mortality is low as a consequence of the low dispersal of the demersal eggs and probably a lower mortality because of parental care.

An important habitat characteristic typical of resident species is the presence of substrata for attaching the demersal eggs. Reduction or destruction of this hard substrata immediately will affect the population size of these species. In the past, the disappearance of the eel-grass *Zostera* sp. in the Wadden Sea has wiped out the population of the common fifteen-spined stickleback *Spinachia spinachia*.

6.2 Non-spawning species

The group of species consists of a variety of different species, either spawning offshore or in the freshwater environment. Most species of this group are also rather abundant in the area. In this group the different species show both demersal and pelagic eggs (Zijlstra 1978; Nijssen & De Groot 1987). In the group of offshore spawning species, the gobies spawn in the coastal zone outside the estuary in spring (Fonds 1973) and they have demersal eggs and parental care. Also for the gobies, the most important habitat characteristic will be the presence of substrata in the coastal zone for attaching the demersal eggs. Reduction or destruction of this substrata immediately will affect the population size of these species. Furthermore, their abundance inside the estuaries will be determined by the transport of the small juveniles with the tidal currents through the inlets. The other important marine members are the flounder and the five-bearded rockling. They spawn in the coastal zone and they have pelagic eggs. The tidal currents will determine the dispersal of the developing eggs and larvae over and outside the coastal area. These species do not spawn inside the estuaries. Developing larvae can only reach these areas by means of transport by the tidal currents through the inlets.

The two most important freshwater spawning species are the twaite shad and the sea trout. These species require freshwater river systems. Their eggs are also pelagic and after spawning they are transported with the freshwater run-off and further dispersed by means of the tidal currents. During development they 'flush' from the freshwater to the marine environment.

6.3 Nursery-type species

The group consists of species for which the coastal zone and estuary functions as the main nursery area for their open sea populations. The most important

members of this group are two flatfish species, plaice and sole and two clupeids herring and sprat. Plaice, sole and sprat have pelagic eggs. Plaice spawn offshore and their eggs and larvae are transported by the residual currents parallel to the coastline. After metamorphosis they become demersal and are transported by a coastwards bottom current towards the shallow coastal nursery grounds. The tidal currents will determine the dispersion of the larvae in the coastal zone. The tidal currents through the tidal inlets are believed to act as concentrating mechanism offering the larvae a scope for performing selective tidal transport and this will determine the amount of larvae entering the various tidal basins of the estuaries.

Sole and sprat spawn more near the coastal zone. However, for all species the tidal currents will affect and determine the dispersal and distribution of the pelagic larvae, both in the coastal zone and from the coastal zone into the estuaries.

6.4 Seasonally visiting species

This group consists of species of which the adults visit the coastal zone and estuary, however, spawning in this species occurs offshore. Both winter and summer visitors can be found in this group. In both cases it is thought that temperature conditions are the controlling factor. The adults of all species are able to visit the coastal zone and estuaries independent of conditions.

7 DISCUSSION

7.1 Resident species

Resident species spend their whole life cycle in the coastal zone and estuaries, and this means that local populations can be found both in the coastal zone and inside the estuary. Resident species do not spawn or occur in the intertidal, but their presence is restricted to the subtidal and deep channels. Therefore, resident species will be mainly epibenthic-feeding type species, and their distribution will be influenced by that of their prey items. Seasonal migrations of these food sources will be reflected in the distribution of the resident species. Reproductive success will be related to the presence of hard substrata in the subtidal and deeper areas, both in the coastal zone and in the estuary. Their low fecundity might suggest that reproductive success might be the limiting factor determining overall population abundance. Which factors determine the interannual variability in abundance of the resident species is unknown. In principle, species with the shortest life-span will be especially affected by fluctuations in recruitment. Most likely one or a combination of the following factors will be important:

1 Spawning sites are the limiting factor. If so, differences in availability of suitable substrata for spawning will be reflected in ultimate recruitment.

2 Mortality (by predation) during early life determines recruitment. If so, this means that especially biotic factors determine recruitment.

3 Resident-species are food limited. If so, fluctuations in food availability will determine the reproductive effort and hence recruitment.

7.2 Non-spawning species

7.2.1 Offshore spawners

The offshore spawners consist of species with demersal eggs (gobies) or with pelagic eggs (flounder and five-bearded rockling). Larvae of all species have to enter the estuaries by means of the tidal currents. The swimming speed of these larvae in relation to the strength of the tidal currents, makes it likely that this process will contain a large passive component. Larvae will be 'trapped' by the tidal currents and transported to inside the estuary. As a consequence a relationship might be expected between the water mass transported through a tidal inlet and the total number of individuals in the corresponding tidal basin.

The main food sources vary between benthic fauna (flounder), a mixture (gobies) and epifauna, mainly shrimps (five-bearded rockling). The abundance of these food sources will determine the distribution of the non-spawning species both in the coastal zone and inside the estuary. Seasonal migrations of the food sources might influence also the movements of some of the non-spawning resident species.

The factors determining interannual variability in abundance are also unknown in this group of species. Here too, a short life span will make a species sensitive to fluctuations in recruitment. In the coastal zone fluctuations in spawning and mortality might be important. In the estuaries, larval transport might be the key-factor in combination with fluctuations in mortality. However, this assumes that the 'carrying capacity' (MacCall 1990) of these areas is never reached.

7.2.2 Freshwater spawners

Freshwater spawners do not differ from offshore spawners. The main difference is that the coastal zone is supplied by exchange with the estuaries. Larval supply of the coastal zone will also be related to the size of the tidal exchange. Abundance inside the estuaries will not be related to the size of the tidal basin but will depend on fresh water spawning sites and egg production.

The factors determining interannual variability in abundance will be the same as for offshore spawners. However, larval transport through the tidal inlets might

be less important. It is assumed that transport from outside into the estuary is more limited by tidal currents than transport from inside the estuary.

7.3 Nursery-type species

All nursery-type species have pelagic eggs. The distribution in the coastal zone and especially in the estuaries will be influenced by transport with the tidal currents. Especially for the estuaries, a relationship might be expected between tidal exchange through an inlet and the total amount of larvae imported into the area.

Nursery-type species also invade the intertidal zone. Benthic food items are an important source in this group of species. It might be expected that the distribution of the benthic food items will affect the distribution of the nursery-type species over the area. Species staying in the area during their whole juvenile stage for more than one year, such as plaice, will show a depth distribution with size, due to the decreasing optimal temperature for growth with increasing weight.

7.4 Seasonally visiting species

This group consists of adult fish that are independent of tidal currents. There distribution will be determined by active behaviour, either as response to an abiotic factor (temperature) or biotic factors (prey abundance). Therefore, both their abundance and the interannual variability in recruitment will be determined by other factors operating outside the coastal zone.

8 EMERGING HYPOTHESES

For a number of groups one of the main key factors appeared to be the transport by the tidal currents through the tidal inlet into the tidal basin. In this way fish are trapped and accumulated in tidal basins. If true this means that: The density of non-spawning species and nursery-type species inside the different estuaries and tidal basins is higher than in the coastal zone.

Based on the information presented, the following hypotheses can be formulated to test the habitat requirements of the various functional groups.

8.1 Resident species

If the amount of spawning sites is the limiting factor, this implies the following consequences:

1 There is no relationship between hydrodynamic conditions of a tidal basin and abundance in the area.
2 There is no food limitation in the field and growth rates in the coastal zone and estuaries is optimal, not density-dependent, and only determined by food quality and prevailing temperature conditions.
3 The relative fecundity in all areas will be similar.
4 The low reproductive effort implies that mortality rates during the juvenile stage are low
5 Within an area, the presence of hard substrata will determine the distribution especially during the spawning season. Outside the spawning period, the distribution of the prey items will determine the distribution of the resident species and their seasonal migration movements.

8.2 Non-spawning species

In the group of non-spawning species, the transport of the larvae is thought to be a one of the main key-factors. This implies the following relationships:
1 Hydrodynamic conditions of a tidal basin determines the number of individuals trapped by the inlet. As a consequence there will be a relationship between the water exchange through an inlet and the abundance of a species in the related tidal basin.
2 If the limiting factor is the number of larvae transported, this implies that the 'carrying capacity' of an area might never been reached, and therefore, food will not be limited. No density-dependent growth will occur and growth rate will only be determined by food quality and availability and prevailing temperature conditions.
3 If the carrying capacity is never reached in a tidal basin, the prey items will only affect the distribution of a species.

8.3 Nursery-tyoe species

In the group of nursery-type species, the transport of the larvae is thought to be a one of the main key-factors. This implies the same relationships as in the group of non-spawning species.

8.4 Seasonal visitors

In the group of seasonal visitors, at present the habitat requirements of the coastal area can not be quantified in detail, but they will be related to the factors mentioned previously.

9 FIELD TEST

One of the most important habitat characteristics for the Dutch estuaries and coastal zone is to what extend the 'carrying capacity' of the area is reached. For both the resident, non-spawning and nursery-type species the hypothesis is that the carrying capacity is never reached. This hypothesis can be tested by comparing the increase in length of the field population with that predicted by an experimentally established growth model, describing growth in relation to temperature under excess of food.

Another important factor is the distribution of the various groups in the Dutch estuaries and coastal zone. For all groups it is hypothesised that although the various species are never food limited, nevertheless their distribution in the area will be affected and determined by that of their prey species. This hypothesis can be tested by stomach content analysis of the most important species and comparing the results with the distribution patterns of the most important prey species.

It appears essential to carry out these analysis at least for the most important abundant species. In this respect the species listed in Table 1 can considered to represent this group.

Acknowledgement. Thanks are due to J. Asjes, R. Leewis and A.C. Smaal for critical reading of the manuscript and their valuable comments.

10 LITERATURE CITED

Anonymous 1994. Getijtafels voor Nederland 1995. Sdu Uitgeverij, Den Haag: 1-161.

Baretta-Bekker, J.G., E.K. Duursma & B.R. Kuipers 1992. Encyclopedia of marine sciences. Springer-Verlag, Berlin: 1-311.

Begon, M., Harper, J.L. and Townsend, C.R. (1986). Ecology: individuals, populations and communities. London, Blackwell Scientific Publications.

