

Karakteristieken van het macrobenthos in de Oosterschelde in verband met actuele beheersvragen

Verworming?, Zandhonger en Steltlopers? Uitheemse versus Inheemse



Vincent Escaravage, Tom Ysebaert, Merijn Bos
en Herman Hummel

Juli-2003

Monitoring Taakgroep
Werkgroep Ecosysteem Studies



Koninklijke Nederlandse Academie van Wetenschappen
Nederlands Instituut voor Ecologie

Centrum voor Estuariene en Mariene Ecologie (NIOO-CEME)
Korringaweg 7, 4401 NT Yerseke

Dankbetuiging

Dit rapport, opgesteld in opdracht van het RIKZ als onderdeel van de bekkenrapportage van de Oosterschelde, is mede tot stand gekomen in samenwerking met de volgende personen:

- Rinus Markusse, Ko Verschure, Olaf van Hoesel en Mieke Rietveld (allen Monitor Taakgroep) hebben de bemonstering en analyses van de macrobenthosmonitoring gegevens voor hun rekening genomen.
- Wil Sijm is verantwoordelijk voor het beheer van het Benthische Informatie Systeem (BIS).
- Joris Geurts van Kessel en Cor Berrevoets waren de contactpersonen vanuit RIKZ en hebben waardevolle commentaren gegeven op een eerdere versie van deze rapportage

© Copyright, 2003. Nederlands Instituut voor Ecologie. Yerseke, Nederland.

Alle rechten beschermd. Niets uit deze uitgave mag worden veelevoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm, geluidsband, elektronisch of op welke andere wijze ook en evenmin in een opslag systeem worden opgeslagen zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de auteurs/directeur van het Nederlands Instituut voor Ecologie (NIOO-CEME).

Karakteristieken van het macrobenthos in de Oosterschelde in verband met actuele beheersvragen, Verworming?, Zandhonger en Steltlopers? Uitheemse versus Inheemse soorten? Vincent Escaravage, Tom Ysebaert, Merijn Bos en Herman Hummel (2003), 57 pp met illustraties in de tekst en bijlagen.

NIOO-CEME Rapport 2003-06. KNAW-NIOO, Centrum voor Estuariene en Mariene Ecologie, Yerseke.
ISSN Nummer 1381-6519

INHOUD

1	SAMENVATTING	3
2	INLEIDING	5
3	MATERIAAL EN METHODEN	6
3.1	Locaties bemonstering macrobenthos (Schaub et al., 2003)	6
3.2	Macrobenthosbemonstering (schaub et al., 2003)	7
3.3	Omgevingsvariabelen	7
3.3.1	Droogvalduur Stroomsnelheden en Korrelgrootte	7
3.4	Vogeltellingen	8
3.4.1	Telling procedures en verwerking.....	8
3.4.2	Deelgebieden	8
3.4.3	Vogelsoorten selectie.....	8
3.4.4	Vogels consumptie.....	8
3.4.5	Consumptie versus voedselbeschikbaarheid.....	8
3.5	Statistische analyses	9
3.5.1	Detectie van ruimtelijke trends	9
3.5.2	Detectie van temporele trends.....	10
3.5.3	Relaties tussen macrofauna en omgevingsfactoren	10
3.5.4	Index voor biodiversiteit	11
4	RESULTATEN	12
4.1	Vergelijkingen tussen macrobenthische gemeenschappen uit verschillende deelgebieden en dieptestrata 12	
4.1.1	Dichtheid Biomassa en diversiteit.....	12
4.1.2	Vergelijking op soortenniveau.....	14
4.1.3	Vergelijking op gemeenschaps niveau.....	19
4.1.4	Synthese van de ruimtelijke studie.....	19
4.2	Overzicht van de Macrobenthische samenstelling en trends per deelgebied en dieptestratum	21
4.2.1	De monding	21
4.2.2	Keeten/Zijpe	22
4.2.3	De Kom.....	22
4.2.4	Synthese van de karakteristieken en trends van het macrobenthos per deelgebied en dieptestratum	23
4.3	Het macrobenthos in de intergetijde zone, distributie en control	25
4.3.1	Karakteristieken van het macrobenthos uit de intergetijde zone.....	25
4.3.2	Omgevingsvariabelen in de intergetijdezone	27
4.3.3	Bodemfauna vs omgevingsvariabelen in de intergetijde zone	28
4.3.4	Benthivore vogels	33
4.3.5	Synthese over de distributie en controle van het macrobenthos in de intergetijde gebieden	41
4.4	Opvallende uitheemse soorten	44
4.4.1	Trends in de uitheemse soorten.....	44
4.4.2	Uitheemse versus inheemse soorten	46
4.4.3	Synthese over de uitheemse opmars in de Oosterschelde	48
5	SYNTHESE	49

5.1	Ruimtelijke gradiënten in de macrobenthische soortendistributie	49
5.2	Macrobenthisch soortensamenstelling peer deelgebied en dieptestratum	49
5.3	Samenstelling en controlerende factoren van de macrofauna in het intergetijdegebied	49
5.4	Uitheemse opmars in de Oosterschelde.....	50
6	CONCLUSIE	51
6.1	Beantwoording onderzoekvragen.....	51
6.2	Aanbevelingen ten opzichte van het monitoringprogramma	51
	LITERATUUR	52
7	BIJLAGEN	53
7.1	Wormen biomassa en dichtheid in de Monding per dieptestratum tussen 1994 en 2002	53
7.2	Wormen biomassa en dichtheid in de Keeten/Zijpe per dieptestratum tussen 1994 en 2002	54
7.3	Wormen biomassa en dichtheid in de Kom per dieptestratum tussen 1994 en 2002	55
7.4	benthivore Vogelsoorten (alfabetisch op Nederlandse naam) uit de Oosterschelde en de gemiddelde geschatte consumptie per dag per individu in AFDW (asvrij drooggewicht).....	56
7.5	Schatting van de Japanse oester gemiddelde biomassa in het intergetijdegebied van de oosterschelde	57

1 Samenvatting

Dit rapport maakt deel uit van de studies verricht door het NIOO-CEME in het Deltagebied voor de door RIKZ uitgebrachte 'Bekkenrapportages'. Het vertegenwoordigt de NIOO bijdrage aan het thema 'Monitoring en Biodiversiteit' binnen het convenant tussen RIKZ en het NIOO-CEME.

De drie vraagstukken behandeld in dit rapport zijn gedefinieerd in overleg met de opdrachtgever (RIKZ, Middelburg). Ze hebben vooral betrekking op in de Oosterschelde gaande ontwikkelingen van bijzonder belang voor de beheerder:

1.- Welke ruimtelijke patronen kenmerken de verspreiding van de bodemfauna uit het zachte substraat in de Oosterschelde?

Hier wordt o.a. gezocht naar aanwijzingen voor soortenverschuivingen zoals de zogenaamd *verworming*, al eerder waargenomen in de Grevelingen (Hoeksema 2002; Schaub et al. 2002) (Hoofdstukken 4.1, 4.2).

2.- Welke factoren controleren de samenstelling en distributie van de macrofauna uit de intergetijd zones, en wat zou een vermindering van het intergetijd areaal kunnen betekenen voor de, op macrofauna foeragerende, vogels?

De intergetijd gebieden in de Oosterschelde (zandplaten en slikken) lijden, sinds de aanleg van de stormvloedkering, onder een intense inkrimping, ook zandhonger genoemd (Smaal and Boeije 1991). Naar aanleiding daarvan, zijn er vraagtekens gerezen over de betekenis van de zandhonger voor de voedselbeschikbaarheid voor steltlopers. Daarbij is getracht om een koppeling te leggen tussen de BIOMON gegevens en de gegevens van Rijkswaterstaat over de, in de Oosterschelde foeragerende, vogels (Hoofdstuk 4.3).

3.- Wat is de stand van zaken wat betreft de uitheemse soorten in de Oosterschelde en is er een waarneembare invloed van deze nieuwe soorten op de inheemse diersoorten/groepen?

De meest opvallende voorbeelden zijn de Japanse oester *Crassostrea gigas*, de Korfschelp *Corbula gibba*, de Amerikaanse zwaardschede *Ensis arcuatus* var. *directus* en het Muiltje *Crepidula fornicata*. Deze soorten behoren allen tot de groep van de filterfeeders en zouden door hun massieve oprukken een toenemende rol kunnen spelen in het ecosysteem (Hoofdstuk 4.4).

Uit de huidige studie konden de volgende antwoorden geformuleerd worden:

?1.-

- *De scherpste gradiënten in de distributie van de macrofauna zijn waargenomen tussen de intergetijd en litorale gebieden*
- *Er is geen sprake van verworming in de Oosterschelde, in welk deelgebied of dieptestratum dan ook.*

?2.-

- *Korrelgrootte en droogvalduur lijken goede verklarende factoren te zijn voor de waargenomen macrobenthische distributie*
- *Veranderingen in de diepteprofielen of areaal van het intergetijdegebied zullen een direct effect uitoefenen op de macrobenthische fauna.*
- *De bestaande kennis wijst naar een potentiële doorwerking van de zandhonger op voedselbeschikbaarheid van de benthivore vogels. Maar de zandhonger heeft echter nog niet geleid tot een significante afname in areaal. Het effect op beschikbare biomassa bodemdieren in relatie tot het voorkomen benthivore vogels is dan ook waarschijnlijk verwaarloosbaar en niet waargenomen in de huidige studie.*

?3.-

- *Een verdere toename van het oesterbestand lijkt op dit moment de meest verontrustende ontwikkeling in de Oosterschelde*
- *De aanwezigheid van de oesters op de intergetijdse banken zal een belemmering kunnen vormen voor het herstellen van het kokkel bestand.*
- *Directe of indirecte verdringing van de kokkels door de oesters is niet uit te sluiten.*

Aanbevelingen zijn gemaakt voor een verbetering van het monitoringprogramma

2 Inleiding

Dit rapport maakt deel uit van de studies verricht door het NIOO-CEME in het Deltagebied voor de door RIKZ uitgebrachte 'Bekkenrapportages'. Het vertegenwoordigt de NIOO bijdrage aan het thema 'Monitoring en Biodiversiteit' binnen het convenant tussen RIKZ en het NIOO-CEME. Het is een addendum bij het rapport 'Macrobenthos Dynamiek Oosterschelde (Periode 1992-2001) (Schaub et al. 2003).

De drie vraagstukken behandeld in dit rapport zijn gedefinieerd in overleg met de opdrachtgever (RIKZ, Middelburg). Ze hebben vooral betrekking op in de Oosterschelde gaande ontwikkelingen van bijzonder belang voor de beheerder:

1.- Welke ruimtelijke patronen kenmerken de verspreiding van de bodemfauna uit het zachte substraat in de Oosterschelde?

Hier wordt o.a. gezocht naar aanwijzingen voor soortenverschuivingen zoals de zogenaamd *verworming*, al eerder waargenomen in de Grevelingen (Hoeksema 2002; Schaub et al. 2002). Uit het vorige rapport over het Oosterschelde macrobenthos (Schaub et al. 2003) bleek dat zowel voor het eulitoraal (0-2m) als voor de op diepte geïntegreerde (0-20m) monsters, geen sprake was van *verworming*. De vraag blijft of een soortgelijk proces zich wel voordoet in de lagere diepte strata. Daarvoor zullen de macrobenthos data opgesplitst worden tot op het niveau van stratum en deelgebied (Hoofdstukken 4.1, 4.2).

2.- Welke factoren controleren de samenstelling en distributie van de macrofauna uit de intergetijdse zones, en wat zou een vermindering van het intergetijdse areaal kunnen betekenen voor de, op macrofauna foeragerende, vogels?

De intergetijdse gebieden in de Oosterschelde (zandplaten en slikken) lijden, sinds de aanleg van de stormvloedkering, onder een intense inkrimping, ook zandhonger genoemd (Smaal and Boeije 1991). Naar aanleiding daarvan, zijn er vraagtekens gerezen over de betekenis van de zandhonger voor de voedselbeschikbaarheid voor steltlopers. Daarbij is getracht om een koppeling te leggen tussen de BIOMON gegevens en de gegevens van Rijkswaterstaat over de, in de Oosterschelde foeragerende, vogels (Hoofdstuk 4.3).

3.- Wat is de stand van zaken wat betreft de uitheemse soorten in de Oosterschelde en is er een waarneembare invloed van deze nieuwe soorten op de inheemse diersoorten/groepen?

In de Zeeuwse deltasystemen komen veel uitheemse diersoorten voor, die al dan niet een invasieve fase doormaken/hebben doorgemaakt (Gmelig Meyling and Bruyne 2001; Kater and Baars 2003). De meest opvallende voorbeelden zijn de Japanse oester *Crassostrea gigas*, de Korfschelp *Corbula gibba*, de Amerikaanse zwaardschede *Ensis arcuatus* var. *directus* en het Muiltje *Crepidula fornicata*. Deze soorten behoren allen tot de groep van de filterfeeders en zouden door hun massieve oprukken een toenemende rol kunnen spelen in het ecosysteem (Hoofdstuk 4.4).

3 Materiaal en methoden

Met op het oog het zelfstandig lezen van dit rapport zijn er in het huidige hoofdstuk delen van de methodologische beschrijving uit Schaub et al. (2003) ondergebracht.

3.1 LOCATIES BEMONSTERING MACROBENTHOS (SCHAUB ET AL., 2003)

De bemonstering van het macrobenthos vindt plaats binnen drie deelgebieden (Plots) van de Oosterschelde (Figuur 1):

- Plot 1: De monding; zuidelijke helft Roggenplaat en de geul ten zuiden ervan,
- Plot 2: Zijpe; geulen noordelijke tak (met uitzondering van de Krabbenkreek), en de slikken van Vianen
- Plot 3: De Kom; sublitorale delen rond de Hooge Kraaijer en een deel van het Verdrongen land van Zuid-Beveland.

Plot 1 staat direct onder invloed van het Noordzeewater dat de Oosterschelde binnenkomt via uitwisseling door de stormvloedkering. De noordelijke tak en het oostelijk gebied wordt slechts in geringe mate beïnvloed door zoet water.

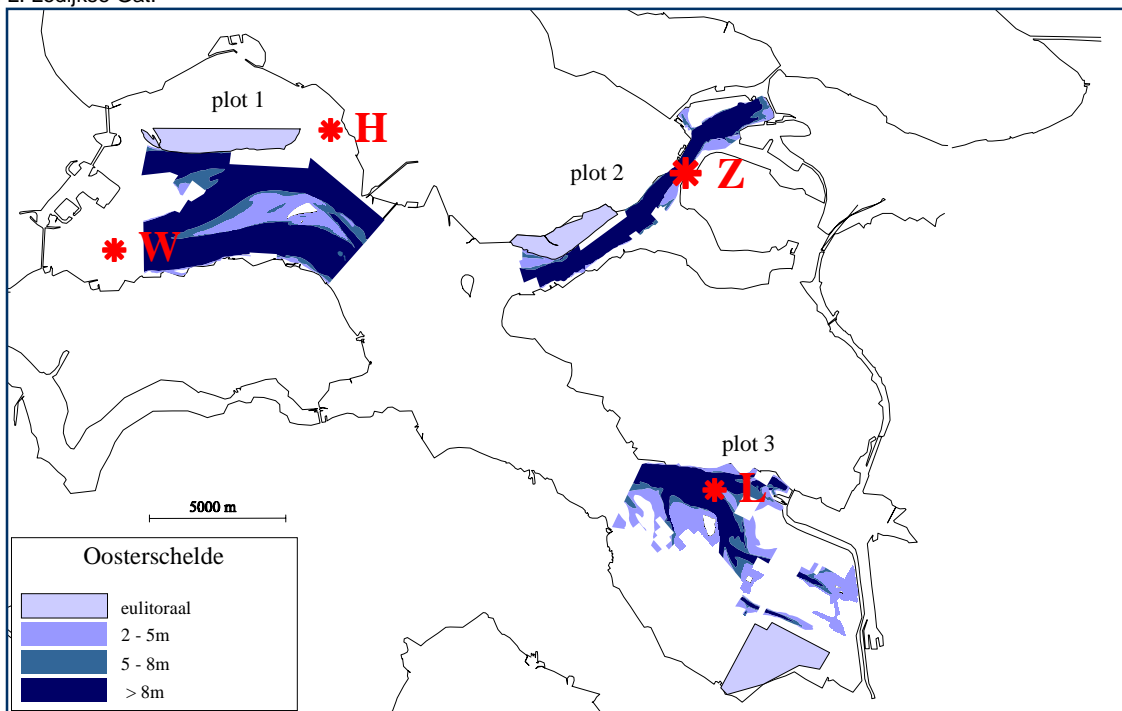
Binnen de verschillende plots worden steeds vier dieptestrata onderscheiden:

- A. 0 - 2 m (<2 m),
- B. van 2 - 5 m,
- C. van 5 - 8 m,
- D. > 8 m.

Binnen ieder stratum worden per campagne tien monsters genomen. De bemonsteringslocaties zijn "random" gekozen binnen ieder stratum. Echter sedert 1994 wordt steeds op dezelfde, eerder random bepaalde, locatie bemonsterd. De metingen worden halfjaarlijks uitgevoerd door het NIOO-CEME, met behulp van schepen van Rijkswaterstaat.

Figuur 1

Overzichtskaart van de Oosterschelde met de drie deelgebieden (Plot 1-3) waar het macrobenthos bemonsterd wordt. Ook worden de verschillende stations weergegeven waar langdurige metingen van de waterkwaliteit zijn verricht: W: Wissenkerke; Hammen Oost; Z: Zijpe en L: Lodijkse Gat.



3.2 MACROBENTHOSBEMONSTERING (SCHAUB ET AL., 2003)

In het veld: intertidale stations tot een diepte van 2 meter worden bemonsterd met steekbuizen (Ø 8 cm) bij laagwater. De bemonstering van de diepere strata vindt plaats met behulp van een Reineck box-corer en wordt gedaan vanaf een schip (Figuur 2). Uit de box-corer worden drie deelmonsters genomen met een ronde stalen steekbuis (Ø 8 cm) met een totaal oppervlakte van 0.015 m². De monsters worden aan boord uitgespoeld op een 1 mm zeef en het residu wordt in pH-geneutraliseerde formaline bewaard.

Veldwerkcampagnes vinden twee maal per jaar plaats: in het voorjaar/lente (april/mei) en najaar/herfst (september/oktober). Per stratum worden, in elk deelgebied, tien monsters genomen, derhalve vertig monsters per bemonsteringscampagne oftewel 240 monsters per jaar voor de hele Oosterschelde. De gebruikte monstermethode is niet optimaal voor de grotere macrobenthos soorten zoals de Japanse oester (*Crassostrea sp.*) en dieper in de sediment levende organismen zoals de zwaardschede (*Ensis sp.*).

Figuur 2

Bemonstering van het macrobenthos met behulp van de box-corer vanaf de Delta (schip Rijkswaterstaat).



Laboratorium: In het laboratorium worden de monsters nagespoeld met zeewater, gekleurd met behulp van Bengaals roze en tenslotte gesorteerd en gedetermineerd. De monsters worden met behulp van zeven in fracties gedeeld. Het macrobenthos omvat alle soorten blijvend op een 1 mm zeef. Zoveel mogelijk worden de dieren tot op soort gedetermineerd. Een uitzondering vormen een aantal groepen zoals Oligochaeta, Actinaria en Nemertea. De verhouding tussen het aantal gevonden taxa en het aantal tot op soort gedetermineerde organismen bedraagt ongeveer 70%. De biomassa van ieder taxon wordt bepaald volgens Siermans *et al.* (2002) door:

- het bepalen van het aasvrij drooggewicht (ADW),
- op grond van lengte/gewicht relaties, en
- door middel van het converteren van natgewicht in drooggewicht.

3.3 OMGEVINGSVARIABLEN

Met als doel het vaststellen van de fysische controle van het macrobenthos in de intergetijdzone zijn er enkele relevante omgevingsvariabelen in beschouwing genomen.

3.3.1 Droogvalduur Stroomsnelheden en Korrelgrootte

Gegevens over de droogvalduur van de platen en stroomsnelheid waren aangeleverd op GIS-kaarten door het Rijksinstituut voor Kust en Zee (Rijkswaterstaat) te Middelburg. Voor de droogvalduur betrof het kaarten uit 1993-1995 en 2001. Voor de stroomsnelheid was er een kaart uit 1996 beschikbaar. De waarden op de GIS rasters werden via de 'kortste afstand' benadering gekoppeld aan de BIOMON sampling punten. Uit een eerder uitgevoerde vergelijking in Schaub *et al.* (2003) bleken de waarden van droogvalduur waargenomen in de buurt van de bemonsteringspunten nauwelijks veranderd te zijn tussen de 1993-1995 periode en de opname van 2001.

Vanaf 1999 is er op het NIOO door laser diffractie (Malvern™) van elk genomen monster, de sediment mediane korrelgrootte bepaald. Daarvoor werden de handmatige (arbeidsintensieve) korrelgroottebepalingen op onregelmatige basis uitgevoerd. Door deze methodologische verandering is het niet mogelijk om de gegevens voor 1999 met de latere metingen naadloos te combineren. Wegens de hoge metingdichtheid van de jongste methode is ervoor gekozen om voor de huidige studie alleen de monsters vanaf najaar 1999 te gebruiken.

Om een multivariate analyse van de koppeling tussen de macrofaunische gemeenschap en de omgevingsvariabelen mogelijk te maken is de dataset beperkt tot de periode 1999-2002. Daarbij is ook

aangenomen dat de stroomsnelheid en droogvalduur jaarlijkse gemiddelden respectievelijk gemeten in 1996 en 2001 gelijk gebleven zijn tijdens de studie periode 1999-2002.

3.4 VOGELTELLINGEN

De vogeltellingen werden sinds midden jaren zeventig uitgevoerd en vormen sinds 1990 een onderdeel van de MWTL programma (oftewel Monitoring Waterstaatskundige Toestand des Lands). Daarbij zijn de vogels rond de Oosterschelde maandelijks geteld. De vogeltellingen gebruikt in deze rapportage werden aangeleverd door Cor Berrevoets van het Rijksinstituut voor Kust en Zee (Rijkswaterstaat) te Middelburg.

3.4.1 Telling procedures en verwerking

Deze tellingen worden uitgevoerd bij hoogwater, wanneer vogels zich verzamelen op hoogwatervluchtplaatsen (HVP's). De meeste tellingen gebeuren vanop land, enkel de overtijdende vogels op de Neeltje Jansplaat en de Roggenplaat worden geteld vanaf een boot, in combinatie met een simultane telling vanaf de oever.

De maandelijks tellingen en bijbehorende schattingen van het aantal vogels zijn opgeslagen in een database. De data omvatten tellingen per maand per deelgebied (sector in de RIKZ data). Ontbrekende tellingen werden aangevuld met behulp van de UINDEX4 software programma (Bell, 1995).

3.4.2 Deelgebieden

De deelgebieden zijn West (alles ten westen van de Zeelandbrug), Noord (alles ten Noorden van de lijn Stavenisse/Ouwerkerk) en Oost (alles ten Oosten van de lijn Wemeldinge/Gorishoek).

Er wordt van uit gegaan dat de vogels uit de deelgebieden West, Noord en Oost respectievelijk foerageren in de intergetijdzone van de Monding, Keeten/Zijpe en de Kom. De hieronder gerapporteerde analyses zijn op deelgebied niveau uitgevoerd. Door het ontbreken van gegevens over het middengebied van de Oosterschelde is het niet mogelijk om een beeld te krijgen voor de volledige Oosterschelde.

3.4.3 Vogelsoorten selectie

In deze rapportage worden enkel de benthivore vogelsoorten die het intergetijdengebied als foerageergebied gebruiken beschouwd. Het gaat met name om de steltlopers en de bergeend *Tadorna tadorna*. Benthivore duikeenden (bijv. Brilduiker, Kuifeend) zijn niet meegenomen in de analyse, aangezien deze soorten in belangrijke mate ook in het sublittoraal aan hun voedsel zullen komen. Daarnaast is er een onderscheid gemaakt tussen benthivoren die in hoofdzaak op schelpdieren foerageren (Scholekster en Kanoetstrandloper) en benthivoren die een eerder gemengd dieet hebben (overige steltlopers en Bergeend). De consumptie werd bepaald aan de hand van gemiddelde schattingen van de hoeveelheid (AFDW) macrofauna die per soort per dag en per individu wordt geconsumeerd (Bijlage 7.4) overgenomen uit Meire et al., 1994). Voor een aantal soorten (Grutto, Regenwulp, Kempshaan, Witgatje, Kleine Plevier, Watersnip, Bokje, Bosruiter, Poelruiter, Steltkluut, Kleine strandloper, Temmincks strandloper, Krombekstrandloper, Parse strandloper, en Grauwe franjepoot) waren geen consumptieschattingen beschikbaar. Het gaat hier om soorten die slechts in zeer kleine aantallen werden waargenomen en/of in hoofdzaak binnendijks foerageren.

3.4.4 Vogels consumptie

Uit het aantal vogels en hun consumptie is de consumptie per vierkante meter berekend. Daarvoor zijn de oppervlaktes van de droogvallende delen (platen en slikken) per deelgebied gebruikt (bepaald op basis van droogvalduurkaart 2001). In deelgebied de Monding (alles ten westen van de Zeelandbrug) komt het oppervlakte neer op 20,91 km², in Keeten/Zijpe (simpelweg alles ten Noorden van de lijn Ouwerkerk-Stavenisse) op 18,54 km² en in de Kom (alles ten oosten van de lijn Wemeldinge-Gorishoek) op 44,19 km². De totale consumptie per oppervlakte-eenheid (per m²) is dan berekend door de consumptie te delen door het droogvallende areaal. Naast de totale consumptie is ook gekeken naar de consumptie van specifieke groepen. Schelpdieretende steltlopers worden gerelateerd aan de biomassa Molluska (excl. oesters en Hydrobia), steltlopers en eenden met een gemengde prooikeuze aan de overige biomassa (Annelida, Arthropoda, Hydrobia).

3.4.5 Consumptie versus voedselbeschikbaarheid

Om een idee te krijgen van de verhouding tussen consumptie en biomassa aan bodemdieren is enkel gebruik gemaakt van de najaarsbiomassa (excl. Oesters). Het gebruik van het verschil in biomassa tussen het najaar en het daaropvolgende voorjaar is moeilijk hanteerbaar, omdat het tijdstip van bemonsteren tussen de jaren verschilt, en er in het voorjaar reeds nieuwe recruitment kan hebben plaatsgevonden. De

biomassa bodemdieren aangetroffen in het najaar wordt beschouwd als de maximale biomassa aanwezig in dat jaar. De consumptie van de vogels is berekend aan de hand van de najaars- en wintergegevens, dit is de periode augustus-februari. Voor de koppeling tussen de vogeltellingen en de macrofauna wordt gebruik gemaakt van het seizoen 1992-1993 tot en met het seizoen 2001-2002. Voor de berekening van de biomassa zijn oesters niet meegenomen (niet geschikt voor consumptie door vogels).

3.5 STATISTISCHE ANALYSES

Er is gekozen om de macrofauna data te gebruiken vanaf 1994 i.p.v. vanaf 1992. Dit omdat pas vanaf 1994 op vaste locaties bemonsterd werd. Daarmee kan een scheiding tussen ruimtelijke en temporele variaties bevorderd worden.

