

IMPULSPROGRAMMA ZEEWETENSCHAPPEN

Contract MS/02/080

**STRUCTUUR EN FUNCTIE VAN HET BENTHOS IN
ESTUARIENE EN KUSTECOSYSTEMEN IN RELATIE TOT
HUIDIGE EN TOEKOMSTIGE ANTROPOGENE INVLOEDEN**

Activiteitenverslag I

samengesteld door

Jan MEES, Ann VANREUSEL & Magda VINCX

november 1993

**IMPULSPROGRAMMA
ZEEWETENSCHAPPEN**

Contract MS/02/080

**STRUCTUUR EN FUNCTIE VAN HET BENTHOS IN
ESTUARIENE EN KUSTECOSYSTEMEN IN RELATIE TOT
HUIDIGE EN TOEKOMSTIGE ANTROPOGENE INVLOEDEN**

Activiteitenverslag I

**Instituut voor Dierkunde
Sectie Mariene Biologie
Universiteit Gent**

samengesteld door

Jan MEES, Ann VANREUSEL & Magda VINCX

november 1993

In dit eerste activiteitenverslag worden de belangrijkste resultaten weergegeven, na 1 jaar onderzoek in Impulsprogramma Zeewetenschappen, contract MS/08/020. Dit verslag verwijst naar de taken zoals weergegeven in bijlage bij het bovenvermelde contract.

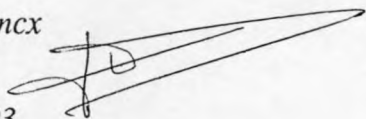
Taken A en B zijn onderzoeken die grotendeels zijn afgerond (publicaties zijn in voorbereiding) met uitzondering van de verwerking voor de stalen van 1993 (zie ook verder taak D). Taken A en B waren reeds gestart in het kader van andere projecten (MAST-JEEP 1990-1992, FKFO 1988-1991) en zijn dankzij Impulsprogramma Zee kunnen afgerond worden.

Taken C en D zijn gestart en de voorlopige eerste resultaten worden in dit verslag voorgesteld. Taak E is eveneens afgerond (zie publicatie). Taak F is in volle uitwerking. Taak G is gestart met een uitgebreide staalname in september 1993 waarvan de verwerking voorzien wordt tegen eind 1994.

De activiteiten verlopen volgens vooropgestelde planning en er dienen geen wijzigingen aangebracht te worden aan het vooropgestelde tijdsschema.

Prof. Dr. M. Vincx

3 november 1993



TAAK A

Temporele variabiliteit van het meiobenthos in de Westerschelde.

De temporele variabiliteit van de vrijlevende nematoden in de Westerschelde werd onderzocht op basis van vier tijdsreeksen in twee staalnameplaatsen met de bedoeling om een dynamisch model te ontwikkelen dat de fluctuaties van de nematoden in functie van de omgevingsvariabelen kan voorspellen.

De basis van de data voor de ontwikkeling van het model werd geleverd door gegevens verzameld van een intertidaal gebied (WO 22, fig. 22) gelegen in de mesohaliene zone van het estuarium. Stalen werden als volgt verzameld :

- (1) één maal om de twee of drie dagen in de periode 14 maart 1991 tot 10 mei 1991,
- (2) één maal per maand in de periode 21 februari 1991 tot 11 februari 1992,
- (3) twee maal per jaar in de lente en herfst van 1982-1990.

We hebben geopteerd om dit materiaal eerst volledig uit te werken, op basis hiervan een energiemodel voor de nematoden op te stellen dat nadien kan getoetst worden aan de gegevens langsheen de volledige saliniteitsgradient. (Dit is een iets andere benadering dan degene voorgesteld in taak A van het contract waar eerst alle stations langsheen de gradient worden onderzocht, cf. ook taak B).

In WO22 bestaat de nematodengemeenschap uit typische estuariene soorten waarvan 12 soorten meer dan 94 % van de totale gemeenschap vormen.

Statistische analyse toont aan dat er een zeer variabel patroon gevonden wordt, zonder echt constant seizoenaal patroon.

De gemiddelde densiteit bedraagt 2300 ind./10 cm² met een gemiddelde biomassa van 0,2 gC/m².

Het ontwikkelde dynamisch model MONIW voorspelt een lage biomassa voor de nematoden in de Westerschelde (250 mgC/m²) maar met een hoge productie (22 mgC/m²/dag) en een zeer hoge productiesnelheid (jaarlijks P/B = 32). Deze laatste waarde is 3 maal hoger dan de waarde die traditioneel wordt aanvaard en is waarschijnlijk de reden van het groot succes van de nematoden in estuariene en mariene sedimenten. De invloed van antropogene effecten zullen dankzij dit model ook verder onderzocht worden.

Gerelateerd aan deze taak A, zijn de volgende artikels reeds in druk en/of in voorbereiding :

* Li Jian & M. Vincx (in druk). The temporal variation of intertidal nematodes in the Westerschelde. I. The importance of an estuarine gradient. *Netherlands Journal of Ecology*, 1993, 27(2-3), ??.

* Li Jian & M. Vincx (in voorbereiding). The temporal varariation of intertidal nematodes in the Westerschelde. II. Yearly, monthly and daily scale.

* Li Jian, M. Vincx & P. Herman (in voorbereiding). Carbon flow through nematode communities in the Westerschelde. Description of the model MONIW. *Ophelia*.

Dit laatste artikel werd voorgesteld op het 'International Symposium on Nutrient Dynamics in Coastal and Estuarine Environments', 13-16 Oct. 1993 in Helsingør, Denemarken en moet tegen december ingediend worden ter publicatie bij het tijdschrift *Ophelia*.

TAAK B

Spatiale variabiliteit van het meiobenthos in de Westerschelde

De spatiale variabiliteit van het meiobenthos van de Westerschelde werd onderzocht van bodemmonsters genomen in 1990 tijdens vier seizoenen (maart 1990, juni 1990, oktober 1990 en januari 1991). Zowel het intertidaal, het subtidaal en de geulen werden onderzocht langs de saliniteitsgradient (zes transecten) (Fig. 1). Er werd geopteerd om een selectie van 22 stations in detail uit te werken over de volledige gradiënt, gezien de variatie binnen een bepaalde saliniteits- en sedimentszone geen grote variatie vertoonde. Voor het voorjaar 1990 werden de nematoden tot op soortniveau uitgewerkt, evenals de verticale profielen in de bodem (zie verder).

Drie habitatstypes werden bestudeerd : de monsterplaatsen liggen ofwel in de geul (stations 64, 46, 37, 28, 5), ofwel subtidaal (stations 57, 55, 63, 68, 47, 44, 33, 38, 26, 23, 4), ofwel intertidaal (stations 53, 61, 42, 32, 22, 1) (Fig.1).

Voor meiofauna werden telkens twee cores van 10 cm² oppervlakte bestudeerd tot op een diepte van 10 cm. De meiofauna werd geëxtraheerd conform de methoden beschreven in Higgins & Thiel (1989).

Sedimentanalyse gebeurde met de CoulterR LS Particle Size Analyser (Fig. 2). Gezien de zeer geringe verschillen tussen de sedimentsamenstelling over de seizoenen zijn hier enkel de gemiddelde resultaten voorgesteld van de sedimentkarakteristieken (percentage slib, percentage grint en mediaan van het totale sediment). Het percentage grint (fractie > 1 mm) is vooral zeer hoog in de geulen en afwezig in het intertidaal. Het percentage slib toont een stijgende trend naar het mariene deel met vooral de intertidale stations 53 en 61 als bijzonder slibrijk. De mediane korrelgrootte schommelt rond de 200 µm met grote uitschieters naar boven toe in de stations 64, 44 en 37 (cf. hoge grintfractie).

Nutriënten (NO₃+2-N, NH₄-N, PO₄-P en Si werden bepaald met een Cenco M4 Automatische analyseketen (Fig.3). Zowel de lente als de herfst waarden zijn bepaald (maart en oktober 1990). Opvallend is dat de nitraat-nitriet waarde van het voorjaar beduidend hoger ligt dan in het najaar en dat er een stijgende trend bestaat stroomopwaarts (eutrofiëring !). Piekwaarden aan ammoniumstikstof zijn gevonden in het najaar in de subtidale stations 46 en 23 (17662 µg/l). Deze hoge waarden gaan gepaard met bijzonder hoge waarden aan fosfaat (tot 2247 µg/l in oktober 1990 van station 23) en hoge waarden aan silicium in het najaar van deze beide stations. Overigens is het patroon van silicium moeilijk te verklaren. Er werd een positieve correlatie gevonden tussen het percentage slib en het NH₄-N en een negatieve correlatie tussen het zandpercentage en het NH₄-N.

In totaal werden 16 meiofaunataxa gevonden : Amphipoda, Bivalvia, Ciliata, Cladocera, Cnidaria, Copepoda, Gastropoda, Gastrotricha, Halacarida, Nematoda, Oligochaeta, Ostracoda, Polychaeta, Priapulida, Tardigrada & Turbellaria. De Nematoda

vormen het dominante taxon. De gemiddelde (jaarlijkse) meiofaunadensiteit varieert tussen 77 en 2562 ind.10 cm⁻². De densiteit is laag in vergelijking met deze van bijv. de Oosterschelde waar tussen 208 en 17542 ind.10 cm⁻² zijn gevonden (Smol *et al.*, in press). Ook de copepodendensiteiten (tussen 0.3 en 21.8 ind.10 cm⁻²) liggen, in vergelijking met andere estuaria, laag.

De spatiale variaties van de totale meiofaunadensiteit langsheen de saliniteitsgradiënt vertonen geen duidelijke structuur en een correlatie tussen meiobenthosdensiteit en saliniteit wordt niet vastgesteld. (Fig. 4). Afhankelijk van het habitatype, wordt een duidelijke variatie in de meiofaunadensiteit waargenomen: de densiteiten zijn het hoogst in de intertidale stations, het laagst in de geulstations. De nematoden volgen dit patroon (Fig. 5). De copepoden daarentegen vertonen veeleer de omgekeerde tendens (Fig. 6). Bepalend voor deze verspreiding zijn sedimentsamenstelling en diepte.

De seizoenale variaties van de totale meiofaunadensiteiten vertonen niet echt een duidelijk patroon. Hoge densiteiten in de zomer worden slechts in 11 stations waargenomen: zuurstoftekort in het water en sediment tengevolge van een hoge temperatuur kunnen de oorzaken zijn. Lage densiteiten in de winter worden slechts in 8 stations gevonden.