Blaxter, J.H.S. (1969). Development: eggs and larvae. Fish physiology. New York, Academic Press. 178-252.

Dankers, N., Wolff, W.J. and Zijlstra, J.J. (1978). Fishes and fisheries of the Wadden Sea.. Report 5 Wadden Sea Working Group, Balkema Press, Rotterdam.

Eisma, D. and Wolff, W.J. (1980). The development of the westernmost part of the Wadden Sea in historical time. Geomorphology of the Wadden Sea. Rotterdam, Balkema Press. 95-103.

Fonds, M. (1973). Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces). Neth. J. Sea Res. 6: 417-478.

Gibson, R.N. (1994). Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. Neth. J. Sea Res. 32: 191-206.

Hovenkamp, F. and Van der Veer, H.W. (1993). De visfauna van de Nederlandse estuaria: een vergelijkend onderzoek. NIOZ-rapport 1993-13.

Jobling, M. 1993. Bioenergetics: feed rate and energy partioning. In: J.C. Rankin & F.B. Jensen. Fish eccophysiology, Chapman & Hall, London: 1-44.

Kuhl, H. and Kuipers, B.R. (1978). Qualitative food relationships of Wadden Sea fishes. Fishes and fisheries of the Wadden Sea. Rotterdam, Balkema Press. 112-123.

MacCall, A.D. (1990). Dynamics geography of marine fish populations. Seattle, University of Washington Press.

McHugh, J.L. (1967). Estuarine nekton. Estuaries. Amer. Assoc.Adv. Sci. Publ. 581-619.

Nijssen, H. and S.J., De Groot (1987). De vissen van Nederland. Stichting Uitgeverij Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging.

Van der Veer, H.W., T. Ellis, J.M. Miller, L. Pihl & A.D. Rijnsdorp 1995. Impact of size-selective predation in 0-group flatfish on recruitment. In Proc. 18th Annual Larval Fish Conf. St Andrews.

Wilbur, H.M. (1980). Complex life cycles. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 67-93.

Zijlstra, J.J. (1978). The function of the Wadden Sea for the members of the fish fauna. Fishes and fisheries of the Wadden Sea. Rotterdam, Balkema Press. 20-25.

deel 3

Variations in abundance and distribution of demersal fish species in the coastal zone of the southeastern North Sea between 1980 and 1993

657

A. D. Rijnsdorp (RIVO-DLO)
P. I. van Leeuwen (RIVO-DLO)
B. Vingerhoed (RIVO-DLO)

Table of contents

Abstract 3

1. Introduction 4

2. Material and Methods 4

3. Results 5

3.1. Numerical composition of the fish fauna 5

3.2. Trends in the abundance of individual species between 1980 and 1993 6
3.2.1. estuarine and coastal residents 6
3.2.2. species using coastal areas and estuaries as nursery grounds 7
3.2.3. Trends in abundance of species from the open North Sea 8

4. Discussion 8

5. References 11

Abstract

This paper presents a first comprehensive analysis of the fish catches of the beam trawl surveys carried out in the Scheldt estuary, the Dutch part of the Wadden Sea, the shallow zone of the continental coast between Belgium and the Horns Reef and offshore areas in the southern and southeastern North Sea. The species composition is analysed and compared among areas. Species richness varies between 32 - 49 species, and is highest in the coastal waters compared to the estuaries or offshore waters. Species richness further increased from the inner German Bight towards the southern North Sea and towards the central North Sea. The Shannon-Weaver index of diversity is generaly low due to the dominance of flatfish species in both inshore and offshore areas (e.g. dab, plaice) and shows a similar geographical pattern as species richness. Indices of diversity and eveness appeared to be rather stable over the years, except for a low in 1988 and 1991. These lows could be related to the exceptional high catch of dab and gobies, respectively. The annual variation and trends in species abundance is analysed for a selection of species. The species selected comprised of the resident estuarine and coastal species, dominant flatfish species using the coastal zone as nursery areas and some of the common open sea species which enter the coastal waters. Out of nine resident estuarine species studied, 4 species tend to decrease in recent years (eelpout, sea snail, flounder and eel) and 5 show a variable pattern. The trends in abundance are not always consistent among areas. The three flatfish species dab, plaice and sole that use the coastal waters as nursery ground show a decrease in catch rates since the late 1980s in all areas. Out of 8 open sea species, the solenette, scaldfish, lesser weever, grey gurnard show a substantial increase in abundance since the late 1980s.

1. Introduction

Over the last decades there has been an increasing concern about men's impact on the North Sea ecosystem (Salomons et al. 1988; Anon, 1993). The marine environment may potentially be affected by a variety of human activities, both direct and indirect, such as coastal engineering works, pollution, eutrophication, fisheries and global warming. In order to analyse the possible influences of human activities, knowledge on the dynamics of the marine ecosystem is necessary. Such knowledge is mainly restricted to commercial fish species due to their economic importance. Time series data show major shifts in the abundance of some commercial fish species over periods of several decades or even hundreds of years (Hempel et al., 1978). These studies highlighted the natural dynamics of the system that is likely related to variability in ocean climate (Cushing, 1982). Large scale variability has also been shown in the trends in zooplankton abundance from the Continuous Plankton Recorder Programme (Franz et al. 1991).

The assessment of antropogenic changes in the ecosystem is difficult because of the complex nature of the system in which various natural processes and antropogenic activities interact, and because of the paucity of time-series data which are needed to test hypotheses. In this paper, time series information on the variability in abundance and composition of the demersal fish fauna is presented for the estuaries and the coastal zone of the south-eastern North Sea based on beam trawl surveys (DFS, Demersal Fish Surveys) carried out annually in autumn. Data are presented for the time period 1980-1993. At later stage we hope to extend the time period back to 1970 when these surveys were first started.

The paper comprises two parts. In the first part we analyse the differences in fish fauna between the estuarine and coastal habitats, but also between these and the open North Sea habitat. To this end we have analysed available BTS (Beam Trawl Survey) data from the open North Sea in addition to the DFS survey data. For a selection of the typical members of the estuarine and coastal waters, we then analyse the trends and variability in abundance in DFS data. The objective of this paper is restricted to the presentation of the data and a first exploration of possible hypotheses to explain the observed patterns.

2. Material and Methods

The Netherlands Institute for Fisheries Research (RIVO-DLO) has carried out two beam trawl surveys since 1970. The DFS surveys were originally carried out in autumn (September - October) and spring (April-May), but the latter have been stopped in 1987. The data of the spring survey have not been included in this analysis. In addition BTS surveys covering the open North Sea were carried out each summer (August - September) since 1985. A summary of the survey gear is given in Table 1. Details of the rigging of the DFS and BTS gears can be found in Boddeke et al. (1971) and ICES (1990), respectively.

The DFS sampling stations were stratified by geographical area, but the stations were not evenly distributed over the depth zones. The minimum depth sampled was determined by the draught of the research vessel and was generally more than 2 m. In the estuaries only the tidal channels and the sub-tidal flats were sampled. In the course of the years, some changes have been applied to allocate the stations more evenly over the depth zones, in particular in the coastal zone. The sampling stations in the BTS survey are stratified by ICES rectangle. Two to four stations by rectangle were selected pseudo-randomly.

For the analysis, the geographical sub-areas distinguished were grouped into larger units to facilitate the comparison and presentation of the results (Fig.1). The sub-areas comprise the Western and Easter Scheldt, three sub-areas in the Dutch Wadden Sea (western, central and eastern part), three coastal areas (coast of Holland, Dutch-German coast along the west Frisian Islands, German-Danish coast along the east Frisian islands) and four areas in open sea (Southern Bight, Dogger, German Bight and central North Sea).
For each sub-area we calculated the average catch per haul by species.
Comparison of this measure of abundance among surveys is not straightforward because the measure of abundance does not take into account the differences in catchability for the various species and size-classes due to differences in gear type, mesh-size, towing speed and haul duration. Within survey comparison is possible, but some of the observed variation in abundance may be artificial due to variations in haul duration. Sometimes haul duration had to be reduced to 50% of the standard time in order to avoid gear damage or clogging of the net. Since this applies to only a few hauls during each survey it will not have affected our results seriously.
In the DFS surveys, the catch was sorted in a shrimp rotary sieve yielding three size fractions. All fish species were sorted from these size fractions, and their length distribution were recorded. Species that were caught in large numbers were subsampled. In the BTS survey the catch was sorted from a conveyer belt.
In some instances only species groups have been recorded. These include the gobies (Pomatoschistus sps, except Gobius niger) and the pipefish (Syngnathus sps, except Entelures aequreus). Rare species resembling more common ones may sometimes have been overlooked. For instanceCallionymus reticulatus is generally included in C. lyra.
We employed the following community parameters to compare the demersal fish fauna among areas and years: species richness, Shannon-Weaver diversity index and eveness. A review of these measures is given in Pielou (1969). The diversity index of Shannon-Weaver, can be interpreted as the natural logarhitm of the number of species after taking account of the numerical abundance of each species to the community.

3. Results

3.1. Numerical composition of the fish fauna

Species richness varies between 32 species to 49 species (Table 2). In the coastal zone, the species richness is higher than in the estuaries as well as the areas further offshore in the open North Sea. Superimposed on this pattern, species richness is lowest in the German Bight and increases going towards the Southern Bight and to the central North Sea. A similar pattern is indicated by the Shannon-Weaver index of diversity. Diversity tends to be low in the German Bight and increases towards the central and southern North Sea.
Witin the estuaries, the fish fauna of the Wester Scheldt, although composed of a larger number of species, is less diverse than that of the Easter Scheldt. This implies that the Western Scheldt fauna is dominated by a single or a few species. Within the Wadden Sea, the central part shows a higher diversity than both the western (Marsdiep - Vliestroom) and eastern part (Eems-Dollart).