3.5.1 Detectie van ruimtelijke trends

Ruimtelijke trends in geaggregeerde descriptors.

Statistische grootheden (dichtheid, biomassa, soortendiversiteit) worden gebruikt voor de detectie van ruimtelijke trends in de macrobenthische gemeenschappen.

Met behulp van univariate analysis of variance (STATISTICA 6.01) kunnen ruimtelijke eenheden zoals deelgebieden of dieptestrata onderscheiden worden van elkaar. De analyse is uitgevoerd op de variabelen na logaritmische transformatie voor het normaliseren van hun distributie.

De waarde van de daarbij berekende F-ratio wordt getoetst aan de theoretisch verkrijgbare waarde, met een bepaalde probabiliteit p , tussen subgroepen binnen één (normale) populatie. Een overschrijding van deze drempelwaarde is geïnterpreteerd als een falsificatie (met probabiliteit $1-p$) van de nul hypothese luidend als: *alle subgroepen behoren tot dezelfde populatie van observaties.*

Voor p waarden lager dan 5% worden subgroepen erkend als significant verschillend. De probabiliteit van de F-ratio wordt berekend door gebruik van de *Bonferroni* methode, sterk aanbevolen voor kleine steekproeven (< 30 observaties).

Ruimtelijke trends op soorten niveau. Multivariate analyses bieden de mogelijkheid om de hele macrofauna dataset te gebruiken voor het extraheren van gradiënten in de soortendistributie over de monsters.

Eerst, selecteert een iteratieve algoritme de richtingen (orthogonaal op elkaar) van maximale variatie in de n dimensie ruimte gevormd door de n soortenvectoren. Deze onafhankelijke richtingen van maximale variatie zijn de assen van de ordinatie diagram. Soorten en/of monsters zijn geplaatst in dit diagram op de coördinaten (scores) verkregen door de projectie van hun modaal punt in de n dimensie ruimte op de ordinatie assen.

De aanwezigheid van ruimtelijke patronen in de macrofauna dataset wordt geanalyseerd uit de distributie van de monsters uit verschillende deelgebieden of dieptestrata langs de ordinatie assen. Uiteindelijk zijn de soorten met de hoogste bijdrage tot de waargenomen patronen zijn geïdentificeerd op basis van hun afstand ten opzichte van de monsterpunten op de ordinatie diagram.

Multivariate analyses (PCA, CA) zijn gevoelig voor zeldzame soorten. Daarom zijn soorten die afwezig waren in meer dan 90% van de monsters, niet meegenomen in de analyse. Er is gebruikt gemaakt van een correspondentie analyse (CANOCO 4.01) na logaritmische transformatie van de dichtheden en biomassa.

Ruimtelijke trends op gemeenschaps-niveau. Met de CA of PCA, werd getracht om de monsterlocaties te plaatsen langs hypothetische gradiënten die de distributie van de soorten optimaal kunnen verklaren. Het is ook mogelijk om, zonder enige veronderstelling te maken over de distributie van de individuele soorten, de monsterlocaties, enkel op basis van hun soortensamenstelling, te vergelijken. Dit is gedaan met hulp van een *clustering methode* waar een similariteitmatrix, gebaseerd op de presentie/absentie van de soorten, is berekend tussen de locaties (deelgebieden x dieptestrata). Soorten die voorkomen in meer of minder dan 5% van de monsters van een locatie, zijn getypeerd als aanwezig of afwezig voor deze locatie. De interlocatie afstand is berekend als de euclidische afstand ($[\sum_i (x_i - y_i)^2]^{1/2}$).

Locaties met vergelijkbare gemeenschappen komen dicht bij elkaar te staan, terwijl locaties met zeer verschillende gemeenschappen door grote afstanden gescheiden zijn. Zo'n matrix is goed te illustreren met een dendrogram waar de afstand tussen locaties door de hoogte van hun vertakking is weergegeven. Het uitvoeren van de *tree clustering analyse* en het bouwen van de gekoppelde dendrogram gebeurde met behulp van de STATISTICA software.

3.5.2 Detectie van temporele trends

Trendanalyses (1994 tot 2002) werden bestudeerd met behulp van correlatie analyse. De waarde van de correlatiecoëfficiënt ($-1 \leq R \leq 1$) kan eenvoudig aanwijzen of er zich veranderingen voordoen in de tijd. De significantie van de coëfficiënt wordt getest met behulp van een *t*-toets. Er is daarbij een onderscheiding gemaakt tussen een significante verandering met een overschrijdingskans van $p < 0.05$, een mogelijk significante verandering ($0.05 < p < 0.10$) en een niet significante verandering ($p > 0.10$). Een positieve coëfficiënt duidt op een toename van de populatie en een negatieve waarde op een afname.

Gezien de grote mate van variabiliteit die kan optreden is er gebruik gemaakt van drie verschillende toetsen. Hierdoor wordt een zo betrouwbaar mogelijk beeld van mogelijke veranderingen verkregen. Het betreft:

1. een verdelingvrije toets (Spearman rang correlatie toets),
2. de toets of er een lineaire toe- of afname in dichtheden of biomassa in de set gegevens is middels regressie (kleinste kwadraten methode),
3. dezelfde toets na logaritmische transformatie van de data.

Wanneer de trend, volgens de drie toetsen, significant blijkt te zijn, dan is een toe- of afname in de betreffende populatie zeer aannemelijk. In de andere gevallen met dubbelzinnige uitslagen, dient men de nodige reserve bij de interpretatie van de gegevens in acht te nemen.

3.5.3 Relaties tussen macrofauna en omgevingsfactoren

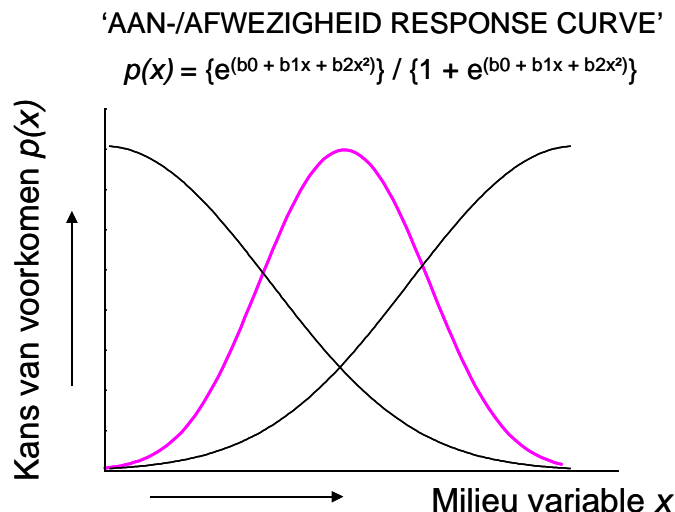
Gemeenschaps-patronen

Relaties tussen patronen in macrobenthische gemeenschappen en hun omgeving kunnen bestudeerd worden met behulp van *ad-hoc* analyse, na het toepassen van een ordinarie zoals beschreven onder alinea 3.5.1. Daarvoor zijn de coördinaten op de ordinarie assen afgezet tegen de gemeten waarden van een omgevingsfactor. De distributie van de ordinarie scores langs deze gradiënt illustreert de controle van de omgevingsfactor op de structuur van de macrobenthische gemeenschappen.

Auto-ecologie op soortenniveau

Figuur 3

Voorbeeld van een aan/afwezigheid response curve, standaard uitvoer van een logistische regressie waar de kans dat een soort aanwezig is, $p(x)$, weergegeven is als een functie van een gemeten omgevingsvariabele (vergelijking in Figuur).



Logistische regressies zijn gebruikt om soortenspecifieke patronen te extraheren uit de dataset. De logistische regressie is een niet-lineaire variant van regressie-analyse, een zogenaamd gegeneraliseerd lineair model. Zoals de naam al suggereert vormen gegeneraliseerde lineaire modellen (GLM) een uitbreiding van lineaire modellen (McCullagh & Nelder 1989). Bij logistische regressie is de responsvariabele een binaire variabele met waarden 'aanwezig' (1) of 'afwezig' (0). Het logistische regressiemodel modelleert de response van een bepaalde bodemdiersoort (in dit geval dus de aan- of afwezigheid van de soort) als een functie van één of meerdere omgevings- of milieuvariabelen. De binaire respons variabele wordt hierbij gerelateerd aan de verklarende variabelen door de 'logistische link' functie. Dit kunnen we visualiseren aan de hand van de 'aan-/afwezigheid respons curve', welke de kans dat een

soort aanwezig is ($p(x)$) weergeeft in functie van een gemeten omgevingsvariabele, bijv. zoutgehalte (Figuur 3). De parameters b_0 , b_1 en b_2 zijn de regressiecoëfficiënten, waarbij b_0 de intercept of constante term is. De response curve kan symmetrisch en 'klokvormig' zijn (dit is het geval wanneer de kwadratische term in het model staat), of een sigmoidale toename of afname vertonen (dit is het geval wanneer de term b_2 naar nul gaat).

3.5.4 Index voor biodiversiteit

Naast het aantal waargenomen soorten per monster, deelgebied of dieptestratum, is hier ook gebruik gemaakt van de zeer algemene Shannon-Weaver index (Shannon & Weaver, 1963). Deze index combineert de informatie over het aantal soorten met die over het relatieve aantal individuen per soort. Hoge waarden van de Shannon-Weaver index staan voor gemeenschappen met veel soorten en goed gebalanceerde dichtheden.

De formule is als volgt: $H' = -\sum (p_i \times \ln p_i)$, waarbij p_i =relatieve dichtheid/ m^2 voor soort i .

4 Resultaten

4.1 VERGELIJKINGEN TUSSEN MACROBENTHISCHE GEMEENSCHAPPEN UIT VERSCHILLENDE DEELGEBIEDEN EN DIEPTESTRATA

In dit hoofdstuk wordt de verspreiding van de bodemdieren bestudeerd op het niveau van de drie deelgebieden en 4 dieptestrata binnen het BIOMON monitoringsprogramma.

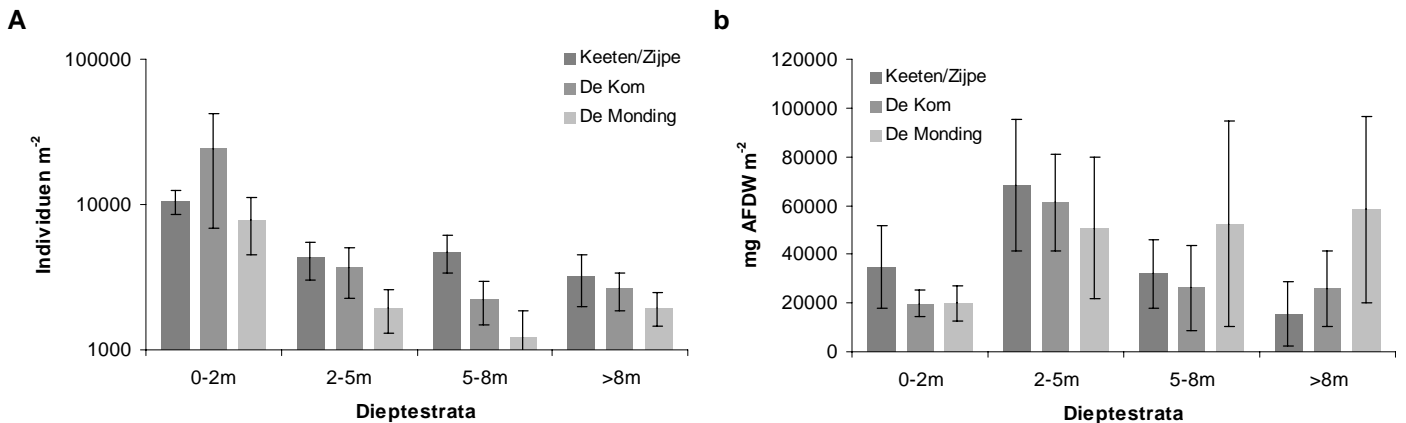
Eerst worden variance analyses uitgevoerd op de biomassa's, de dichtheden en de diversiteit per deelgebied en dieptestratum (Alinea 4.1.1). Dan worden de dichtheden en de biomassa's bestudeerd op soortniveau via een correspondentie analyse (Alinea 4.1.2). De multivariate aanpak wordt aangevuld met een vergelijking op gemeenschaps niveau tussen de [deelgebieden x dieptestrata] locaties (Alinea 4.1.3).

4.1.1 Dichtheid Biomassa en diversiteit

Figuur 4 laat de spreiding van dichtheid en biomassa per vierkante meter per dieptestratum en deelgebied zien (gemiddeld over de periode 1994-2002).

Figuur 4

Dichtheid (a) en biomassa (b) per deelgebied en per dieptestratum van 1994 t/m 2002 (let op, log schaal voor dichtheid-as). Error bars geven de standaard deviaties weer.



Dichtheid (Figuur 4a en Tabel 1). Op deelgebiedniveau, zijn lagere dichtheden ($p < 0.01$) waargenomen in de Monding dan in de Kom en in Keeten/Zijpe. Er is geen significant verschil ($p > 0.05$) tussen de dichtheden in Keeten/Zijpe en in de Kom.

De dichtheden in de intergetijdzone (met de drie deelgebieden samengevoegd) zijn significant hoger ($p < 0.001$) dan in de sublittoral (<2m) zone.

Biomassa (Figuur 4b en Tabel 2). De biomassa's leveren een compleet ander beeld op, zonder significant verschil ($p > 0.05$) tussen de deelgebieden. De afwezigheid van significante verschillen is voor een grote deel veroorzaakt door de hoge variaties waargenomen binnen elk deelgebied. Niettemin de macrofauna biomassa is significant hoger ($p < 0.05$) in het dieptestratum 2-5m dan in alle andere dieptestrata.

Tabel 1

Probabiliteit matrix van gepaarde vergelijkingen (na Bonferoni correctie) tussen macrofauna dichtheid uit verschillende deelgebieden en dieptestrata. Significant probabiliteiten (<0.05) zijn vet afgedrukt.

	Kom	Keeten Zijpe.		0-2	2-5	5-8
Keeten Zijpe.	1.000		2-5	<0.001		
Monding	0.004	0.001	5-8	<0.001	0.337	
			>8	<0.001	1.000	1.000

Tabel 2

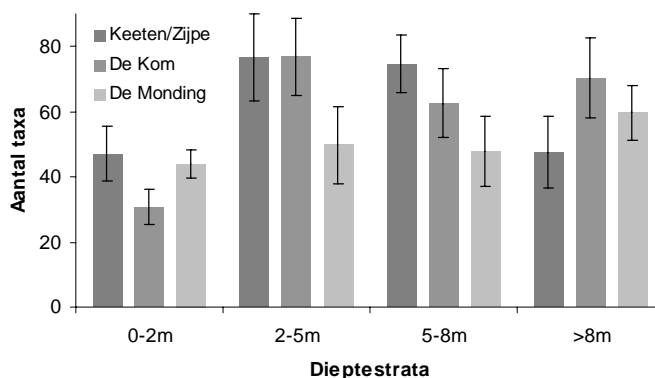
Probabiliteit matrix van gepaarde vergelijkingen (na Bonferoni correctie) tussen macrofauna biomassa uit verschillende deelgebieden en dieptestrata. Significant probabiliteiten (<0.05) zijn vet afgedrukt.

	Kom	Keeten Zijpe.		0-2	2-5	5-8
Keeten Zijpe.	1.000		2-5	<0.001		
Monding	0.418	0.687	5-8	0.988	0.014	
			>8	1.000	<0.001	0.777

Diversiteit (Figuur 5 en Tabel 3). De diversiteit weergegeven als het aantal taxa waargenomen op deelgebiedniveau is lager in de monding dan in de andere gebieden ($p < 0.01$). Tussen de Kom en Keeten/Zijpe is er geen significant verschil waargenomen. De diversiteit is lager ($p < 0.001$) in het intergetijdegebied (0-2 m) dan in de diepere strata.

Figuur 5

Aantal waargenomen taxa per stratum en deelgebied van 1994 t/m 2002. Verticale lijnen geven de standaarddeviaties weer.



Tabel 3

Probabiliteit matrix van gepaarde vergelijkingen (na Bonferoni correctie) tussen het aantal macrofauna taxa uit verschillende deelgebieden en dieptestrata. Significante probabiliteiten (<0.05) zijn vet afgedrukt.

	Kom	Keeten Zijpe.		0-2	2-5	5-8
Keeten Zijpe.	1.000		2-5	<0.001		
Monding	0.004	<0.001	5-8	<0.001	0.337	
			>8	<0.001	1.000	1.000

(Figuur 6). Deze relaties zijn verder geïllustreerd met de distributie van de monsterlocaties op het ordinaatiewaardplan (Figuur 7) waar de bijbehorende dieptestratum en deelgebieden geïdentificeerd zijn.

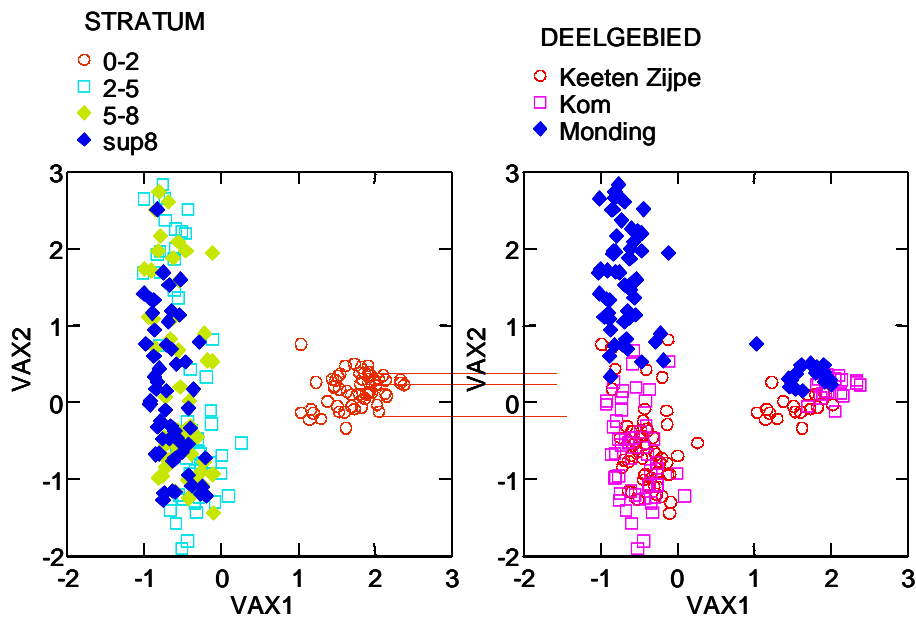
Desondanks de geringe fractie van de totale variantie verklaard door de CA (30.5%) zijn er consistente relaties waar te nemen tussen de distributie van de monsterpunten op het ordinaatiewaardplan en de ruimtelijke omgevingsfactoren (Figuur 7).

Zoals eerder gesuggereerd door Figuur 5 zijn de dieptestrata gescheiden langs de eerste ordinaatiewaard, met de intergetijdengebieden aan de positieve kant van de eerste as. De andere strata zijn niet gescheiden op het ordinaatiewaardplan.

De deelgebieden zijn gescheiden langs de tweede as, met een grote fractie van de Monding punten in de bovenste helft van de grafiek. Voor de intergetijdenlocaties, met positieve coördinaten op de eerste as, is de scheiding tussen deelgebieden minder duidelijk dan bij de locaties uit het sublitorale gebied.

Figuur 7

Distributie van de monsterlocaties op het ordinaatiewaardplan (CA-dichtheden). Dieptestrata en deelgebieden zijn gedifferentieerd



De separatie tussen de deelgebieden en dieptestrata op het ordinaatiewaardplan is getoetst door variance analyses (Tabel 5). Voor de dieptestrata is de vergelijking gebaseerd op de coördinaten op de eerste as van de CA. Het intergetijdenstratum (0-2m) is significant verschillend ($p < 0.001$) van de andere dieptestrata. Strata 2-5 en >8 zijn ook in geringe mate gescheiden van elkaar maar niet van het tussenliggende stratum 5-8 (Tabel 5).

Tabel 5

CA Dichtheden: Probabiliteit matrix van gepaarde vergelijkingen (na Bonferoni correctie) tussen de CA-coördinaten van monsterlocaties uit verschillende deelgebieden en dieptestrata. Significant probabiliteiten (< 0.05) zijn vet afgedrukt.

EERSTE ORDINATIE AS	Alle deelgebieden samen			TWEEDE ORDINATIE AS	Sublitoraal (> 2m)		Intergetijden (<2 m)	
	0-2	2-5	5-8		Kom	Keeten Zijpe.	Kom	Keeten Zijpe.
2-5	< 0.001			Keeten Zijpe.	0.676		< 0.001	
5-8	< 0.001	0.415		Monding	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.010
>8	< 0.001	< 0.001	0.148					

De distributie van de deelgebieden zijn bestudeerd langs de tweede as van de CA, rekening houdend met de groepering waargenomen langs de eerste (diepte) as (Figuur 7). Binnen de sublitorale locaties is de Monding duidelijk ($p < 0.001$) gescheiden van de andere twee gebieden die zelf gedeeltelijk ($p > 0.05$) samenvallen. Voor de intergetijden locaties zijn de drie gebieden duidelijk gescheiden van elkaar ($p < 0.01$ tot $p < 0.001$).

Samengevat kunnen, op basis van de gradiënten binnen de macrobenthische soortendichtheden, vijf groepen gescheiden worden:

- 1.- Sublitorale locaties uit de Monding.
- 2.- Sublitorale locaties uit Keeten/Zijpe en de Kom
- 3.- Intergetijde locaties uit de Monding
- 4.- Intergetijde locaties uit Keeten/Zijpe
- 5.- Intergetijde locaties uit de Kom

Correspondentie Analyse op biomassa's

De resultaten van de correspondentie analyse op de biomassa's tonen veel overeenkomsten met die verkregen voor de dichtheden (Vergelijk Figuur 6 en Figuur 8).

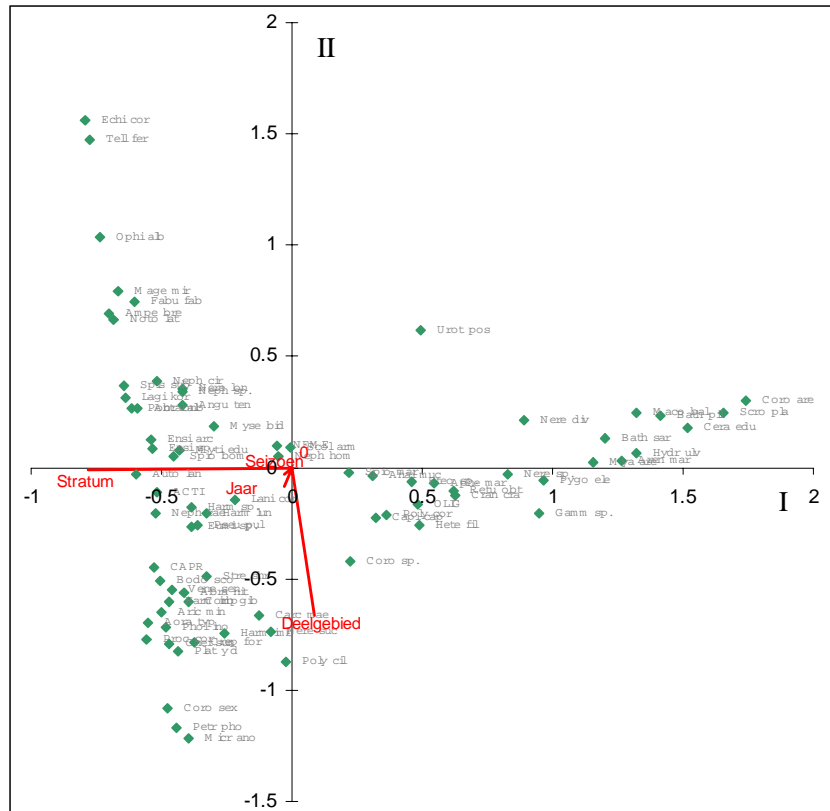
De eerste twee assen verklaren slechts een derde van de totale variatie maar tonen een sterk verband met de omgevingsfactoren (Tabel 6).

Tabel 6
Correlatie matrix van de ordinatie assen met de omgevingsfactoren in de CA op de biomassa's

	AX1	AX2
Deelgebied	0.0437	-0.6653
Jaar	-0.0111	-0.0863
Seizoen	-0.0439	-0.0229
Stratum	-0.7737	-0.0443

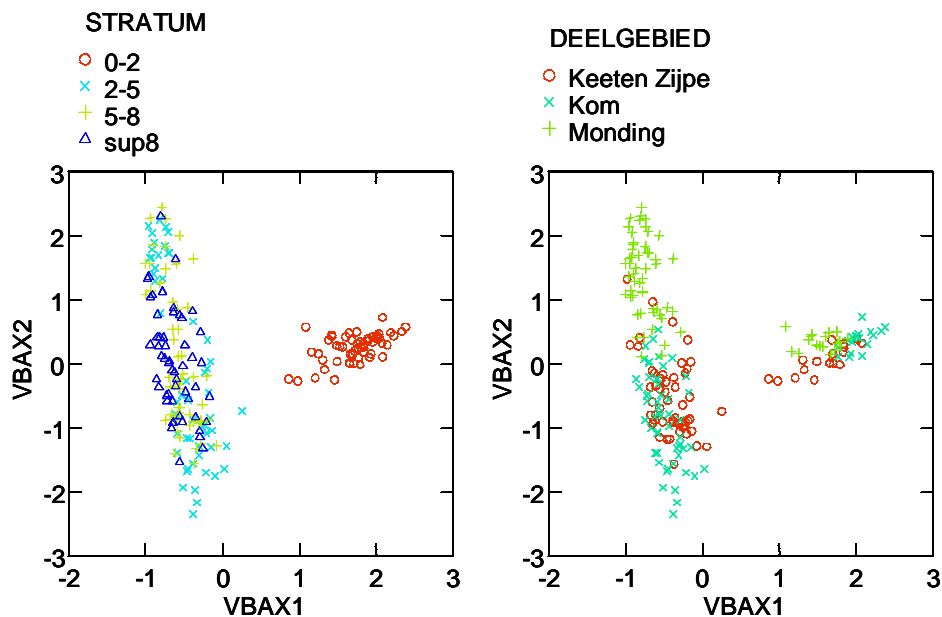
Figuur 8

Eerste twee ordinatie assen van de correspondentie analyse uitgevoerd op de biomassa's van de macrobenthische soorten. Alle soorten zijn weergegeven op het ordinatie plan. De omgevingsfactoren: jaar, seizoen, deelgebied en diepte stratum, meegenomen als passieve variabelen, zijn geprojecteerd (rode lijnen) op het ordinatie plan.



Figuur 9

Distributie van de monsterlocaties op het ordinatie plan (CA-biomassa's). Dieptestrata en deelgebied zijn gedifferentieerd



De distributie van de monsterlocaties op het ordinatie plan gebaseerd op de biomassa's (Figuur 9) is gelijk aan die verkregen voor de dichtheden (Figuur 7). De intergetijdse locaties zijn duidelijk gescheiden van de sublittorale locaties. Dieptestrata 2-5 en >8 zijn ook in geringe mate gescheiden van elkaar (Figuur 9). Wat betreft de deelgebieden, differentiëren de macrobenthische biomassa's duidelijk de sublittorale locaties uit de Monding van die uit andere deelgebieden (Figuur 9). Voor de biomassa's in de intergetijdse zone zijn de locaties uit Keeten/Zijpe gescheiden van die uit de Monding en de Kom.