De gemiddelde meiofaunadiversiteit is het laagst bij de monding, stijgt tot aan Terneuzen daalt dan terug t.h.v. Ossenisse en Valkenisse en stijgt t.h.v. de Bocht van Bath tot een maximale waarde (Fig. 7). Diversiteitsvariaties langsheen de saliniteitsgradiënt zijn eerder gecorreleerd met het sediment dan met de saliniteit.

Ook voor de diversiteit noteren we duidelijke variaties over de 3 habitatstypes, weliswaar met een omgekeerde tendens : de hoogste waarden in de geulen. De seizoenale variatie van de diversiteit blijkt significant te zijn en een positieve correlatie met de temperatuur wordt vastgesteld.

Op de plaatsen waar hoge macrobenthosdensiteiten voorkomen in de Westerschelde, nl. de intergetijdengebieden, zijn de totale meiofauna- en nematodendensiteiten ook hoog wat eventueel wijst op een positieve relatie tussen en meio- en macrobenthos. (De macrofauna is onderzocht van dezelfde stations in voorjaar 1990, Fig. 8). Toch dienen we met dit vermoeden voorzichtig om te springen, daar andere factoren de densiteiten van het meiobenthos kunnen beïnvloeden. In dit geval bv. zou de geobserveerde correlatie een gevolg kunnen zijn van een groter voedselaanbod (hogere primaire productie aan diatomeen) of een geringere verstoring in deze zones (in tegenstelling tot de geulen die sterk onderhevig zijn aan baggeractiviteiten).

Gedetailleerd onderzoek van voorjaar 1990 (Soetaert *et al.*, submitted)

Extra gegevens van 4 subtidale stations stroomopwaarts van het Land van Saeftinghe zijn achteraf onderzocht geworden (echter niet in de vorige benadering) (Fig.9) voor het voorjaar 1990.

De subtidale zone met een saliniteit lager dan 7 ‰ is vrijwel 'azoïsch' (alleen nog enkele nematoden en oligochaeten overleven). De Maximum Turbiditeitszone van de Westerschelde wordt in het kader van een EG-Environment programma MATURE verder onderzocht (1993-1994).

Figuren 10 tot 18 geven een voorstelling van de belangrijkste resultaten. In de legende staan telkens de belangrijkste bevindingen vermeld.

Samenvattend kunnen we stellen dat de verticale verdeling in het sediment nogal heterogeen is. Intertidaal vertonen de meeste stations een maximum net onder het sedimentoppervlak, terwijl dit patroon verstoord is in het subtidaal en in de geulen (waar zowel maxima voorkomen aan het oppervlak als onder het sedimentoppervlak).

De soortenverspreiding van de nematoden werd onderzocht in functie van saliniteit, korrelgrootte, waterdiepte en sedimentdiepte. De meeste soorten hebben hun maximale abundantie in het intertidaal, terwijl er slechts enkele preferentieel subtidale soorten zijn. De meeste nematodensoorten kunnen diep in het sediment dringen; enkele zijn preferentieel oppervlaktesoorten. De diversiteit per oppervlakteenheid volgt het patroon van de densiteiten in die zin dat een hogere diversiteit gevonden werd in het intertidaal in vergelijking met het subtidaal. Wanneer echter deze indices herleid worden naar het aantal onderzochte individuen, werden er geen significante verschillen gevonden tussen intertidaal en subtidaal bij vergelijkbare saliniteit.

Via multivariate analysetechnieken (CANOCO) werd aangetoond dat de samenstelling van de nematodengemeenschappen op een even belangrijke wijze wordt beïnvloed door sedimentdiepte als door waterdiepte, saliniteit of korrelgrootte van het sediment. De verticale verdeling van zowel de subtidale als de geulmonsters verschillen duidelijk van het meer stabiele intertidaal verticaal patroon; het verstoorde sediment van de subtidale gebieden (zowel door stroming als door baggerwerken) is waarschijnlijk de oorzaak van het onregelmatig patroon van deze verdeling.

Alhoewel in het mariene deel van de Westerschelde een echte subtidale nematofauna kan verwacht worden, is dit echter niet het geval. Dit kan verklaard worden door aspecten van verstoring door baggeractiviteiten of door gebrek aan voedsel opdat de groei en reproductie van die nematoden kan gebeuren. De subtidale fauna wordt waarschijnlijk continu aangevuld door de estuariene stromingen met het continue proces van sedimentatie.

Evidentie hiervoor wordt gevonden in het feit dat zeer dikwijls nematoden worden aangetroffen in het plankton (tot 10 ind. l⁻¹) (Soetaert & Van Rijswijk, 1993) die zelfs hoger is dan de densiteiten aanwezig in de bodem van dezelfde plaatsen.

De bijzonder lage densiteiten in de litorale gebieden in de zone met het turbiditeitsmaximum (zone stroomopwaarts van Saefinghe) is te verklaren door de aanwezigheid van gepollueerde sedimenten (Van Eck & de Rooij, 1990). De organische en anorganische vervuiling is zeer hoog in deze gebieden. Microbiële degradatie van deze organische pollutanten resulteren in lage zuurstofconcentraties in het water (anoxia in de zomermaanden). De pelagische primaire productiviteit is eveneens het laagst in deze gebieden

(Kromkramp *et al.*, 1992) wat resulteert in minder voedsel van hoge kwaliteit voor het benthos. Een combinatie van factoren is waarschijnlijk verantwoordelijk voor de afwijkend lage meiobenthosdensiteiten in dit gebied.

TAAK C

Bepaling van de trofische rol van de meiofauna

Experimenteel onderzoek heeft aangetoond dat nematoden zich voeden met diatomeeën (Alongi en Tietjen, 1980) en bacteriën (Schiemer *et al.*, 1980). Om de organische koolstof-flux van deze micro-organismen naar het meiobenthos na te gaan wordt gebruik gemaakt van radio-isotopen. Door beide voedselbronnen te merken met een specifiek isotoop (^{14}C voor de diatomeeën en ^3H voor de bacteriën) wordt een schatting bekomen van de opname van deze organismen door de nematoden. Grazing experimenten werden uitgevoerd op drie intertidale plaatsen in het Westerschelde-estuarium die respectievelijk gelegen zijn in de mariene zone (Zimmerman), de turbiditeitszone (BASF) en de zoetwaterzone (Lillo), en in één subtidaal station van de Noordzee gelegen voor de Belgische kust (station 115).

In dit stadium van het onderzoek wordt de opname van bacteriën en diatomeeën over deze vier biotopen onderling vergeleken. Een kwantificatie van de flux zal pas in een volgend stadium plaatsgrijpen, omdat het beschikbare materiaal een standardisatie van de metingen voorlopig uitsloot. De figuren 20-21 tonen het verloop van de opname van het isotoop door respectievelijk de bacteriën en de diatomeeën in de tijd. Deze opname verloopt lineair. De overige figuren illustreren de grazing door nematoden. Doordat de micro-organismen slechts worden gemerkt bij het begin van het experiment, wordt een vertraagde (exponentiële) opname verwacht.

De opname van bacteriën door nematoden is het hoogst in de Noordzee (Fig. 19) en in de mariene zone van de Westerschelde (Fig. 20). Ze is klein tot afwezig in beide landinwaarts gelegen stations van de Westerschelde (BASF en Lillo).

De opname van diatomeeën werd niet gemeten in de Noordzee. Voor de Westerschelde neemt de opname opnieuw af naarmate meer landinwaarts. Ter hoogte van BASF wordt echter nog steeds een duidelijke opname van diatomeeën vastgesteld, in tegenstelling tot de eerder lage opname van bacteriën in dit station (Fig. 21).

In de volgende maanden zullen nieuwe experimenten uitgevoerd worden die vooral moeten bijdragen om de standardisatie van de experimenten te realiseren. We zullen ook op soortniveau de grazingactiviteiten van de dominante nematoden van de Westerschelde gaan onderzoeken.

De uiteindelijke relatie tussen nematoden in de bodem, bacteriën in de bodem en experimenteel vastgestelde activiteiten zullen leiden tot een beter inzicht in de problematiek van regulering al dan niet van microbiologische processen door de meiofauna. Ook de nauwkeurige nutriënten- en pigmentenanalyse zullen in dit kader nader onderzocht worden (zie taak D).

TAAK D

Functionele rol van het meiobenthos in de biogeochemie van de sedimenten

In het kader van dit deelaspect zijn reeds volgende staalnames uitgevoerd in 1993 :

NOORDZEE

Belgische kustgebied : stations 115, 790, 140, 702, 701 en 120. (figuur 22) in de periodes 2-5 maart 1993, 21-25 juni 1993, 30 aug - 3 sep 1993 en gepland voor 8-10 december 1993.

Van de bovenvermelde zes stations worden de stations 115, 702 en 790 op een gedetailleerde manier op de volgende wijze onderzocht :

Gebruikte grijper : Box-corer (eventueel Minicorer)

Na het nemen van de box-corer worden sub-samples genomen met perspexbuizen (diam. 3.6 cm) tot op 10 cm diepte in het sediment. Elke core wordt verticaal onderverdeeld in schijven van 1 cm tot op een diepte van 10 cm.

Meiofauna : 3 cores verticaal onderverdeeld (0-1 cm, 1-2 cm,...9-10 cm). Fixatie : warme, neutrale formol bij 60°C en eind concentratie van 4%.

Bacteriën : 1 core (diam: 3.6 cm) waaruit 2 substalen van 1 ml per schijf worden genomen. Fixatie : 5 ml formol (2%).

C/N : 1 core (diam. 3.6 cm) verticaal verdeeld en overgebracht naar diepvries in recipiënt. Bewaring : diepvries.

Pigment : 2 cores (diam. 3.6 cm) verticaal verdeeld. Van ieder schijfje wordt 3x 1 ml sediment diepgevroren.

Redox : 1 core (diam. 5 cm) : op de verschillende diepte worden redoxmetingen uitgevoerd.

Nutriënten : 3 cores (diam. 6 cm) verticaal onderverdeeld. Van ieder schijfje sediment wordt het interstitiële water uitgeperst en opgevangen in een recipient en vervolgens diepgevroren.

Korrelgrootte : 1 core (diam. 3.6 cm) verticaal verdeeld.

Van de stations 701, 120 en 140 worden enkel totale sedimentcores onderzocht (i.e. 3 meiofaunastalen en 1 voor korrelgrootte). Deze stalen worden extra verwerkt daar ze een continuïteit leveren van stalen reeds aanwezig vanaf 1976. Ook worden deze stalen als een soort 'reserve' beschouwd gezien de zeer belangrijke antropogene ingrijpen die er langs onze kust gebeuren, wat onder andere een totale verandering in de sedimentensamenstelling voor gevolg heeft (zie verder). Deze veranderingen maken het bijzonder moeilijk om degelijke tijdsreeksen van de kustzone uit te werken, gezien de zeer nauwe relatie tussen bodem en fauna. Om die reden zullen de gegevens niet alleen vergeleken worden in de tijd van dezelfde geografische ligging maar eveneens van dezelfde sedimentologische eigenschappen.