The three estuarine areas with a lower diversity are all characterised by a relatively large runoff of fresh water as compared to the Easter Scheldt and the central part of the Wadden Sea.
Inspection of the actual numerical composition of the fish fauna in Table 3 shows that in all inshore and offshore areas the fauna is dominated by flatfish species: dab Limanda limanda, plaice Pleuronectes platessa and to a lesser extend sole Solea solea . Although dominant in all areas, the size classes of flatfish differ between the areas. In the estuaries and shallow coastal zone these flatfishes comprise of 0- and 1-group fish, whereas in the open North Sea they comprise of larger specimens and older age groups. Pelagic species, although represented in the beam trawl catches, generally make up a minor fraction of the total catch.
In the estuarine and coastal areas the typical estuarine species such as Pholis gunellus, Liparis liparis, Myoxocephalus scorpius, Zoarces viviparis, Platichthys flesus are caught in relatively low numbers as compared to flatfish species employing the shallow waters as nursery grounds. Among the resident estuarine species, only the gobies (Pomatoschistus spc) are caught in large numbers.
In the open North Sea, the fish fauna is dominated by flatfish and roundfish (whiting Merlangius merlangus , cod Gadus morhua, haddock Melanogrammus aeglefinus).
In addition, grey gurnard Eutrigla gurnardus and Callionymus lyra , and in the Southern Bight, the lesser weever Trachinus vipera is, are important. Inter-annual variations of the community parameters, shown in Fig.2, do not indicate a trend in time.
Around 1988 there is a temporary reduction in the diversity in the coastal zone and the Wadden Sea, which appears to be related to an increase in the abundance of dab. In the Wadden Sea and Scheldt estuary a second year with a low diversity occurs in 1991 when the catches of gobies were exceptional high.

3.2. Trends in the abundance of individual species between 1980 and 1993

The interannual variations in abundance is shown for a selection of species for the DFS survey. Species are grouped according the function of coastal waters and estuaries in their life cycle. Hence, we distinguish 1 - resident species of the estuaries; 2 - species which use the coastal areas and estuaries as nursery grounds, 3 - species of the open North Sea which may enter the coastal waters and estuaries.
Time trends in log abundance are shown in Fig.3 for the coastal waters (left panel), the Wadden Sea (central panel) and the Scheldt estuary (right panel) separately. The abundance index is expressed as a ratio of the annual abundance over the arithmetic mean abundance between 1980-1993. The mean abundance is indicated by the dashed horizontal line. The heavy line shows the variations in abundance for the total area, whereas the thin lines represent the variations in abundance of the sub-areas. Zero catches have been shown as a value of 0.01.

3.2.1. estuarine and coastal residents

Bull rout Myoxocephalus scorpius. In the coastal waters, the abundance of bull rout varied without a trend. In the estuaries of the Wadden Sea and Scheldt, however, a consistent decline is apparent since 1988.

Butterfish Pholis gunnellus.This species is caught in the Wadden Sea and Eastern Scheldt. Catches in the coastal areas and the Wester Scheldt are few. In the Wadden Sea the abundance was slightly below average in the second half of the 1980s.
This pattern is also apparent from the Easter Scheldt except the peak in 1987.
Sea snail Liparis liparis. Highest numbers are caught in the Western Scheldt and the central and eastern Wadden Sea. In all areas the abundance of sea snails was low in the late 1980s. The abundance increased again in the early 1990s in both the coastal zone and Wadden Sea, but not in the Scheldt estuary.
Gobies Pomatoschistus spc. This species group comprises several species among which P. minutes and P. microps will be the main ones. Abundance varies without a consistent pattern among areas. Flounder Platichthys flesus. This flatfish species inhabits freshwater, estuarine and coastal waters, which it only leaves for spawning in the open North Sea. The abundance of flounder decreased in both the coastal zone and the Wadden Sea, but in the Scheldt estuary no consistent pattern could be detected.
Eel Anguilla anguilla. Although eel is an katadromous species, which has its stronghold in freshwater habitats, small number of juveniles inhabit shallow marine habitats. The abundance of eel has declined substantially in coastal waters as well as in estuarine waters.
Five-bearded rockling Ciliata mustela. The trend in abundance of the five-bearded rockling shows a consistent pattern among the three areas with a period of a lower abundance around 1985.
Eelpout Zoarces viviparis. The time trend in abundance differs among the three areas. In the Wadden Sea the abundance gradually decreased since 1983. This decrease in consistent for all sub-areas in the Wadden Sea. In the Scheldt estuary the abundance increased in the early 1980s, although the numbers caught are small. In the coastal zone the abundance increased in the early 1980s, but decreased sharply since 1987.
Pipefishes Syngnathus spc. Catches of this species group mainly comprised S. acus and S. rostellatus. Abundance index is highly variable between years in all areas without a common pattern.
Tub gurnard Trigla lucerna. This coastal species immigrates the coastal waters of the North Sea during the summer. No consistent trend is apparent between 1980 and 1993, although the peak in abundance in 1989 is apparent in the coastal waters as well as the Wadden Sea, but not in the Scheldt estuary.

3.2.2. species using coastal areas and estuaries as nursery grounds

Dab Limanda limanda. Catches of dab are rather stable in the coastal zone, but in the estuaries, the abundance is more variable. In all three areas, dab appears to decline since the late 1980s. A peak in dab abundance was recorded in 1988 in all areas.
Plaice Pleuronectes platessa. Plaice catches are dominated by the 0- and 1-group fish and are equally variable in the three areas. In recent years, the plaice abundance decreases from a high level reached in the mid 1980s. This high level in the mid 1980s coincides with the overall strong recruitment observed in these years with exceptional strong year classes born in 1981 and 1985.
Sole Solea solea. Sole catches are dominated by pre-recruits (0- and 1-group). Between 1980 and 1993 the abundance of sole shows a gradual decrease with two peaks in 1987 and 1991. These peaks coincide with above average recruitment of the 1987 and 1991 year class.

3.2.3. Trends in abundance of species from the open North Sea

Scaldfish Arnoglossus laterna and solenette Buglossidium luteum. Scaldfish and solenette catches represent the several age groups of juvenile and adult fish. The abundance of scaldfish increased sharply since 1989. The abundance of solenette increased since 1980.

Whiting Merlanguius merlangus. The catches of whiting which are dominated by 0-groups fish tend to decrease in the coastal waters, but this tendency is not apparent in the estuaries. There appears to be a reasonably consistency in the years with peak abundance among the three areas. Peak abundance is recorded in 1983, 1986-1987 and 1990.

Bib Trisopterus luscus. No trend in abundance is apparent, although in the coastal waters the highest abundances were recorded in 1980-1983. Low abundance is recorded in the mid 1980s, especially in the estuaries.

Grey gurnard Eutrigla gurnardus. This species is a typical representative of the open North Sea and is only caught in reasonable numbers in the coastal waters but not in the estuaries. After peak abundance in 1980 and 1981, grey gurnards virtually disappeared from the coastal waters in 1982 and 1983 and increased since then. The 1993 abundance, however, is still well below the values recorded in the early 1980s.

Lesser weever Trachinus vipera. This open sea species of sandy bottoms shows a remarkable pattern with a peak in abundance between 1981 and 1985, low numbers in 1986 and 1987 and gradually increasing to a record level in 1992.

Dragonet Callionymus lyra. This species is mainly distributed in offshore waters but enters the shallow coastal waters and estuaries in relatively low numbers. Qualitatively the pattern in abundance seems similar between the coastal zone and the Wadden Sea with lower numbers recorded around 1985 and peak abundace in 1989-1990. In recent years, the abundance is somewhat reduced compared to previous years.

Hooknose Agonus cataphractus. This species is widely distributed in shallow waters, but also occurs in small numbers in offshore waters. The trends in abundance in the Wadden Sea and Scheldt estuary tend to indicate a decline in abundance. This trend is less evident in the coastal zone.

4. Discussion

Throughout the paper we have interpreted the beam trawl catches as a reflection of the demersal fish fauna. This is obviously a gross simplification. Fishing gears are highly selective and will catch certain species better than others. The beam trawl is particularly suitable for catching demersal fish (especially flatfish) and will not sample the pelagic fish representatively (Breckling & Neudecker, 1994). In addition, the monitoring of fish populations in estuarine and coastal areas pose specific problems due to the heterogenic character of the area due to the tidal dynamics and morphology of the area (tidal flats, subtidal flats, tidal channels, sand banks, mussel beds, areas of sea grass etc: see reviews in Hinz,1989 and Ruth & Berghahn, 1989).

The comparison of the fish fauna of the estuaries, coastal zone and open North Sea clearly illustrated that these habitats are characterised by a different demersal fish fauna. The typical estuarine and coastal species follow the classification made by Zijlstra (1978). Comparison of demersal fauna of the open North Sea with similar data obtained by other sampling gear such as an otter trawl (GOV-trawl: Knijn et al. 1993) highlights the bias in anyone survey. The GOV-surveys showed a numerical dominance of roundfish over flatfish, whereas the beamtrawl gives an opposite result.

In future work more attention should be given to comparative fishing in order to make a quantitative comparison of the fish fauna possible.
The DFS surveys were restricted to the tidal channels and subtidal flats and therefore have grossly underestimated the abundance of those species which occur on the tidal flats (plaice, flounder) and mussel beds (sea snails, eelpout). Because the surface areas of the unsampled habitat in the tidal channels (mussel beds) is relatively small as compared to the sandy areas sampled in our surveys, and the fish fauna on the temporarily submerged tidal flats are dominated by flatfish, we believe that the dominance of flatfish in the estuaries and coastal zone indicated by our results is real. This poses the question, why flatfish populations of which the adults inhabit the open North Sea dominate the coastal habitats, as compared to the species which employ the coastal and estuarine habitats permanently as spawning area, nursery area and adult distribution area? This question can be related to the geographical pattern in diversity and species number which showed a lowest value in the inner German Bight.
The geographical pattern in diversity and species richness corresponds to the general pattern of an increase from north to south. The low diversity and species richness in the German Bight might be related to the fact that this area shows the highest variation in temperature condition, both in the amplitude of the annual cycle and the frequency of occurence of extreme cold winters or warm summers.
Inspection of the trends in the variabiltiy in abundance of individual species does not provide strong evidence for any association with extreme environmental conditions. In the period 1980-1993, severe winters occurred in 1985, 1986 and 1987, whereas the winters of 1988, 1989 and 1990 were relatively warm. The interpretation of interannual variations in abundance is hampered by the lack of information on the age structure of the populations. A peak in abundance occurring in a single year will lead to a different interpretation if the population is composed of several year classes, or if the population comprises only one year class. In the first case, there may have been an invasion of fish from elsewhere. In the latter case, the peak relates to a particularly strong year class. The age structure of the populations is known for the commercial flatfish species plaice and sole, but not for the other species. Future work should aim to fill this gap in order to facilitate the interpretation of the patterns in abundance.
A search for similar patterns in abundance point at two groups of species. The first group comprises plaice, sole, dab and flounder which show a consistent decline in abundance since the late 1980s. The second group consists of scaldfish, solenette and lesser weever showing a consitent increase. The trends observed in the DFS surveys in these species corresponds to the trends observed in a sole net survey (van Leeuwen, 1993) and the BTS survey (ICES, 1993). These opposite trends of both groups coincided with years of exceptionally warm winters. Whether these are related is an open question.
The similarity in the pattern of abundance will be affected by the interaction between the population structure of a species and the main environmental variables affecting its recruitment and survival. Environmental conditions in coastal habitats will show broadly similar patterns between years with regard to for instance temperature conditions or effects of eutrophication. However, there are also factors that have a local effect. For instance, coastal engineering works and pollution may locally affect fish spopulations.
In the Easter Scheldt a storm surge barrier has been constructed in the 1980s that has reduced considerably the volume of water flowing in and out with the tides. Other examples of local effects are pollution and aquaculture (mussel culture).