Tabel 7

CA-Biomassa's: Probabiliteit matrix van gepaarde vergelijkingen (na Bonferoni correctie) tussen de CA-coördinaten van monsterlocaties uit verschillende deelgebieden en dieptestrata. Significant probabiliteiten (<0.05) zijn vet afgedrukt.

EERSTE ORDINATIE AS	Alle deelgebieden samen			TWEEDE ORDINATIE AS	Sublittoraal (> 2m)		Intergetijden (<2 m)	
	0-2	2-5	5-8		Kom	Keeten Zijpe.	Kom	Keeten Zijpe.
2-5	< 0.001			Keeten Zijpe.	0.165		< 0.001	
5-8	< 0.001	0.688		Monding	< 0.001	< 0.001	1.000	< 0.001
>8	< 0.001	< 0.050						

Biomassa's en dichtheden laten vergelijkbare distributies zien op het ordinatie plan. Dit komt omdat, in de CA, is getracht om de monsterlocaties te ordineren op zo'n manier dat elke soort een unimodale distributie (of een deel daarvan) volgt. De dichtheid en biomassa curven voor een gegeven soort, komen meestal goed overeen, zo is het ook met de desbetreffende distributies op het ordinatie plan. Echter is de scheiding tussen de locaties duidelijker voor de dichtheden dan voor de biomassa's. Dit is vermoedelijk veroorzaakt door de grotere variantie (per monster locatie) waargenomen voor de biomassa's dan voor de dichtheden (vergelijk Figuur 4a en Figuur 4b).

Identificatie van de sturende soorten

De sturende soorten zijn de soorten die een groot deel van de variantie op het ordinatie diagram verklaren. Deze soorten dragen veel bij aan de distributie van de monsterlocaties. Wegens de betere separatie van de monsterlocaties is gekozen om de selectie van de soorten uit te voeren op de CA met dichtheden. Een contrast is eerst gemaakt tussen de soorten, afhankelijk van hun afstand tot de monsterpunten. Dan zijn de soorten gesorteerd op de fractie van hun variantie (fit) verklaard op het ordinatie plan.

Voor de intergetijdse zone (Tabel 8) van de drie deelgebieden zijn er 10 algemene soorten, d.w.z. op zelfde afstand van de drie monsterlocaties. Vier soorten zijn geclusterd bij de Monding en Keeten/zijpe en op

verdere afstand van de Kom. Uiteindelijk zijn zes soorten geclusterd rondom Keeten/Zijpe, op afstand van de Monding en de Kom.

Tabel 8

Karakteristieke soorten voor de intergetijde locaties op het ordinatie diagram. Symbolen **I** of **0** staan voor de soorten die dichtbij of op afstand van de monsterpunten liggen.

Soort	fit	Keeten/Zijpe	Monding	Kom
Cerastoderma edule	0.81			
Corophium arenarium	0.75			
Hydrobia ulvae	0.74			
Macoma balthica	0.62			
Nereis diversicolor	0.45			
Scrobicularia plana	0.40			
Bathyporeia sarsi	0.35			
Bathyporeia pilosa	0.32			
Gammarus sp.	0.26			
Pygospio elegans	0.59			0
Arenicola marina	0.59			0
Crangon crangon	0.43			0
Nereis sp.	0.13			0
Aphelocaela marioni	0.36		0	0
OLIGOCHAETA	0.29		0	0
Mya arenaria	0.26		0	0
Capitella capitata	0.15		0	0
Eteone sp.	0.15		0	0
Heteromastus filiformis	0.10		0	0

Tabel 9

Karakteristieke soorten voor de sublitorale locaties op het ordinatie diagram. Symbolen **I** of **0** staan voor de soorten die dichtbij of op afstand van de monsterpunten liggen.

Soort	Fit	Kom-KeetenZ	Monding
Spiophanes bombyx	0.54		0
Pholoe inornata	0.54		0
ACTINARIA	0.47		0
Crepidula fornicata	0.45		0
Harmothoe impar	0.42		0
Corophium sextonae	0.39		0
Platynereis dumerilii	0.36		0
CAPRELLIDAE	0.30		0
Abra alba	0.29		0
Mysella bidentata	0.25		0
Aricidea minuta	0.24		0
Eumida sp.	0.24		0
Microdeuropus anomalus	0.23		0
Cheirocratus sundevalli	0.21		0
Petricola pholadiformis	0.21		0
Proceraea cornuta	0.20		0
Lanice conchilega	0.20		0
Harmothoe lunulata	0.19		0
Venerupis senegalensis	0.17		0
Abra nitida	0.17		0
Corbula gibba	0.15		0
Streblospio shrubsolii	0.15		0
Aora typica	0.15		0
Nereis succinea	0.13		0
Polydora ciliata	0.11		0
Nephtys caeca	0.10		0
Bodotria scorpioides	0.10		0
Magelona mirabilis	0.69	0	
Echinocardium cordatum	0.58	0	
Tellina ferruginosa	0.50	0	
Ophiura albida	0.41	0	

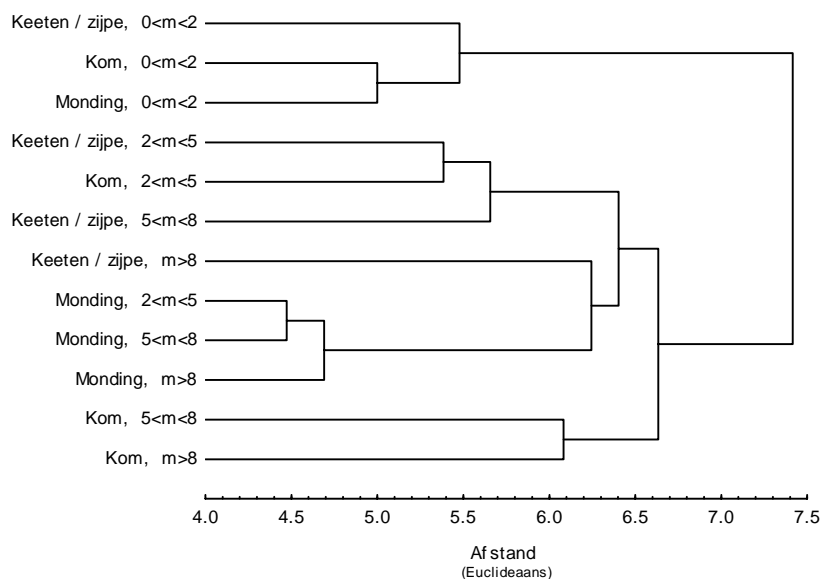
In de sublitorale zones (Tabel 9), ondersteunen 31 soorten de scheiding tussen Kom-Keeten/Zijpe (27) en de Monding (4).

4.1.3 Vergelijking op gemeenschaps niveau

Hier wordt een vergelijking gemaakt tussen de monsterlocaties op basis van hun soortensamenstelling. Per monsterlocatie en over de periode 1994-2002 is een selectie gemaakt van de soorten die in meer dan 5% van de monsters voorkomen. Vanuit deze tabel is een matrix van similariteit (euclidisch afstand) berekend tussen de monsterlocaties (Figuur 10).

Figuur 10

Dendrogram ter weergave van de similariteit matrix (euclidische afstand) in soortensamenstelling tussen de monsterlocaties over de periode 1994-2002.



Als eerste splitst de soortensamenstelling zich tussen het intergetijdegebied en de sub-littorale gebieden. Op het volgende (lagere) niveau van splitsing, worden de locaties uit de monding gescheiden van de andere locaties. Daarna is er een scheiding binnen de sub-littorale gebieden tussen de diepere locaties (<5 m) uit de Kom.

4.1.4 Synthese van de ruimtelijke studie

Intergetijdegebied versus Sublitoraal. Vanuit de drie verschillende integratieniveaus beschouwd in deze studie is de meeste duidelijke distributie gradiënt waargenomen tussen intergetijde en sublitorale locaties. Het macrobenthos uit de intergetijde locaties is, ongeacht het deelgebied van oorsprong, in tegenstelling tot de sublitorale locaties gekenmerkt door hoge dichtheid, lage biomassa en lage diversiteit (Alinea 4.1.1). Wanneer de individuele distributie van alle soorten is samengevoegd in een Correspondentie analyse blijken de intergetijde locaties duidelijk gescheiden te zijn van de sublitorale locaties. Sterke contrasten zijn waargenomen tussen de soorten die verantwoordelijk zijn voor de scheiding tussen intergetijde en sublitorale locaties (Alinea 4.1.2).

Ook wanneer de locaties vergeleken zijn op basis van de gelijkenis/afstand tussen hun soortensamenstelling, uitgedrukt als een presentie/absentie lijst, zijn de intergetijde locaties als eerste gescheiden van de rest van de locaties (4.1.3).

Binnen het Intergetijdegebied. Uit de correspondentie analyse blijken de drie deelgebieden significant verschillen te vertonen op basis van de distributie van de macrobenthische soorten (Tabel 5 en Tabel 8). Bij Keeten/Zijpe treffen de meeste soorten (19) hun optimum, gevolgd door de Monding (13) en ten laatste de Kom (9). Het intergetijdegebied in de Kom is trouwens de locatie met het laagste aantal taxa (Figuur 5). In de clustering gebaseerd op de presentie/absentie van de soorten komt de scheiding tussen Keeten/Zijpe uit de intergetijde locaties als eerst naar voren.

Binnen het Sublitoraal. De correspondentie analyse produceert een significante scheiding tussen de Monding en de groep Keeten/Zijpe - Kom. Deze scheiding is geïnduceerd door een viertal soorten die geen affiniteit tonen voor de interne deelgebieden (Tabel 9). In de clustering op de presentie/absentie van soorten

zijn de sublitorale locaties uit de monding als laatste uit elkaar getrokken, en dus lijken deze het meest op elkaar.

Tot slot. Deze analyse heeft een duidelijke stratificatie aangetoond in de ruimtelijke verdeling van het macrobenthos. De dieptegradiënt domineert met een scherpe scheiding tussen intergetijde en sublitorale locaties. Binnen elke groep komen subtielere verschillen naar voor tussen de deelgebieden. Specifieke aspecten van de deelgebieden moeten dus afzonderlijk gezocht worden binnen de intergetijde en de sublitorale gebieden.

4.2 OVERZICHT VAN DE MACROBENTHISCHE SAMENSTELLING EN TRENDS PER DEELGEBIED EN DIEPTESTRATUM

De ruimtelijke trends waargenomen op het niveau van het hele gebied (hoofdstuk 4.1) wijzen op een significante differentiatie van de macrobenthos gemeenschappen tussen de dieptestrata binnen elk deelgebied. Dat is de ruimtelijke schaal waar de aandacht gebracht moet worden wanneer getracht wordt om aanwijzingen te verzamelen over soortenverschuivingen zoals de zogenaamde *verworming* zoals eerder waargenomen in de Grevelingen (Hoeksema, 2000, Schaub et al., 2002). Daarvoor wordt hier extra aandacht besteed aan de trends waargenomen voor de wormen.

4.2.1 De monding

Dominante macrobenthische soorten per dieptestratum. In de intergetijdzone van de Monding domineren de wormen, waarbij de, in de bovenste laag van het sediment levende, Zandpijp *Pygospio elegans* (tot een maximum dominantie van 64%) er duidelijk opvalt (Tabel 10).

Waar de 6 dominante soorten in de litorale zone nog 84% van de dichtheden uitmaken, is dat in de diepere zones niet meer dan 63% (Tabel 10).

Een sterke afname in de numerieke contributie van de wormen is waargenomen gaande van het intergetijdegebied naar de diepere sublitorale gebieden. Vooral in het 5-8 m stratum worden de halfgeknotte strandschelp *Spisula subtruncata*, oesters, en de mossel *Mytilus edulis* de dominante soorten (Tabel 10).

Tabel 10

De 6 meest dominante soorten (in dichtheden) per stratum in de Monding. Dominanties berekend aan de hand van de gemiddelde waargenomen dichtheid in de monsters uit 1994-2002. Per dominante soort staat het gemiddelde aandeel (%) in de totale dichtheid vermeld.

Monding		<2m	2-5m	5-8m	>8m
Annelida	<i>Aphelochaeta marioni</i>	15%			
	<i>Aricidea minuta</i>				
	<i>Capitella capitata</i>		7%		
	<i>Lanice conchilega</i>		8%		10%
	<i>Nephtys hombergii</i>		8%	4%	5%
	<i>Nereis diversicolor</i>	5%			
	<i>Oligochaeta</i>	19%		6%	
	<i>Pholoe inornata</i>				
	<i>Platynereis dumerilii</i>				
	<i>Pygospio elegans</i>	27%			
	<i>Scoloplos armiger</i>	9%	8%	4%	7%
	<i>Spiophanes bombyx</i>		10%		8%
	<i>Streblospio shrubsolii</i>				
Cnidaria	Actiniaria				
Mollusca	<i>Abra alba</i>				13%
	<i>Abra nitida</i>				
	<i>Cerastoderma edule</i>				
	<i>Corbula gibba</i>				
	<i>Crepidula fornicata</i>				
	<i>Hydrobia ulvae</i>	9%			
	<i>Mysella bidentata</i>				7%
	<i>Mytilus edulis</i>			7%	
	Ostreidae			11%	
	<i>Spisula subtruncata</i>			27%	
<i>Tellinmya ferruginosa</i>		7%			
Som van de 6 dominante soorten:		84%	48%	59%	50%

Tabel 11

Spearman rank coëfficiënt berekend tussen de wormen dichtheid en biomassa in de Monding en het jaartal. Geassocieerde probabiliteiten zijn ook vermeld, vet afgedrukte voor waarden kleiner dan 0.05 en onderstreept voor waarden tussen 0.05 en 0.10 (zie alinea 3.5.2 voor uitleg)

Monding Diepte	dichtheid		biomassa	
	rs	p	rs	p
0-2 m	-0.58	<u>0.07</u>	-0.88	0.00
2-5 m	-0.18	0.59	0.15	0.66
5-8 m	0.50	0.13	-0.70	0.02
> 8 m	0.15	0.66	-0.47	0.16

Temporele trends bij de wormen. Behalve een mogelijke afname ($p < 0.10$) in de wormen dichtheid in stratum 0-2 m, is er geen significant trend waargenomen in de dichtheid van de wormen tussen 1994 en

2002. Voor de biomassa zijn significante afnemende trends waargenomen in de strata 0-2 m en 5-8 m (Tabel 11 en bijlage 7.1).

4.2.2 Keeten/Zijpe

Dominante macrobenthische soorten per dieptestratum. De macrofauna van de Noordelijke tak is, in de intergetijdezone, gedomineerd door de sediment-oppervlak afgrazende Wadslakjes *Hydrobia ulvae* (tot een maximum dominantie van 91%). Daardoor is het grootste deel van de totale dichtheden in de intergetijdezone bepaald door de zes dominante soorten (Tabel 12).

In het 2-5m stratum is elk van de dominante soorten een worm, met de Schelpkokerworm *Lanice conchilega* als grootste vertegenwoordiger (Tabel 12).

In de diepere strata komt de tweekleppige Korfschelp *Corbula gibba* in hoge dichtheden samen met andere tweekleppigen (*Abra nitida* en *Corbula gibba*) en *Hydrobia ulvae* (Tabel 12).

Tabel 12

De 6 meest dominante soorten (in dichtheden) per stratum in Keeten/Zijpe. Dominanties berekend aan de hand van de gemiddelde waargenomen dichtheid in de monsters uit 1994-2002. Per dominante soort staat het gemiddelde aandeel (%) van de totale dichtheid vermeld.

Keeten/Zijpe		<2m	2-5m	5-8m	>8m
Annelida	<i>Aphelochaeta marioni</i>	3%	8%		
	<i>Aricidea minuta</i>				
	<i>Capitella capitata</i>	2%	5%		
	<i>Lanice conchilega</i>		10%	12%	7%
	<i>Nephtys hombergii</i>			5%	7%
	<i>Nereis diversicolor</i>				
	<i>Oligochaeta</i>	5%	14%	6%	
	<i>Pholoe inornata</i>				
	<i>Platynereis dumerilii</i>				
	<i>Pygospio elegans</i>	3%	5%		
	<i>Scoloplos armiger</i>	3%	5%	5%	
	<i>Spiophanes bombyx</i>				
	<i>Streblospio shrubsolii</i>			6%	11%
Cnidaria	Actiniaria				
Mollusca	<i>Abra alba</i>				19%
	<i>Abra nitida</i>				
	<i>Cerastoderma edule</i>				
	<i>Corbula gibba</i>			8%	9%
	<i>Crepidula fornicata</i>				
	<i>Hydrobia ulvae</i>	74%			10%
	<i>Mysella bidentata</i>				
	<i>Mytilus edulis</i>				
	Ostreidae				
	<i>Spisula subtruncata</i>				
<i>Tellinomya ferruginosa</i>					
Som van de 6 dominante soorten		90%	47%	42%	63%

Temporele trends bij de wormen. Geen significante trend is waargenomen voor de wormen dichtheid.

Enkel de wormen biomassa in de strata 5-8 m en >8 m is significant afgenomen tussen 1994 en 2002 (Tabel 13 en bijlage 7.2).

Tabel 13

Spearman rank coëfficiënt berekend tussen de wormen dichtheid en biomassa in Keeten/Zijpe en het jaartal. Geassocieerde probabiliteiten zijn ook vermeld, vet afgedrukte voor waarden kleiner dan 0.05 en onderstreept voor waarden tussen 0.05 en 0.10 (zie alinea 3.5.2 voor uitleg)

Keeten/Zijpe	dichtheid		biomassa	
	Rs	p	rs	p
0-2 m	0.00	1.00	-0.08	0.81
2-5 m	-0.15	0.66	-0.20	0.56
5-8 m	-0.19	0.58	-0.73	0.01
> 8 m	0.23	0.49	-0.80	0.01

4.2.3 De Kom

Dominante macrobenthische soorten per dieptestratum. De 6 meest dominante soorten in de intergetijdezone van de Kom maken gemiddeld 98% van de dichtheid uit, met het Wadslakje als eerste dominante soort (maximaal geschat: 125.000 m⁻²). De dichtheden van bodem-bewonende soorten vormen, in de intergetijdezone, een klein deel van de totale dichtheid. Dit is voornamelijk een gevolg van de extreem hoge dichtheden van het op het sediment levende Wadslakje.

In de middelste twee strata (2-8m) komt de uitheemse soort het muiltje *Crepidula fornicata* regelmatig voor. In het diepste stratum is *Abra alba* de enige overblijvende tweekleppige met slechts 3% van de totale dichtheid.

Tabel 14

De 6 meest dominante soorten (in dichtheden) per stratum in de Kom. Dominanties berekend aan de hand van de gemiddelde waargenomen dichtheid in de monsters uit 1994-2002. Per dominante soort staat het gemiddelde aandeel (%) van de totale dichtheid vermeld.

Kom		<2m	2-5m	5-8m	>8m
Annelida	<i>Aphelochaeta marioni</i>	1%	8%	19%	8%
	<i>Aricidea minuta</i>				5%
	<i>Capitella capitata</i>		4%		
	<i>Lanice conchilega</i>			5%	7%
	<i>Nephtys hombergii</i>				
	<i>Nereis diversicolor</i>				
	Oligochaeta	5%	24%	11%	10%
	<i>Pholoe inornata</i>		4%		
	<i>Platynereis dumerilii</i>		4%		
	<i>Pygospio elegans</i>	1%			
	<i>Scoloplos armiger</i>	1%		7%	8%
	<i>Spiophanes bombyx</i>				5%
	<i>Streblospio shrubsolii</i>				
Cnidaria	Actiniaria			9%	
Mollusca	<i>Abra alba</i>				3%
	<i>Abra nitida</i>				
	<i>Cerastoderma edule</i>	1%			
	<i>Corbula gibba</i>				
	<i>Crepidula fornicata</i>		12%	5%	
	<i>Hydrobia ulvae</i>	89%			
	<i>Mysella bidentata</i>				
	<i>Mytilus edulis</i>				
	Ostreidae				
	<i>Spisula subtruncata</i>				
	<i>Tellinomya ferruginosa</i>				
	Som van de 6 dominante soorten		98%	56%	56%

Temporele trends bij de wormen. Er zijn voor wat betreft de biomassa's en dichtheden van wormen in de Kom geen significante trend gevonden in de data uit 1994-2002 (Tabel 15 en Bijlage 7.3).

Tabel 15

Spearman rank coëfficiënt berekend tussen de wormen dichtheid en biomassa in de Kom en het jaartal. Geassocieerde probabiliteiten zijn ook vermeld, vet afgedrukte voor waarden kleiner dan 0.05 en onderstreept voor waarden tussen 0.05 en 0.10 (zie alinea 3.5.2 voor uitleg)

Diepte	dichtheid		biomassa	
	rs	p	rs	p
0-2 m	0.02	0.96	-0.40	0.23
2-5 m	0.27	0.43	-0.42	0.21
5-8 m	0.47	0.16	0.10	0.77
> 8 m	-0.03	0.92	-0.32	0.35

4.2.4 Synthese van de karakteristieken en trends van het macrobenthos per deelgebied en dieptestratum

Dominante macrobenthische soorten per dieptestratum

Het intergetijde stratum is, in alle deelgebieden, gekenmerkt door een hoge dominantie (ca 90%) van de zes talrijkste soorten. Ter vergelijking vertegenwoordigen de zes talrijkste soorten in de sublitorale strata nooit meer dan 63% van de totale dichtheid.

In het intergetijde stratum van de Kom en Keeten/Zijpe komen hoge dominantie (ca 80%) door wadslakjes (*Hydrobia ulvae*) en relatieve lage aanwezigheid van wormen (8-16%) voor. Het tegenovergestelde patroon is waargenomen in de Monding met een geringe aanwezigheid van wadslakjes (<10%) en een hoge dominantie door de wormen (75%).

Het eerste sublitorale stratum (2-5m) is sterk gedomineerd door de wormen in de Monding en Keeten/Zijpe, en in mindere mate in de Kom waar het muiltje zijn maximum dominantie (12%) bereikt.

De diepere sublitorale strata zijn in de Monding en Keeten/Zijpe gekenmerkt door een sterke afname van de dominantie van de wormen ten gunste van de tweekleppigen (*Abra*, *Corbula*, *Spisula*).

Temporele trends bij de wormen

Zoals eerder vastgesteld door Schaub et al. (2002) was er in de huidige dataset geen aanwijzing voor een toename van de wormen dichtheden of biomassa's in de intergetijde strata. Daarentegen waren potentiële ($p < 0.10$) tot significante ($p < 0.05$) negatieve trends van de wormen dichtheid en biomassa (afname dus) waar te nemen in de Monding (0-2 m en 5-8 m) en Keeten/Zijpe (5-8 m en > 8 m).

4.3 HET MACROBENTHOS IN DE INTERGETIJDSE ZONE, DISTRIBUTIE EN CONTROL

Het macrobenthos van de intergetijdse zone is gekenmerkt door hoge dichtheid, lage biomassa en lage diversiteit ten opzichte van de sub-tidale zone (Alinea 4.1.1).

Deze eigenschappen zijn vaak karakteristiek voor gebieden waar abiotische omstandigheden een effectieve controle uitoefenen op de macrobenthische fauna (Pearson and Rosenberg 1978; Rumohr et al. 1996; Warwick and Clarke 1996).

De intergetijdse zone is inderdaad een zeer veranderlijk biotoop dat een hoge tolerantie en/of opportunistische strategie eist van zijn inwoners. Een cruciale factor in dit gebied is de droogvalduur waarmee bepaald wordt hoe lang de dieren aan atmosferische temperatuur, precipitatie, zonnestraling enz, blootgesteld worden.

De zandhonger oftewel de voortdurende erosie van de platen, tot profijt van de geulen, leidt tot het verdwijnen van gebieden met lange droogvalduur. Dit heeft ongetwijfeld een direct effect op het macrobenthos van het intergetijdse gebied.

Bijgevolg zouden ook steltlopers die op het macrobenthos foerageren, naast het inkrimpen van hun voergebied, ook last kunnen krijgen van geïnduceerde soortverschuivingen binnen de macrobenthische gemeenschap.

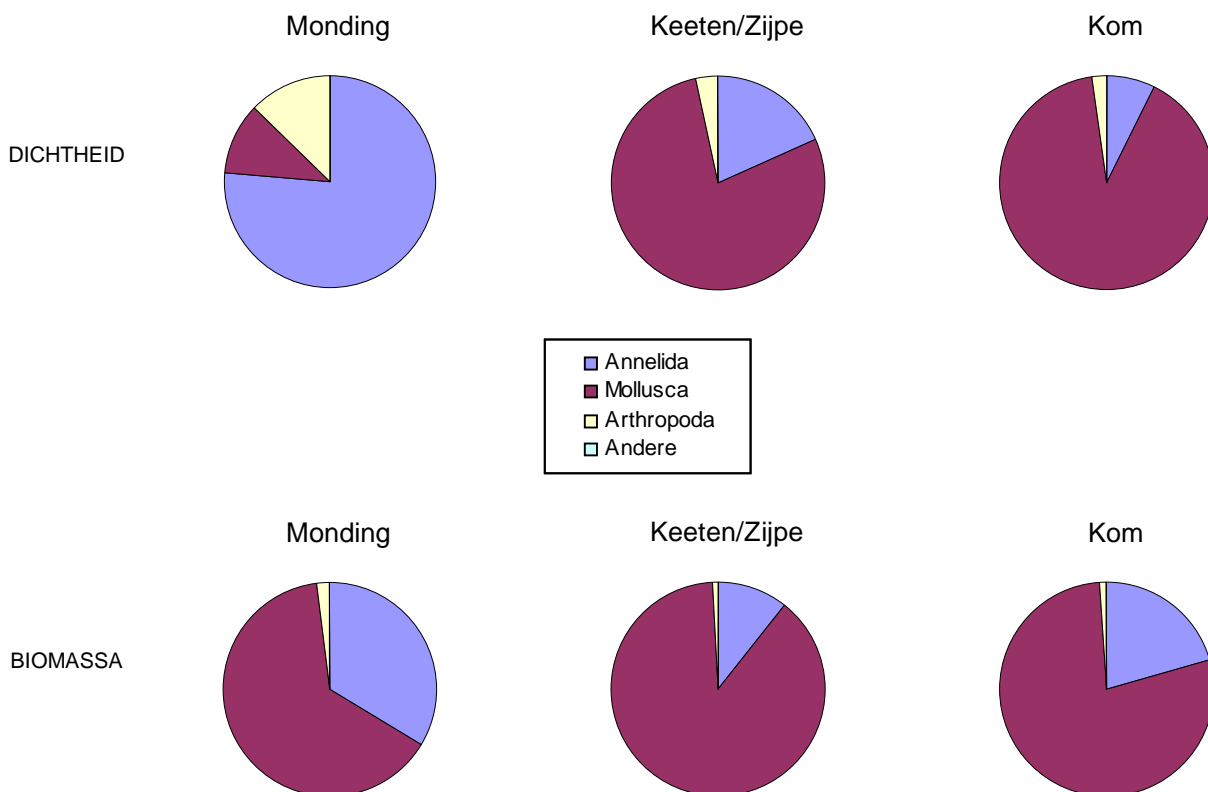
In dit hoofdstuk worden de eigenschappen van het macrobenthos uit de intergetijdse zone verder gedetailleerd. In een tweede deel zijn de relaties tussen het macrobenthos en de omgevingfactoren bestudeerd. Ten laatste is er getracht om een schets te maken van de mogelijke invloed van de doorgaande zandhonger op de steltlopers.