WESTERSCHELDE

Een intensieve staalname (protocol cf. 115, 702 en 790) is eveneens uitgevoerd in station WO22 van de Westerschelde (Fig. 22) op de data 2 maart 1993, 22 juni 1993 en 21 september 1993. Een laatste staalname is gepland in december 1993.

Verder zijn de volgende stations in de Westerschelde bemonsterd in mei en november 1993 : 54, 53, 57, 61, 63, 42, 47, 44, 32, 33, 34, 22, 23, 26, 1 en 4.

Verwerking van het materiaal

De meiofaunastalen zijn reeds opgespoeld en er is gestart met de tellingen. Resultaten zullen beschikbaar zijn tegen september 1994.

Bacteriëntellingen in de verschillende sedimentschijven zijn reeds uitgevoerd (zie Fig. 23-26). De interpretatie van de gegevens zal volgen samen met de interpretatie van de meiofaunadensiteiten (sep 94).

Korrelgroottesamenstelling is eveneens reeds uitgevoerd met de Coulter LS Particle Size Analyser (zie Fig. 27 a - k).

De vier stations die in detail zijn geanalyseerd tonen opmerkelijke verschillen in sediment (zie figuur 28 - 29). Het voorbeeld van juni is hier voorgesteld, waaruit blijkt dat het Westerschelde station WO22 gemiddeld 50 % slib heeft (fractie < 63 μm) met een mediaan lager dan 100 μm met een constant verloop met de diepte in de core. Station 702 nabij Zeebrugge heeft enkel een laag slibpercentage in de bovenste centimeters en de mediaan is constant over de diepte rond een waarde van 200 μm . Station 790 is een zeer grofzandig station (mediaan > 350 μm) en geen slib. Station 115 bestaat voor meer dan 90 % uit slib, wat resulteert in een zeer lage mediaan (< 20 μm).

Zowel station 702 als station 115 hebben in 1993 een totaal verschillende sedimentsamenstelling dan bijv. in de jaren 1984-1986 waar station 702 zeer slibbig was en station 115 zeer grofzandig.

De overige analyses zijn in uitvoering en resultaten zullen beschikbaar zijn tegen september 1994. (hiervoor wordt eveneens de aankoop van een nieuwe nutriënten-analyseketen voorzien).

TAKEN E & F

Bepaling van de spatiale en temporele variabiliteit (in densiteit, biomassa, diversiteit, gemeenschapsstructuur en trofische structuur) van het hyperbenthos in de Westerschelde in relatie met omgevingsvariabelen.

Algemene inleiding

Dit luik van het verslag is als volgt opgebouwd:

In een eerste deel worden de resultaten van een pilootstudie samengevat. Hierbij werden de hyperbenthische gemeenschappen van het Westerschelde estuarium vergeleken met die van andere deelgebieden van de Nederlandse delta. Over deze studie is reeds in de internationale literatuur gerapporteerd. De publikatie wordt in bijlage gegeven.

In een tweede deel wordt dieper ingegaan op de ruimtelijke en temporele patronen van het hyperbenthos van de Westerschelde. Het spatiaal luik van het gemeenschapsonderzoek (taak E) kan hiermee als afgewerkt beschouwd worden. Aspecten van de temporele variabiliteit (taak F) zullen in de loop van 1993-1994 verder uitgediept worden.

1. Ruimtelijke gemeenschapsstructuur van het winter-hyperbenthos van het Schelde-estuarium en de aanpalende kustgebieden

Samenvatting van de resultaten

Teneinde een eerste indruk te krijgen over het potentiële belang van het hyperbenthos in kust- en estuariene ecosystemen, werd deze fauna 's winters bemonsterd in 41 stations gelegen in de Westerschelde, de Oosterschelde en het aanpalende kustgebied, de Voordelta.

Multivariate analyses duiden op 3 belangrijke gradiënten die konden verdeeld worden in zeven ruimtelijk gedefinieerde hyperbenthische gemeenschappen. Met 'Canonical Correspondence Analysis' werden deze soortengemeenschappen gecorreleerd met een aantal omgevingsvariabelen die in elk station gemeten werden.

De distributie van de soorten in de Westerschelde bleek voornamelijk bepaald te worden door een gradiënt van saliniteit, opgeloste zuurstof en turbiditeit. Hyperbenthische dieren, vooral de aasgarnaal *Neomysis integer*, bereikten hoge densiteiten in het brakwaterdeel (meer dan 12 individuen per m²). De meer zeewaarts gelegen stations werden gekenmerkt door lagere densiteiten verdeeld over een groter aantal soorten. In de door benthische filtervoeders gedomineerde Oosterschelde was de totale hyperbenthische densiteit zeer laag (minder dan 0.05 individuen per m²); het ondiep kustgebied was gekenmerkt door tussenliggende densiteiten.

Zelfs de armste Westerschelde kluster had hyperbenthische densiteiten and biomassa's die respectievelijk 5 en 3 maal hoger waren dan de rijkste klusters in de rest van het

studiegebied. De brakwaterkluster van de Westerschelde was dan nog eens 10 maal rijker dan de relatief arme mariene kluster.

Bijlage: Mees, J. & Hamerlynck, O., 1992. Spatial community structure of the winter hyperbenthos of the Schelde estuary, the Netherlands, and the adjacent coastal waters. *Neth. J. Sea Res.* 29: 357-370.

2. Seizoenale samenstelling en ruimtelijke verspreiding van hyperbenthische gemeenschappen langs estuariene gradiënten in de Westerschelde

Samenvatting

De hyperbenthische fauna van het Westerschelde estuarium werd bemonsterd in de lente, de zomer en de winter van 1990. Er werden telkens 14 stalen genomen langsheen de saliniteitsgradiënt. Aasgarnalen domineren het hyperbenthos in elk seizoen. Andere belangrijke hyperbenthische soorten, zowel permanent (bvb. vlokreeften en zeepissebedden) als tijdelijk (bvb. vislarven en larven van krabben en garnalen), behoren tot diverse faunistische groepen. De ruimtelijke structuur is stabiel in de tijd: het estuarium kan in elk seizoen in dezelfde geografische zones verdeeld worden. Elke zone heeft een karakteristieke fauna. De gradiënten in saliniteit, opgeloste zuurstof en turbiditeit correleren sterk met de waargenomen variaties in gemeenschapsstructuur. De ruimtelijke patronen domineren over de temporele patronen, vooral in de brakwaterzone van het estuarium. In de mariene zone zijn de seizoenale verschillen in de gemeenschappen meer uitgesproken. Dit is het gevolg van het voorkomen van een aantal tijdelijk hyperbenthische soorten in lente en zomer. De stroomopwaarts gelegen (brakwater) gemeenschappen worden in elk seizoen gekenmerkt door weinig soorten die in zeer hoge aantallen voorkomen; de stroomafwaartse (mariene) gemeenschappen zijn altijd samengesteld uit een groot aantal soorten, maar met lagere densiteiten.

2.1. Inleiding

Het hyperbenthos omvat de fauna die in het onderste deel van de waterkolom leeft en die in zekere mate van de nabijheid van de bodem afhankelijk is (Beyer 1958). Men kan een onderscheid maken tussen het permanente hyperbenthos (dieren die hun ganse levenscyclus in het hyperbenthaal doorbrengen) en het tijdelijke hyperbenthos. Laatstgenoemde zijn organismen die slechts gedurende bepaalde stadia van hun ontwikkeling tot het hyperbenthos behoren (Hamerlynck & Mees 1991). In de reeds bestudeerde gebieden zijn de belangrijkste vertegenwoordigers van het permanente hyperbenthos mysidaceeën (aasgarnalen), amphipoden (vlokreeftjes), isopoden (zeepissebedden) en cumaceeën (zeekomma's of schorpioenkreeftjes). In het tijdelijk hyperbenthos zijn voornamelijk de larvale stadia van verschillende groepen decapoden (vooral garnalen, hermietskreeften en krabben), de larven van macrobenthische organismen en de eieren, larven en postlarven van vissen opvallend vertegenwoordigd.

Het mobiele hyperbenthos is een weinig gekende maar potentiëel belangrijke component van de estuariene fauna. Het hyperbenthos omvat alle zwemmende, bodemafhankelijke dieren die seizoensale of dagelijkse verticale migraties boven de bodem uitvoeren (Brunel *et al.* 1978). Dit bovenste compartiment van de benthische gemeenschap is nog weinig onderzocht vanwege methodologische problemen bij het bemonsteren. Doordat de beschikbaarheid van specifieke staalnameapparatuur noodzakelijk is voor de studie van het hyperbenthos, wordt het belang van deze fauna in de meeste mariene studies onderschat of zelfs volledig verwaarloosd. Recent onderzoek heeft nochtans geleid tot een erkenning van het belang van het hyperbenthos in estuaria en ondiepe kustgebieden (bvb. Boyson 1975, Buhl-Jensen & Fossa 1991, Hamerlynck & Mees 1991, Rudstam *et al.* 1986, Woolridge 1989).

In estuaria zijn de densiteiten en biomassa's van het permanente hyperbenthos veel hoger dan in nabijgelegen kustgebieden (Mees & Hamerlynck 1992). Vooral in de zeer turbiede brakwaterzone van het estuarium worden uitzonderlijk hoge aasgarnaal densiteiten vastgesteld. Er is aangetoond dat het hyperbenthos een belangrijke schakel is in de voedselwebben van mariene ecosystemen. In kustgebieden en estuaria wordt de hyperbenthische fauna gedomineerd door aasgarnalen. Deze dieren zijn omnivoren en hebben twee verschillende voedingsmechanismen : enerzijds kunnen ze gesuspendeerd materiaal (o.a. refractiel plantaardig detritus) uit de waterkolom zeven, anderzijds kunnen ze actief prederen op zoplankton. Hyperbenthische organismen kunnen zo door predatie hun zoöplanktonprooipopulaties structureren. Naar een hoger trofisch niveau toe, zijn aasgarnalen een belangrijke component in het dieet van een groot aantal (vaak commercieel belangrijke) vissen en garnalen (overzicht in Mauchline 1980), en zelfs in dat van vogels (Tattersall & Tattersall 1951). Voedselecolologisch onderzoek in de Westerschelde en de ondiepe kustgebieden in België en Nederland, toonde het gravimetrisch belang aan van aasgarnalen in het dieet van het dikkopje (*Pomatoschistus minutus*), lozano's grondel (*P. lozanoi*), brakwatergrondel (*P. microps*), zeebaars (*Dicentrarchus labrax*), steenbolk (*Trisopterus luscus*), wijting (*Merlangius merlangus*) en kleine zeenaald (*Syngnatus rostellatus*) (Hamerlynck *et al.* 1990, Hamerlynck & Hostens 1993, Hamerlynck *et al.* in druk, Cattrijsse *et al.* 1993). Van vele commercieel belangrijke vissoorten die voorkomen in de Belgische kustzone is geweten dat ze in één of ander stadium van hun levensgeschiedenis prederen op aasgarnalen. Potentiële predatoren zijn o.a. sprot (*Sprattus sprattus*), haring (*Clupea harengus*), kabeljauw (*Gadus morhua*), bot (*Pleuronectus flesus*), schar (*Limanda limanda*) en schol (*Pleuronectus platessa*) (ref. in Mauchline 1980). Ongewervelde predatoren zijn o.a. de grijze garnaal (*Crangon crangon*) (Tattersall & Tattersall 1951) en de steurgarnaal (*Palaemonetes varians*). Deze voedselrelaties maken het waarschijnlijk dat het hyperbenthos een sleutelrol vervult in voedselwebben van kustgebieden en estuaria (Mees & Hamerlynck 1992). In de brakwaterzone van estuaria kan het hyperbenthos beschouwd worden als een belangrijke schakel in de op detritus gebaseerde voedselketen die de "microbial loop" (detritus en de geassocieerde bacteriële fauna) verbindt met hogere trofische niveaus.