The fact that the group of scaldfish, solenette and lesser weever, showing a substantial increase in abundance in recent years, are open sea species of sandy and muddy sediments,which spawn their pelagic eggs in late spring and have populations composed of several year classes, tentatively suggests that the increase may be related to the factors affecting recruitment.

The present study is a first step in exploring the kind of data available from the beam trawl survey monitoring programmes. In the near future the time series will be extended back to 1970, the first year of the surveys, and the patterns in abundance have to be analysed in much greater detail in relation to changes in the environmental and ecological conditions in the coastal areas. Such a study will form a baseline to evaluate the possible effects of human activities on the coastal habitats.

5. References

Anon, 1993. North Sea Quality Status Report 1993. Chapter 7. Oslo and Paris Commissions, London 1993. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark. 132 pp.

Beek, F.A.van , A.D. Rijnsdorp & R. de Clerck, 1989. Monitoring juvenile stocks of flatfish in the Wadden Sea and the coastal areas of the southeastern North Sea. Helgolnder Meeresunters 43: 461-477

Boddeke, R., Daan, N., K.H. Postiuma, J.F. de Veen & J.J. Zijlstra, 1971. A census of juvenile demersal fish in the Dutch Wadden Sea, the Zeeland nursery ground, the Dutch coastal area and the open sea areas off the coasts of the Netherlands, Germany and the southern part of Denmark. Annls biol., Copenhagen 26: 269-275.

Breckling, P. & T. Neudecker, 1994. Monitoring the fish fauna in the Wadden Sea with stow nets (Part 1): a comparison of demersal and pelagic fish fauna in a deep tidal channel. Arch. Fish. Mar. Res. 42: 3-15.

Cushing, D.H. 1982. Climate and Fisheries. Academic Press, London.

Daan, N., P.J. Bromley, J.R.G. Hislop, N.A. Nielsen, 1991. Ecology of North Sea fishes. Neth. J. Sea Res. 26: 343-386.

Franz, H.G., J.M. Colebrook, J.C. Gamble & M. Krause, 1991. The zooplankton of the North Sea. Neth. J. Sea Res. 28: 1-52.

Hempel, G. (ed.) 1978. Changes in North Sea Fish stocks and their causes. Rapp. P. v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 172.

Hinz, V. 1989. Monitoring the fish fauna in the Wadden Sea with special reference to different fishing methods and effects of wind and light on catches. Helgolnder Meeresunters 43: 447-459.

ICES 1990. Report of the Study Group on Beam Trawl Surveys in the North Sea and eastern Channel. ICES C.M. 1990/G:59.

ICES 1993. Report of the Study Group on Beam Trawl Surveys, Cuxhaven, Germany 20-22 April 1993. ICES C.M. 1993/G:5.

Knijn, R., H.J.L. Heessen, 1993. Atlas of North Sea fishes. ICES Coop. Res. Report.

Leeuwen, P.I. van, 1993. Trends in najaarsopnamen van een negental vissoorten in de Noordzee, 1969-1992. RIVO Rapport 93.007. 37 pp.

Pielou, E.C. 1969. An introduction to mathematical ecology. John Wiley and Sons, New York. 286 pp.

Ruth, M. & R. Berghahn, 1989. Biological monitoring of fish and crustaceans in the Wadden Sea - potential and problems. Helgolnder Meeresunters 43: 479-487.

Salomons, W., B.E. Bayne, E.K., E.K. Duursma & U. Frstner, 1988. Pollution of the North Sea. Springer Verlag, Berlin: 1-687.

Zijlstra, J.J. 1978. The function of the Wadden Sea for the members of its fish-fauna. in Dankers, N., W.J. Wolff & J.J. Zijlstra (eds.). Fishes and fisheries of the Wadden Sea. Report 5 of the Wadden Sea Working Group. Balkema Rotterdam. p 20-32

Table 1. Details of survey for DFS (Wadden Sea; Scheldt estuary; Coastal zone) and BTS (Open North Sea).

Survey	DFS			BTS
	Scheldt	Wadden Sea	Coastal zone	Open North Sea
Beam trawl size (m)	estuary	3-m	6-m	8-m
	3-m			
Ship	Schollevaar	Stern	ISIS	ISIS / charter
Ground rope	bobbins	bobbins	bobbins	chain + rubber discs
Number of tickler	1	1	1	8
Mesh size (streched, mm)	20	20	20	40
Haul duration (min)	15	15	15	30
Towing speed (knots)	3	3	3	4
Number of hauls	±70	±100	±100	±100

Table 2. Summary of species richness, Shannon Weaver index of diversity and index of eveness diversity indices by sub-area as obtained from the summer-autumn beam trawl surveys carried out between 1980-1993

Area	#	Number hauls	Number species	Diversity Shanon Weaver	Eveness
Wester scheldt	1	276	45	1.46	0.38
Easter scheldt	2	282	39	1.76	0.48
Wadden Sea west	3	525	39	1.75	0.48
Wadden Sea middle	4	317	36	2.21	0.62
Wadden Sea east	5	214	32	1.88	0.54
Cont. coast south	6	390	49	1.73	0.44
Cont. coast middle	7	376	48	2.02	0.52
Cont. coast north	8	256	40	1.90	0.51
Southern Bight	9	94	38	1.93	0.53
Dogger	10	222	35	1.33	0.37
German Bight	11	250	37	1.05	0.29
Central North Sea	12	312	44	1.76	0.47
Total	1-12		75		

Table 3. Species composition by sub-area as obtained from the summer-autumn beam trawl surveys carried out between 1980-1993 (Number haul-1).

Table 3. Summary of species caught in beam trawl surveys in the southern and central North Sea and the adjacent coastal waters and estuaries of the continental coast. Data refer to survey period 1980-1990. Area codes are explained in Figure 1.