4.3.1 Karakteristieken van het macrobenthos uit de intergetijdse zone.

Taxonomische groepen. Het macrobenthos uit de intergetijdse zone is gekenmerkt door, hoge dichtheden, lage biomassa en diversiteit, en de dominantie door een geringe aantal soorten. Weekdieren, namelijk wadslakjes, domineren de macrobenthos dichtheid in de Kom en Keeten/Zijpe terwijl wormen de talrijkste groep vormen in de Monding (Hoofdstukken 4.1, 4.2 en Figuur 11).

Figuur 11

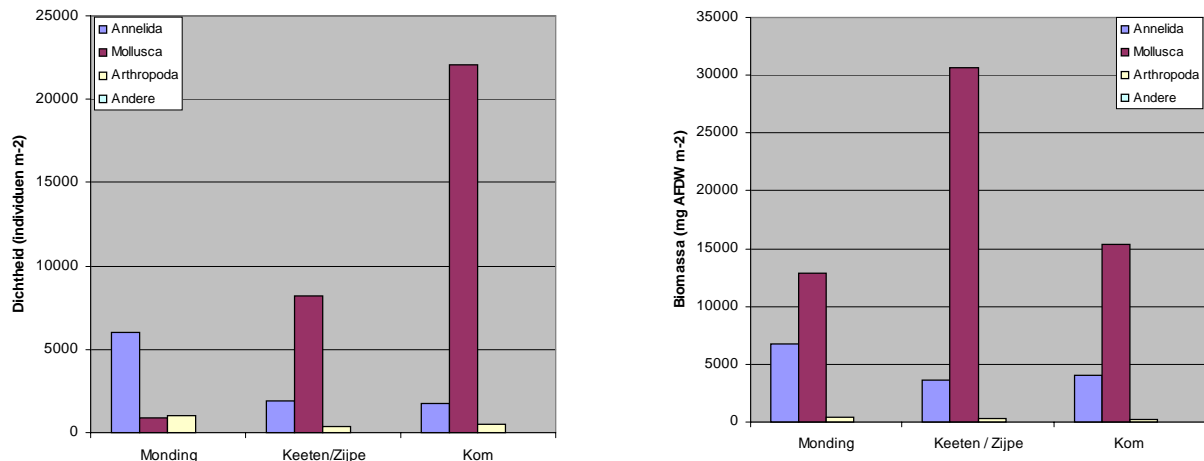
Relatieve contributie van de taxonomische groepen tot de gemiddelde dichtheid en biomassa van het macrobenthos uit de intergetijdse zone in de drie deelgebieden de Monding, Keeten/Zijpe en de Kom.



De taxonomische samenstelling op phylum niveau van de macrobenthos dichtheden lijkt in de monding heel anders dan die waargenomen in Keeten/Zijpe of de Kom (Figuur 11). De in de monding dominante wormen (76%) worden inderdaad in Keeten/Zijpe en de Kom letterlijk vervangen door de weekdieren (80-90%). Wanneer de berekening van de relatieve omvang van de taxa gebaseerd is op de biomassa's, lijken echter de verschillen tussen de deelgebieden veel geringer te zijn (Figuur 11). In de drie deelgebieden vertegenwoordigen de weekdieren tussen 60 en 90% van de biomassa terwijl de wormen tussen 10 en 35% blijven steken.

Figuur 12

Gemiddelde dichtheid ($n\ m^{-2}$) en biomassa ($mg\ ADW\ m^{-2}$) van de taxonomische groepen uit de intergetijdzone in de drie deelgebieden de Monding, Keeten/Zijpe en de Kom.



De gebieden kunnen ook vergeleken worden door middel van de absolute abundantie bereikt door de dominante taxa in de drie deelgebieden (Figuur 12). Sterke gradiënten blijken aanwezig te zijn, zoals de afname in de wormen dichtheden vanuit de Monding richting Keeten/Zijpe en de Kom en de tegenovergestelde trend waargenomen bij de weekdieren. Wat de biomassa's betreft nemen de wormen ook af van de Monding naar de binnenlocaties terwijl de weekdieren biomassa's de hoogste zijn in Keeten/Zijpe.

Individuele soorten.

De gradiënten waargenomen tussen de deelgebieden in de distributie van de twee dominante taxonomische taxa van de weekdieren en de wormen zijn grotendeels te verklaren door enkele individuele soorten (Tabel 16).

Tabel 16

De 6 meest dominante soorten per deelgebied uit de intergetijdzone voor wat betreft Biomassa ($mg\ AFDW/m^2$) en Dichtheid ($ind./m^2$). De gemiddelden zijn berekend uit de waarnemingen van 1994 t/m 2002.

Monding		Keeten/Zijpe		Kom	
	Ind./m ²		Ind./m ²		Ind./m ²
<i>Pygospio elegans</i>	1941	<i>Hydrobia ulvae</i>	8707	<i>Hydrobia ulvae</i>	23659
Oligochaeta	1401	Oligochaeta	573	Oligochaeta	1419
<i>Aphelochaeta marioni</i>	1105	<i>Aphelochaeta marioni</i>	407	<i>Aphelochaeta marioni</i>	350
<i>Scoloplos armiger</i>	632	<i>Pygospio elegans</i>	377	<i>Corophium arenarium</i>	251
<i>Hydrobia ulvae</i>	624	<i>Scoloplos armiger</i>	340	<i>Urothoe poseidonis</i>	224
<i>Urothoe poseidonis</i>	546	<i>Capitella capitata</i>	214	<i>Cerastoderma edule</i>	215
Overig:	2264	Overig:	1514	Overig:	1127
	mg AFDW/m ²		mg AFDW/m ²		mg AFDW/m ²
<i>Cerastoderma edule</i>	11116	<i>Cerastoderma edule</i>	26287	<i>Cerastoderma edule</i>	10033
<i>Arenicola marina</i>	2586	<i>Mya arenaria</i>	4229	<i>Hydrobia ulvae</i>	8950
<i>Nereis diversicolor</i>	1887	<i>Hydrobia ulvae</i>	4133	<i>Arenicola marina</i>	3829
<i>Scrobicularia plana</i>	1624	<i>Arenicola marina</i>	2465	<i>Mya arenaria</i>	622
<i>Lanice conchilega</i>	1437	<i>Littorina littorea</i>	1698	<i>Macoma balthica</i>	399
<i>Macoma balthica</i>	981	<i>Scrobicularia plana</i>	850	<i>Nephtys hombergii</i>	357
Overig:	4861	Overig:	3984	Overig:	1230

De dichtheidgradiënten voor de wormen zijn voornamelijk veroorzaakt door *P. elegans*, de *Oligochaeten* en *A. marioni*. Voor de weekdieren is het *H ulvae* die de sterkste variatie laat zien. Voor de biomassa's zijn de

wormen vooral vertegenwoordigd door *A. marina*, *N. diversicolor* en *L. conchilega* terwijl, de kokkel *C. edule*, de hoofdrol speelt binnen de groep van de weekdieren.

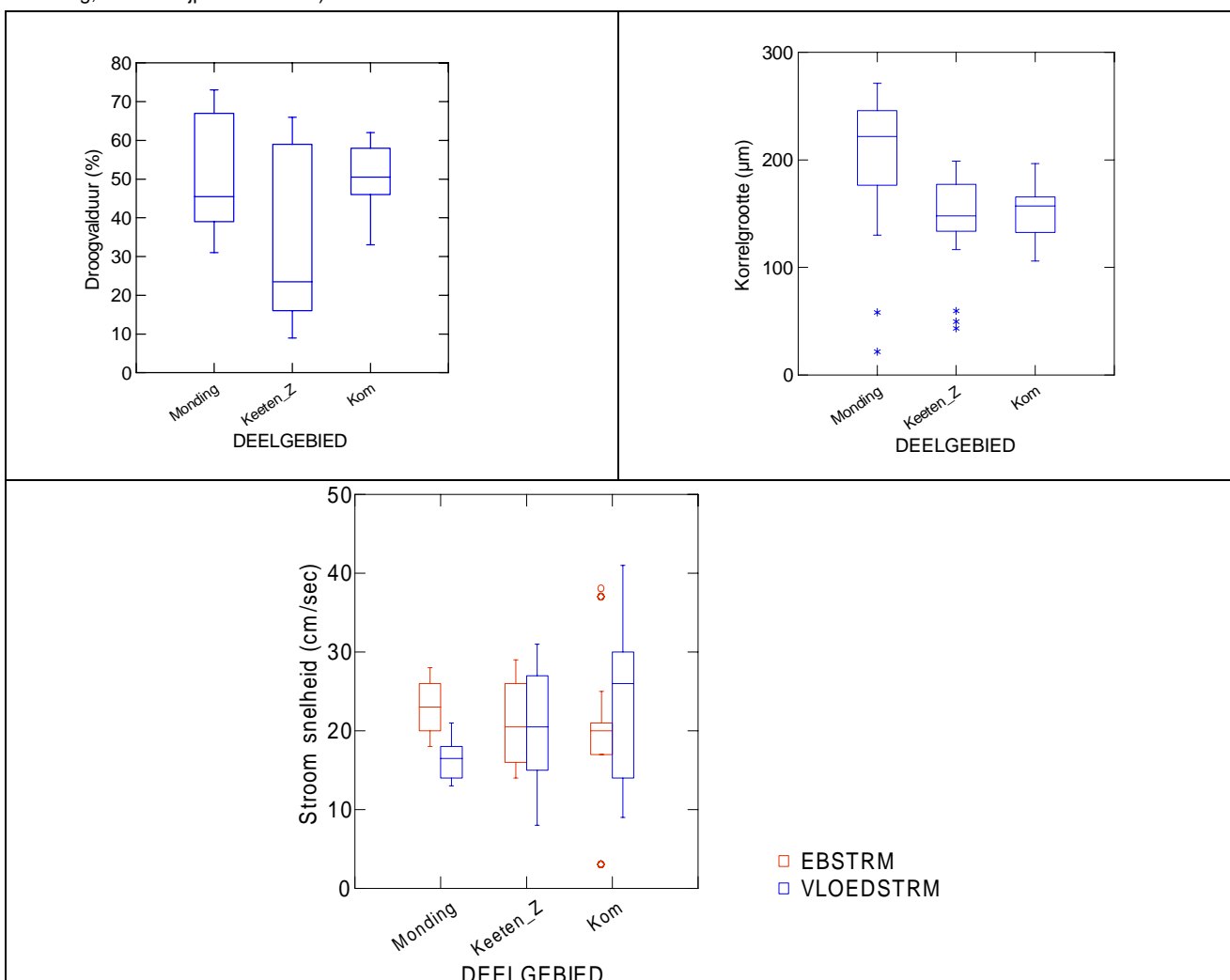
Alle hier genoemde soorten waren al eerder beschreven, door een multivariate analyse in dit rapport (Tabel 8), als karakteristieke soorten voor de intergetijdzone. De soorten die, in de intergetijdzone, het overgrote deel van het macrobenthos vertegenwoordigen (in dichtheid en biomassa) blijken dus ook sterk verbonden te zijn aan deze zone vergeleken met de diepere gebieden.

4.3.2 Omgevingsvariabelen in de intergetijdzone

Er is een keuze gemaakt van relevante factoren met het oog op de effecten van de *zandhonger* op het macrobenthos: de droogvalduur, de korrelgrootte en de stroomsnelheid. Om een multivariate analyse van de koppeling tussen de macrofaunische gemeenschap en de omgevingsvariabelen mogelijk te maken is de dataset beperkt tot de periode 1999-2002 (Zie alinea 3.3.1).

Figuur 13

Droogvalduur (%), Korrelgrootte (mediaan in μm) en vloed- en eb-stroomsnelheden waargenomen in de drie deelgebieden (de Monding, Keeten/Zijpe en de Kom).



De droogvalduur (gemeten in percentage van de getijde-cyclus) varieert tussen 8 en 73% (Figuur 13). De droogvalduur gemeten in Keeten/Zijpe (gem=34,4%) zijn significant lager (Tabel 17) dan die gemeten in de Monding of de Kom (gem=50,4% voor beiden).

De korrelgrootte (mediaan) is meestal binnen de range 100 tot 275 μm (Figuur 13). De korrelgroottes van het sediment in de Monding (gem=209,2 μm) zijn significant hoger (Tabel 17) dan die waargenomen in Keeten/Zijpe (gem=151,1 μm) of de Kom (gem=153,3 μm).

De ebstroom snelheden (Figuur 13) gemeten in de Monding (gem=23,1 cm s⁻¹) zijn hoger (Tabel 17) dan die gemeten in de Kom (gem=18,3 cm s⁻¹). De snelheden gemeten bij Keeten/Zijpe (gem=21,0 cm s⁻¹) zijn niet significant verschillend van die gemeten in de andere twee deelgebieden (Tabel 17).

De vloedstroom snelheden zijn, vergeleken met de snelheden gemeten bij eb, lager in de Monding en hoger in de Kom. Er is in Keeten/Zijpe geen verschil tussen de stroomsnelheden gemeten bij eb en vloed (Figuur 13). De vloedstroom snelheden in de Kom (gem=24,4 cm sec⁻¹) zijn significant hoger (Tabel 17) dan die gemeten in de Monding (gem=16,4 cm sec⁻¹), of in de Kom (gem=20,2 cm sec⁻¹). Het verschil tussen de Monding en de Kom is niet significant.

Tabel 17

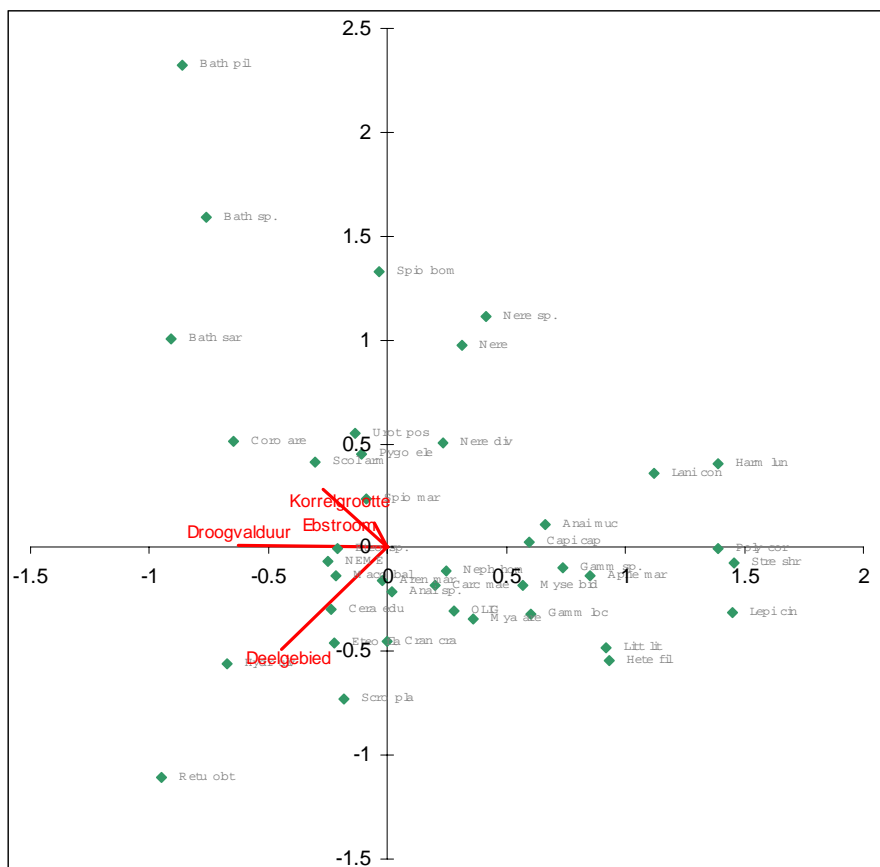
Probabiliteit matrix van gepaarde vergelijkingen (na Bonferoni correctie) tussen Droogvalduur, Korrelgrootte, Ebstroom en Vloedstroom snelheden uit de drie deelgebieden. Significant probabiliteiten (<0.05) zijn vet afgedrukt.

Droogvalduur	Monding	Keeten Zijpe	Korrelgrootte	Monding	Keeten Zijpe
Keeten Zijpe	<0.001		Keeten Zijpe.	<0.001	
Kom	1.000	<0.001	Kom	<0.001	1.000
Ebstroom	Monding	Keeten Zijpe	Vloedstroom	Monding	Keeten Zijpe
Keeten Zijpe.	0.190		Keeten Zijpe.	0.015	
Kom	<0.001	0.069	Kom	<0.001	0.007

4.3.3 Bodemfauna vs omgevingsvariabelen in de intergetijdzone

Figuur 14

Eerste twee ordinatie assen van de correspondentie analyse uitgevoerd op de dichtheden van de macrobenthische soorten uit de intergetijdzone gebieden. Alle soorten zijn weergegeven op het ordinatie plan. De omgevingsfactoren: jaar, seizoen, deelgebied en diepte stratum, meegenomen als passieve variabelen zijn geprojecteerd (rode lijnen) op het ordinatie plan.



Een eerste ordening van de data tot op soortniveau is uitgevoerd met behulp van Correspondentie Analyses (CA) op de dichtheid en biomassa gegevens. Om een optimaal gebruik te maken van de beschikbare meetgegevens zijn de multivariate analyses uitgevoerd op het niveau van de individuele monsterlocaties binnen elk deelgebied.

CA op soorten dichtheden.

Na een selectie van de soorten die tenminste in 5% van alle monsters aanwezig zijn (40 soorten) is de reeks van dichtheden (203 records) log-getransformeerd en onderworpen aan de ordinatie. De omgevingsfactoren (droogvalduur, korrelgrootte en ebstroom) zijn meegenomen als passieve variabelen voor hun weergave op de ordinatie diagram (Figuur 14). Daarbij zijn de deelgebieden gecodeerd als Monding=1, Keeten/Zijpe=2 en Kom=3.

De eerste twee assen van de CA verklaren slechts een vijfde van de hele variatie aanwezig in de data. Niettemin laten de omgevingsfactoren, droogvalduur en korrelgrootte hoge correlatie coëfficiënten zien met de eerste en tweede ordinatie assen (Tabel 18).

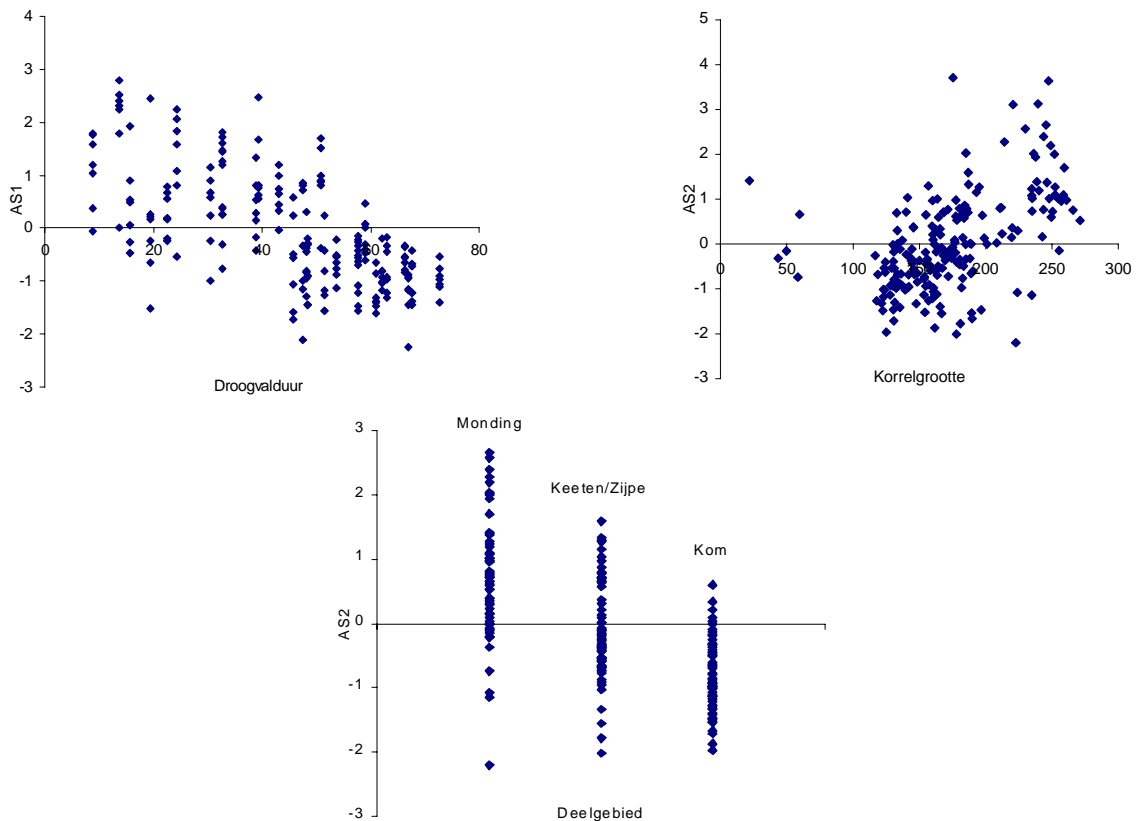
Tabel 18

Correlatie matrix van de ordinatie assen met de omgevingsfactoren in de CA op de dichtheden

	AX1	AX2
Deelgebied	-0.307	-0.669
Korrelgrootte	-0.203	0.563
Ebstroom	0.149	0.380
Droogvalduur	-0.682	0.032

Figuur 15

Scores van de monsterlocaties op de eerste en tweede as van de correspondantie analyse tegen de droogvalduur, de korrelgrootte en de deelgebied indeling.



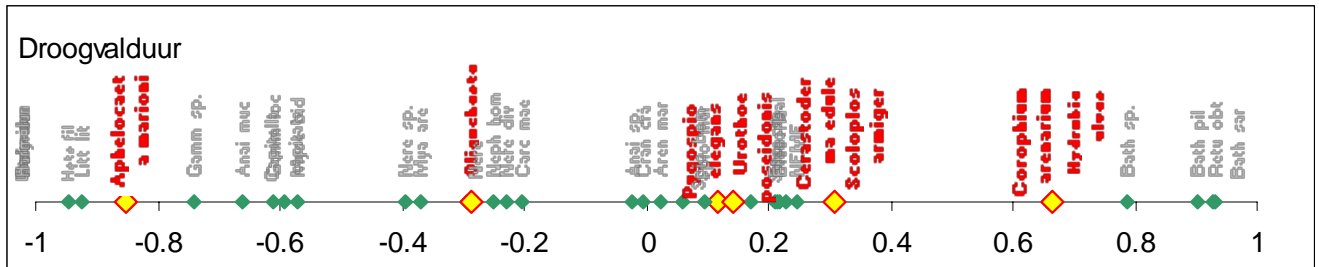
De correspondentie analyse wijst erop dat het systematische deel van de macrobenthos verspreiding, dwz de fractie die geëxtraheerd is door de CA, goeddeels door de korrelgrootte van het sediment, de droogvalduur en de deelgebied indeling wordt bepaald. De contributie van de deelgebied indeling tot de spreiding langs de tweede as (Tabel 18) is hoogwaarschijnlijk te wijten aan de scherpe gradiënt van de korrelgrootte tussen de monding en de andere gebieden (vergelijk Figuur 13 and Figuur 15).

Met het oog op de *zandhonger* problematiek is het relevant om de relatie tussen de macrobenthische soorten en de droogvalduur verder te doorgronden. De locatie van een soort op het ordinatie diagram ten opzichte van een omgevingsvector (rode pijlen in Figuur 14) bevat een stuk informatie over de optimum waarde van de omgevingsfactor voor deze soort. De positie van de soorten langs de omgevingsgradiënt is

berekend door een orthogonale projectie van de coördinaten van de soorten op de omgevingvector (Figuur 16).

Figuur 16

Projectie van de coördinaten van de soorten op de droogvalduur vector uit de CA op de macrobenthos dichtheden in de intergetijde gebied. De dominante soorten uit de drie deelgebieden (top 6 in Tabel 16) zijn extra (gekleurde en vet-afgedrukte namen) gekenmerkt.



In Figuur 16 zijn de soorten geprojecteerd vanuit de ordinatieruimte op de vector droogvalduur. Daarbij zijn de dominante soorten uit de drie deelgebieden (top 6 in Tabel 16) gekenmerkt. De meeste soorten zijn dicht bij de oorsprong van de as (tussen $-0,3$ en $0,3$) geclusterd. Dat betekent dat de distributie van deze soorten in de ordinatieruimte weinig verband houdt met de droogvalduur. Daarentegen komen sommigen soorten op de uiteinden van de vector. Dat is het geval voor de polychaete *Apheloceta marioni* met een optimum voor een korte droogvalduur en de amphipoda *Corophium arenarium*, en de mollusca *Hydrobia ulvae* met een optimum voor een lange droogvalduur.

CA op soorten biomassa's.

Zoals eerder vertoond (zie Figuur 11 en Figuur 12) kan het beschouwen van dichtheden of biomassa leiden tot verschillende representaties van de macrobenthos distributie in de intergetijde gebied. Daarom is de Correspondantie analyse ook uitgevoerd op de macrobenthische biomassa's.

De eerste twee assen van de CA verklaren slechts een vijfde van de hele variatie aanwezig in de data (Figuur 17), en alléén de droogvalduur is goed gecorreleerd met de eerste ordinatie as (Tabel 19 en Figuur 18).