Deze erkenning van het belang van de studie van het hyperbenthos in mariene ecosystemen staat in scherp contrast met het aantal studies dat er tot op heden in onze gebieden aan gewijd is.

Voor de Westerschelde (zoals voor de meeste Europese estuaria) is er geen gedetailleerde informatie over de soortensamenstelling en de ruimtelijke en temporele variabiliteit van de hyperbenthische gemeenschappen beschikbaar. In dit verslag wordt de spatiale en temporele verspreiding van het hyperbenthos in het Westerschelde estuarium beschreven. Er wordt ook gezocht naar correlaties met enkele belangrijke fysisch-chemische gradiënten. Gemeenschapsparemeters zoals soortenrijkdom, densiteit, biomassa, en diversiteit werden berekend.

Deze studie tracht een antwoord te geven op de volgende specifieke vragen: (1) welke zijn de dominante soorten in de estuariene hyperbenthische gemeenschappen, welke densiteiten bereiken ze, wat is hun biomassa? (2) hoe zijn de dominante hyperbenthische soorten ruimtelijk verdeeld langsheen de saliniteitsgradiënt? (3) is er een belangrijke seizoenale variabiliteit in densiteiten en gemeenschapsstructuur in de Westerschelde? en (4) welke omgevingsvariabelen correleren met het voorkomen en de structuur van deze gemeenschappen?

2.2. Materiaal en methoden

Studiegebied

De Westerschelde is het estuarium van de Schelde rivier en maakt deel uit van het Deltagebied in het zuid-westen van Nederland. Het estuarium wordt gekarakteriseerd door een sterke saliniteitsgradiënt (Heip 1989). De maritieme zone van het tidaal systeem is ongeveer 70 km lang van de Noordzee (Vlissingen) tot de Belgisch-Nederlandse grens. In deze zone zijn diepe vloed- en ebkanalen gescheiden door grote zandbanken (Peters & Stirling 1976). De menging van het water is volledig (er is geen stratificatie van saliniteit of stroming). De gemiddelde zoetwater input is $105 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. Het totaal volume van het estuarium ($2.5 \cdot 10^9 \text{ m}^3$) is groot in vergelijking met het volume dat elke dag van de rivier binnenkomt ($9 \cdot 10^6 \text{ m}^3$). De residentietijd van het water is dan ook vrij lang: 75 dagen of 150 getijcycli tussen de grens en Vlissingen (Heip 1989). Dit resulteert in een geleidelijke verdunning van het zeewater en vrij stabiele saliniteitszones. Deze blijven in min of meer dezelfde positie gedurende de getijcyclus. Belangrijker zijn de seizoenale verschuivingen die afhangen van het debiet van de rivier. De input van organische en inorganische pollutanten is zeer hoog, vooral in het brakwaterdeel (Duursma *et al.* 1988). De hoge organische belasting resulteert in een intense bacteriële activiteit die de opgeloste zuurstof snel uitput. Enkele kilometers stroomopwaarts de belgisch-nederlandse grens, zakt de jaargemiddelde zuurstofconcentratie zakt tot minder dan 2 mg l^{-1} (Van Eck *et al.* 1991).

Staalname

De stalen werden genomen met een hyperbenthische slede. Deze bestaat uit een zwaar metalen frame en is uitgerust met 2 netten. De netten hebben een lengte van 4 m, met een maaswijdte van 2*2 mm in de eerste 3 m en 1*1 mm in de laatste 1 m. Het onderste net bemonstert de waterkolom van 20 tot 50 cm boven de bodem, het bovenste net van 50 tot 100 cm. Voor dit verslag werd de inhoud van beide netten samen als één staal behandeld. De stalen werden gespoeld over een 1 mm zeef en onmiddellijk gefixeerd met een gebufferde formaldehyde oplossing (eindconcentratie 7%).

Er werden 14 stations bemonsterd tussen de monding (Vlissingen) en de grens (Bath) (Figuur 30, Tabel 1). Alle stalen werden genomen in de subtidale geulen. Waar mogelijk werd de 10 m dieptelijn gevolgd. Alle stalen werden overdag genomen (het hyperbenthos is dan nabij de bodem geconcentreerd). De slede werd over een afstand van 1000 m voor stroom gesleept (snelheid van 4.5 knopen). Dit schema werd maandelijks uitgevoerd gedurende anderhalf jaar. Dit verslag rapporteert over de campagne van april, augustus en december (lente, zomer en winter).

Na elke sleep werden temperatuur, saliniteit, conductiviteit, opgeloste zuurstof, pH and Secchi doorzichtbaarheid gemeten.

In het laboratorium werden alle dieren uitgesorteerd, gedetermineerd tot op soortniveau (indien mogelijk) en geteld. Hierbij werden de verschillende ontwikkelingsstadia van eenzelfde soort (zoë, megalopa, postlarve en/of adult die een duidelijk verschillende ecologie hebben) als verschillende soorten beschouwd: we spreken van 'functionele soorten'. Voor de biomassaberekening werd een onderscheid gemaakt tussen organismen met discrete stadia en dieren met een min of meer continue groei. Voor soorten met discrete stadia werd een stadiumafhankelijk asvrij drooggewicht gehanteerd; aan de hand van lengte-frequentie distributies en soortspecifieke lengteasvrijdrooggewicht regressies werd de biomassa van organismen met geleidelijke groei berekend. Alle densiteiten en biomassa's worden voorgesteld als aantal individuen (N) en gram asvrij-drooggewicht (gAVDW) per sleep (1000 m²) of per m². De netefficiëntie werd verondersteld 100% te zijn; alle densiteits- en biomassawaarden moeten dan ook als minimale schattingen beschouwd worden (Mees & Hamerlynck 1992).

Gegevensverwerking

De diversiteit werd berekend als de diversiteitsgetallen van Hill (Hill 1973). Dit is een continuüm van diversiteitsindices van de orde $-\infty$ tot $+\infty$. Het belang van relatief minder abundante soorten neemt af en de impact van dominante soorten neemt toe met toenemende orde van de indices. Om gemeenschappen te karakteriseren wordt aanbevolen de indices van de orde 0, 1, 2 en $+\infty$ te berekenen (Heip *et al.* 1988). Hierbij is N_0 gelijk aan het aantal soorten dat in het staal aanwezig is; N_1 is de omgekeerde natuurlijke logaritme van de Shannon-Wiener diversiteitsindex, N_2 is de reciproke van de dominantie-index van Simpson, N_{∞} is de reciproke van de proportionele abundantie van de meest algemene soort.

De volgende multivariate analyses werden uitgevoerd: een classificatie (klusteranalyse gebaseerd op de Bray-Curtis similariteitsindex en het 'Group Average Sorting' klusteringsalgoritme - GAS), een ordinatie ('Canonical Correspondance Analysis' - CCA), en een hybride techniek ('Two-way Indicator Species Analysis' - TWINSPAN). Al deze technieken werden toegepast op vierdemachtswortel getransformeerde dichtheits- en biomassagegevens.

Elk van deze technieken levert specifieke informatie op. De stalen werden naargelang hun soortensamenstelling in clusters opgedeeld met behulp van het programma TWINSPAN (Hill 1979). TWINSPAN geeft ook indicatorsoorten die de verschillende gemeenschappen karakteriseren. Schijnsoorten werden gedefinieerd aan de hand van de volgende 'cutlevels': 0, 0.1, 0.5, 1, 2, 3 en 5 voor de biomassa's en 0, 1, 2, 5, 10, 20, en 30 voor de dichtheiten. Om de stabiliteit van de TWINSPAN- resultaten te beoordelen en om te mate van similariteit tussen de waargenomen clusters (en tussen de stalen binnen één cluster) in te schatten, werden dezelfde data ook onderworpen aan een GAS klusteranalyse. De relatie tussen de soortensamenstelling en de gemeten omgevingsvariabelen werd nagegaan met de CCA optie van het programma CANOCO (Ter Braak, 1988). De conductiviteitsdata werden niet gebruikt voor deze analyse omdat ze covariabel waren met de saliniteit. Secchi waarden (een maat voor de lichtindringing) werden reciproom getransformeerd. De nieuwe variabele is dan een extinctiemaat die de turbiditeit van het water reflecteert.

Voor een verder karakterisering en vergelijking van de gevonden gemeenschappen werden k-dominantie curves (Lambhead *et al.* 1983) gebruikt. Hierbij werd de logaritme van de cumulatieve percentages (het percentage van de totale abundantie vertegenwoordigd door de k-de meest dominante soort en alle meer abundante soorten) tegen de logaritme van rang k uitgezet. In grafieken van de soorten-abundantiedistributie werd het aantal soorten vertegenwoordigd door 0, 1, 2,... individuen uitgezet in logaritmische dichtheitsklassen.