	Wester scheldt	Easter scheldt	Wadden Sea west	Wadden Sea middle	Wadden Sea east	Cont. coast south	Cont. coast middle	Cont. coast north	Southern Bight	Dogger	German Bight	Central North Sea
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
NUMBER OF HAULS	276	282	525	317	214	390	376	256	94	222	250	312
LAMPETRA FLUVIATILIS	0.004	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
PETROMYZON MARINUS	0.004	0	0.000	0.000	0.000	0.015	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MYXINE GLUTINOSA	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.567
SCYLIORHINUS CANICULUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.096	0.000	0.000	0.045
SQUALUS ACANTHIAS	0.004	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.221	0.000	3.242
GALEORHINUS GALEUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
DASYATIS PASTINACA	0	0	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
RAJA	0.007	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.096	1.572	0.016	76.164
ANGUILLA ANGUILLA	0.406	1.787	1.446	0.751	0.617	3.036	0.610	0.117	0.022	0.000	0.064	0.000
ALOSA FALLAX	0.007	0	0.560	1.101	0.757	4.805	10.378	0.543	0.000	0.000	0.000	0.000
CLUPEA HARENGUS	13.953	3.759	30.987	39.713	8.598	97.113	82.361	7.781	1.362	0.128	0.184	0.470
SPRATTUS SPRATTUS	3.522	0.667	7.284	10.801	2.846	56.474	31.593	3.246	0.022	0.572	0.328	0.023
SARDINA PILCHARDUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
ENGRAULIS ENCRASICOLUS	0.123	0.035	0.000	0.000	0.000	0.018	0.574	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000
ARGENTINA SPHYRAENA	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.034
OSMERUS EPERLANUS	0.018	0.004	38.735	5.296	14.486	0.987	0.907	6.145	0.000	0.000	0.000	0.000
LOPHIUS PISCATORIUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.022	0.113	0.012	3.601
GADUS MORHUA	0.638	0.418	0.764	4.012	6.266	1.667	8.625	38.336	0.873	6.396	6.684	32.234
POLLACHIUS VIRENS	0.004	0	0.000	0.000	0.000	0.010	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.298
POLLACHIUS POLLACHIUS	0.004	0	0.000	0.000	0.000	0.005	0.000	0.004	0.000	0.000	0.000	0.023
MELANOGRAMMUS AEGLEFINUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.016	0.000	0.000	4.611	0.416	77.229
RHINONEMUS CIMBRIUS	0.004	0	0.000	0.025	0.005	0.003	0.000	0.019	0.022	3.903	0.792	0.974
TRISOPTERUS MINUTUS	0.123	0.007	1.899	0.041	0.079	4.523	1.790	0.075	10.117	2.899	0.580	0.777
TRISOPTERUS LUSCUS	4.315	17.131	4.669	1.697	0.486	26.020	11.321	0.680	19.809	0.162	0.336	0.034
TRISOPTERUS ESMARKI	0	0	0.000	0.000	0.000	0.031	0.000	0.000	0.000	0.016	0.000	0.893
MERLANGIUS MERLANGUS	3.145	3.695	9.113	22.908	11.079	47.241	54.601	101.266	11.192	78.081	47.578	237.051
MOLVA MOLVA	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.022	0.000	0.016	0.078
MERLUCCIUS MERLUCCIUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.068	0.108	0.316
GAIDROPSURUS VULGARIS	0.014	0.028	0.000	0.028	0.000	0.000	0.000	0.027	0.000	0.027	0.000	0.000
CILIATA MUSTELA	0.663	0.11	0.754	8.565	2.449	1.362	0.970	0.746	0.000	0.000	0.000	0.000
ZOARCES VIVIPARIS	0.043	2.791	23.607	13.918	7.388	0.459	0.665	9.461	0.000	0.000	2.520	0.006
BELONE BELONE	0	0	0.002	0.003	0.000	0.018	0.013	0.000	0.000	0.025	0.008	0.000
SEBASTES VIVIPARUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.056
ATHERINA PRESBYTER	0.127	0.078	0.015	0.003	0.000	0.359	0.021	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
ZEUS FABER	0	0.004	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
GASTEROSTEUS ACULEATUS	0.051	0.007	0.006	0.038	0.005	0.041	0.107	0.000	0.107	0.000	0.000	0.000
SPINACHIA SPINACHIA	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000
SYNGNATHUS	1.634	0.851	4.663	93.151	9.715	7.038	10.224	6.555	0.022	0.000	0.000	0.000
ENTELURUS AEQUOREUS	0.058	0.007	0.004	0.000	0.000	0.003	0.005	0.000	0.043	0.000	0.000	0.000
TRIGLA LUCERNA	0.04	0.028	0.139	0.262	0.145	0.693	1.846	0.906	4.160	0.095	1.036	0.051
EUTRIGLA GURNARDUS	0.091	0.053	0.016	0.035	0.126	0.084	0.455	0.328	7.436	42.451	25.361	29.509
ASPITRIGLA CUCULUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.064	0.000	0.000	0.000
MYOXOCEPHALUS SCORPIUS	0.804	4.496	18.747	10.417	6.612	0.730	0.697	5.250	0.000	0.000	0.952	0.272
AGONUS CATAPHRACTUS	1.812	3.518	4.099	3.328	4.486	15.672	15.827	16.969	16.873	11.052	38.162	6.985
LIPARIS LIPARIS	2.051	0.596	1.581	9.123	10.322	3.208	0.402	0.039	0.000	0.000	0.000	0.000
CYCLOPTERUS LUMPUS	0.007	0	0.012	0.057	0.028	0.059	0.000	0.027	0.000	0.016	0.016	0.000
TRACHURUS TRACHURUS	0.062	0.312	0.111	0.092	0.033	1.897	11.708	12.090	1.032	0.982	0.370	0.462
MULLUS SURMULETUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.023	0.348	0.000	0.468	0.000	0.000	0.000
DICENTRARCHUS LABRAX	0.025	0.014	0.000	0.000	0.000	0.044	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MUGILIDAE	0.004	0	0.002	0.000	0.000	0.026	0.027	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
CRENIMUGIL LABROSUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
TRACHINUS VIPERA	0.004	0	0.025	0.012	0.000	2.157	1.628	0.000	126.745	11.403	0.000	0.000
ANARHICHAS LUPUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.016	0.044	0.488
LUMPENUS LAMPRETAEFORMIS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
PHOLIS GUNNELLUS	0.018	0.184	0.524	0.366	0.547	0.064	0.040	0.664	0.000	0.000	0.000	0.000
AMMODYTIDAE	0.293	1.106	0.638	0.543	0.220	1.915	13.929	5.343	1.468	0.016	0.048	2.005
HYPEROPLUS LANCEOLATUS	0.152	0.089	0.122	0.110	0.047	0.164	0.856	0.731	2.639	0.387	0.024	0.074
CALLIONYMUS LYRA	2.21	2.163	0.408	0.072	0.075	130.728	28.729	8.340	65.798	35.336	34.136	5.748
POMATOSCHISTUS	219.32	81.755	39.593	98.710	102.710	1080.297	362.564	279.094	11.319	0.000	0.000	0.000
GOBIUS NIGER	0	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
APHIA MINUTA	0	0.014	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
SCOMBER SCOMBER	0	0	0.000	0.000	0.000	0.021	0.083	0.004	0.128	0.090	0.032	0.023
SCOPHTHALMUS MAXIMUS	0.007	0.004	0.175	0.269	0.000	2.433	1.242	0.746	0.256	0.311	0.952	0.562
SCOPHTHALMUS RHOMBUS	0.043	0.089	0.086	0.038	0.070	0.536	0.583	0.262	0.160	0.081	0.122	0.042
ARNOGLOSSUS LATERNA	0	0	0.000	0.000	0.084	0.062	0.979	0.000	8.883	15.890	8.442	0.000
PHRYNORHOMBUS NORVEGICUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.032	0.000	0.128	0.006
LEPIDORH. WHIFFIAGONIS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.056
GLYPTOCEPH. CYNOGLOSSUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.022	0.000	0.000	4.650
HIPPOGLOSS. PLATESSOIDES	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.000	7.704	4.239	111.071
LIMANDA LIMANDA	92.928	92.78	201.928	120.063	197.243	667.741	341.143	377.008	292.309	797.096	1341.049	665.892
MICROSTOMUS KITT	0	0.067	0.010	0.000	0.000	0.000	0.120	0.160	1.394	2.112	2.159	11.142
PLATICHTHYS FLESUS	2.841	1.025	4.682	5.236	3.570	2.513	2.585	8.504	0.415	0.000	0.288	0.019
PLEURONECTES PLATESSA	37.08	137.35	368.920	159.943	184.949	165.718	457.776	308.156	61.277	96.061	464.594	161.569
HIPPOGLOSSUS HIPPOGLOSSUS	0	0	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.004	0.000	0.000	0.000	0.011
SOLEA SOLEA	14.254	37.883	40.257	38.858	66.771	208.372	149.351	74.551	15.064	3.791	14.534	0.503
BUGLOSSIDIUM LUTEUM	0	0	0.004	0.000	0.000	1.416	13.122	0.035	16.085	45.289	5.368	0.736

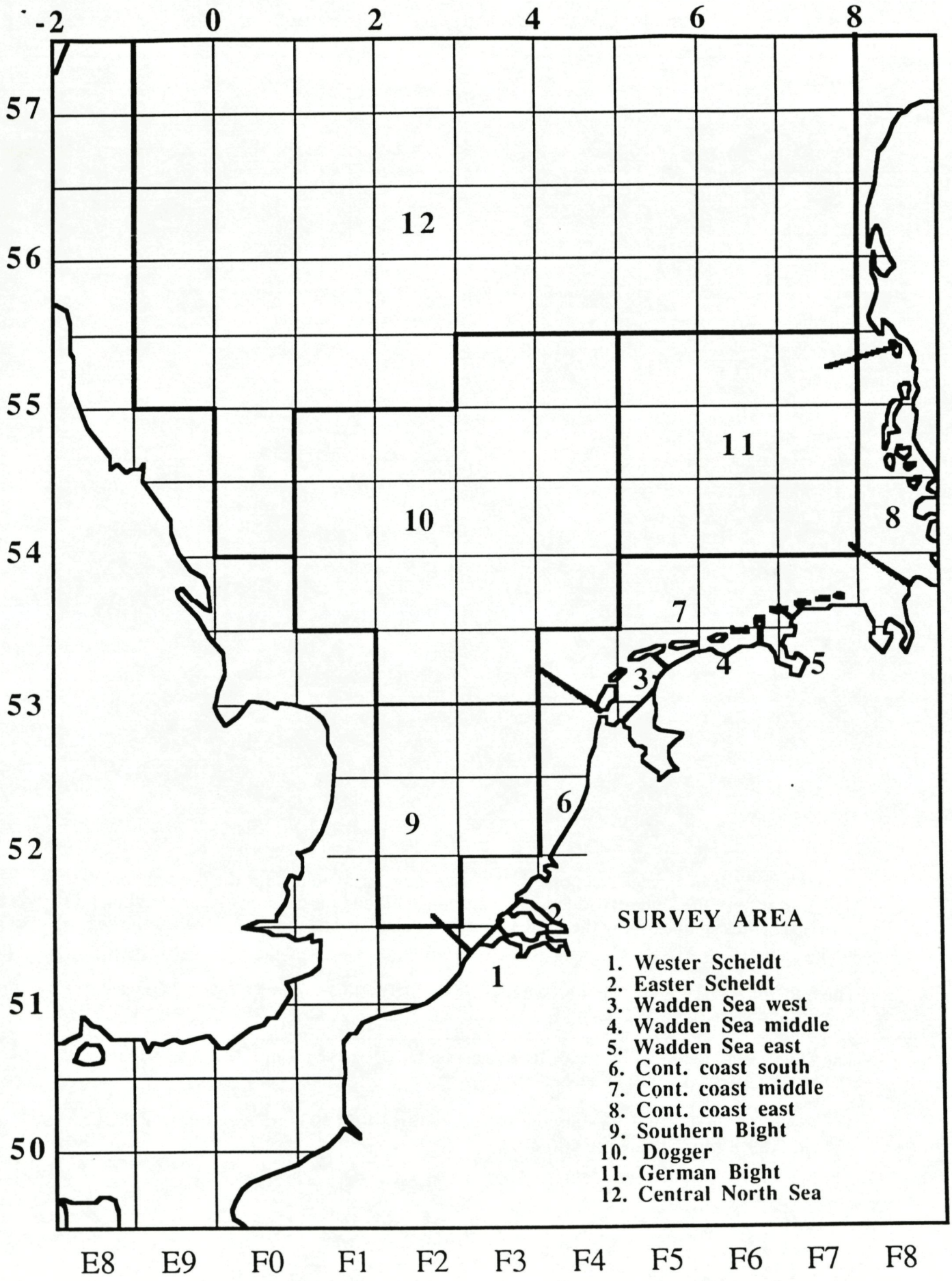

Figure 1. Map of survey area with the areacodes.