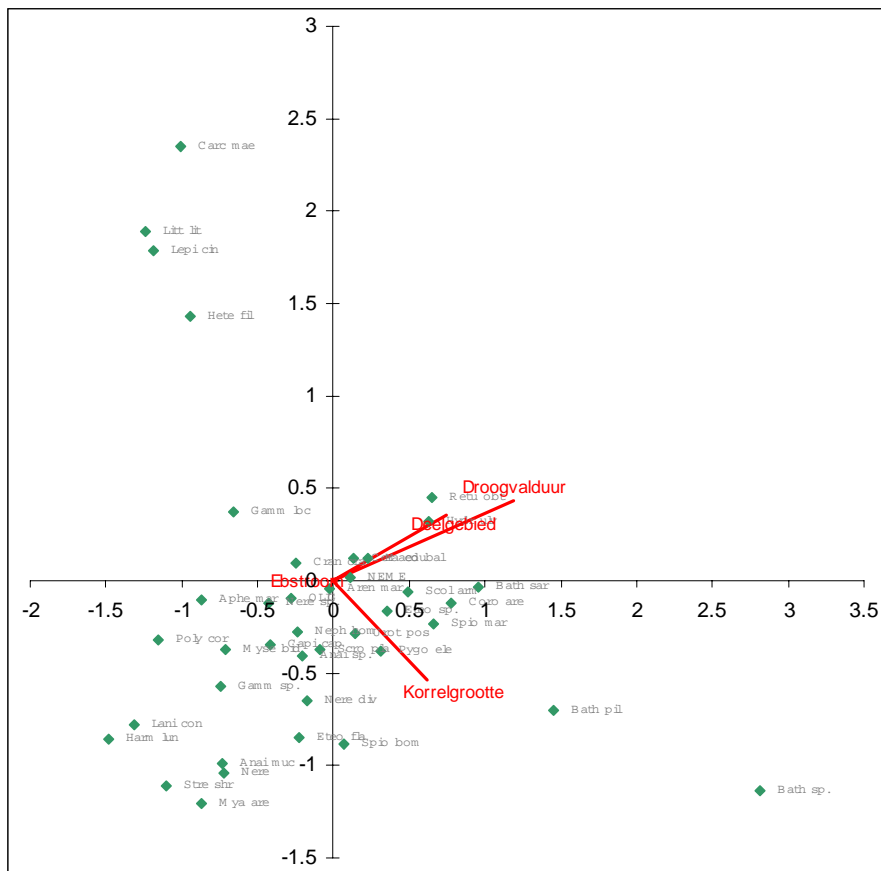
Tabel 19

Correlatie matrix van de ordinatie assen met de omgevingsfactoren in de CA op de dichtheden

	AX1	AX2
Deelgebied	0.240	0.320
Korrelgrootte	0.253	-0.311
Ebstream	-0.149	-0.184
Droogvalduur	0.678	0.163

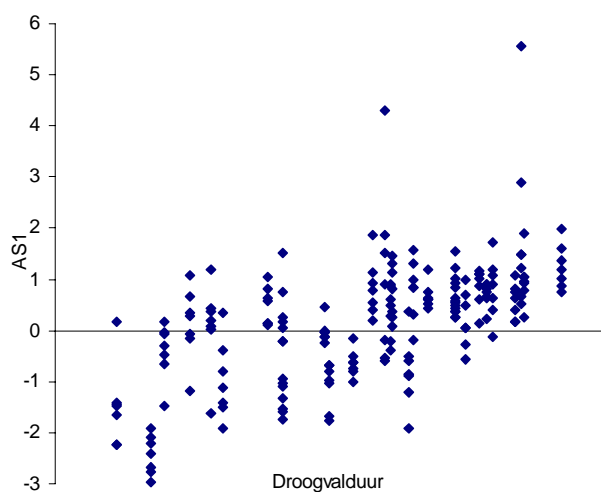
Figuur 17

Eerste twee ordinatie assen van de correspondentie analyse uitgevoerd op de biomassa's van de macrobenthische soorten uit de intergetijd gebied. Alle soorten zijn weergegeven op het ordinatie plan. De omgevingsfactoren: deelgebied, ebstroom snelheid, korrelgrootte en droogvalduur, meegenomen als passieve variabelen, zijn geprojecteerd (rode lijnen) op het ordinatie plan.



Figuur 18

Scores van de monsterlocaties op de eerste en tweede as van de correspondentie analyse tegen de droogvalduur.



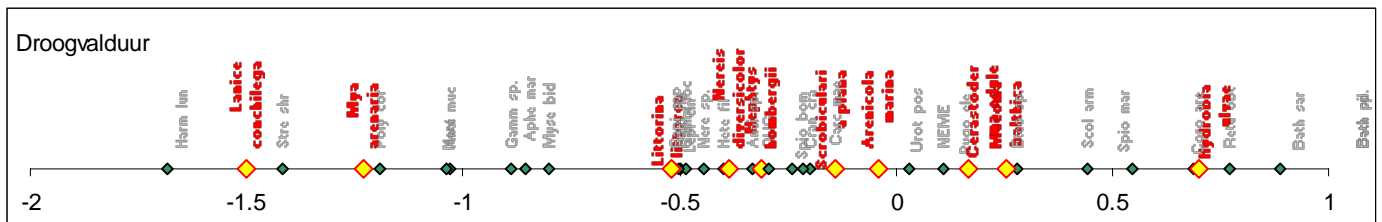
Zoals voor de vorige analyse, gebaseerd op dichtheid, kan de droogvalduur een significante deel van de informatie geëxtraheerd op het ordinatie plan verklaren.

Op soorten niveau kan de projectie van de soorten op de droogvalduur vector gebruikt worden om de optima van de macrobenthos soorten weer te geven (Figuur 19). Zoals voor de analyse op de dichtheden zijn de meeste dominante soorten (op biomassa's) geklonterd rond de oorsprong van de Droogvalduur as. De

polychaeta *Lanice conchilega* en de tweekleppige *Mya arenaria* zijn optimaal vertegenwoordigd bij een korte droogvalduur terwijl *Hydrobia ulvae* een duidelijk preferentie vertoonde voor een lange droogvalduur.

Figuur 19

Projectie van de coördinaten van de soorten op de droogvalduur vector uit de CA op de macrobenthos biomassa's in de intergetijd gebied. De dominante soorten uit de drie deelgebieden (top 6 in Tabel 16) zijn gekenmerkt.



Logistische regressies op een presentie/absentie lijst.

Logistische regressies zijn uitgevoerd voor de presentie van alle soorten in de monsters uit de intergetijd gebied in relatie tot de factoren droogvalduur en korrelgrootte. Soorten met een dichtheid lager dan een individu in de drie steekbuizen van 8 cm doorsnee (oftewel $66,7 \text{ ind m}^{-2}$) zijn beschouwd als absent en krijgen een nul-waarde. Soorten met dichtheden hoger dan $66,7 \text{ ind m}^{-2}$ krijgen een "1" als waarde.

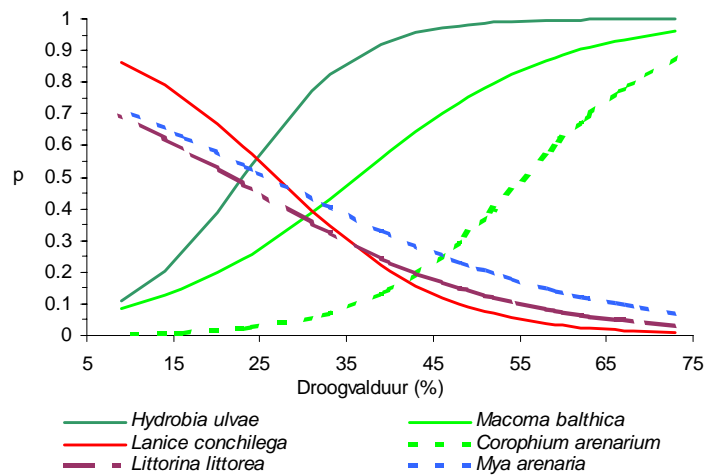
Voor vele soorten kan geen consistente trend tegen de omgevingsfactoren bepaald worden. Bij drie soorten, *H. ulvae*, *M. balthica* en *C. arenarium*, is een positief verband waargenomen met de droogvalduur, terwijl dit negatief is voor drie andere soorten, *L. conchilega*, *M. arenaria* en *L. littorea* (Figuur 20).

Beide soortengroepen komen goed overeen met de groepen bepaald op basis van de projectie van de CA coördinaten van de soorten op de vector droogvalduur (zie Figuur 16 en Figuur 19).

De distributie van sommige soorten vertonen ook een verband met de korrelgrootte: positief voor de isopoda *Bathyporeia sarsi* en *C. arenarium*, is dit verband negatief voor de *Oligochaeta*, de polychaeta *Aphelochaeta marioni* en de gastropoda *Hydrobia ulvae* (Figuur 21). De polychaeta *Spio martinensis* laten een unimodale distributie zien met een optimum voor een korrelgrootte rond $200 \mu\text{m}$.

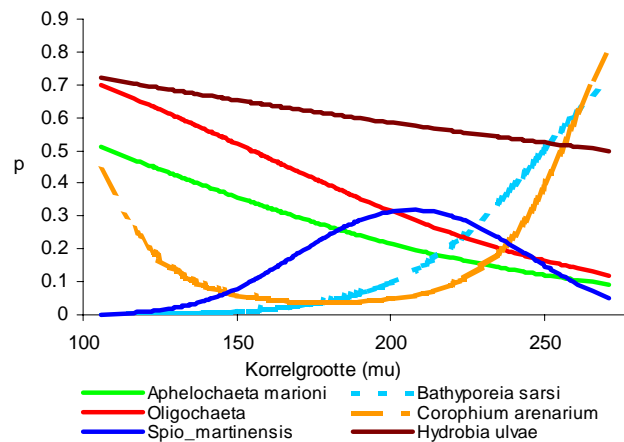
Figuur 20

De middels logistische regressie berekende probabiliteiten van voorkomen van enkele soorten uit de getijd zone, tegen de gradiënt in droogvalduur.



Figuur 21

De middels logistische regressie berekende probabiliteiten van voorkomen van enkele soorten uit de getijde zone, tegen de gradiënt in korrelgrootte.

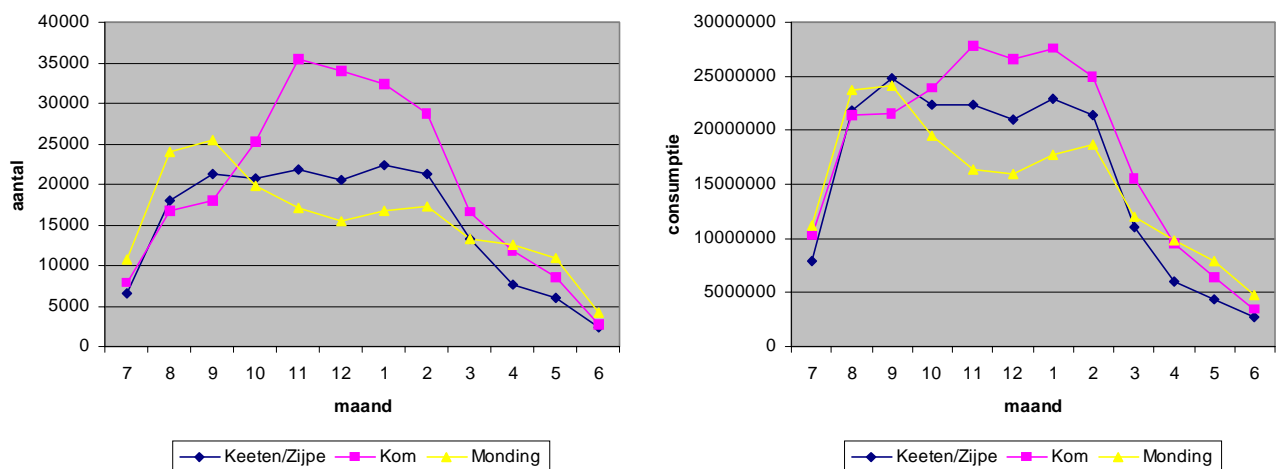


4.3.4 Benthivore vogels

Vogelaantallen en totale consumptie

Figuur 22

Aantalsverloop (links) en consumptie (rechts, in g AFDW) van benthivore vogels in de drie deelgebieden (maandgemiddelden voor de periode 1992-2001). Maanden: 7= juli, 8= augustus



Figuur 22 toont het maandelijks verloop in vogelaantallen en totale consumptie voor de drie deelgebieden. In juli worden alle drie deelgebieden gekenmerkt door lage vogelaantallen. In augustus en september is er duidelijke toename waarneembaar in alle drie deelgebieden, maar het verdere verloop in het najaar en de winter is verschillend.

In Keeten/Zijpe blijven de gemiddelde aantallen min of meer gelijk in de periode september-februari, waarna er een sterke afname is naar de zomer toe.

In de Kom blijven de aantallen toenemen tot november, waarna ze geleidelijk afnemen tot februari en dan fors afnemen naar de zomer toe. In de Kom komen in de winterperiode duidelijk meer vogels voor dan in de andere twee deelgebieden.

In de monding wordt piekaantallen reeds in september waargenomen, waarna een gestage afname volgt gedurende het najaar en de winter. Ook dit deelgebied wordt in het voorjaar en de zomer gekenmerkt door lage aantallen vogels.

De totale consumptie per maand toont een gelijksoortig patroon als de aantallen, maar de verschillen tussen de drie deelgebieden zijn kleiner in vergelijking tot de aantallen.

Uit deze figuren blijkt duidelijk dat de Oosterschelde voornamelijk fungeert als een doortrek- en overwinteringsgebied in het najaar en de winter (periode augustus – februari). Het is deze periode die verder in dit stuk gerelateerd wordt aan de najaarsbiomassa van bodemdieren.

Ruimtelijke distributie van de dominante soorten

Tabel 20

De 10 meest voorkomende benthivore vogelsoorten van Monding, Keeten/Zijpe en Kom (maandgemiddelden (periode augustus – februari) in de periode 1992-2001). Tellingen Rijkswaterstaat. De functionele groep geeft aan of de soort zich in hoofdzaak voedt met schelpdieren dan wel een gemengde prooikeuze kent. Het betreft allemaal steltlopers, op de Bergeend na.

	Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Functionele groep	Gemiddeld
Monding	Scholekster	<i>Haematopus ostralegus</i>	Schelpdiereter	8854
	Bonte Strandloper	<i>Calidris alpina</i>	Gemengde prooikeuze	2915
	Wulp	<i>Numenius arquata</i>	Gemengde prooikeuze	1900
	Rosse Grutto	<i>Limosa lapponica</i>	Gemengde prooikeuze	1597
	Zilverplevier	<i>Pluvialis squatarola</i>	Gemengde prooikeuze	1258
	Kanoetstrandloper	<i>Calidris canutus</i>	Schelpdiereter	1245
	Tureluur	<i>Tringa totanus</i>	Gemengde prooikeuze	385
	Bergeend	<i>Tadorna tadorna</i>	Gemengde prooikeuze	291
	Drieteenstrandloper	<i>Calidris alba</i>	Gemengde prooikeuze	234
	Kluut	<i>Recurvirostra avosetta</i>	Gemengde prooikeuze	154
	Overig			553
Keeten/Zijpe	Scholekster	<i>Haematopus ostralegus</i>	Schelpdiereter	12387
	Kanoetstrandloper	<i>Calidris canutus</i>	Schelpdiereter	2301
	Bonte Strandloper	<i>Calidris alpina</i>	Gemengde prooikeuze	1939
	Zilverplevier	<i>Pluvialis squatarola</i>	Gemengde prooikeuze	1101
	Rosse Grutto	<i>Limosa lapponica</i>	Gemengde prooikeuze	1007
	Wulp	<i>Numenius arquata</i>	Gemengde prooikeuze	944
	Bergeend	<i>Tadorna tadorna</i>	Gemengde prooikeuze	473
	Tureluur	<i>Tringa totanus</i>	Gemengde prooikeuze	210
	Steenloper	<i>Arenaria interpres</i>	Gemengde prooikeuze	166
	Zwarte ruiter	<i>Tringa erythropus</i>	Gemengde prooikeuze	89
	Overig			237
Kom	Scholekster	<i>Haematopus ostralegus</i>	Schelpdiereter	10706
	Bonte Strandloper	<i>Calidris alpina</i>	Gemengde prooikeuze	7423
	Kanoetstrandloper	<i>Calidris canutus</i>	Schelpdiereter	3634
	Wulp	<i>Numenius arquata</i>	Gemengde prooikeuze	2116
	Bergeend	<i>Tadorna tadorna</i>	Gemengde prooikeuze	1384
	Zilverplevier	<i>Pluvialis squatarola</i>	Gemengde prooikeuze	929
	Tureluur	<i>Tringa totanus</i>	Gemengde prooikeuze	527
	Steenloper	<i>Arenaria interpres</i>	Gemengde prooikeuze	226
	Bontbekplevier	<i>Charadrius hiaticula</i>	Gemengde prooikeuze	77
	Rosse Grutto	<i>Limosa lapponica</i>	Gemengde prooikeuze	60
	Overig			124

In Tabel 20 staan per deelgebied (d.i. sektor) de 10 meest dominante, benthivore vogelsoorten met hun gemiddelde maandelijks aantallen uit de najaar- en winterperiode van 1992 tot en met 2001.

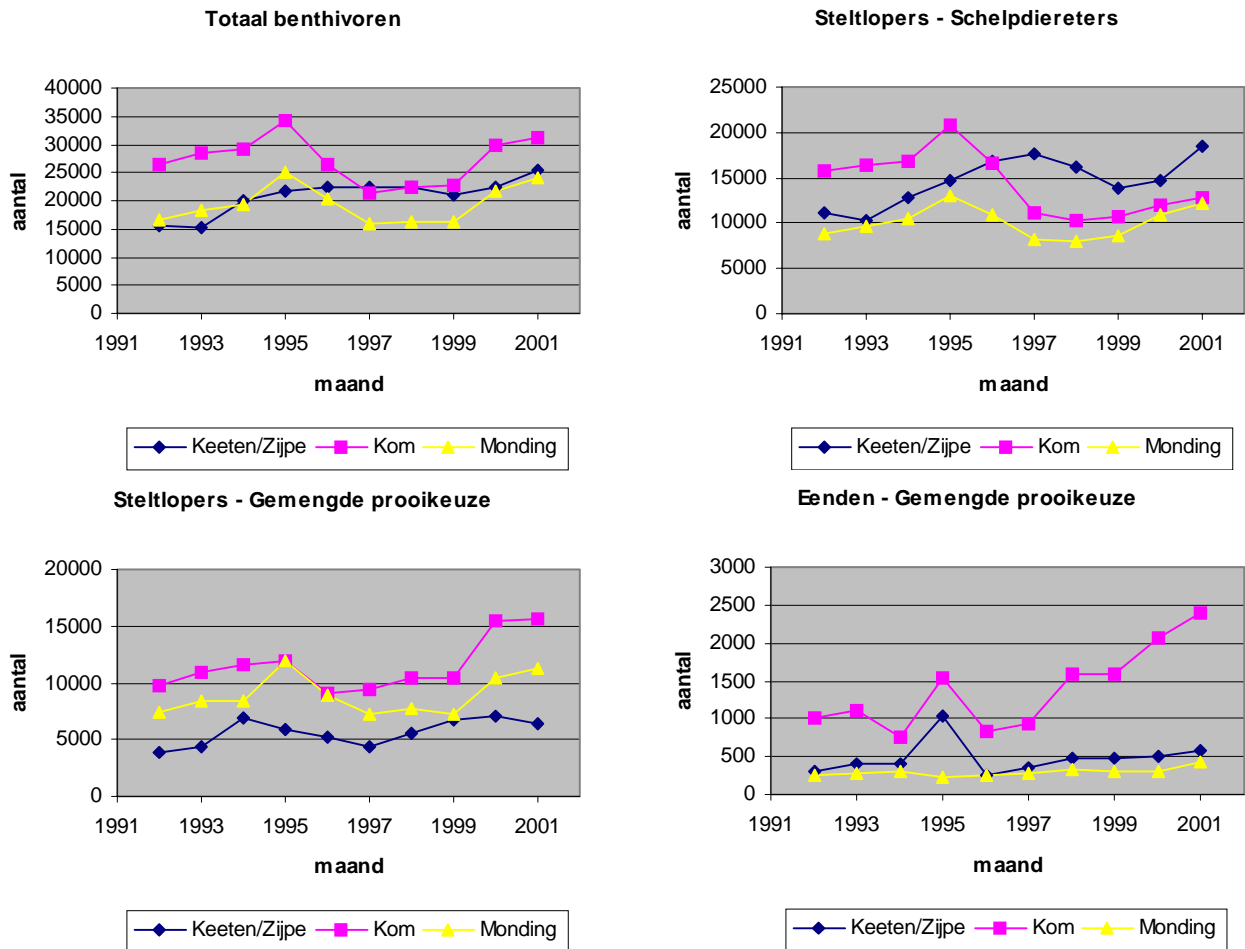
In elk deelgebied is de Scholekster het meest dominant. Wat de overige soorten betreft, zien we duidelijke verschillen tussen de drie deelgebieden. Hierbij zijn monding en Keeten/Zijpe meer gelijkend, terwijl de Kom opvalt door de hoge aantallen Bonte Strandlopers en Bergeenden.

Kanoetstrandlopers, naast Scholekster de enige andere belangrijke schelpdiereter, komt duidelijk meer voor in Kom en Keeten/Zijpe dan in de monding.

Trends in functionele voedselgroepen

Figuur 23

Aantalsverloop van het totaal aantal benthivoren, schelpdieretende steltlopers (Scholekster en Kanoetstrandloper), steltlopers met een gemengde prooikeuze en eenden met een gemengde prooikeuze (Bergeend) in de periode 1991-1992 (gemiddelde gebaseerd op najaar en winter (augustus-februari)).



Figuur 23 geeft het verloop van de aantallen (gemiddelde augustus-februari) weer in de jaren 1992 tot 2001. Tot en met 1995 komen de grootste aantallen benthivore vogels voor in de Kom. Vanaf 1996 worden de verschillen kleiner tussen de drie deelgebieden. Het aantalsverloop is opvallend gelijklopend in de Kom en de Monding. Keeten/Zijpe wordt gekenmerkt door een geleidelijke toename in de aantallen. In 2000 en 2001 zien we een stijging in alle drie de deelgebieden.

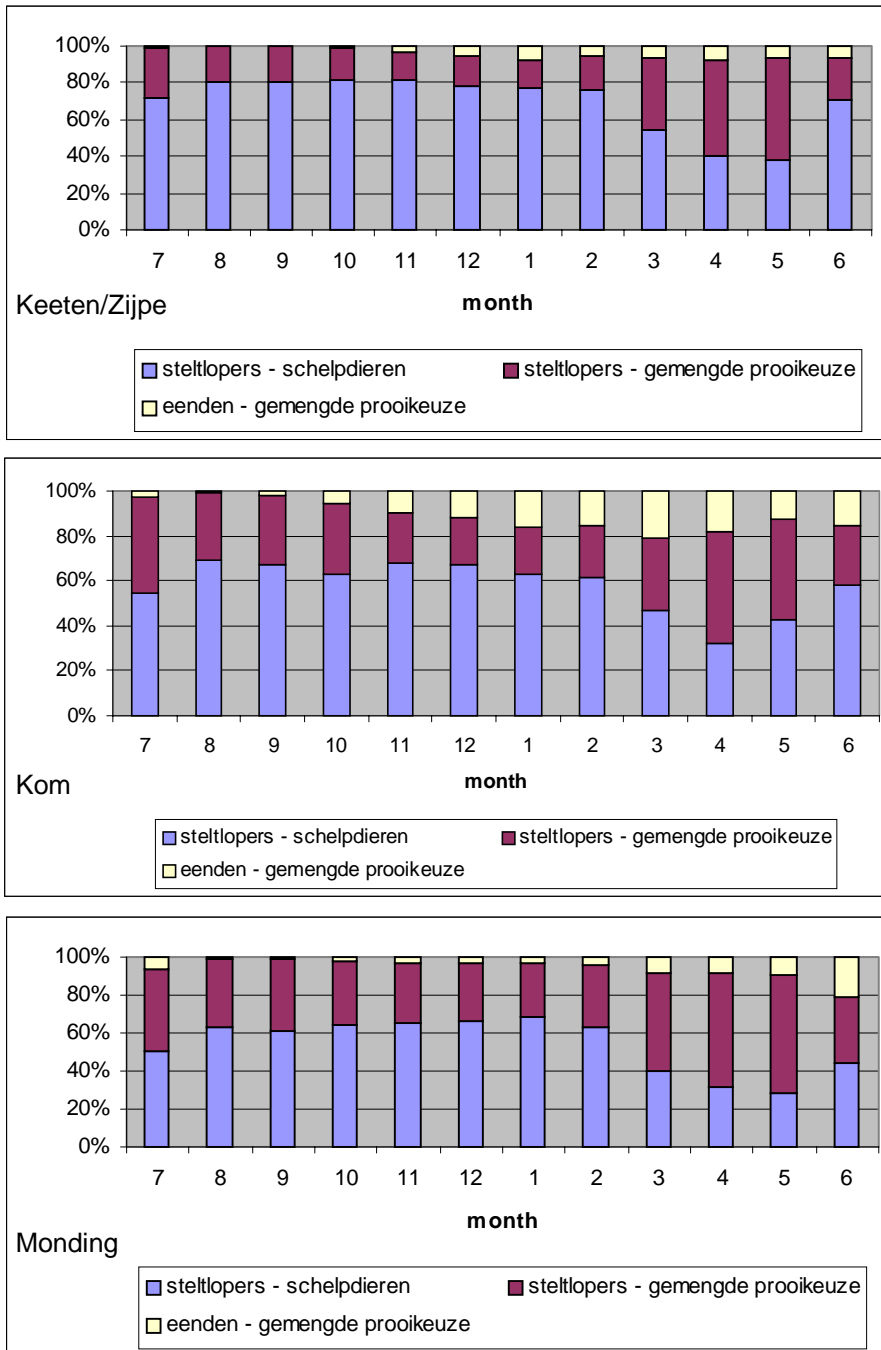
De toename in de aantallen benthivore vogels in Keeten/Zijpe is met name te wijten aan een toename van de aantallen schelpdieretende steltlopers (Figuur 23). Deze groep kent een afname in de Kom, terwijl in de monding de fluctuaties niet zo groot zijn. Opvallend is dat in de Monding de fluctuaties van steltlopers met gemengde prooikeuze een gelijkaardig verloop kennen als de schelpdieretende steltlopers. In de Kom worden vooral in 2000 en 2001 hoge aantallen steltlopers met gemengde prooikeuze waargenomen. Eenden met een gemengde prooikeuze (d.i. Bergeend) kennen een duidelijke toename in de Kom, terwijl in de overige deelgebieden geen duidelijke trend wordt waargenomen.

In conclusie kan gesteld worden dat er geen sprake is van een duidelijke (lineaire) af- of toename in de totale aantallen benthivore vogels in de verschillende deelgebieden. Diverse soorten vertonen wel een afname/toename in deze periode. Zo nemen de aantallen Scholeksters na de laatste strenge winter nogmaals af (na eerdere afnames, zie verder); in de laatste jaren is er wel terug een toename waarneembaar voor deze soort. De samenstelling van de benthivore vogelpopulaties in de drie deelgebieden is verschillend en is ook op een verschillende manier veranderd in de beschouwde periode.

Consumptie per functionele groep

Figuur 24

Relatief aandeel van de verschillende functionele groepen in de drie deelgebieden.