2.3. Resultaten

Exploratie van de datamatrix

In het totaal werden 104 soorten gevonden (Tabel 2). Toevallige vangsten van epibenthische (bvb. demersale vissen, adulte krabben, adulte garnalen) en endobenthische (bvb. adult polychaeten en bivalven) dieren, alsook adulte pelagische vissen en planktonische dieren (bvb. kwallen) werden niet voor de analyses gebruikt. Amphipoden van het genus *Bathyporeia* (waarschijnlijk een mengeling van *B. elegans*, *B. sarsi* en *B. pilosa*) werden gegroepeerd als *Bathyporeia* species. Kleine postlarvale grondels (*Pomatoschistus minutus*, *P. lozanoi* en *P. microps*) en larven van de Clupeidae (*Clupea harengus* en *Sprattus sprattus*) werden niet tot op soort gebracht en werden genoteerd als *Pomatoschistus* species en Clupeidae species. Zeenaalden werden genoteerd als Syngnathidae species, maar het betreft waarschijnlijk uitsluitend *Syngnathus rostellatus*. Ook de pelagische eieren van vissen en de vrijlevende stadia

van de ectoparasitaire Caligidae werden niet verder gedetermineerd. Zeldzame larvale polychaeten en enkele zeldzame krabbelarven werden enkel tot op genus gedetermineerd (Tabel 2). Twee krabbelarven en één amphipode konden niet gedetermineerd worden, en zijn genoteerd als "Zoea indet. type 1 en type 2", en "Amphipode indet. type 1".

Na deze correcties van de datamatrix, was de hyperbenthische fauna teruggebracht tot 66 soorten. De volledige soortenlijst, inclusief de ontwikkelingsstadia die als afzonderlijke functionele soorten beschouwd werden, is weergegeven in Tabel 2. In het totaal werden ongeveer 90000 individuen (behorend tot 35 soorten) gevangen in april, 280000 (48 soorten) in augustus en 18000 (30 soorten) in december. Slechts 19 soorten waren in elk seizoen aanwezig (vnl. pijlwormen, aasgarnalen, isopoden en amphipoden). 6 soorten werden enkel in april gevangen (allemaal tijdelijk hyperbenthische soorten), 17 soorten enkel in augustus (8 tijdelijk en 9 permanent hyperbenthisch) en 5 soorten in december (2 tijdelijk en 3 permanent hyperbenthisch).

Mysidacea domineerden het hyperbenthos in elk station. De verdeling van de 4 belangrijkste aasgarnaalsoorten in het estuarium is weergegeven in Figuur 31. *Neomysis integer* is afwezig in het westelijk deel van de Westerschelde maar is altijd in hoge aantallen aanwezig in het oostelijk deel. *Mesopodopsis slabberi* is een euryhalieene soort die over de ganse lengte van het estuarium voorkomt. De hoogste aantallen worden ook in het oostelijk deel bereikt (Figuur 31). In de winter zijn de densiteiten overal laag. *Schistomysis kervillei* en *Gastrosaccus spinifer* zijn de dominante aasgarnalen in de mariene zone van het studiegebied. Beide soorten dringen in de winter verder het estuarium binnen. *Praunus flexuosus* (Figuur 32) komt ook enkel in de brakwaterzone voor maar bereikt nooit hoge densiteiten. *Schistomysis spiritus* is een typische mariene soort die het estuarium in de winter binnendringt en tijdens de lente nog in lage aantallen aanwezig is. In de zomer is ze volledig afwezig (niet afgebeeld).

De distributie van enkele andere belangrijke hyperbenthische soorten is weergegeven in Figuur 32. De algemeenste amphipode in het mariene deel van het estuarium is *Gammarus crinicornis*. Stroomopwaarts wordt deze soort geleidelijk vervangen door *Gammarus salinus*, een soort die veel hogere densiteiten bereikt. Ook *Atylus swammerdami* is enkel in de mariene zone aanwezig; *Bathyporeia* species voornamelijk in de brakwaterzone. Andere typisch mariene soorten die niet ver in het estuarium binnendringen zijn de isopode *Idotea linearis*, de amphipode *Caprella linearis*, zeekomma's (bvb. *Diastylis rathkei*) en een groot aantal tijdelijk hyperbenthische soorten. De enige tijdelijk hyperbenthische soort die hogere densiteiten in de brakwaterzone bereikt is postlarvale bot *Platichthys flesus*.

De diversiteitsindices van Hill werden berekend voor elk station in elk seizoen en, per station, voor de totale densiteiten over de drie seizoenen (Tabel 3). De variatie van de diversiteit (N_0 , N_1 , N_2 en N_∞) tussen de stations wordt weergegeven in Figuur 33. Het is opvallend dat de meest stroomopwaarts gelegen stations de laagste diversiteit hebben: deze stalen worden gekenmerkt door een klein aantal soorten waarvan er één of twee de gemeenschap numeriek domineren. De meest stroomafwaarts gelegen stations hebben de hoogste diversiteit: hier

komen een groot aantal soorten voor, allemaal met ongeveer dezelfde densiteit. De zomer is gekenmerkt door het grootst aantal soorten (cf. hoogste N_0). Vele hiervan zijn echter zeldzaam (slechts 1 of 2 individuen gevangen): alle andere indices zijn hoger in lente en winter. De lente is veruit het meest divers.

Omgevingsvariabelen

De belangrijkste omgevingsgradiënten zijn per seizoen weergegeven in Figuur 34. Saliniteit en opgeloste zuurstof nemen altijd continu af van de monding naar de brakwaterzone. De gradiënt in Secchi diepte is minder regelmatig. Gemiddeld kunnen we toch stellen dat het oostelijk deel van het studiegebied gekenmerkt is door een hogere turbiditeit van het water. In de lente en 's zomers stijgt de temperatuur van het water naar het oosten toe; in de winter is deze trend omgekeerd. Toch is de temperatuur in het meest oostelijke station hoger dan in de nabijgelegen stations aan de zeezijde. Dit is misschien te wijten aan thermische vervuiling door de kerncentrale te Doel.

Analyses met alle data: temporele en spatiale patronen

Identificatie van gemeenschappen

De resultaten van de TWINSPAN analyse met de densiteitsdata van de 3 seizoenen samen wordt voorgesteld in Figuur 35. De eerste splitsing is ruimtelijk: alle stroomafwaarts gelegen (westelijke of mariene) stations worden gescheiden van de stroomopwaarts gelegen (oostelijke of brakke) stations. Indicatorsoort voor de westelijke groep zijn de zoëlarven van de zwemkrab *Liocarcinus holsatus*. De indicatoren voor de oostelijke groep zijn *Gammarus salinus*, *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi*, de laatste soort in hoge densiteiten (cutlevel 5). De daaropvolgende splitsingen brengen in beide hoofdklusters temporele patronen aan het licht. In de westelijke groep worden de 8 buitenste lentestalen in eerste instantie afgesplitst van een groep met de 8 buitenste zomerstalen en de 2 buitenste winterstalen. Indicatorsoorten voor de lentestalen zijn bijna allemaal tijdelijk hyperbenthische soorten: *Platichthys flesus*, visseëieren en zoëlarven van de heremietskreeft *Pagurus bernhardus*. Een bijkomende indicator is de mariene aasgarnaal *Schistomysis spiritus*. Verdere splitsingen leiden tot 4 ecologisch zinvolle klusters die elk een aantal ruimtelijk of temporeel gesegregeerde stalen groeperen (zie Figuur 35). Een gelijkaardig patroon treedt op in de oostelijke hoofdkluster. In eerste instantie worden hier alle zomerstalen afgesplitst. In een volgende splitsing worden de lentestalen volledig gescheiden van de winterstalen (indicator is ook hier larvale bot). Een derde splitsing die de winterstalen in 2 groepen verdeelt ('midden' en 'oost') wordt ook zinvol geacht. In totaal worden zo 8 klusters onderscheiden.

De analyse met de biomassagegevens (niet afgebeeld) leverde ongeveer hetzelfde resultaat op. Het verschil is dat hier alle aprilstalen in de eerste divisie worden afgesplitst met *Platichthys flesus* als indicatorsoort. De daaropvolgende divisies verdelen de stalen in exact

dezelfde groepen als in Figuur 35. Enkel station 9, dat zich op de overgang tussen het mariene deel en het brakwaterdeel van het estuarium bevindt, verspringt soms van kluster.

De dendrogrammen van de klusteranalyses hebben essentieel dezelfde configuratie. Zowel uit de analyse met de densiteitsgegevens (Figuur 36) als die met de biomassa's (niet afgebeeld) blijkt dat de stalen van het westelijk deel (ruwweg stations 1 tot 8) faunistisch sterk verschillen van die van het oostelijk deel (stations 10 tot 14, waarbij station 9 weer een onbeslist gedrag vertoont). Vervolgens verschijnen dezelfde temporele en ruimtelijke patronen, waardoor het estuarium in elk seizoen in 2 of 3 geografisch geïsoleerde gebieden kan verdeeld worden.

Relatie tot omgevingsvariabelen

De resultaten van de ordinatie gelijken sterk op die van de divisieve klusteranalyses. De 8 TWINSPAN klusters kunnen ook geïdentificeerd worden in het ordinatievlak gevormd door de eerste (eigenwaarde 0.34) en tweede (eigenwaarde 0.22) canonische assen (Figuur 37 boven). De eigenwaarden van de derde en vierde assen zijn veel lager (0.12 en 0.05). Deze leveren dan ook geen bijkomende informatie.

De langste vectoren in de plot van de omgevingsvariabelen zijn saliniteit en opgeloste zuurstof (Figuur 37 boven). Beide variabelen zijn sterk positief gecorreleerd. Samen met de pijl van de reciproque van de Secchi diepte (die negatief gecorreleerd is met de saliniteit) karakteriseren deze variabelen de hoofdgradiënt die de structuur van de hyperbenthische gemeenschappen bepaalt. Langsheen deze gradiënt (die dicht tegen de eerste, en dus belangrijkste, canonische as gelegen is) wordt het ordinatievlak in 2 verdeeld. Links vinden we alle westelijke stations (gekenmerkt door hoge saliniteiten, hoge gehalten aan opgeloste zuurstof en een lage turbiditeit); rechts bevinden zich alle oostelijke stations (gekenmerkt door lage saliniteiten, lage gehalten aan opgeloste zuurstof en een hoge turbiditeit). De stations van het middendeel van het estuarium bevinden zich ook in het midden van de figuur. De tweede canonische as is gecorreleerd met de pH en met de temperatuur. De temperatuursvector staat bijna loodrecht op de hoofdgradiënt, wat erop duidt dat er vrijwel geen correlatie tussen beide gradiënten is. Langsheen deze as zien we de temporele segregatie van de gemeenschappen: de zomerstalen bevinden zich in de bovenste helft van de figuur (klusters 3 en 8); in de onderste helft zijn de lentestalen gegroepeerd in hechte klusters (2, 1 en 5). Tussen de zomer- en lentestalen bevinden zich de winterklusters (4, 6 en 7).