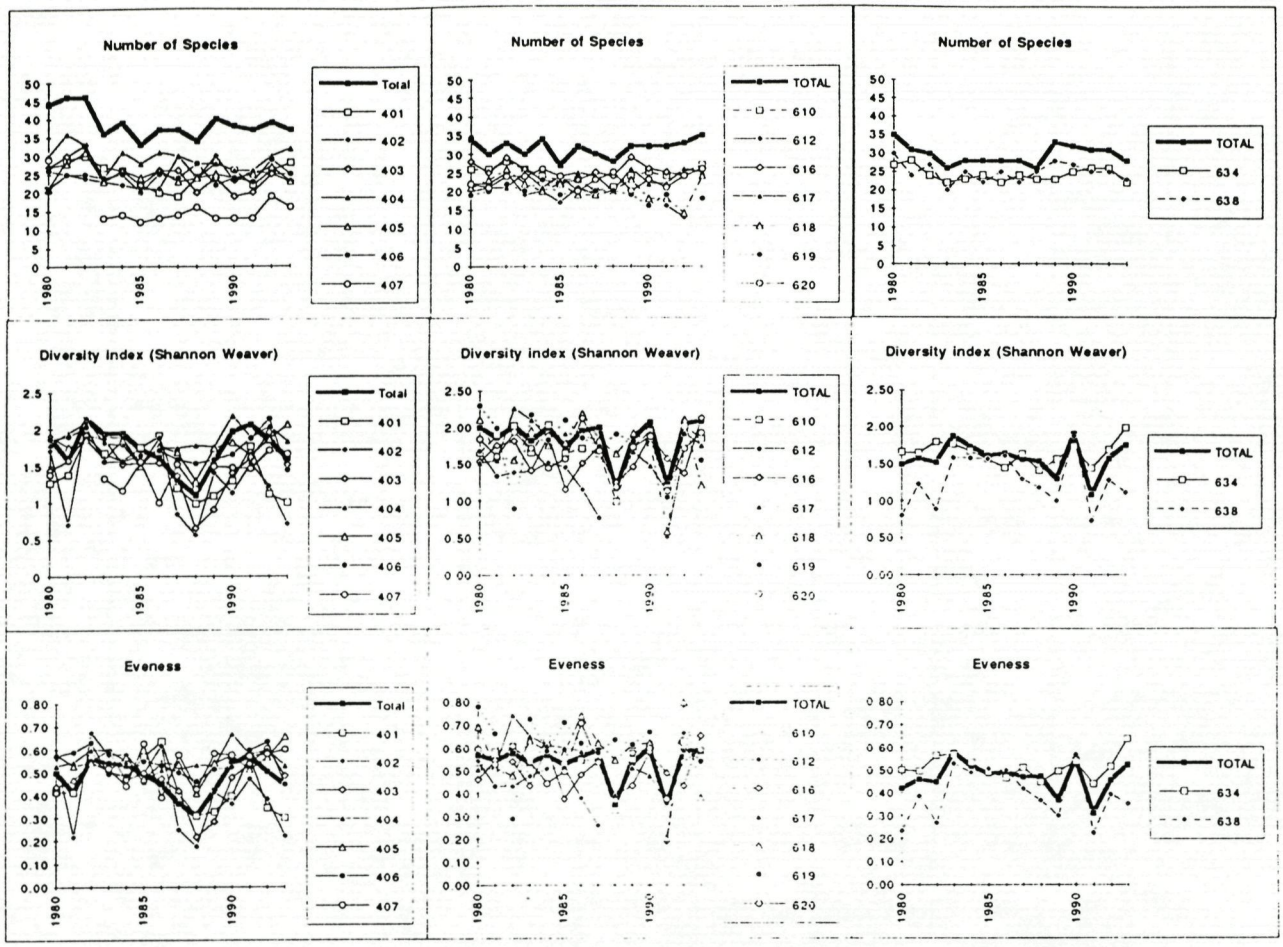

Figure 2. Trends in species richness, diversity and eveness indices for the coastal zone (lefthand panel), the Dutch Wadden Sea (central panel) and the Scheldt estuary (righthand panel). The heavy lines show the indices for the total area. The thin lines that for the sub-areas.

The Scheldt estuary is split in 2 areas: nr.1 (Wester Scheldt) subarea 638, nr.2 (Easter Scheldt) subarea 634.

The Dutch Wadden Sea in 3 areas: nr.3 (west) subarea 610+616, nr.4 (middle) subarea 617+618+619, nr.5 (east) subarea 620.

The coastal zone in 3 areas: nr.6 (south) subarea 401+402+403, nr.7 (middle) subarea 404+405, nr.8 (north) subarea 406+407

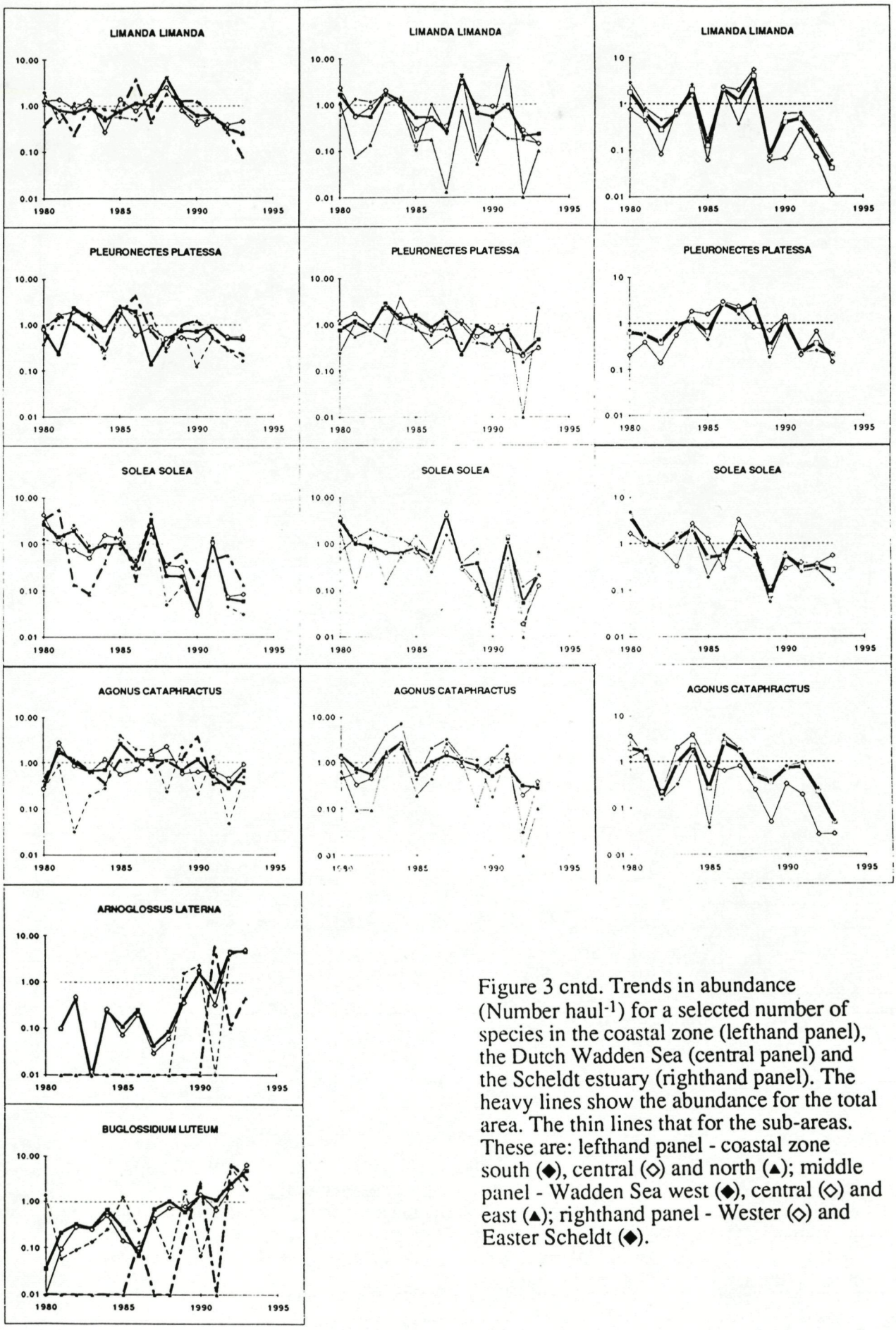

Figure 3 cntd. Trends in abundance (Number haul^{-1}) for a selected number of species in the coastal zone (lefthand panel), the Dutch Wadden Sea (central panel) and the Scheldt estuary (righthand panel). The heavy lines show the abundance for the total area. The thin lines that for the sub-areas. These are: lefthand panel - coastal zone south (◆), central (◇) and north (▲); middle panel - Wadden Sea west (◆), central (◇) and east (▲); righthand panel - Wester (◇) and Easter Scheldt (◆).