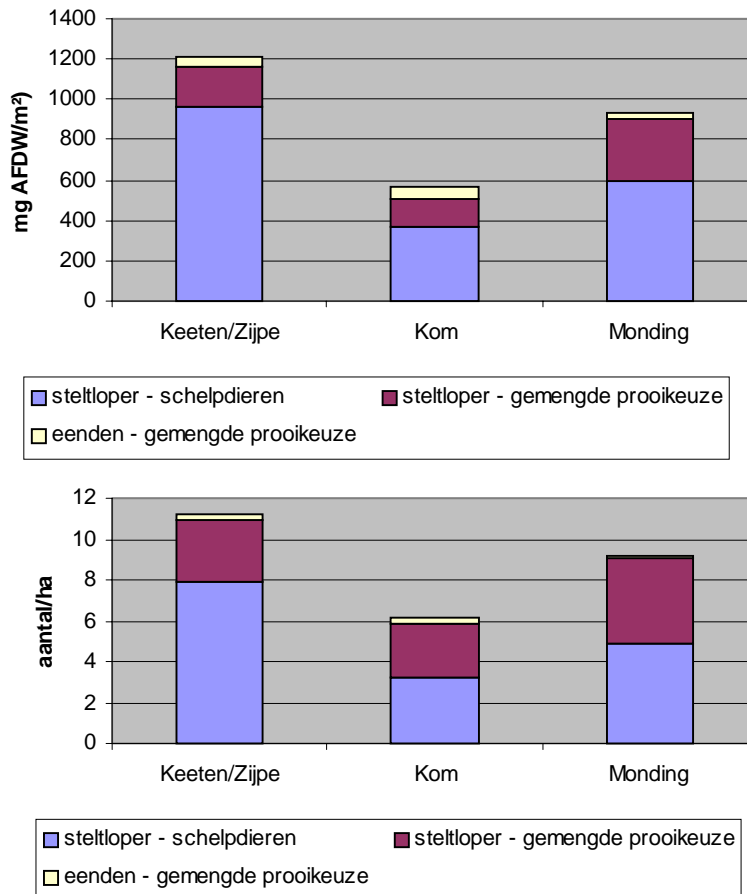


Aantallen zeggen natuurlijk maar weinig over de consumptie van bodemdieren door benthivore vogels. Schelpdieretende stellopers (Scholekster en Kanoetstrandloper) zijn in alle drie deelgebieden dominant wat betreft consumptie (Figuur 24). In Keeten/zijpe nemen ze gemiddeld 69 % (80% in najaar/winter) van de totale consumptie voor hun rekening. In de Kom en Monding is dit iets lager, met respectievelijk 58% (65% in najaar/winter) en 54% (63% in najaar/winter). In de Kom en Monding vormen ook stellopers met een gemengde prooikeuze een belangrijk aandeel in de totale consumptie, en eenden met een gemengde prooikeuze (d.i. Bergeend) nemen in de Kom zo'n 10% voor hun rekening.

Gemiddelde consumptie en bodemdierbiomassa

Figuur 25

Gemiddelde maandconsumptie (boven) en gemiddeld aantal per ha (onder) (berekend voor de periode augustus-februari) in de drie deelgebieden. Per deelgebied wordt onderscheid gemaakt tussen de verschillende functionele groepen.

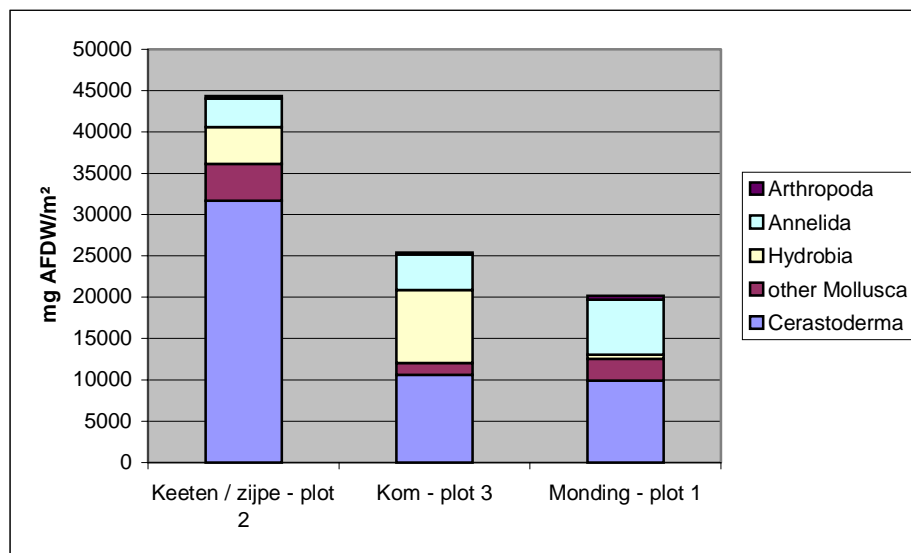


Figuur 25 toont de gemiddelde maandelijkse consumptie per vierkante meter van benthivore vogels in de periode augustus-februari voor de drie deelgebieden. De gemiddelde consumptie varieert tussen ± 600 en 1200 mg AFDW.m-2 en is het laagst in de Kom. In Keeten/Zijpe is de gemiddelde consumptie een factor 2 hoger dan in de Kom, terwijl de consumptie in de monding tussen de twee inzit. Hetzelfde patroon wordt waargenomen voor het gemiddeld aantal vogels per ha, met de kleinste aantallen benthivore vogels geteld per oppervlakte-eenheid in de Kom en de hoogste aantallen in Keeten/Zijpe. Schelpdieretende steltlopers zijn veruit de dominante groep, zowel wat betreft consumptie als aantallen.

De gemiddelde totale bodemdierbiomassa in het najaar wordt weergegeven in Figuur 26. Veruit de hoogste biomassa werd waargenomen in het deelgebied Keeten/Zijpe, wat met name veroorzaakt werd door de hoge biomassa van de kokkel *Cerastoderma edule* (71% van de totale biomassa). In de andere twee deelgebieden varieert de biomassa tussen de 20 en 25 g AFDW.m-2, met een veel kleiner aandeel van de kokkel (30 en 50% in respectievelijk de Kom en de Monding). Het aandeel van de overige Mollusca is relatief gering; enkel het wadslakje *Hydrobia ulvae* komt ook in relatief hoge biomassa's voor in Keeten/Zijpe en de Kom. In dit laatste gebied vertegenwoordigt *Hydrobia* 30% van de totale biomassa. De gemiddelde biomassa aan Annelida is duidelijk lager, maar het relatief belang neemt toe van Keeten/Zijpe naar de monding. In de monding vertegenwoordigen Annelida 33% van de totale biomassa. In de drie deelgebieden zijn Arthropoda van weinig belang in termen van biomassa.

Figuur 26

Gemiddelde najaarsbiomassa (periode 1992-2001) in de drie deelgebieden met aanduiding van het belang van de verschillende taxonomische groepen. De biomassa van de mollusken kokkel *Cerastoderma edule* en wadslakje *Hydrobia ulvae* worden apart vermeld.



Van de aanwezige biomassa bodemdieren wordt gemiddeld 15% tot 30% geconsumeerd door benthivore vogels in de periode augustus-februari (Tabel 21). De predatiedruk is het hoogst in de Monding (30%), en bedraagt ongeveer de helft in Keeten/Zijpe en de Kom. Wanneer we dit opsplitsen naar voedingstypes, dan zien we dat steltlopers met in hoofdzaak een Mollusca dieet eenzelfde patroon volgen, net als de steltlopers met een gemengde prooikeuze. Enkel in de Kom is de consumptie van deze laatste groep relatief gering. Eenden met een gemengde prooikeuze hebben een vergelijkbare, geringe predatiedruk in de drie deelgebieden.

Tabel 21

Het percentage prooidierbiomassa in de bodem in het najaar (mg AFDW/m²) dat gedurende augustus-februari door de verschillende groepen benthivore vogels geconsumeerd wordt. De gebruikte waarden zijn de gemiddelden van najaar 1992 tot en met najaar 2001.

Type	Benthivoren totaal	Steltloper		Eend
Voedsel	totaal	Mollusca	Gemengde prooi	Gemengde prooi
Keeten/Zijpe	18%	18%	17%	3.4%
Kom	15%	20%	8%	2.8%
Monding	30%	30%	27%	2.0%

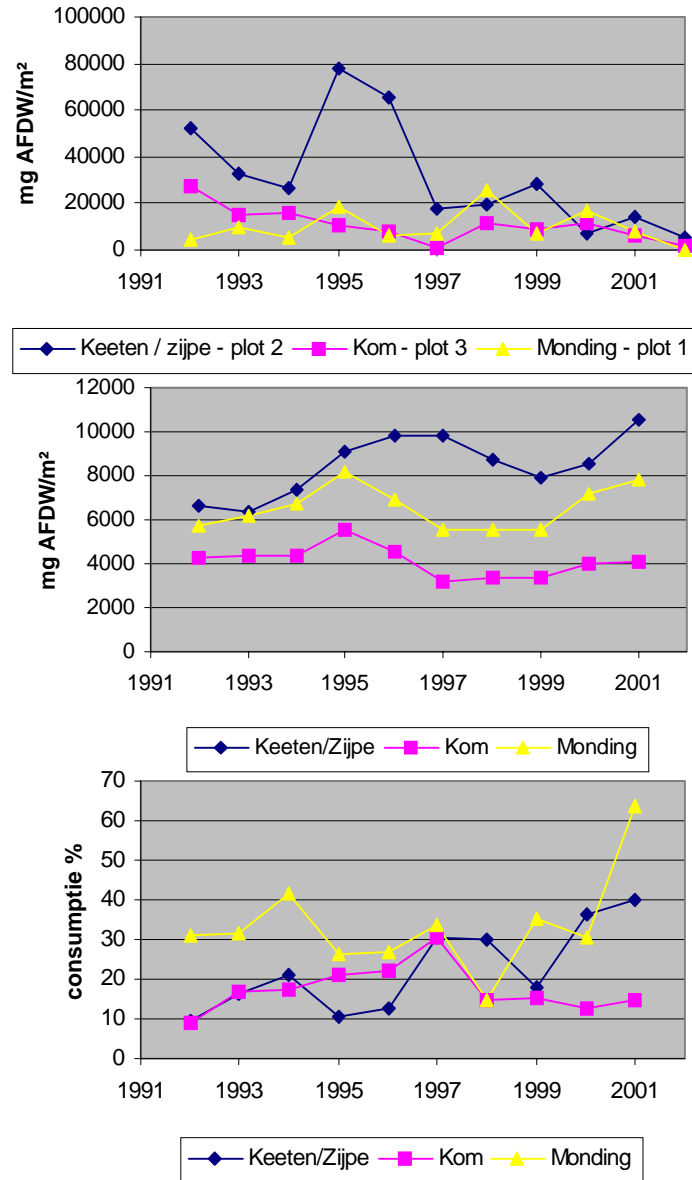
Jaar tot jaar variaties in bodemdierbiomassa, totale consumptie en predatiedruk

De totale biomassa in het intergetijdengebied vertoont grote jaar tot jaar variaties (Figuur 27). In Keeten/Zijpe worden in de begin jaren (1992-1996) hoge biomassa's waargenomen, met een duidelijke piek in 1995 en 1996, waarna een duidelijke afname wordt vastgesteld. In de twee andere deelgebieden zijn de variaties relatief kleiner, en de laatste jaren zijn de biomassa's vergelijkbaar tussen de drie deelgebieden. Deze jaar tot jaar variatie in biomassa weerspiegelt zich uiteraard in een wisselend voedselaanbod voor benthivore vogels, waardoor ook de predatiedruk van jaar tot jaar kan verschillen. Uiteraard speelt ook het aantal overwinterende vogels hierbij een rol. Dit blijkt duidelijk uit Figuur 27 waarin de totale consumptie per vierkante meter en het jaarlijkse percentage van de aanwezige bodemdierbiomassa dat geconsumeerd wordt door benthivore vogels staat weergegeven voor de drie deelgebieden. In Keeten/Zijpe zien we consumptie toenemen met de jaren, terwijl de aanwezige biomassa bodemdieren eerder afneemt. Hierdoor varieert de predatiedruk (predatiedruk) tussen 10% en 40%, met de hoogste waarden in 2000 en 2001. In de Kom is de variatie in predatiedruk het kleinst (10-30%). De eerste jaren zien we een toename, te wijten aan een afname in biomassa bodemdieren. Vanaf 1998 is er een afname in predatiedruk, te wijten aan een verminderde consumptie (lagere aantallen van met name schelpdieretende steltlopers). In de monding

worden sterke schommelingen waargenomen. Het jaar 2001 vormt hierbij een duidelijke uitschieter, met maar liefst 63% van de totale beschikbare biomassa geconsumeerd door benthivore vogels.

Figuur 27

Biomassaverloop bodemdieren (boven), totale consumptie van benthivoren (midden) en predatiedruk door benthivoren (onder) in de verschillende gebieden in de periode 1992-2001. De biomassa bodemdieren geeft de najaarsbiomassa weer, de consumptie en predatiedruk is gebaseerd op gemiddelden voor de periode augustus-februari.

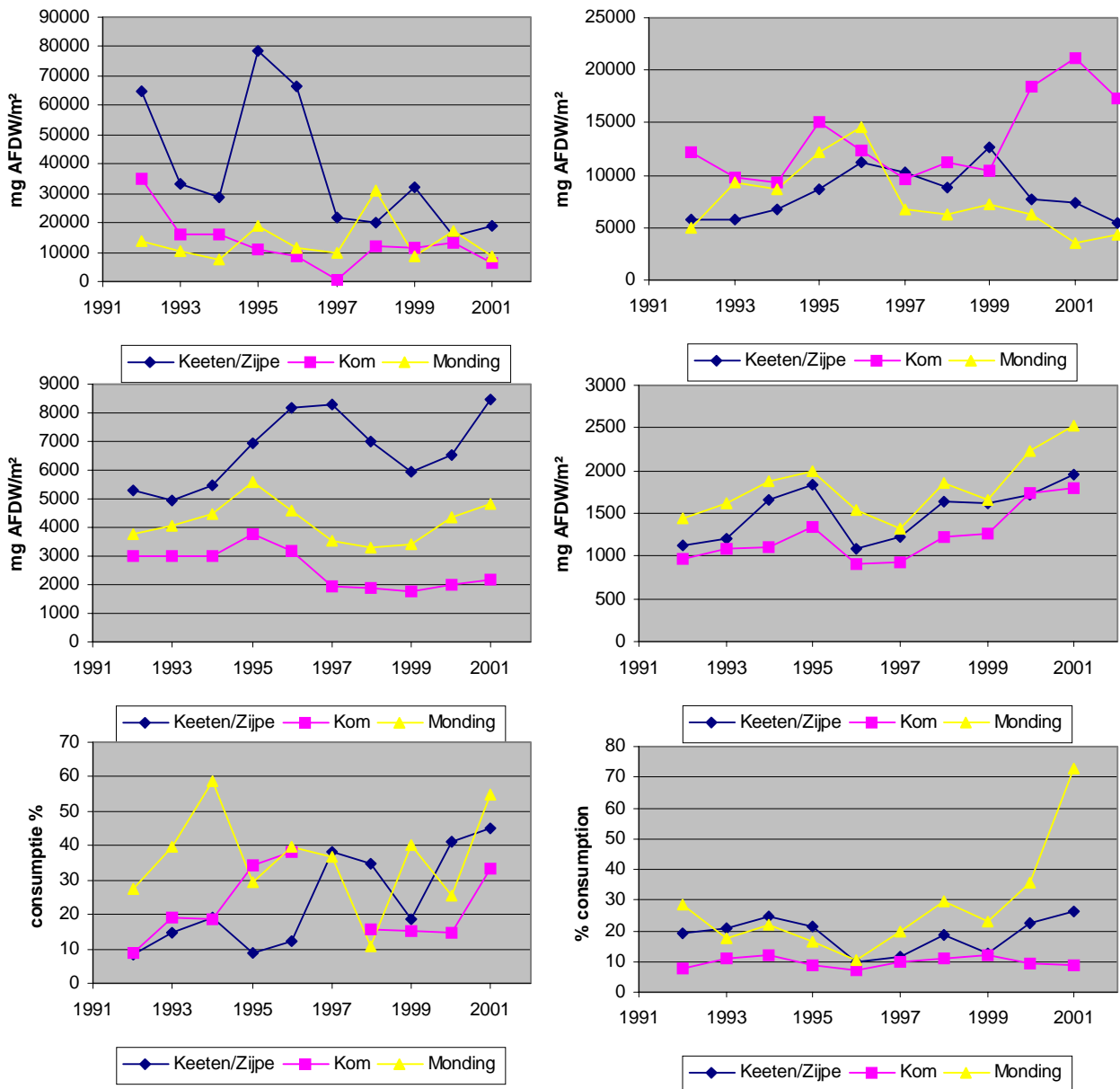


Jaar tot jaar variaties in biomassa van bodemdierendoelgroepen en consumptie en predatiedruk per functionele groep

De benadering gebruikt in de vorige alinea kan ook toegepast worden op functionele groepen in relatie tot hun specifieke prooien. Dit is uitgewerkt voor de schelpdieretende steltlopers in relatie tot de biomassa Mollusca (excl. *Hydrobia*) en voor de benthivoren (eenden en steltlopers) met een gemengde prooikeuze in relatie tot de biomassa overige bodemdieren (*Annelida*, *Hydrobia*, *Arthropoda*) (Figuur 28).

Figuur 28

Biomassaverloop bodemdieren (linksboven Mollusca (excl. *Hydrobia*) en rechtsboven overige bodemdieren (Annelida, Arthropoda, *Hydrobia*)), totale consumptie van benthivoren (linksmidden schelpdieretende steltlopers en rechtsmidden benthivoren met een gemengde prooikeuze) en predatiedruk door benthivoren (linksonder schelpdieretende steltlopers en rechtsonder benthivoren met een gemengde prooikeuze)) in de verschillende gebieden in de periode 1992-2001. De biomassa bodemdieren geeft de najaarsbiomassa weer, de consumptie en predatiedruk is gebaseerd op gemiddelden voor de periode augustus-februari.



Schelpdieretende steltlopers vs Mollusca. De grafieken met betrekking tot de schelpdieretende steltlopers en de biomassa Mollusca tonen eenzelfde patroon als voor de totale benthivore vogelgemeenschap. Dit is niet verwonderlijk aangezien zowel schelpdieretende steltlopers als Mollusca veruit de dominante vertegenwoordigers zijn van respectievelijk de vogelgemeenschap en de benthosgemeenschap. In Keeten/Zijpe zien we na een aantal jaren met zeer hoge biomassa's Mollusca (bijv. 1992, 1995 en 1996) een duidelijke afname in de biomassa. De consumptie van schelpdieretende steltlopers neemt daarentegen toe in de periode 1992-1997. Daarna neemt de consumptie wel wat af maar neemt terug toe in 2001. Dit resulteert in een duidelijk toenemende trend in predatiedruk in Keeten/Zijpe.

In Monding en Kom zien we een gelijklopend consumptiepatroon, maar het patroon is meer uitgesproken in de Monding. De consumptie in de periode 1991-1995 neemt toe (Monding) of blijft gelijk (Kom), waarna in beide deelgebieden een geleidelijke afname wordt waargenomen. In 2000 en 2001 is er terug een lichte toename in de consumptie. De predatiedruk is zeer variabel in deze twee deelgebieden. In de monding

variëert de predatiedruk tussen 10 en 60 %, zonder duidelijke trend. In de Kom is de consumptiedruk minder variabel (10-40%). In 1997 werden er in de Kom nauwelijks Mollusca aangetroffen, wat theoretisch gezien geresulteerd zou hebben in een consumptie van 300%.

Benthivore vogels met gemengde prooikeuze vs overige bodemdieren. De biomassa van de overige bodemdieren (Annelida, *Hydrobia*, Arthropoda) vertoont een wisselend patroon in de drie deelgebieden (Figuur 28), maar de variaties zijn minder groot dan voor de biomassa Mollusca. In de Kom zien we vooral in 2000 en 2001 hoge biomassa's, terwijl in Monding en Keeten/Zijpe juist lage biomassa's worden waargenomen in beide jaren.

De consumptie kent daarentegen een meer gelijklopend patroon in de drie deelgebieden, met gemiddeld gesproken een toename in consumptie in alle drie de gebieden. De toename is het minst duidelijk in Keeten/Zijpe. De predatiedruk is duidelijk minder variabel dan voor schelpdieretende steltlopers. In de Kom is de predatiedruk het laagst ($\pm 10\%$) en weinig variabel. In Keeten/Zijpe variëert de predatiedruk tussen 10 en 28%. De predatiedruk is het hoogst in de Monding (10-35%), met in 2001 een uitschieter naar 70%.

4.3.5 Synthese over de distributie en controle van het macrobenthos in de intergetijdgebieden

Karakteristieken van het macrobenthos uit de intergetijdgebieden. De wormen, die 80% van de macrobenthos dichtheid in de monding voor hun rekening nemen, worden in Keeten/Zijpe en de Kom, letterlijk vervangen door de weekdieren die 80% van de macrobenthos dichtheid vertegenwoordigen. Op biomassa basis vormen de weekdieren 60 tot 90% van de macrofauna tegenover 10 tot 35% voor de wormen.

Op het niveau van de soorten is een tiental soorten verantwoordelijk voor het overgrote deel van de macrobenthos dichtheden en biomassa's (zie Tabel 16). Bovendien, uit de multivariate analyse onder alinea 4.1.2 bleken deze soorten in de intergetijdgebieden hun optimum te vinden.

Bodemfauna vs omgevingsvariabelen in de intergetijdzone. Door het gebruik van de macrobenthos observaties op het niveau van de individuele monsterlocaties (zie Materiaal en methode, alinea 4.3.3) is er een grote hoeveelheid aan ruimtelijke variatie (binnen elk deelgebied) meegenomen in de analyses. Dit zou grotendeels de matige representativiteit van de huidige analyses (<20%) kunnen verklaren. Niettemin, de omgevingsfactoren, korrelgrootte en hoofdzakelijk de droogvalduur, konden een significant deel van de ordinatie verklaren.

Op het niveau van de soorten bleek de distributie van de meeste dominante soorten nauwelijks beïnvloed te zijn door de droogvalduur. Nogmaals, de ordinatie kon slechts een kleine fractie van de totale variatie verklaren, zodat dit laatste resultaat niet gebruikt kan worden om harde conclusie te trekken. Daarentegen, was er voor de distributie van een paar soorten wel een verband gevonden met de droogvalduur. Bovendien kwam deze soortenselectie overeen met die gemaakt middels een logistiek regressie

Korte droogvalduur bleek gunstig te zijn voor de polychaeten *Aphelochaeta marioni* en *Lanice conchilega* en de tweekleppige *Mya arenaria* en de gastropoda *Littorina littorea*. Terwijl de amphipoda *Corophium arenaria*, de tweekleppige *Macoma balthica* en de gastropoda *Hydrobia ulvae* een duidelijk preferentie vertoonden voor een lange droogvalduur.

De distributie van sommige soorten bleek ook sterk af te hangen van de korrelgrootte. Er waren drie soorten (of taxa) met affiniteit voor fijn zavel tot fijn zand: *Oligochaeta*, *Hydrobia ulvae* en *Aphelochaeta marioni*. Daarentegen lieten vier soorten een preferentie voor zandige bodems zien: *Bathyporeia sarsi* en *B. pilosa*, *Urothoe poseidonis* en *Scoloplos armiger*.

De huidige macrobenthische dataset toonde een grote (stochastische?) variabiliteit op de schaal (individuele monsterlocaties) waar de relevante informatie zou moeten zitten. Desondanks wees deze studie duidelijk de gevoeligheid van de intertidale gemeenschap voor variatie in de omgevingsfactoren aan. De dominante soorten uit het intergetijdgebied blijken sterk gebonden te zijn aan dit biotoop en sommige soorten hebben duidelijk voorkeuren voor een bepaalde droogvalduur en/of korrelgrootte. Daaruit kan geconcludeerd worden dat de huidige voortdurende afname in de droogvalduur met als eindbestemming het verdwijnen van grote delen van het intergetijdgebied een directe dreiging betekent voor dit specifieke deel van het ecosysteem.

De benthivore vogels

- het totaal aantal benthivore vogels dat gebruik maakt van het intergetijdgebied van de drie onderzochte deelgebieden in de Oosterschelde (Keeten/Zijpe, Kom en Monding) vertoont in de periode 1992-2001 geen duidelijke (lineaire) trend. Tussen de 60000 en 80000 vogels werden gemiddeld (gemiddelde van de maanden augustus t/m februari) in die periode geteld. De aantallen nemen gemiddeld toe in de periode 1992-1995, waarna een afname wordt vastgesteld. In 2000 en 2001 is er terug een duidelijke toename. Wel zijn er duidelijke toe- en/of afnames van verschillende soorten en vertonen de verschillende functionele

groepen verschillende trends tussen de drie deelgebieden. Vooral wat betreft schelpdieretende steltlopers zien we een toename in Keeten/Zijpe (zowel Scholekster als Kanoetstrandloper), terwijl in de Kom er sprake is van een afname (vooral Scholekster). De piekjes die in het seizoen 1995 worden waargenomen zijn te verklaren door het effect van de strenge winter, welke een influx van vogels (oa. Scholekster) veroorzaakte uit het noorden (oa. Waddenzee). In de Kom zien we dan weer een duidelijke toename van benthivore eenden met een gemengde prooikeuze (Bergeend). Opgemerkt dient te worden dat hier geen analyse gemaakt is voor de volledige Oosterschelde, omdat het middengebied niet is meegenomen.

- In termen van consumptie vormen de schelpdieretende steltlopers (scholekster, kanoetstrandloper) de belangrijkste groep. De scholekster is hiervan veruit de meest dominante soort.
- In het najaar en de winter (augustus t/m februari) varieert de totale maandelijkse consumptie tussen 600 en 1200 mg AFDW.m⁻². De consumptie is het hoogst in Keeten/Zijpe, het laagst in de Kom.
- In termen van predatiedruk betekent dit dat in de drie deelgebieden gemiddeld voor de periode 1992-2001 tussen 15% en 30% van de beschikbare bodemdierbiomassa in het najaar geconsumeerd worden door benthivoren. In de Kom (15%) en Keeten/Zijpe (18%) is de predatiedruk duidelijk lager dan in de Monding (30%).
- De jaarlijkse variatie in predatiedruk is echter veel groter. In Keeten/Zijpe zien we een duidelijke toename van de predatiedruk met de jaren, van 10-20% in de beginjaren naar 40% in de laatste twee jaren. In de Kom is de variatie in predatiedruk het laagst (10-30%), terwijl in de Monding grote schommelingen worden waargenomen (15-63%).
- Als we enkel kijken naar schelpdieretende steltlopers en hun belangrijkste prooi (Mollusca, excl. *Hydrobia*), dan zien we dezelfde patronen als voor de totale benthivoren, maar de predatiedruk is duidelijk hoger, maar ook zeer variabel.

De conclusies moeten wel met de nodige voorzichtigheid geïnterpreteerd worden. Zowel wat de vogels betreft als wat de bodemdieren betreft gaan we uit van een aantal aannames. Vooreerst wordt er van uit gegaan dat de vogels die bij hoog water geteld worden ook bij laagwater in het desbetreffende gebied (sector) zullen foerageren. Ondanks het feit dat hierover heel wat bekend is, zijn andere verplaatsingen tussen de hoogwatervluchtplaatsen en de foerageergebieden niet volledig uit te sluiten.

De bodemdierbiomassa die op de 10 BIOMON-locaties in een deelgebied bepaald wordt, wordt geacht representatief te zijn voor dat volledige deelgebied (zie verder). Verder zijn de analyses gebeurd op de totale aanwezige biomassa bodemdieren, wat niet overeenkomt met de werkelijk beschikbare biomassa voor benthivore vogels. Deze zal vermoedelijk lager zijn, omwille van het feit dat niet de volledige fractie van de bodemdieren oogstbaar is.

De analyses zijn uitgevoerd op deelgebiedniveau en geven geen integraal beeld voor de volledige Oosterschelde, omdat het volledige middengebied niet is meegenomen. Bult et al. (2000) hebben op basis van uitgebreide schelpdiergegevens (RIVO survey) en de evolutie in aantallen Scholeksters een meer compleet beeld kunnen schetsen over de relatie tussen schelpdierbestanden (met name de kokkel) en de evolutie in de aantallen Scholeksters in de Oosterschelde.