In de plot van de soorten (Fig. 37 onder) worden de belangrijkste discriminerende soorten getoond. Links vinden we de 'mariene' soorten die hoge saliniteiten prefereren en het estuarium niet ver binnendringen. Deze zijn kenmerkend voor de hyperbenthische gemeenschappen van het westelijk deel van de Westerschelde in de zomer (linksboven) en in de lente (linksonder). In de rechterhelft van de figuur bevinden zich dan de typische brakwatersoorten. Deze zijn kenmerkend voor het hyperbenthos van het oostelijk deel van het studiegebied en dit gedurende het ganse jaar.

In beide grafieken is de spreiding van de objecten (stalen en soorten) langsheen de tweede as het meest uitgesproken in de linker helft van de figuur. Aan de rechterzijde vertonen de objecten de tendens om naar de eerste as te convergeren. Dit suggereert dat de temperatuurs- (seizoenale) effecten enkel belangrijk zijn als structurende factor van de hyperbenthische gemeenschappen in de mariene zone en, in mindere mate, in het middendeel van het estuarium. In de brakwaterzone heeft de hyperbenthische gemeenschap in elk seizoen nagenoeg dezelfde samenstelling.

Karakterisering van de gemeenschappen

De gemiddelde densiteit en biomassa van de door TWINSPAN (en de andere multivariate technieken) geïdentificeerde gemeenschappen wordt getoond in Figuur 38. In de cirkel diagrammen wordt de faunistische samenstelling van elke gemeenschap weergegeven. Mysidacea domineren het hyperbenthos van elk deelgebied in elk seizoen. In de klusters van het brakwaterdeel zijn de densiteiten en biomassa's consistent hoger dan in de klusters van het middendeel en het mariene deel. Deze zijn gekenmerkt door een fauna die bestaat uit weinig soorten die het ganse jaar door aanwezig zijn en hoge densiteiten bereiken. De westelijke stations zijn gekenmerkt door een hyperbenthische fauna samengesteld uit een groot aantal soorten, maar arm in termen van densiteit en biomassa.

Analyses met de gegevens per seizoen

Identificatie van gemeenschappen

De TWINSPAN dendrogrammen met de densiteits- en biomassagegevens van de afzonderlijke maanden worden niet als dusdanig voorgesteld. Figuur 39 toont de geografische lokatie van de klusters die na de tweede divisie in de analyse met de densiteiten bekomen werden. De analyses met de biomassa's gaven hetzelfde beeld, met uitzondering van enkele marginale stations in het middendeel van het estuarium die naar een nabijgelegen cluster verspringen (1 station in zomer en winter). Het algemene spatiale patroon is hetzelfde in elke maand. Er zijn 4 gemeenschappen aanwezig in het studiegebied: 2 hiervan liggen in het westelijk deel van het estuarium (klusters 1 en 2); de 2 andere in het oostelijk deel (klusters 3 en 4). Cluster 3 van april en augustus bestaan slechts uit één station (station 9). De GAS clusteranalyses resulteren in dezelfde groepering van de stalen. Uit deze analyses blijkt verder dat de gemeenschappen van klusters 1 en 2 altijd een hoge similariteit hebben en dat de gemeenschap van cluster 4 altijd zeer verschillend is van de andere groepen. De kleine cluster 3 vertoont een onstabiel gedrag: in de ene analyse klustert hij met de westelijke stations, in de andere met de oostelijke.

Relatie tot omgevingsvariabelen

Figuur 40 toont de resultaten van de CCA met de dichtheitsgegevens van de lentecampagne. Analoge resultaten worden ook voor de andere seizoenen waargenomen. Enkel het ordinaatvlak gevormd door de eerste twee assen (eigenwaarden 0.35 en 0.09) wordt beschouwd; de eigenwaarden van de assen van hogere orde zijn altijd verwaarloosbaar (nooit hoger dan 0.05). Uit de plot van de omgevingsvariabelen (Figuur 40 onder) blijkt een duidelijke gradiënt met aan de rechterzijde van het vlak de hoogste saliniteiten, zuurstofgehalten en lichtpenetratie en de laagste temperaturen. De saliniteit- en zuurstofvectoren zijn lang en zijn sterk positief gecorreleerd. Ze vallen bijna samen met de eerste as en zijn belangrijk voor het verklaren van de waargenomen variabiliteit. In de bovenste helft van dezelfde figuur zijn de lokatie van de stalen en die van de belangrijkste soorten samen weergegeven. Het meest stroomafwaarts gelegen station (1) ligt aan de rechterkant, het meest stroomopwaarts gelegen station (14) ligt uiterst links. Alle soorten in het linker deel van de grafiek zijn typisch voor de brakwatergemeenschap, de soorten aan de rechter zijde voor de mariene gemeenschap. De ruimtelijke verdeling van de belangrijkste soorten in elk seizoen wordt meer gedetailleerd voorgesteld in Figuren 41 en 42.

Karakterisering van de gemeenschappen

Figuur 41 toont de gemiddelde dichtheid en biomassa alsook de soortensamenstelling van de hyperbenthische fauna voor elke TWINSPAN cluster en voor elk seizoen. Het is onmiddellijk duidelijk dat de oostelijke cluster (3 en 4) altijd gekenmerkt zijn door een veel rijkere hyperbenthische gemeenschap (hogere dichtheiten en biomassa's) die gedomineerd worden door *Mesopodopsis slabberi* en *Neomysis integer*. De westelijke clusters (1 en 2) zijn gekenmerkt door lagere aantallen verspreid over een groter aantal soorten.

Voor de constructie van de k-dominantie curves en de soorten-abundantie plots (Figuur 42) zijn de gebruikte gemeenschappen niet de sommen van alle stalen in de TWINSPAN clusters (cf. de verschillende clusters bevatten een verschillend aantal stalen en de staalnameinspanning is dus niet gelijk voor elke gemeenschap). Er werden per deelgebied 2 stations gekozen die consistent samen klusterden in elke maand: stations 1 en 2 zijn representatief voor het westelijk deel, stations 7 en 8 voor het midden deel en stations 13 en 14 voor het oostelijk deel van het estuarium. De k-dominantiecurves (Figuur 42 links) geven een analoog beeld voor de drie seizoenen: de curves voor het oostelijk deel zijn zeer stijl en bereiken snel een plateau, deze voor het westelijk deel zijn het minst stijl en bereiken het plateau later. De curves van het midden deel liggen tussen de 2 andere in. In de lente zijn de soorten het gelijkmatigst verdeeld over de abundantieclasses; dominantie effecten zijn het meest uitgesproken in de winter. Uit de soorten-abundantie plot (Figuur 42 rechts) blijkt dat soorten behorend tot de laagste abundantieclasses meer voorkomen in het westelijk deel van het estuarium. De hoogste abundantieclasses worden enkel bezet met soorten die in het oostelijk deel voorkomen. De gemeenschap van het middendeel neemt weer een intermediaire positie in, behalve voor de allerlaagste abundantieclasses. Dit reflecteert het feit dat in deze zone

verscheidene soorten in lage aantallen voorkomen die tot de mariene of brakke gemeenschap behoren.

Verdere uitwerking van taak F

*Een volledige jaarcyclus van het hyperbenthos van de Westerschelde (maandelijkse bemonstering van geselecteerde stations in het mariene en brakwaterdeel) wordt momenteel uitgewerkt. Hierover zal volgend jaar gerapporteerd worden. In het brakwaterdeel werden gedurende één jaar tweewekelijkse stalen genomen in 4 stations. Deze stalen laten ons toe de populatiedynamica van de belangrijkste aasgarnaalsoort, *Neomysis integer*, te bestuderen. De verwerking van deze stalen zal ook voor het verslag van volgend jaar beschikbaar zijn. Bovendien werd de temporele variabiliteit op korte termijn onderzocht d.m.v. een 24 uur cyclus in uitgevoerd in september 1991. Deze stalen zijn uitgewerkt en ook hierover zal volgend jaar gerapporteerd worden.*

TAAK G

Bepaling van de spatiale variabiliteit (in densiteit, biomassa, diversiteit, gemeenschapsstructuur en trofische structuur) van het hyperbenthos in de Belgische kustzone.

1. Inleiding

De hyperbenthische fauna van het Belgisch continentaal plat is nog nooit eerder bestudeerd geweest en bijgevolg volledig ongekend. Het wetenschappelijk belang van dit onderzoek is de kennis van de soortensamenstelling en distributie van de aanwezige hyperbenthische fauna van deze gebieden, het inzicht in de ruimtelijke patronen in gemeenschapsstructuur, alsook de correlatie tussen deze ruimtelijke patronen en de hydrodynamische aspecten van het ecosysteem. Het belang van het hyperbenthos in het voedselspectrum van juveniele commerciële vissen werd door verschillende auteurs belicht. Studie van de ruimtelijke patronen en correlatie met de omgevingsfactoren laten toe voedselgronden in onze kustgebieden te lokaliseren. Kennis inzake verspreidingspatronen van viseieren en -larven kan informatie betreffende paaiplaatsen en kraamkamers van commercieel belangrijke vissen verschaffen.

In 1993 werden twee staalnamecampagnes uitgevoerd: een pilootstudie in het voorjaar en een uitgebreide campagne van drie weken in september. Tijdens de pilootstudie werd de nieuwe hyperbenthische slede getest (zie verder). Er werd hierbij speciale aandacht besteed aan staalname technische aspecten zoals maaswijdte (0.5 of 1 mm), sleeprichting (voor of tegen stroom), sleepsnelheid,... Tijdens de uitgebreide campagne werd de hyperbenthische fauna van het Belgische continentaal plat en de Nederlandse Voordelta uitgebreid (systematisch en dieptegestratificeerd) bemonsterd. De gegevens van deze campagne zullen in de loop van het volgende jaar verwerkt worden. Dit zal ons toelaten de hyperbenthische gemeenschappen van het Belgisch continentaal plat en de Voordelta nauwkeurig in beeld te brengen. De gemeenschappen zullen gekarakteriseerd worden: soortenrijkdom en diversiteit; distributie, densiteits- en biomassaschattingen van de aanwezige soorten en de gemeenschapsstructuur zullen gerelateerd worden met omgevingsvariabelen. In de Belgische kustzone zal dit onderzoek vanaf januari 1994 temporeel uitgebreid worden door het maandelijks bemonsteren van een tiental stations.