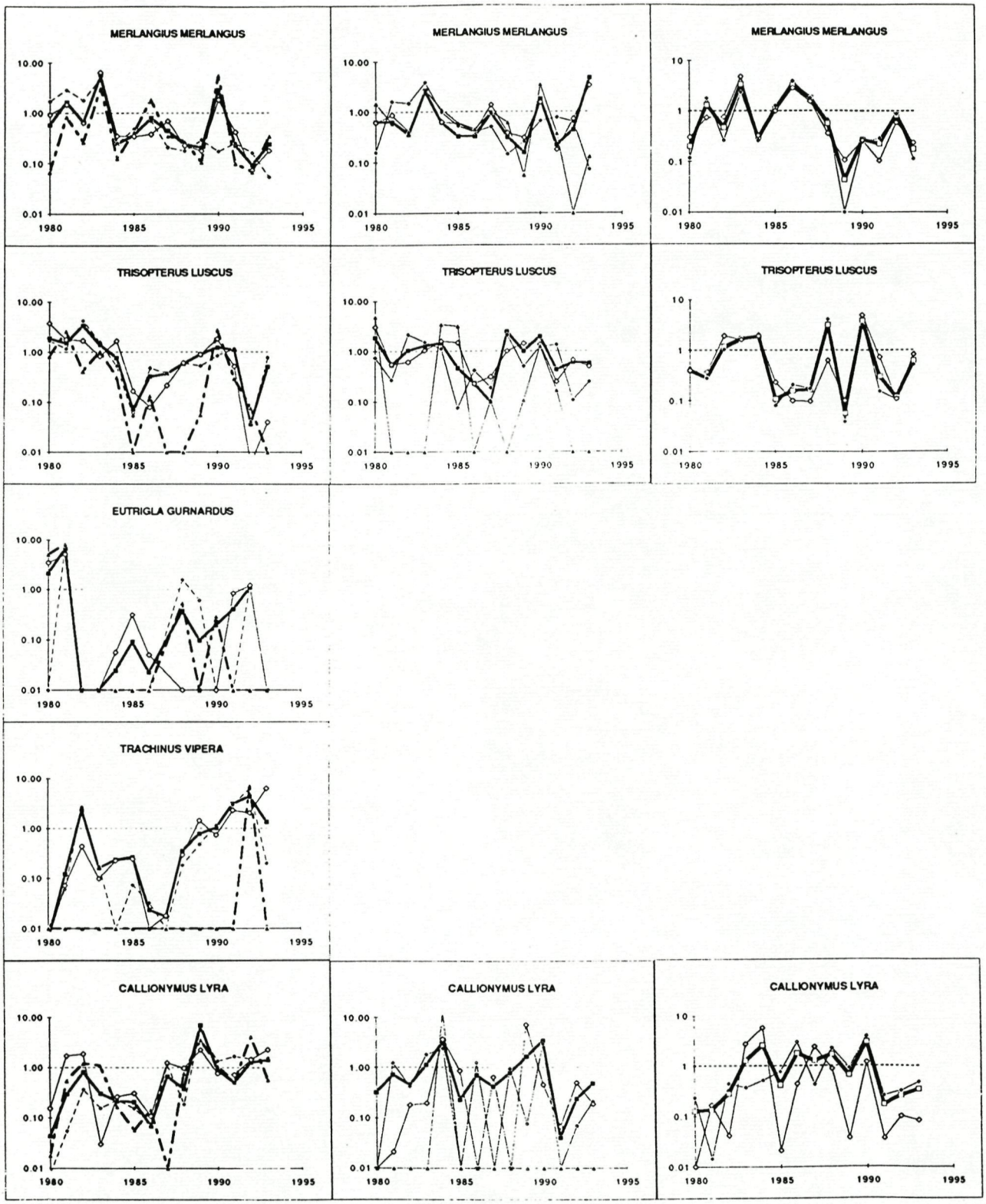

Figure 3 cntd. Trends in abundance (Number haul^{-1}) for a selected number of species in the coastal zone (lefthand panel), the Dutch Wadden Sea (central panel) and the Scheldt estuary (righthand panel). The heavy lines show the abundance for the total area. The thin lines that for the sub-areas. These are: lefthand panel - coastal zone south (◆), central (◇) and north (▲); middle panel - Wadden Sea west (◆), central (◇) and east (▲); righthand panel - Wester (◇) and Easter Scheldt (◆).

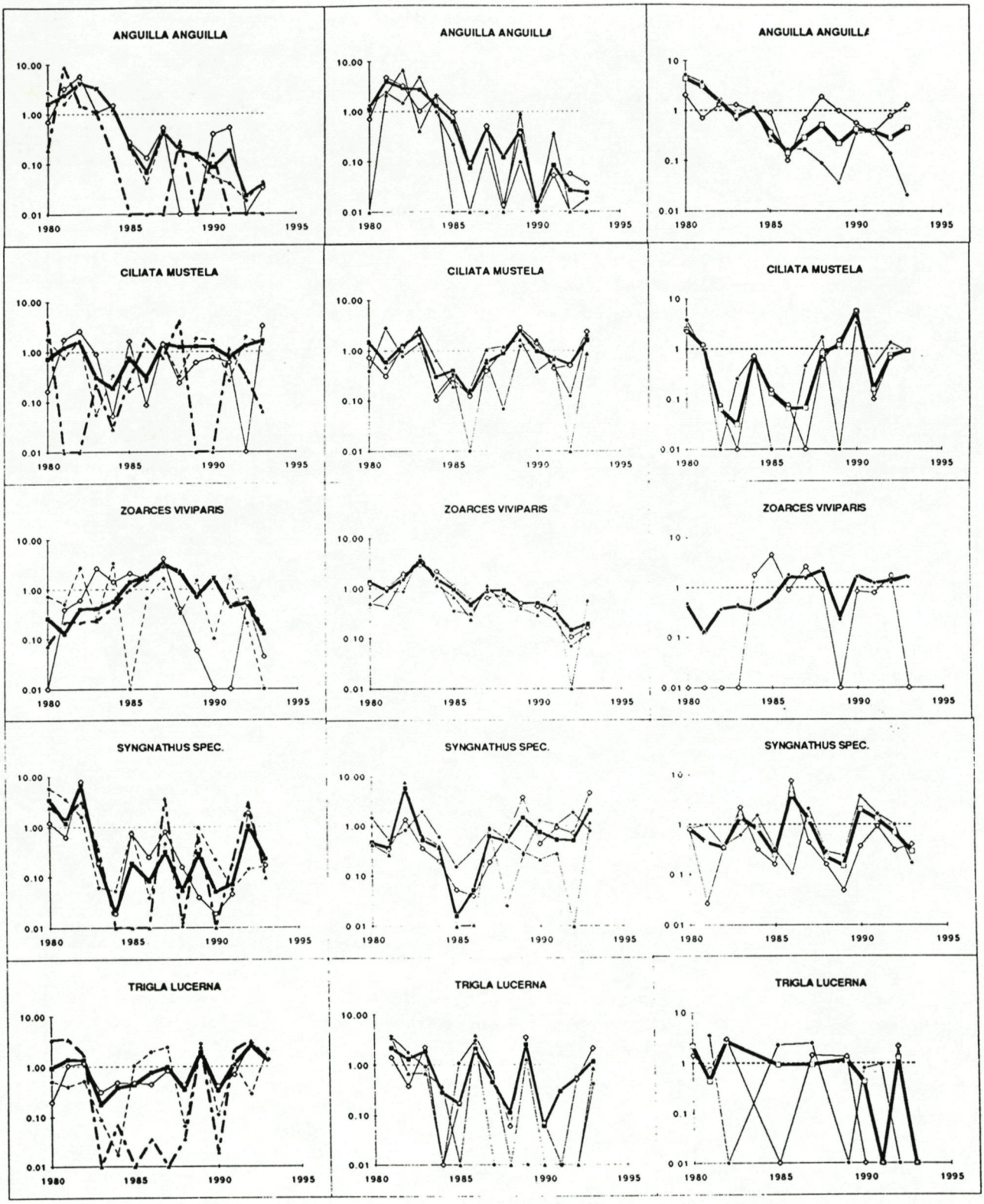

Figure 3. Trends in abundance (Number haul^{-1}) for a selected number of species in the coastal zone (lefthand panel), the Dutch Wadden Sea (central panel) and the Scheldt estuary (righthand panel). The heavy lines show the abundance for the total area. The thin lines that for the sub-areas. These are: lefthand panel - coastal zone south (◆), central (◇) and north (▲); middle panel - Wadden Sea west (◆), central (◇) and east ( ); righthand panel - Wester (◇) and Easter Scheldt (◆).

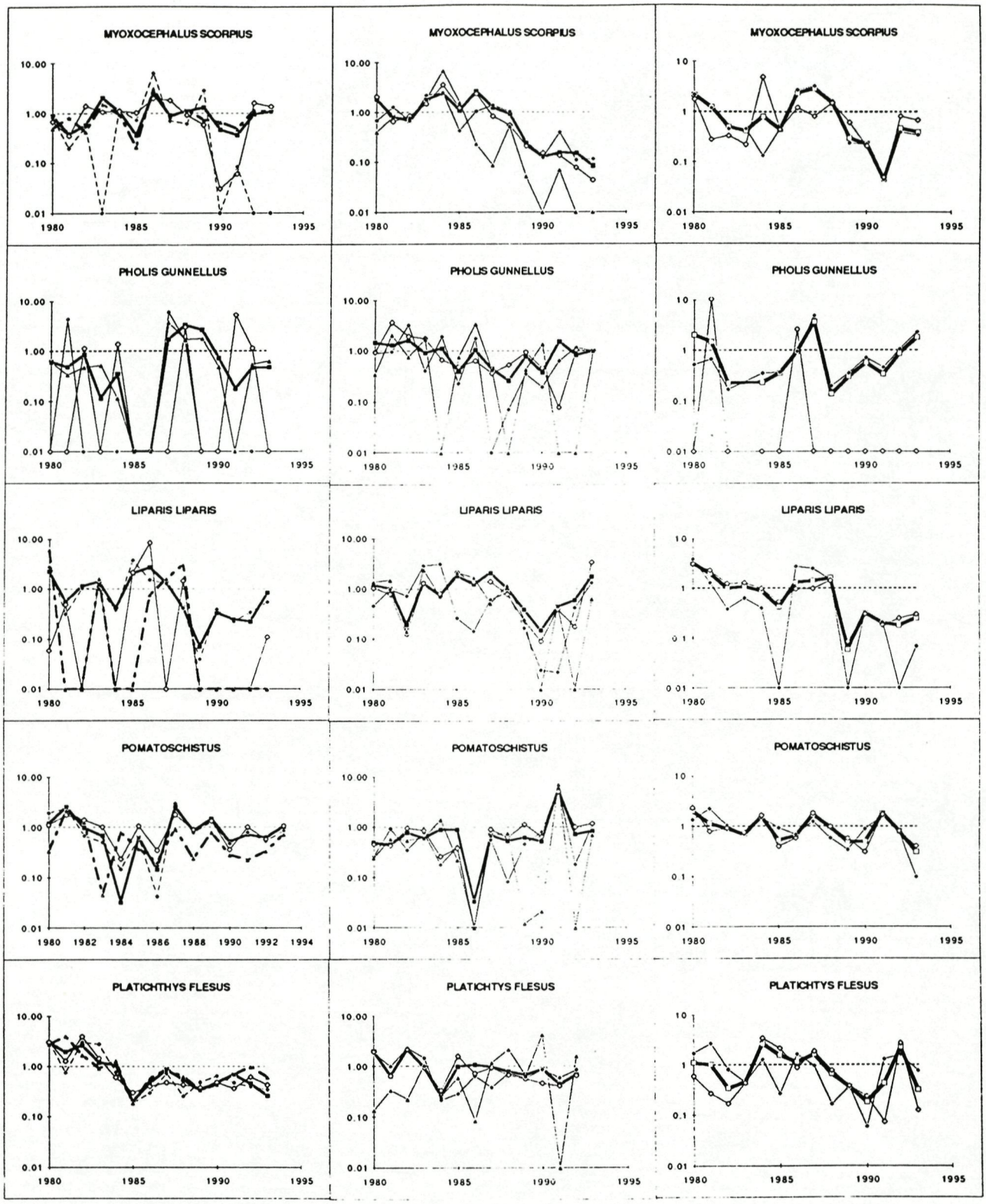

Figure 3 cntd. Trends in abundance (Number haul^{-1}) for a selected number of species in the coastal zone (lefthand panel), the Dutch Wadden Sea (central panel) and the Scheldt estuary (righthand panel). The heavy lines show the abundance for the total area. The thin lines that for the sub-areas. These are: lefthand panel - coastal zone south (◆), central (◇) and north (▲); middle panel - Wadden Sea west (◆), central (◇) and east (▲); righthand panel - Wester (◇) and Easter Scheldt (◆).