De gemiddelde consumptie in de verschillende deelgebieden vertoont een verschillend patroon in de drie deelgebieden. In het begin van de waarnemingen is de gemiddelde consumptie per vierkante meter min of meer gelijk in de drie deelgebieden. In de tweede helft van de waarnemingsperiode zien we grotere verschillen in de gemiddelde consumptie. Dit is te wijten aan een duidelijke toename van de consumptie per vierkante meter in Keeten/Zijpe, en een daling in de consumptie in de Kom. De vraag is nu of dit verschil kan gerelateerd worden aan een verandering in bodemdierbiomassa in deze twee deelgebieden. Een duidelijke relatie is echter niet vast te stellen. Wel zien we dat de hogere biomassa's bodemdieren (Mollusca) in Keeten/Zijpe in de beginjaren van de studieperiode samenvallen met een toename van de consumptie, terwijl de afname in biomassa in de Kom gepaard gaat met een afname in consumptie. In Keeten/Zijpe blijft de consumptie relatief hoog in de periode 1997-2001, ondanks het feit dat de biomassa bodemdieren in die periode duidelijk afneemt. Dit leidde tot een duidelijke toename in predatiedruk. In de Kom is relatief gezien de variatie in biomassa het kleinst, wat ook het geval is voor de consumptie.

Opvallend is de relatief hoge predatiedruk door benthivore vogels op de aanwezige bodemdierbiomassa. De door Bult et al. (2000) berekende predatiedruk van Scholeksters op de aanwezige kokkelbiomassa (RIVO data) in de Oosterschelde is weliswaar hoger maar ligt wel in dezelfde range. Kokkels omvatten niet de totale voedselbehoefte van deze soort, maar vormen in de Oosterschelde wel veruit de belangrijkste voedselbron. Voor de Scholekster is het bekend dat deze soort ook van andere soorten bodemdieren gebruik maakt (bijv. *Macoma*, *Nereis*, *Arenicola*) en eveneens voedsel zoekt in de omliggende binnendijkse gebieden, maar dit laatste lijkt van ondergeschikt belang te zijn.

De hier waargenomen patronen weerspiegelen een relatief korte periode van een trend die reeds midden jaren tachtig is ingezet na het tot stand komen van de stormvloedkering en het sluiten van delen van de Oosterschelde. Vooral voor de Scholekster is in deze periode een duidelijke afname waargenomen, die gerelateerd wordt aan een afname in voedselaanbod (Bult et al., 2000). Naast het verdwijnen van de intertidale mosselbanken is het vooral de afname in de aanwezige kokkelbestanden die in verband gebracht worden met de afname in Scholeksters.

Het is belangrijk de bovenstaande resultaten en conclusies te kaderen binnen een aantal trends die zich voordoen in de Oosterschelde sinds de bouw van de stormvloedkering:

- verkleining areaal intergetijdengebied
- hoogteligging (en daarmee de droogvalduur) van de platen
- toename Japanse Oester

Na de gedeeltelijke afsluiting van de Oosterschelde is een deel van het sediment van de platen in de geulen verdwenen (de zogen. zandhonger). Dit heeft echter nog niet geleid tot een significante afname in areaal. Het effect op beschikbare biomassa bodemdieren in relatie tot het voorkomen benthivore vogels is dan ook waarschijnlijk verwaarloosbaar.

De gemiddelde hoogteligging en daarmee de droogvalduur van het intergetijdengebied is afgenomen in de Oosterschelde. Dit kan zowel een gevolg hebben op de samenstelling en biomassa van bodemdieren, als op de beschikbaarheid van foerageergebied. Voor een foeragerende steltloper is niet alleen de hoogteverdeling van het plaatoppervlak van belang (bepaalt de foerageerduur en –dichtheid), maar ook de aantallen bodemdieren en de verdeling over de platen. Bodemdieren komen niet homogeen voor op het intergetijdengebied en doorgaans worden de hoogste biomassa's aangetroffen rond NAP of iets daaronder. Sommige soorten (bijv. *Lanice*) komen typisch voor laag in de getijdzone, terwijl andere soorten juist hoog in de getijdzone voorkomen (bijv. *Hydrobia*). Een verlaging van de platen kan dan ook leiden tot een verandering in samenstelling en biomassa van de bodemdieren. Een mogelijk effect is dan ook niet uit te sluiten, maar de grootte van het effect is momenteel nog onbekend. Als de lage biomassa's bodemdieren die de laatste jaren waargenomen worden structureel zijn en het proces van verlaging zich voortzet, zal dit waarschijnlijk wel tot een voedseltekort voor benthivore vogels leiden.

Naast deze mogelijke lokale effecten dienen uiteraard ook regionale populatietrends en klimatologische omstandigheden (bijv. effect van strenge winters) meegenomen worden wil men een goede inschatting krijgen van de effecten van locale factoren.

4.4 OPVALLENDE UITHEEMSE SOORTEN

Er is wat meer in detail gekeken naar de ontwikkeling van de meeste opvallende uitheemse soorten in de Oosterschelde, te weten *Crassostrea gigas* (Japanse oester, sinds de jaren '70 in de Oosterschelde), *Crepidula fornicata* (Muiltje, sinds eind 19de eeuw in Nederland), *Corbula gibba* (Korfschelp, na ±1986 in de Oosterschelde) en *Ensis arcuatus* var. *directus* (Amerikaanse zwaardschede, sinds ±1980).

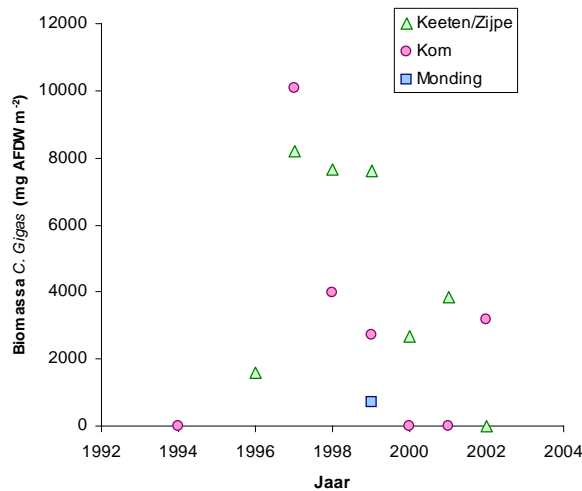
4.4.1 Trends in de uitheemse soorten

De Japanse oester (*Crassostrea gigas*) is rond 1970 ingevoerd uit Japan als vervanger van de door koude winters en virussen geteisterde inheemse Platte oester (*Ostrea edulis*). Sinds 1976 komt de soort ook wild voor. Met name de laatste tien jaar heeft het areaal aan oesterbanken zich in het littorale gebied uitgebreid (Kater and Baars 2003).

Zoals eerder opgemerkt in (Schaub et al. 2003) is de huidige monstermethode niet optimaal voor grote macrobenthossoorten zoals *Crassostrea gigas*. Dat is waarschijnlijk waarom er, in de BIOMON gegevens, geen significante toename van de oester dichtheid of biomassa waargenomen werd (Figuur 29).

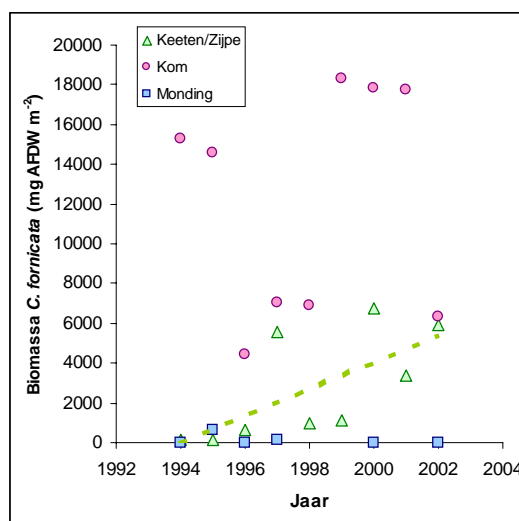
Figuur 29

Crassostrea gigas, de Japanse oester; gemiddelde biomassa per deelgebied en per jaar.



Figuur 30

Crepidula fornicata, het Muiltje; biomassa in de deelgebieden van de Oosterschelde. Het lineaire verband met het jaartal is weergegeven voor Keeten/Zijpe ($r_s=0.83$, $p=0.01$).



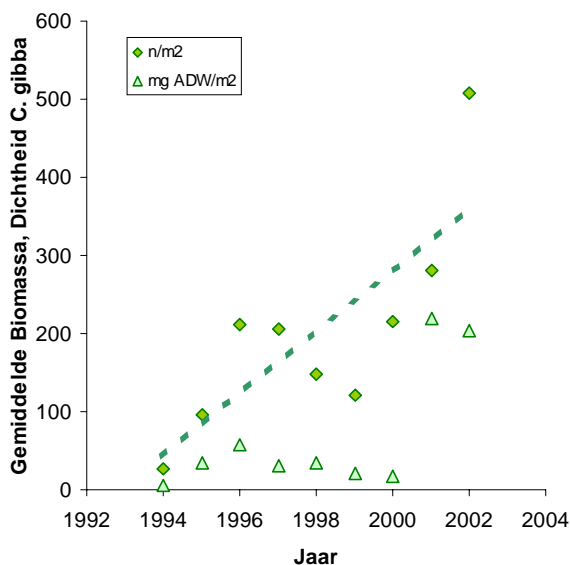
Het Muiltje is op het eind van de 19^{de} eeuw ingevoerd vanuit Noord Amerika (De Montaudouin et al. 1999). In de Oosterschelde maakt deze Filter-Feeder nu een belangrijk deel uit van de biomassa (meest dominante soort in de Kom). Tussen 1994 en 2002 is het Muiltje voornamelijk in Keeten/Zijpe in biomassa significant toegenomen (Figuur 30).

De Korfschelp. Hoewel de soort aangeduid wordt als ‘oost-atlantisch/mediterraan’ was de Korfschelp voor 1986 nooit waargenomen in de Oosterschelde. Voor de Australische autoriteiten die geconfronteerd werden met een soortgelijke invasie is de korfschelp zelf beschouwd als een plaag zoals duidelijk luidt uit een ‘Information sheet’ van de Center for Research on Marine Introduced Pests: ‘*Corbula* is regarded as a pest species because its rapid growth rate, ability to survive in a wide range of environmental conditions, and capacity to achieve very high population densities, give it the potential to affect the growth and recruitment of a wide range of soft bottom organisms. Much of the concern in relation to the possible impacts of this species is based on experience with the closely related clam *Potamocorbula amurensis* in San Francisco Bay. This latter species invaded San Francisco Bay in 1986 and within two years had completely altered the benthic community dynamics of the Bay.’

De aanwezigheid in de Noordelijke tak is sinds 1990 bekend (Ices 2001). De dichtheden en biomassa's zijn daar tussen 1994 en 2002 toegenomen (Figuur 31), voor de biomassa's is deze toename echter niet significant.

Figuur 31

Corbula gibba, de Korfschelp; dichtheid en biomassa in Keeten/Zijpe. Het lineaire verband met het jaartal is weergegeven voor de dichtheid ($r_s=0.83$, $p=0.01$)

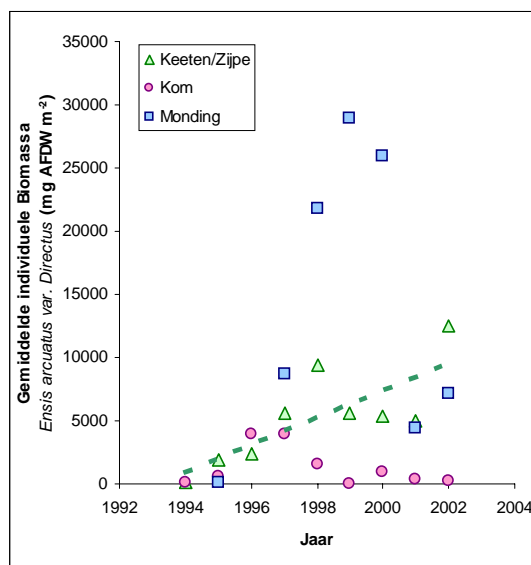


De Amerikaanse Zwaardschede is begin jaren '80 voor het eerst aangespoeld gevonden langs de Nederlandse kust. Sindsdien is de toename gepaard gegaan met een zeer sterke teruggang en zelfs lokale extinctie van inheemse Ensis-soorten (Severijns 2001).

Zoals eerder opgemerkt voor *Crassostrea gigas*, is de huidige monstermethode echter niet optimaal voor een kwantitatieve bemonstering van de deze relatief grote organismen. Niettemin is er een significante toenemende trend gevonden voor de gemiddelde biomassa's in Keeten/Zijpe over de studieperiode (Figuur 32). Een explosieve biomassa toename is waargenomen in de Monding tussen 95 en 98. Niettemin door de lage biomassa waarden in 2001 en 2002 is de trend, genomen over de hele studie periode, niet significant.

Figuur 32

Ensis arcuatus var. directus, de Amerikaanse zwaardschede; biomassa in Keeten/Zijpe. Het lineaire verbande is weergegeven ($r_s=0.68$, $p=0.04$).



4.4.2 Uitheemse versus inheemse soorten

Door hun hoge en steeds stijgende biomassa niveaus zouden deze uitheemse soorten uiteindelijk een belangrijke rol kunnen spelen in het ecosysteem.

De omvang van de oestervelden en de verdere toename daarvan zou een concurrentie voor ruimte en voedsel kunnen betekenen voor de andere filter-feeders in de Oosterschelde (Bult et al., 2000; EVA II rapportage in J. Geurts van Kessel, persoonlijke communicatie).

De andere uitheemse soorten gerapporteerd hier, die ook tot de groep van de Filter-feeders behoren, zouden ook kunnen deelnemen aan dit proces.

Er is in de huidige dataset naar aanwijzingen voor soortgelijke processen gezocht door een vergelijking te maken tussen het biomassaverloop van de uitheemse soorten en van de inheemse Filter-Feeders.

Zoals eerder gezegd kan de huidige bemonsterings procedure geen kwantitatieve schatting geven voor de biomassa van Japanse oesters aanwezig in de Oosterschelde. Daarentegen is het mogelijk om zo'n schatting te maken met behulp van informatie uit de literatuur.

In (Bult et al. 2000) was er in 1998 een totaal *C. gigas* bestand op de Oosterschelde platen, 'van bijna 160.000 ton versgewicht oesters berekend, bestaande uit 10.555 ton vlees. Bijna de helft van deze voorraad (80.891 ton) komt voor in de Kom. Opgemerkt wordt dat een gebiedsdekkende survey nog niet is afgerond en dat deze gegevens een minimum schatting van het bestand opleveren.'

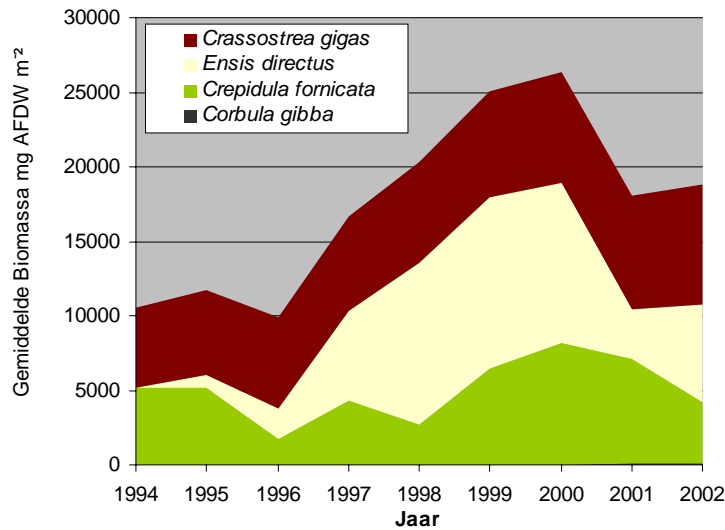
Deze, naar de eerste auteur, conservatieve schatting van de oester biomassa is gedeeld door de Oosterschelde oppervlakte (ca 300 km² in (Smaal and Boeije 1991)) voor een berekening van een gemiddelde dichtheid op de platen. Dat is 10.555 ton voor 300 km² = 35 g m⁻² of 7 g AFDW m⁻² na toepassing van 0.2 als [natte gewicht]/[Asvrije droge gewicht] conversie factor.

De oppervlakte van de oesterbanken in de Oosterschelde is geschat (Kater and Baars 2003) met ca 0 in 1976, 25 ha in 1980, 290 ha in 1990 en 640 ha in 2002.

De bovenstaande informatie kan gebruikt worden om, onder de aanname van een constant dichtheid binnen de oesterbanken, het biomassa verloop te extrapoleren over de huidige studie periode (1994-2002) (Bijlage 7.5). Dit is gebruikt in Figuur 33 voor het weergeven van de evolutie van de biomassa aan uitheemse soorten in de Oosterschelde.

Figuur 33

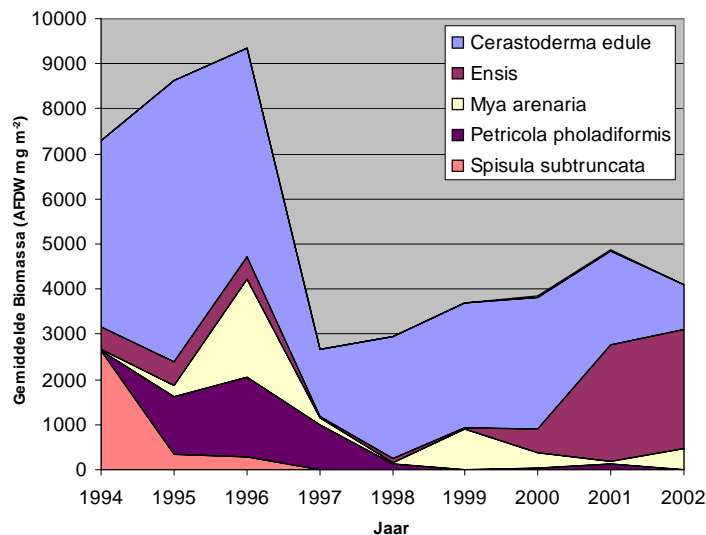
Biomassaverloop van de dominante uitheemse soorten tussen 1994 en 2002, gemiddelde biomassa per jaar voor de hele Oosterschelde. De biomassa van *C. gigas* was berekend op basis van informatie uit de literatuur (zie Alinea 4.4.2 en Bijlage 7.5)



Door hun kleine individuele biomassa zijn de *Corbula*'s niet waarneembaar op de grafiek van het biomassaverloop van de uitheemse soorten. De drie andere soorten *C. fornicata*, *E. directus* en *C. gigas* hebben een gelijkwaardige bijdrage tot de totale biomassa van de groep (Figuur 34). De trend van de totale biomassa aan uitheemse soorten is sterk gedomineerd door de variaties in het zwaardschede bestand. Zoals eerder gezegd is de huidige bemonstering ook niet goed geschikt voor een kwantitatief schatting van de, diep in het sediment levende, zwaardschede. Aangenomen kan worden dat de hier vermelde biomassa's een conservatieve schatting zijn voor deze soort. De huidige biomassa aan uitheemse organismen zou dus hoger kunnen zijn dan gesuggereerd in Figuur 33.

Figuur 34

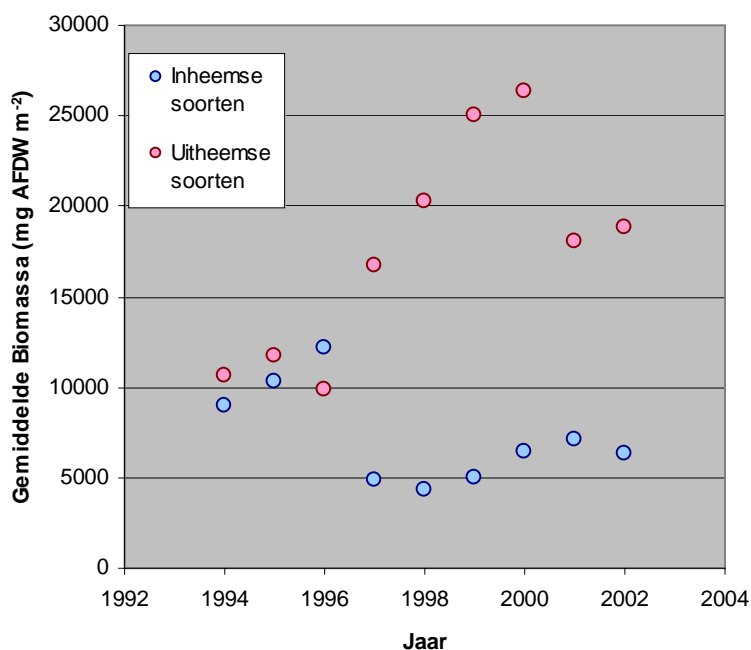
Biomassaverloop van de dominante inhemse Filterfeeders tussen 1994 en 2002, gemiddelde biomassa per jaar voor de hele Oosterschelde



De inheemse soorten worden gekarakteriseerd door een algemene afname van hun biomassa over de studie periode (Figuur 34). Deze afnemende trend is vooral te danken aan de kokkel *Cerastoderma*. Tussen 1996 en 1997, tonen de meeste soorten een abrupte daling in biomassa. Na 1997 groeit het kokkel bestand langzaam weer op tot 2001, wanneer een nieuwe trendbreuk voorkomt.

Figuur 35

Biomassaverloop van de Inheemse Filter-Feeders soorten en uithemse soorten (Gemiddelde Oosterschelde biomassa's)



Het verloop van de gemiddelde biomassa van de inheemse en van de uitheemse soorten laat een tegengesteld patroon zien (Figuur 35). Na een sterke afname in 96/97 (van 13 tot 5 g m⁻²), blijft de biomassa van de inheemse Filter-Feeders, op een lagere niveau (5-7 g m⁻²) dan voordien. Voor de biomassa van de uitheemse soorten is de periode 96-97 het startsein voor een langdurige groei tot het jaar 2000 met een maximale biomassa hoger dan 25 g m⁻². Na de trendbreuk tussen 2000 en 2001 lijkt het bestand van de uitheemse soorten zich weer te herstellen.

Uit deze grafiek kan geconcludeerd worden dat sinds 1996 de biomassa van de Filter-Feeders sterk gedomineerd is door deze, voor de Oosterschelde, nieuwe soorten.

4.4.3 Synthese over de uitheemse opmars in de Oosterschelde

De meeste opvallende ontwikkelingen waargenomen tijdens deze studie betreffen de bestandstoename van de Zwaardschede en van de Japanse oester (verdubbeling over de studie periode). Daarbij moet nog toegevoegd worden, dat de getoonde biomassa's waarschijnlijk onderschattingen zijn van de reële omvang van de bestanden.

In termen van biomassa lijkt de opmars van de Korfschelp van geringe omvang. Hier moet rekening gehouden worden met de kleine individuele biomassa van de individuen (gemiddeld 2.5 mg versgewicht). Inderdaad behoort *C. gibba* tot de zes dominante soorten (in dichtheid) in Keeten/Zijpe (Tabel 12).

De tegengestelde evoluties waargenomen voor de uitheemse en de inheemse soorten kunnen wijzen op een differentiële respons van deze dieren op een verandering in een controlefactor. Indirecte of directe interacties tussen de inheemse en uitheemse soorten behoren ook tot de mogelijke verklaringen voor het waargenomen patroon.

Zoals geconcludeerd in de EVAII rapportage (J. Geurts v. Kessel, pers. comm.) blijkt de concurrentie voor ruimte tussen de Japanse oesters en de kokkels een feit te zijn:

-Japanse oesters nemen het meest toe op suboptimaal kokkelgebied (droogvalduur < 20%). Hierdoor is het aannemelijk dat op het laaggelegen suboptimale kokkelgebied concurrentie om ruimte optreedt tussen kokkels en oesters. Bij een volledige oesterbedekking kan redelijkerwijs aangenomen worden dat kokkels weggeconcentreerd zijn.

-Door de morfologische veranderingen die plaatsvinden in de Oosterschelde neemt het areaal getijdengebied met een droogvalduur < 20% toe ten koste van het areaal gebied met een droogvalduur > 40%. De omgeving lijkt dus ten gunste van de Japanse oesters en ten nadele van de kokkels te veranderen.

- Als daarnaast in de komende tijd blijkt dat oesters ook actief hoger gelegen delen kunnen koloniseren, dan zal de competitie om ruimte met kokkels veel directer zijn. In dat geval zal de situatie voor kokkels in hoog tempo verder verslechteren en kan met recht gesproken worden van de 'Oosterschelde'.

5 Synthese

5.1 RUIMTELIJKE GRADIËNTEN IN DE MACROBENTHISCHE SOORTENDISTRIBUTIE

De intergetijde en sublitorale gebieden werden gekenmerkt door zeer verschillende macrobenthische gemeenschappen:

- Het macrobenthos uit de intergetijde locaties werd, ongeacht het deelgebied van oorsprong, in tegenstelling tot de sublitorale locaties gekenmerkt door hoge dichtheid, lage biomassa en lage diversiteit (Alinea 4.1.1).
- Het voorkomen van een klein aantal dominante soorten in het intergetijde gebied droeg bij aan deze scheiding (Alinea 4.1.2).

De drie deelgebieden vertoonden significante verschillen op basis van de distributie van de macrobenthische soorten (Tabel 5, Tabel 8, Tabel 9):

- De meeste soorten (19) die kenmerkend waren voor de intertidale gebieden leken optimaal te gedijen in Keeten/Zijpe, het aantal daarvan daalde in de richting van de Monding (14) en werd nog lager in de Kom (9) waar het laagste aantal taxa te vinden was (Figuur 5).
- In de sublitorale zone was het deelgebied van de Monding, op basis van de macrofauna samenstelling, significant verschillend van de meer naar binnen gelegen deelgebieden Keeten/Zijpe en Kom. Deze scheiding was te wijten aan een viertal soorten die geen affiniteit toonden voor de meer naar binnen gelegen deelgebieden.

5.2 MACROBENTHISCH SOORTENSAMENSTELLING PEER DEELGEBIED EN DIEPTESTRATUM

Zowel het inter-deelgebied als de inter-stratum gradiënten toonden sterke veranderingen in de macrofauna soortensamenstelling:

- Het intergetijde stratum van de Kom en Keeten/Zijpe werd gekenmerkt door een hoge dominantie (ca 80%) van wadslakjes (*Hydrobia ulvae*) en relatief lage aanwezigheid van wormen (8-16%). Het tegenovergestelde patroon werd waargenomen in de Monding met een geringe aanwezigheid van wadslakjes (<10%) en een hoge dominantie van wormen (75%).
- Het ondiepe sublitorale stratum (2-5m) werd, in de Monding en Keeten/Zijpe, sterk gedomineerd door wormen, en in mindere mate in de Kom waar het multije zijn maximum dominantie (12%) bereikte.
- In de Monding en Keeten/Zijpe werden de diepere sublitorale strata gekenmerkt door een sterke afname van de dominantie van de wormen ten gunste van de tweekleppigen (*Abra*, *Corbula*, *Spisula*).

Er was, in de huidige dataset, geen aanwijzing voor een toename van de wormen dichtheden of biomassa's, noch in het intergetijde, noch in het sublitorale gebied:

- De enige potentiële ($p < 0.10$) tot significante ($p < 0.05$) trends die uit de correlatie analyse kwamen waren negatieve (dus afname van de wormen dichtheid of biomassa). Dat was het geval voor: de Monding in strata 0-2 m en 5-8 m en Keeten/Zijpe in strata 5-8 m en >8 m.