2. De hyperbenthische slede

Het hyperbenthos werd tot voor kort relatief weinig onderzocht. Dit is voornamelijk te wijten aan het feit dat deze fauna inefficint bemonsterd wordt met de traditionele staalnameapparatuur ontwikkeld voor benthische en pelagische biotopen. Om het hyperbenthos

kwantitatief te bemonsteren is specifieke apparatuur vereist: meestal wordt gebruik gemaakt van een "hyperbenthische slede". Verschillende types werden reeds voorgesteld (o.a. Sorbe 1983); al deze toestellen werken volgens hetzelfde principe: een zwaar metalen frame uitgerust met één of meerdere, fijnmazige netten wordt over de bodem gesleept. Voor het onderzoek in de Voordelta en de Westerschelde werd een eenvoudige hyperbenthische slee gebruikt (Hamerlynck & Mees 1991). Dit apparaat is echter niet geschikt voor staalnames in diepere en/of meer geëxposeerde gebieden. Voor het Noordzee onderzoek werd dan ook een nieuwe slede gebouwd naar het model van een Franse onderzoeksgroep (Sorbe 1983). Naast het feit dat deze slee veel zwaarder en steviger is dan de vorige, zijn er belangrijke verbeteringen aangebracht die toelaten de hyperbenthische fauna in verschillende biotopen efficiënt te bemonsteren en te kwantificeren. Met dit apparaat kan het hyperbenthaal optimaal kwantitatief bemonsterd worden.

De slede bemonstert de fauna die zich in de onderste meter van de waterkolom bevindt. Het toestel bestaat uit een zwaar metalen frame (gewicht: 350 kg, totale lengte: 428 cm). Door de stevige constructie wordt het mogelijk op verschillende dieptes (tot 1500 m) en op verschillende substraattypes te bemonsteren. De slede is uitgerust met 2 maal 2 boven elkaar geplaatste netten (lengte 3 meter, maaswijdte 1*1 mm links en 0.5*0.5 mm rechts) die respectievelijk het hyperbenthaal van 0 tot 50 cm en van 50 tot 100 cm boven de bodem bemonsteren. Er is een automatisch openings- en sluitingsmechanisme, dat de opening van de netten afsluit opent als de slee contact verliest met de bodem. Dit betekent dat er enkel water door de netten gefilterd wordt - en dat de hyperbenthische fauna dus alleen maar gevangen wordt - wanneer de slede werkelijk over de bodem glijdt. Bovendien zijn er op de slede een stroommeter (meet het volume water dat effectief door het net gefilterd is) en een odometer (meet de exacte afstand die over de bodem werd afgelegd) gemonteerd. Odometer en stroommeter worden zodanig gemonteerd dat er alleen maar registratie is wanneer de slede zich effectief op de bodem bevindt en het sluitingsmechanisme geopend is.

Tijdens de pilootstudie in de lente van 1993 werd de nieuwe staalnameapparatuur uitvoerig getest. Speciale aandacht werd besteed aan de repliceerbaarheid van de staalnames, de optimale sleepduur en -snelheid, de optimale maaswijdte van de netten en andere staalnametechnische aspecten. In overleg met de bemanning werd het apparaat aangepast voor optimaal gebruik aan boord van de R.V. Belgica.

3. De staalnamecampagne van september 1993

De uitgebreide staalnamecampagne van 1993 werd tussen 30 augustus en 13 september volledig (en met succes) afgewerkt. Deze campagne werd zodanig ontworpen dat de ruimtelijke verspreiding en de structurele aspecten van de verschillende gemeenschappen alsook de distributie, densiteit en biomassa van de aanwezige soorten nauwkeurig in beeld zal kunnen gebracht worden.

Volgende bemonsteringsstrategie werd toegepast :

In elk station werd 2 maal na elkaar geslept (5 à 10 minuten tegen stroom). Deze 2 slepen waren (waar mogelijk) diepte-gestratificeerd. Alle stalen werden genomen bij daglicht. De maaswijdte van de netten van de hyperbenthische slee bedroeg 1 mm in de 2 linkse netten en 0.5 mm in de 2 rechtse netten. In elk station werd (na het slepen) een aantal omgevingsvariabelen gemeten (temperatuur, saliniteit, zuurstofconcentratie en Secchi-diepte). Bovendien werd telkens een bodemonmonster genomen voor sedimentanalyse en werd een waterstaal gefilterd voor de nutriëntenbepalingen. De exacte duur van de sleep werd genoteerd alsook de stand van odometer en stroommeter, teneinde nauwkeurig de hoeveelheid gefilterd water en de afstand dat de slee de bodem raakte te berekenen. Tijdens de sleep werden bovendien elke minuut tijd, diepte en coördinaten genoteerd.

In totaal werden 41 stations bemonsterd. De exacte positie van de stations wordt gegeven door de onderstaande coördinaten. Het bemonsterde traject is voorgesteld in figuur 43.

STATION	POSITIE		STATION	POSITIE	
	LENGTE	BREEDTE		LENGTE	BREEDTE
S01	51 25.00	3 34.20	800	51 50.83	2 52.00
S07	51 26.20	4 00.00	R24	51 35.33	2 21.33
S09	51 22.20	4 04.70	R54	51 39.00	2 29.00
S12	51 21.90	4 13.50	R82	51 39.00	2 45.00
115	51 09.30	2 36.20	R84	51 44.50	2 34.50
120	51 11.10	2 42.07	UG1	51 08.20	2 30.80
135	51 14.33	2 50.28	UG2	51 18.50	2 50.80
140	51 20.00	2 90.00	UG3	51 24.60	3 12.80
150	51 25.00	3 24.00	UG4	51 18.00	2 42.30
215	51 16.60	2 36.80	UG6	51 32.40	2 55.70
315	51 19.37	2 27.84	UG7	51 30.60	3 11.70
330	51 26.00	2 48.50	UG8	51 28.70	2 34.80
421	51 28.83	2 27.00	UG9	51 36.60	3 09.00
435	51 34.84	2 47.42	UG12	51 44.00	3 20.00
545	51 43.60	3 03.00	UG13	51 45.20	3 34.50
630	51 37.50	2 33.00	UG14	51 46.80	3 26.00
640	51 45.00	2 49.00	UG15	51 51.80	3 44.50
700	51 22.60	3 13.20	UG16	51 54.00	3 50.00
702	51 23.00	3 17.80	UG17	51 55.00	3 43.10
730	51 17.47	2 31.45	UG18	51 56.30	3 58.20
790	51 16.00	2 65.00			

Verdere uitwerking van taak G

De stalen van de septembercampagne worden momenteel uitgewerkt. De gegevens zullen eind 1994 beschikbaar zijn. De verwerking zal analoog zijn aan het Westerschelde onderzoek beschreven in luik E-F. De jaarcyclus van maandelijkse stalen gaat van start in januari 1994. De 10 stations werden ook bemonsterd gedurende de campagne van 1993. De coördinaten van de stations worden weergegeven in bovenstaande tabel, hun lokalisatie is voorgesteld in Figuur 44.

Referenties

ALONGI, D. & J. TIETJEN. 1980. Population growth and trophic interactions among free-living marine nematodes. In: Tenore & Coull (ed): Marine benthic dynamics. University of South Carolina Press, 151-166.

BOYSON, H.O., 1975. Seasonal variations in abundance of hyperbenthic animals in the Kiel Bight. *Merentutkimuslait. Julk.* 239: 206-212.

BRUNEL, P., BESNER, M., MESSIER, D., POIRIER, L., GRANGER, D. and WEINSTEIN, M., 1978. Le traîneau suprabenthique Macer-Giroq: appareil amélioré pour l'échantillonnage quantitatif étagé de la petite faune nageuse au voisinage du fond. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 63: 815-829.

BUHL-JENSEN, L. and FOSSA, J.H., 1991. Hyperbenthic crustacean fauna of Gullmarfjord area (western Sweden): species richness, seasonal variation and long-term changes. *Mar. Biol.* 109: 245-258.

Cattrijsse, A., J. Mees & O. Hamerlynck, 1993. The hyperbenthic Amphipoda and Isopoda of the Voordelta and the Westerschelde estuary. *Cah. Biol. Mar.* 34: 187-200.

DUURSMA, E.K., MERKS, A.G.A. and NIEUWENHUIZE, J., 1988. Exchange processes in estuaries such as the Westerschelde, an overview. *Hydrobiol. Bull.* 22(1), 7-20.

Hamerlynck, O., K. Hostens, R.V. Arrellano, J. Mees & P.A. Van Damme, in press. The mobile epibenthic fauna of soft bottoms in the Dutch Delta (SW Netherlands): spatial structure. *Neth. J. Aquat. Ecol.*

HAMERLYNCK, O. and MEES, J., 1991. Temporal and spatial structure in the hyperbenthic community of a shallow coastal area and its relation to environmental variables. *Oceanologica Acta* vol. sp. 11: 205-212.

HAMERLYNCK, O., VAN DE VYVER, P. and JANSSEN, C.R., 1990. The trophic position of *Pomatoschistus lozanoi* (Pisces: Gobiidae) in the Southern Bight. In: *Trophic Relationships in the Marine Environment*, Proc. 24th Europ. Mar. Biol. Symp., Oban, Scotland, pp 104-116. Ed. by M. Barnes and R.N. Gibson. Aberdeen University Press, Aberdeen.

Hamerlynck, O. & K. Hostens, 1993. Growth, feeding, production, and consumption in O-group bib (*Trisopterus luscus* L.) and whiting (*Merlangius merlangus* L.) in a shallow coastal area of the south-west Netherlands. ICES J. mar. Sci. 50: 81-91.

HEIP, C., 1989. The ecology of the estuaries of Rhine, Meuse and Scheldt in the Netherlands. In: Topics in Marine Biology. J.D. Ross, ed. Scient. Mar., 53(2-3): 457-463.

HEIP, C., HERMAN, P.M.J. and SOETAERT, K., 1988. Data processing, evaluation, and analysis. In: Introduction to the study of meiofauna, pp 197-231. Ed. by R.P. Higgins and H. Thiel. Smithsonian Institution Press, London.

HIGGINS & THIEL, 1988. Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian University Press.

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

HILL, M.O., 1979. TWINSpan - a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. Cornell University, Ithaca, New York, 60pp.

KROMKAMP, J., A. VAN SPAENDONK, J. PEENE, P. VAN RIJSWIJK & N. GOOSEN, 1992. Light, nutrient and phytoplankton primary production in the eutrophic, turbid Westerschelde estuary (The Netherlands). in: P. Herman (ed). JEEP 92: Major Biological Processes in European tidal estuaries - report of the workshop held at Plymouth, 115-126.

LAMBSHEAD, P.J.D., PLATT, H.M. and SHAW, K.M., 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. J. Nat. Hist. 17: 859-874.

LI JIAN & M. VINCX. 1993. The temporal variation of intertidal nematodes in the Westerschelde. I. The importance of an estuarine gradient. Neth.J. Aquatic Ecology, 27(2-3),...

MANN, K.H., 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. Limnol. Oceanogr. 33: 910-930.