Reeds verschenen BEON rapporten:

BEON rapport nr.	1.	BEON Meerjarenplan 1988-1993	1987
BEON rapport nr.	2.	BEON Jaarwerkplan 1988	1988
BEON rapport nr.	3.	BEON Modellering	1988
BEON rapport nr.	4.	BEON meerjaren Uitvoeringsprogramma 1988-1993	1989
BEON rapport nr.	5.	BEON Jaarwerkplan 1989	1989
BEON rapport nr.	6.	Findings of the BEON Workshop in preparation for the Third North Sea Conference	1989
BEON rapport nr.	7.	Beleidspresentatie BEON 23 juni 1989 Den Haag	1989
BEON rapport nr.	8.	Effects of Beamtrawl Fishery on the Bottom Fauna in the North Sea	1990
BEON rapport nr.	9.	BEON Jaarwerkplan 1990	1990
BEON rapport nr.	10.	BEON Voortgangsrapport 1988-1989	1990
BEON rapport nr.	11.	Beleidspresentatie BEON 31 mei 1990 Den Haag	1990
BEON rapport nr.	12.	Beleidspresentatie BEON 20 juni 1991 Den Haag	1991
BEON rapport nr.	13.	Effects of Beamtrawl Fishery on the Bottom Fauna in the North Sea. II. The 1990 - studies	1990
BEON rapport nr.	13 A.	BEON Jaarwerkplan 1991	1991
BEON rapport nr.	14.	BEON Jaarwerkplan 1992	1992
BEON rapport nr.	15.	Beleidspresentatie BEON 19 juni 1992 Den Haag	1992
BEON rapport nr.	16.	Effect of Beamtrawl Fishery on the Bottom Fauna in the North Sea. III. The 1991 - studies	1992
BEON rapport nr.	17.	Beleidspresentatie BEON 12 december 1991	1992

BEON rapport nr.	18.	Trace Element Geochemistry at the Sediment Water Interface in the North Sea and the Western Wadden Sea.	1993
BEON rapport nr.	19.	Effecten van met benzo(a)pyreen verontreinigd sediment op de Helmkrab (Corystes cassivelaunus). Rapportage Project BEONADD I/III	1993
BEON rapport nr.	20.	Scavenging seabirds behind fishing vessels in the Northeast Atlantic. (With emphasis on the Southern North Sea)	1993
BEON rapport nr.	21	Brug tussen Beleid en Onderzoek (Rapportage over het eerste BEON Meerjarenprogramma 1988-1992)	1993
BEON rapport nr.	93-1	Naar een duurzame ontwikkeling van de Noordzee. (Tweede Meerjarenprogramma BEON 1993-1997)	1993
BEON rapport nr.	93-2	The appearance of scars on the shell of Arctica Islandica L. (Mollusca, Bivalvia) and their relation to bottom trawl fishery	1993
BEON rapport nr.	93-3	BEON Jaarwerkplan 1993	1993
BEON rapport nr.	93-4	BEON Beleidspresentatie "Zee en Wadvogels. Voorkomen en invloeden daarop" d.d. 10 december 1993.	1993

1994

BEON rapport nr. 94-1	Philippart, C.J.M. & Groodt, E.G. de & Brinkman, A.G. & Jak, R.G. & Scholten, M.C.Th., Effecten van verschuivingen van nutriëntenconcentraties op biota in de Nederlandse kustwateren (IBN 93 E 02).
BEON rapport nr. 94-2	Kaag, N.H.B.M. et al., BENTOX: Toxische effecten van microverontreinigingen in sediment:deel 1, Verkennend onderzoek met natuurlijke verontreinigde sedimenten (TNO 93 M 04/TNO 94 M 06).
BEON rapport nr. 94-3	Jaarwerkplan 1994.
BEON rapport nr. 94-4	Riegman, R., jaarverslag 1993: Algenonderzoek in mesocosms en modelleringlering (NIOZ 93 E 01).
BEON rapport nr. 94-5	Veer, H.W. van der, Impact of anthropogenic activities on the productivity of the western Wadden Sea ecosystem (NIOZ 93 E 02).

BEON rapport nr. 94-6.1 — Ruardij, P. and W. van Raaphorst. Bentic nutriënt generation in the ERSEM ecosystem model of the North Sea.

BEON rapport nr. 94-6.2 — J.P.C. Smit, A.G. Brinkman, E.G.M. Embsen, P. Ruardij, and W. van Raaphorst. The EcoWasp model and it's environment.

BEON rapport nr. 94-7 — Risico-analyse Mariene Systemen (RAM*2 project) Eindrapport van de RAM-Auditgroep.

BEON rapport nr. 94-8 — Michielsen, H & Berg, A. van den & Joordens, J., et al. Comparison of models describing species composition of marine phytoplankton (project MANS-FYFY, WL 93 E 01)

BEON rapport nr. 94-9 — Verslag BEON Workshop Risico-analyse, d.d. 27 april 1994, Den Haag

BEON rapport nr. 94-10 — BEON Beleidspresentatie "Microverontreinigingen: effecten en trends", d.d. 21 juni 1994.

BEON rapport nr. 94-11 — De epi- en endofauna van de Nederlandse, Duitse en Deense kustzone: een analyse van 20 jaar bijvangsgegevens. J. Buijs, J.A. Craeymeersch, P. van Leeuwen, A.D. Rijnsdorp

BEON rapport nr. 94-12 — De inductie van cytochroom P450 1 A in platvis door blootstelling aan polyaromatische koolwaterstoffen in de Noordzee. INP-programma 1991- 1992

BEON rapport nr. 94-13 — Bergman, M.J.N. en J.W. van Santbrink. Directe effecten van de visserij met de 12m en 4m boomkorren op het bodemleven in de Nederlandse sector van de Noordzee.

BEON rapport nr. 94-14 — Camphuysen, C.J. Scavenging seabirds at beamtrawlers in the southern North Sea, distribution, relative abundance, behaviour, prey selection, feeding efficiency, kleptoparastism and the possible effects of the establishment of protected areas'.

BEON rapport nr. 94-15 — Spaans, A.L., M. BukaciÑska, D. BukaciÑska. the relationship between food supply, reproductive parameters and population dynamics in Dutch Lesser Black-backed Gulls Larus fuscus: a pilot study.

BEON rapport nr. 94-16 — Brenninkmeijer, A. & E.W. M. Stienen. Pilot study on the influence of feeding conditions at the North Sea on the breeding results of the Sandwich Tern Sterna sandvicensis.

BEON rapport nr. 94-17 — Boddeke, R. en P. Hagel. BEON-studie naar de effecten van de teruglopende nutriëntenbelasting van de Nederlandse kustzone.

1995

BEON rapport nr. 95-1	Effecten van de schelpdiervisserij op het bodemleven in de Voordelta (IVO 94 V 06)
BEON rapport nr. 95-2	Jaarwerkplan 1995
BEON rapport nr. 95-3	Trends in het voorkomen van vissen en epibenthische evertebraten in de Noordzee: Een vergelijking van datasets
BEON rapport nr. 95-4	De ontwikkeling van een in vitro assay voor de bepaling van de invloed van biotransformatie op de bioaccumulatie van lipofiele organohalogeen verbindingen in mariene toppredatoren. I. Validatie van de assay met PCBS en de eerste resultaten met Toxafeen. Boon, J.P., van Schanke, A., Roex, E., de Boer, J., Wester, P.
BEON rapport nr. 95-5	BEON beleidspresentatie "Ontwikkelingen in het beleid", d.d. 9 december 1994
BEON rapport nr. 95-6	BEON beleidspresentatie "Modellering: de stand van zaken en het belang voor beleid en beheer", d.d. 31 maart 1995.
BEON rapport nr. 95-7	Wetenschappelijke discussie. De visserij-intensiviteit van de Nederlandse boomkorvisserij op de Noordzee mede in het licht van de milieu effecten en gesloten gebieden.
BEON rapport nr. 95-8	Antropogene eutrofiëring en natuurlijke variaties. Consequenties voor de produktiviteit van de Noordzee. INP-MOORING/PELAGIC FOOD WEB/STED/ STRAECOS.
BEON rapport nr. 95-9	Effecten van antropogene aktiviteiten op de produktiviteit van het ecosysteem in de Westelijke Waddenzee.
BEON rapport nr. 95-10	De invloed van biotransformatie op de bio accummulatie van lipofiele organohalogeenverbindingen in mariene Toppredatonen. Boon, J.P., A. van Schanke, M.T.J. Hillebrand en D. Morse.
BEON rapport nr. 95-11	Biomarkers of Toxic effects chemoreceprion: effects of contaminated dredge spoil on chemoreception acuity in whelks. Ten Hallers-Tjabbes, C. and C.V. Fisher, 1994

Informatie BEON:

PROGRAMMA BUREAU BEON
p/a Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat
Rijks Instituut voor Kust en Zee
Kortenaerkade 1
2518 AX Den Haag
Postbus 20907
2500 EX Den Haag
070- 3114257/3114258/3114259/3114260
Telefax: 070- 311432

e-mail: beon@rikz.rws.minvenw.nl