5.3 SAMENSTELLING EN CONTROLERENDE FACTOREN VAN DE MACROFAUNA IN HET INTERGETIJDGEBIED

Controle door omgevingsfactoren

De distributie van enkele soorten toonde een sterk verband met de droogvalduur. Dergelijke conclusies werden verkregen met behulp van Correspondentie analyse of logistiek regressie:

- Korte droogvalduur bleek gunstig te zijn voor de polychaeten *Aphelocheata marioni* en *Lanice conchilega*, de tweekleppige *Mya arenaria* en de gastropoda *Littorina littorea*.
- De amphipoda *Corophium arenaria*, de tweekleppige *Macoma balthica* en de gastropoda *Hydrobia ulvae* vertoonden een duidelijk preferentie vertoonden voor een lange droogvalduur.

De distributie van andere soorten bleek sterk af te hangen van de korrelgrootte:

- Er waren drie soorten (of taxa) met affiniteit voor fijn zavel tot fijn zand: Oligochaetae, *Hydrobia ulvae* en *Aphelocheata marioni*.
- Darentegen lieten vier soorten een preferentie voor zandige bodems zien: *Bathyporeia sarsi* en *B. pilosa*, *Urothoe poseidonis* en *Scoloplos armiger*.

De macrobenthische dataset gebruikt voor dit onderwerp toonde een grote (stochastische?) variabiliteit.

- Dit is voor een groot deel een gevolg van de opzet van het huidige monitoringsprogramma, bedoeld om informatie te leveren op de schaal van de deelgebieden. Echter voor een studie van de omgevingsfactoren op de macrofauna moet de studie plaatsvinden binnen elk deelgebied, op schaal van de individuele monsters. Het focussen op dit niveau van detail bleek, vanwege de resolutie van de huidige monitoringsprogramma, niet mogelijk waardoor we niet in staat zijn om een precies beeld te vormen van de benthische macrofauna gemeenschap.

Relaties met benthivore vogels

- De bodemfauna biomassa in het intergetijdengebied wordt gedomineerd door Mollusca, en met name de kokkel *Cerastoderma edule*. Dit weerspiegelt zich in de benthivore vogelpopulaties die in het intergetijdengebied foerageren. Schelpdieretende steltlopers (in hoofdzaak scholekster *Haematopus ostralegus*) zijn de belangrijkste consumenten.
- De in het najaar aanwezige biomassa (excl. Oesters) vertoont sterke jaar tot jaar fluctuaties. De fluctuaties bij de Mollusca (excl. *Hydrobia*) zijn duidelijk groter dan bij de niet-Mollusca (Annelida, Arthropoda, *Hydrobia*). De laatste jaren is er sprake van lage biomassa's en is de predatiedruk van benthivore vogels relatief groot.
- Een afname in areaal intergetijdengebied en/of een verdere daling van de platen kan leiden tot een verandering in de aanwezige bodemfauna. Ook een veranderende sedimentsamenstelling kan hiertoe bijdragen. Dit is echter met de huidige data moeilijk te kwantificeren en vereist nader onderzoek. Tesaamen met een mogelijk verminderende foerageertijd voor benthivore vogels kan dit een negatief effect hebben op de beschikbaarheid van voedsel voor vogels (gezien de huidige hoge predatiedruk). Mogelijk kan dit ook leiden tot een verschuiving in de dominante vogelsoorten, of een verschuiving naar een grotere predatie door vissen en krabben.
- De rol van de opkomst van de Japanse Oester in het intergetijdengebied van de Oosterschelde is nog onduidelijk. De BIOMON data geven geen goed beeld van de ontwikkeling van deze soort maar andere surveys tonen een spectaculaire toename. Effecten van de mogelijke concurrentie voor ruimte en voedsel met de andere filtreerders (Kokkel) moet nader onderzocht worden.
- Het is duidelijk dat niet één factor of proces de waargenomen patronen kan verklaren. Beleid met betrekking tot het verbeteren van voedselsituaties voor benthivore vogels is alleen maar mogelijk als het aandeel van de verschillende factoren en processen die zowel de voedselsituatie als het foerageergedrag bepalen gekwantificeerd worden en indien deze factoren en processen mogelijkheden bieden voor een menselijke beïnvloeding.

5.4 UITHEEMSE OPMARS IN DE OOSTERSCHELDE

Twee van de bestudeerde uitheemse soorten, de Japanse oester en de Korfschelp, lieten een gestage toename van hun abundantie zien:

- De toename van de Korfschelp was vooral waarneembaar in termen van dichtheid. Omwille van het feit dat het hier om een relatief kleine soort gaat is het aandeel in de total biomassa gering. De waargenomen geringe biomassa's zijn echter niet een goede reden om de toename van dit organisme te verwaarlozen.
- Voor de oesters, is er sprake van een invasie van een ongekende omvang. Met een totaal versgewicht van 160 000 ton in de Oosterschelde (Bult et al. 2000) is het oesterbestand anderhalf keer groter dan dat van de gekweekte mosselen (100 000 ton in (Smaal et al. 2001). Een interessante vraag betreft de gevolgen van dit steeds groeiende bestand op de andere bewoners van het intergetijd gebied en op het functioneren van de hele Oosterschelde.
- De tegengestelde evoluties waargenomen voor de uitheemse en de inheemse soorten kunnen wijzen op een differentiële respons van deze dieren op een verandering in een controlefactor. Indirecte of directe interacties tussen de inheemse en uitheemse soorten behoren ook tot de mogelijke verklaringen voor het waargenomen patroon.

6 Conclusie

6.1 BEANTWOORDING ONDERZOEKVRAGEN

1.- Welke ruimtelijke patronen kenmerken de verspreiding van de bodemfauna uit het zachte substraat in de Oosterschelde? Met name, is er sprake van *verworming* zoals eerder waargenomen in de Grevelingen?

- *De scherpste gradiënten in de distributie van de macrofauna zijn waargenomen tussen de intergetijde en sublitorale gebieden*
- *Er is geen sprake van *verworming* in de Oosterschelde, in welk deelgebied of dieptestratum dan ook.*

2.- Welke factoren controleren de samenstelling en distributie van de macrofauna uit de intergetijde zones, en wat zou een vermindering van het intergetijde areaal kunnen betekenen voor de, op macrofauna foeragerende, vogels?

- *Korrelgrootte en droogvalduur lijken goed verklarende factoren te zijn voor de waargenomen macrobenthische distributie*
- *Veranderingen in de diepteprofielen of areaal van het intergetijdegebied zal een direct effect uitoefenen op de macrobenthische fauna.*
- *De bestaande kennis wijst naar een potentiële doorwerking van de zandhonger op voedselbeschikbaarheid voor de benthivore vogels. Maar de zandhonger heeft echter nog niet geleid tot een significante afname in areaal. Het effect op beschikbare biomassa bodemdieren in relatie tot het voorkomen benthivore vogels is dan ook waarschijnlijk verwaarloosbaar en dus niet waargenomen in de huidige studie.*

3.- Wat is de stand van zaken wat betreft de uitheemse soorten in de Oosterschelde en is er een waarneembare invloed van deze nieuwe soorten op de inheemse diersoorten/groepen?

- *Het huidige niveau en verdere toename van het oesterbestand lijkt op dit moment de meest verontrustende ontwikkeling in de Oosterschelde*
- *De aanwezigheid van de oesters op de intergetijde banken zal een belemmering kunnen vormen voor het herstellen van het kokkel bestand.*
- *Directe of indirecte verdringing van de kokkels door de oesters is niet uit te sluiten.*

6.2 Aanbevelingen ten opzichte van het monitoringprogramma

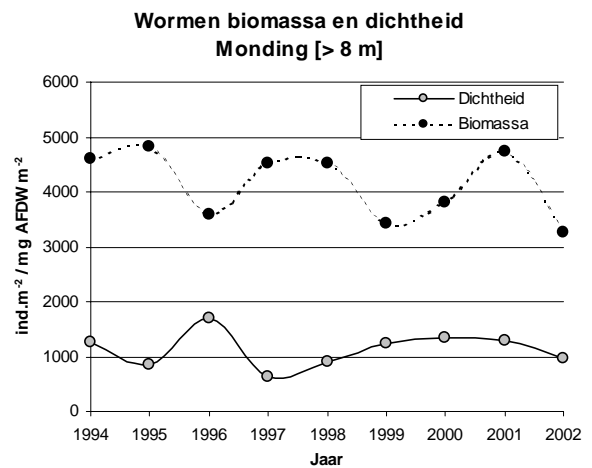
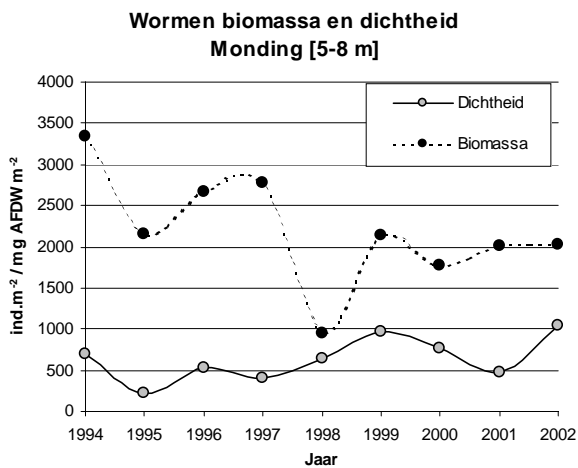
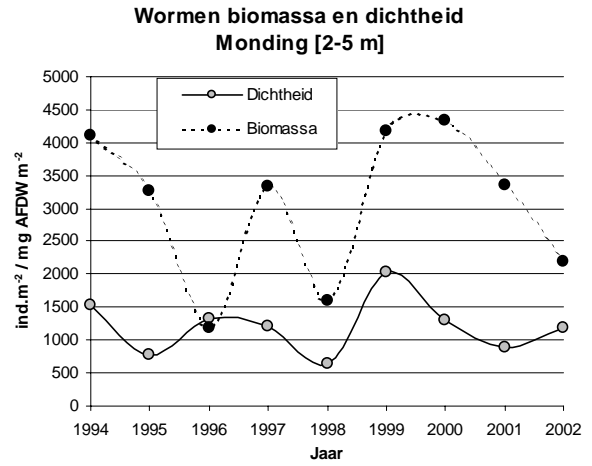
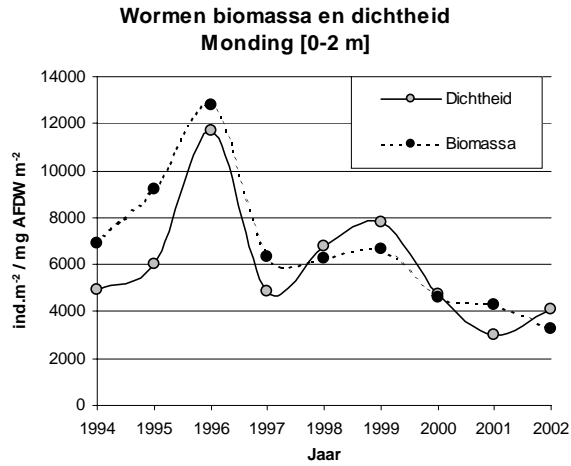
- ✓ De BIOMON data bleken niet goed geschikt te zijn om het effect van zandhonger in detail te bestuderen. Op basis van de droogvalduurkaarten uit 1989 en 2001 worden voor de BIOMON locaties nauwelijks verschillen in de gemiddelde droogvalduur waargenomen in de drie onderzochte deelgebieden (Schaub et al. 2003). Nader onderzoek is dan ook nodig om het effect van de zandhonger op de bodemfauna en daardoor op de vogelpopulaties te kwantificeren.
- ✓ Bijkomend probleem is dat de BIOMON-locaties in een relatief beperkte range van droogvalduur percentages voorkomen en er verschillen bestaan tussen de locaties van de drie onderzochte deelgebieden. Een monitoringstrategie met het random aanduiden van locaties (strategie gevolgd in de Westerschelde) zou vermoedelijk een beter inzicht hebben kunnen opleveren en een wijziging/aanpassing van de monitoringstrategie zou onderzocht moeten worden.
- ✓ De opkomst van de Japanse Oester en de mogelijke effecten op de inheemse bodemfauna verdient extra aandacht en vereist bijkomend onderzoek.

Literatuur

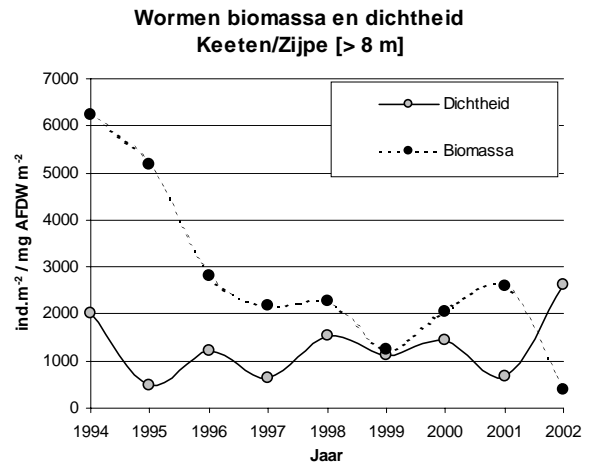
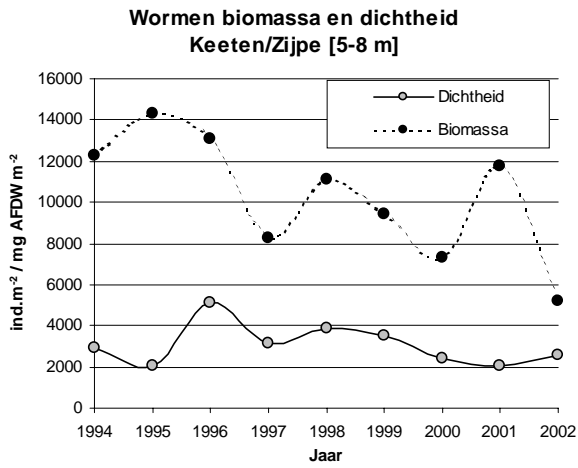
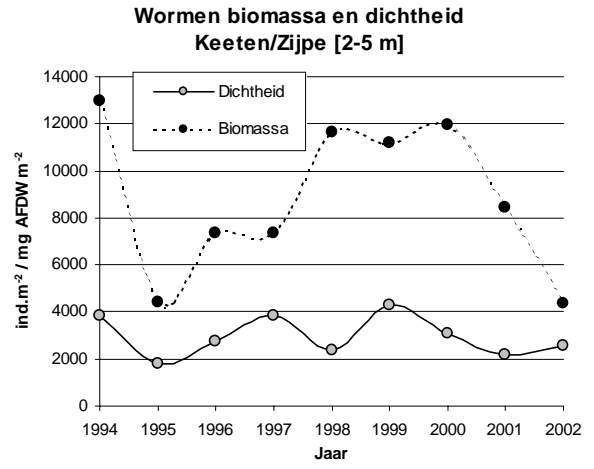
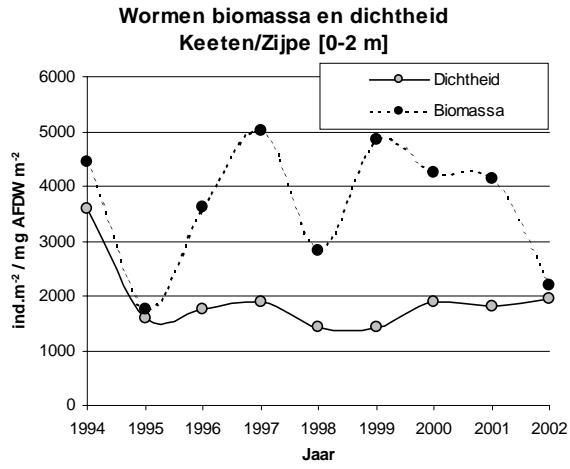
- Bell, M. C. 1995. UINDEX4. A computer programme for estimating population index numbers by the Underhill method. WWT, Slimbridge, UK, pp.9.
- Bult, T. P., B. J. Ens, R. L. P. Lanter, A. C. Smaal, and L. Zwarts. 2000. Korte Termijn Advies Voedselreservering Oosterschelde, Samenvattende Rapportage in het kader van EVAII. RIKZ.
- de Montaudouin, X., C. Audemard, and P. J. Labourg. 1999. Does the slipper limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity? A revisited hypothesis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **235**: 105-124.
- Gmelig Meyling, A. W., and R. H. Bruyne. 2001. Een duik in mariene gegevens. Lange termijnveranderingen van populaties van enkele mariene organismen (roggen, weekdieren, kreeftachtigen e.a.) als gevolg van menselijk handelen. Anemoon.
- Hoeksema, H. J. 2002. Grevelingenmeer van kwetsbaar naar weerbaar?, p. 60. Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ.
- ICES. 2001. Report of the working group on introductions and transfers of marine organisms, p. 100. International Council for the exploration of the sea.
- Kater, B. J., and J. M. D. D. Baars. 2003. Reconstructie van oppervlakten van litorale Japanse oesterbanken in de Oosterschelde in het verleden en een schatting van het huidig oppervlak. RIVO rapport **C017/03**: 1-43.
- Pearson, T. H., and R. Rosenberg. 1978. Macrobenthic Succession in Relation to Organic Enrichment and Pollution of the Marine Environment. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* **16**: 229-311.
- Rumohr, H., E. Bonsdorff, and T. H. Pearson. 1996. Zoobenthic succession in Baltic sedimentary habitats. *Arch. Fish. Mar. Res* **44**: 179-214.
- Schaub, B., D. van Oevelen, W. Sijm, M. Rietveld, P. M. J. Herman, and H. Hummel. 2002. Veranderingen in de samenstelling van het macrobenthos van het Grevelingenmeer (periode 1990-2000) en mogelijke oorzaken, p. 109. KNAW-NIOO/CEME.
- Schaub, B., T. Ysebaert, and H. Hummel. 2003. Macrobenthos dynamiek, gekoppeld aan veranderingen in omgevingsvariabelen, p. 56. KNAW-NIOO/CEME.
- Severijns, N. 2001. De verspreiding van *Ensis directus* (Conrad, 1843) in Europa, 23 jaar na de introductie: de opmerlijke opmars van een immigrant. *De Strandvlo* **21**: 123-146.
- Smaal, A., M. van Stralen, and E. Schuiling. 2001. The interaction between shellfish culture and ecosystem processes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 991-1002.
- Smaal, A. C., and R. C. Boeije. 1991. Veilig getijd, de effecten van de waterbouwkundige werken op het getijdemilieu van de Oosterschelde, p. 129. DGW/directie Zeeland.
- Warwick, R. M., and K. R. Clarke. 1996. Relationships between body-size, species abundance and diversity in marine benthic assemblages: facts or artefacts? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **202**: 63-71.

7 Bijlagen

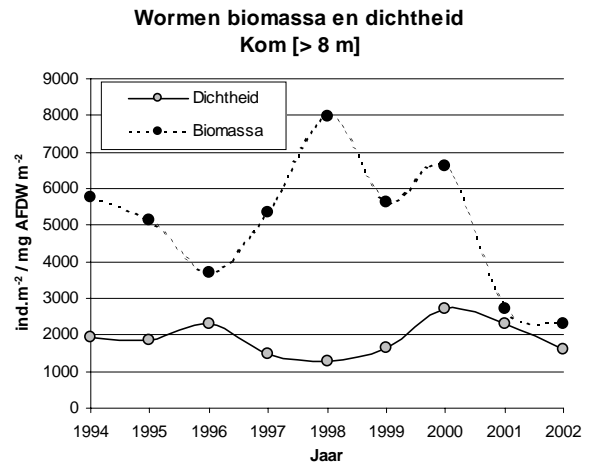
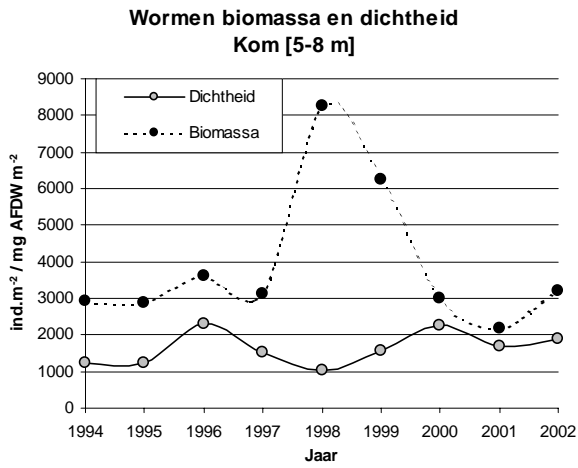
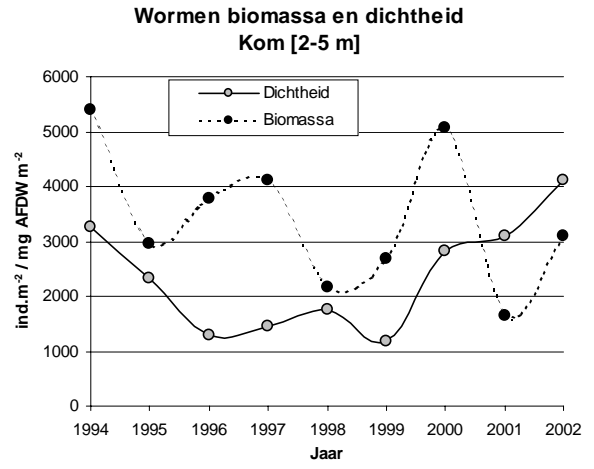
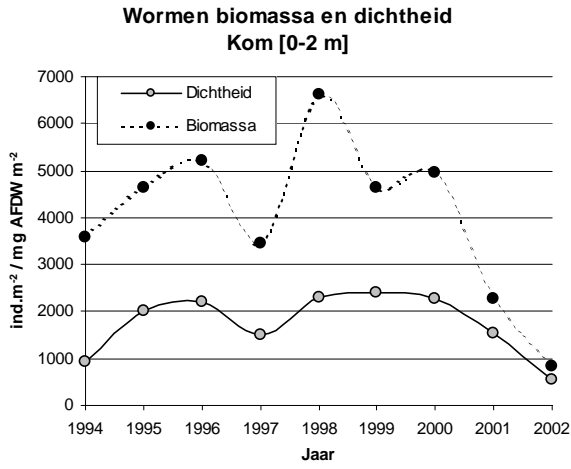
7.1 WORMEN BIOMASSA EN DICHTHEID IN DE MONDING PER DIEPTESTRATUM TUSSEN 1994 EN 2002



7.2 WORMEN BIOMASSA EN DICHTHEID IN DE KEETEN/ZIJPE PER DIEPTESTRATUM TUSSEN 1994 EN 2002



7.3 WORMEN BIOMASSA EN DICHTHEID IN DE KOM PER DIEPTESTRATUM TUSSEN 1994 EN 2002



7.4 BENTHIVORE VOGELSOORTEN (ALFABETISCH OP NEDERLANDSE NAAM) UIT DE OOSTERSCHELDE EN DE GEMIDDELDE GESCHATTE CONSUMPTIE PER DAG PER INDIVIDU IN AFDW (ASVRIJ DROOGGEWICHT).

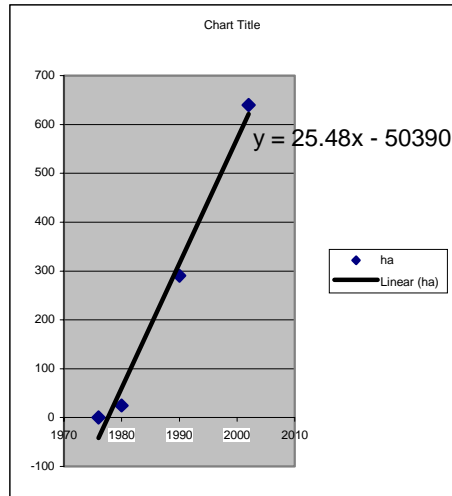
Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Consumptie*dag ⁻¹ *individu ⁻¹ (AFDW)
Bergeend	<i>Tadorna tadorna</i>	54
Bokje	<i>Lymnocyptes minimus</i>	Onbekend
Bontbekplevier	<i>Charadrius hiaticula</i>	8
Bonte Strandloper	<i>Calidris alpina</i>	8
Bosruiter	<i>Tringa glareola</i>	Onbekend
Drieteenstrandloper	<i>Calidris alba</i>	8
Flamingo	<i>Phoenicopterus roseus</i>	Onbekend
Grauwe Franjepoot	<i>Phalaropus lobatus</i>	Onbekend
Groenpootruiter	<i>Tringa nebularia</i>	21
Grutto	<i>Limosa limosa</i>	Onbekend
Houtsnip	<i>Scolopax rusticola</i>	Onbekend
Kanoetstrandloper	<i>Calidris canutus</i>	17
Kemphaan	<i>Philomachus pugnax</i>	Onbekend
Kleine Plevier	<i>Charadrius dubius</i>	8
Kleine Strandloper	<i>Calidris minuta</i>	Onbekend
Kluut	<i>Recurvirostra avosetta</i>	25
Krombekstrandloper	<i>Calidris ferruginea</i>	Onbekend
Morinelplevier	<i>Charadrius morinellus</i>	Onbekend
Oeverloper	<i>Actitis hypoleucos</i>	7
Paarse Strandloper	<i>Calidris maritima</i>	Onbekend
Poelruiter	<i>Tringa stagnatilis</i>	Onbekend
Regenwulp	<i>Numenius phaeopus</i>	37
Rosse Grutto	<i>Limosa lapponica</i>	27
Scholekster	<i>Haematopus ostralegus</i>	44
Steenloper	<i>Arenaria interpres</i>	11
Steltkluut	<i>Himantopus himantopus</i>	Onbekend
Strandplevier	<i>Charadrius alexandrinus</i>	8
Temmincks Strandloper	<i>Calidris temminckii</i>	Onbekend
Tureluur	<i>Tringa totanus</i>	16
Watersnip	<i>Gallinago gallinago</i>	Onbekend
Witgatje	<i>Tringa ochropus</i>	Onbekend
Wulp	<i>Numenius arquata</i>	54
Zilverplevier	<i>Pluvialis squatarola</i>	21
Zwarte Ruiter	<i>Tringa erythropus</i>	17

7.5 SCHATTING VAN DE JAPANESE OESTER GEMIDDELDE BIOMASSA IN HET INTERGETIJDGEBIED VAN DE OOSTERSCHELDE

1.-Interpolatie van het areaalverloop

In Kater & Baars (2002)

jaar	ha
1976	0.1
1980	25
1990	290
2002	640
1999	544.52 ha



2.-Berekening van de dichtheid op de banken in 1999

In Bult et al., (2000)

Biomass in 1999=	10555 ton
Oppervlakte in 1999=	544.52 ha
dichtheid 1999 (g/m ² BANKE)	1938.404

3.-Schatting van de gemiddelde oester biomassa in de Oosterschelde

In Smaal & Boeije (1997)

OS oppervlak= 300 km²

	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
ha BANKEN	417.12	442.6	468.08	493.56	519.04	544.52	570	595.48	620.96
ton	8085.473	8579.378	9073.284	9567.189	10061.09	10555	11048.91	11542.81	12036.72
g/m ² OS	26.95158	28.59793	30.24428	31.89063	33.53698	35.18333	36.82968	38.47604	40.12239
mg AFDW/m ²	5390.315	5719.585	6048.856	6378.126	6707.396	7036.667	7365.937	7695.207	8024.478