MEES, J. and HAMERLYNCK, O., 1992. Spatial community structure of the permanent hyperbenthos of the Schelde-estuary and the adjacent coastal waters. Neth. J. Sea Res. 29: 357-370

MEES, J., DEWICKE, A. and HAMERLYNCK, O. (in press). Seasonal composition and spatial distribution of hyperbenthic communities along estuarine gradients in the Westerschelde. *Neth. J. Aquat. Ecol.*

MOFFAT, A.M. and JONES, M.B., in press. Correlation of mysid (Crustacea) distribution with physico-chemical gradients in a partially-mixed estuary (Tamar, England). *Neth. J. Aquat. Ecol.*

PETERS, J.J. and STIRLING, A., 1976. Hydrodynamique et transports de sédiments de l'Estuaire de l'Escaut. In: J.C.J. Nihoul and R. Wollast, eds., *Project Mer, Rapport final*, Bruxelles, Service du Premier Ministre, vol. 10: 1-65.

RUDSTAM, L.G., HANSSON, S. and LARSSON, U., 1986. Abundance, species composition and production of mysid shrimps in a coastal area of the Northern Baltic Proper. *Ophelia* suppl. 4: 225-238.

SCHIEMER, F., DUNCAN, A. & R.C. KLEKOWSKI. 1980. A bioenergetic study of a benthic nematode *Plectus palustris* de Man, 1880, throughout its life cycle. II. Growth, fecundity and energy budgets at different levels of bacterial food and general ecological considerations. *Oecologia*, 12, 205-212.

SITTS, R.M. and KNIGHT, A.W., 1979. Predation by the estuarine shrimps *Crangon fransiscorum* Stimpson and *Palaemon macrodactylus* Rathbun. *Biol. Bull.* 156: 356-368.

SMALDON, G., 1979. *British Coastal Shrimps and Prawns*. Synopsis of the British fauna 15. Ed. by D.M. Kermack and R.S.K. Barnes, Academic Press, London, 126pp.

SMOL, N., WILLEMS, K.A., J.C.R. GOVAERE & A.J.J. SANDEE, in press. Composition, distribution and biomass of the meiobenthos in the Oosterschelde. *Hydrobiologia*,

SOETAERT, K. & P. VAN RIJSWIJK, 1993. Spatial and temporal patterns of the zooplankton in the Westerschelde estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 97, 47-59.

SOETAERT, K., M. VINCX, J. WITTOECK, M. TULKENS & D. VAN GANSBEKE. submitted. Spatial patterns of Westerschelde meiobenthos. *Hydrobiologia*.

SORBE, J.-C., 1981a. Role du benthos dans le régime alimentaire des poissons demersaux du secteur Sud Gascogne. *Kieler Meeresforsch.* 5: 479-489.

SORBE, J.-C., 1981b. La macrofaune vagile de l'estuaire de la Gironde: distribution et migration des espèces, modes de reproduction, régimes alimentaires. *Oceanis* 6: 579-592.

SORBE, J.C. 1983. Description d'un traîneau destiné à l'échantillonnage quantitatif étagé de la faune suprabenthique néritique. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, 59 (2): 117-126.

TATTERSAL, W.M. and TATTERSAL, O.S., 1951. *The British Mysidacea*. The Ray Society, London, 460pp.

TER BRAAK, C.J.F., 1988. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Agricultural Mat. Group., Ministry of Agriculture and Fisheries.

TIETJEN, J. & J.J. LEE. 1979. Life history and feeding habits of the marine nematode *Chromadora macrolaimoides* Steiner. *Oecologia (Berl.)*, 12, 303-314.

VAN ECK, G.T.M., DE PAUW, N., VAN DEN LANGENBERGH, M. and VERREET, G., 1991. Emissies, gehalten, gedrag en effecten van (micro)verontreinigingen in het stroomgebied van de Schelde en Schelde-estuarium. *Water* 60: 164-181.

VAN ECK, G. & N. DE ROOIJ 1990. Development of a water quality and bioaccumulation model for the Scheldt estuary. In: Michaelis (ed), *Coastal and Estuarine Studies*, Springer Verlag, 95-104.

WOOLRIDGE, T.H., 1989. The spatial and temporal distribution of mysid shrimps and phytoplankton accumulations in a high energy surf zone. *Vie Milieu* 39: 127-133.

Tabel 1. Namen en codes van de stations. De 2 eerste letters van de maand waarin het staal genomen is gaan de code vooraf (ap voor april, au for augustus en de voor december).

Naam station	Code	Afstand tot de mond (km)
Vlissingen	1	3
Schaar van de Spijkerplaat	2	8
Hoge Springer	3	11
Springergeul	4	13
Geul van de Spijkerplaat	5	16
Margarethapolder	6	23
Pas van Baarland	7	26
Platen van Ossensisse	8	30
Hansweert	9	34
Schaar van Waarde	10	36
Zuidergat	11	40
Overloop van Valkenisse	12	43
Saeftinghe	13	47
Bath	14	52

Tabel 2. Soortenlijst van het hyperbenthos van de Westerschelde met de gebruikte afkortingen. De soorten aangeduid met * werden niet gebruikt voor de analyses.

Naam en stadium	Afkorting	Naam en stadium	Afkorting
Porifera species	Pori Spec *	Crangon crangon	Cran cran *
Hydrozoa species	Hydr Spec *	Crangon crangon postlarva	Cran Post
Aurelia aurita	Aure auri *	Crangon crangon zoea	Cran Zoea
Anthozoa species	Anth Spec *	Palaemonetes varians	Pala vari *
Pleurobrachia pileus	Pleu pile *	Palaemonetes varians postlarva	Pala Post
		Palaemonetes varians zoea	Pala Zoea
Nematoda species	Nema Spec *	Processa modica postlarva	Proc Post
Oligochaeta species	Olig Spec *	Pagurus bernhardus megalopa	Pagu Mega
Lanice conchilega	Lani conc *	Pagurus bernhardus zoea	Pagu Zoea
Lanice conchilega aulophorelarva	Lani Aulo	Porcellana longicornis megalopa	Porc Mega
Nereis species	Nere Spec *	Porcellana longicornis zoea	Porc Zoea
Nereis species larve	Nere Larv	Carcinus maenas	Carc maen *
Harmothoë species	Harm Spec *	Carcinus maenas megalopa	Carc Mega
Harmothoë species larve	Harm Larv	Carcinus maenas zoea	Carc Zoea
Pectinaria species	Pect Spec *	Liocarcinus holsatus	Lioc hols *
Terrebellidae species	Terr Spec *	Liocarcinus holsatus megalopa	Lioc Mega
Autolytus species larve	Auto Larv	Liocarcinus holsatus zoea	Lioc Zoea
Macoma baltica spat	Maco balt *	Liocarcinus arcuatus	Lioc arcu *
Cerastoderma edule spat	Cera edul *	Portumnus latipes	Port lati *
Mytilus edulis spat	Myti edul *	Portumnus latipes megalopa	Port Mega
Ensis species spat	Ensi spec *	Portumnus latipes zoea	Port Zoea
Bryozoa species	Bryo Spec *	Corystes cassivelaunus megalopa	Cory Mega
Sagitta elegans	Sagi eleg	Macropodia species megalopa	Macr Mega
Asterias rubens	Aste rube *	Zoea indet. type 1	Zoea typ1
Calanus helgolandicus	Cala helg	Zoea indet. type 2	Zoea typ2
Caligidae species	Cali Spec	Araneae species	Arac Spec *
Cirripedia species	Cirr Spec *	Nymphon rubrum	Nymp rubr
Gastrosaccus spinifer	Gast spin	Pycnogonum littorale	Pycn litt
Schistomysis spiritus	Schi spir	Phoxochilidium femoratum	Phox femo
Schistomysis kervillei	Schi kerv	Diptera species	Dipt Spec *
Neomysis integer	Neom inte	Coleoptera species	Cole Spec *
Mesopodopsis slabberi	Meso slab	Lampetra fluviatilis	Lamp fluv *
Praunus flexuosus	Prau flex	Pelagische eieren van vissen	Fish eggs
Diastylis rathkei	Dias rath	Anguilla anguilla glass eels	Angu angu
Diastylis bradyi	Dias brad	Clupea harengus	Clup hare *
Bodotria scorpioides	Bodo scor	Sprattus sprattus	Spra spra *
Eurydice pulchra	Eury pulc	Clupeidae species larvae	Clup Spec
Idotea linearis	Idot line	Trisopterus luscus	Tris lusc *
Sphaeroma rugicauda	Spha rugi	Syngnathidae species	Syng Spec
Pariambus typicus	Pari typi	Dicentrarchus labrax	Dice labr *
Caprella linearis	Capr line	Ammodytes tobianus	Ammo tobi *
Gammarus crinicornis	Gamm crin	Liza ramada	Liza rama *
Gammarus salinus	Gamm sali	Pomatoschistus minutus	Poma minu *
Atylus swammerdami	Atyl swam	Pomatoschistus lozanoi	Poma loa *
Pleusymtes glaber	Pleu glab	Pomatoschistus microps	Poma micr *
Corophium volutator	Coro volu	Pomatoschistus spec. postlarvae	Poma Spec
Corophium arenarium	Coro aren	Pleuronectes platessa postlarvae	Pleu plat
Bathyporeia species	Bath Spec	Platichthys flesus postlarvae	Plat fles
Jassa falcata	Jass falc	Solea solea postlarvae	Sole sole
Jassa marmorata	Jass marm	Limanda limanda postlarvae	Lima lima
Ischyrocerus anguipes	Isch angu		
Stenothoë marina	Sten mari		
Pontocrates altamarinus	Pont alta		
Amphipode indet. type 1	Amph typ1		
Hyperia galba	Hype galb		

Tabel 3. Diversiteiten van Hill: N_0 , N_1 , N_2 , and N_∞ voor elk staal en voor de ganse maand.

April	ap01	ap02	ap03	ap04	ap05	ap06	ap07	ap08	ap09	ap10	ap11	ap12	ap13	ap14	Total
N_0	20	20	20	17	17	9	15	14	20	15	18	14	10	12	35
N_1	7.149	5.882	6.535	6.619	5.472	3.709	4.950	3.118	2.679	1.555	2.422	1.868	2.090	1.804	3.191
N_2	5.070	4.041	4.440	4.187	4.217	2.174	3.558	1.915	1.929	1.229	1.911	1.453	1.574	1.393	2.419
N_∞	3.051	2.930	2.630	2.370	3.140	1.500	2.710	1.410	1.450	1.110	1.450	0.820	1.275	1.191	1.749
Augustus	au01	au02	au03	au04	au05	au06	au07	au08	au09	au10	au11	au12	au13	au14	Total
N_0	21	26	16	22	23	18	12	15	20	14	11	12	13	12	48
N_1	3.010	3.301	3.054	2.841	1.539	1.284	1.730	2.044	1.051	1.342	1.149	1.077	1.329	1.411	1.571
N_2	6.031	2.599	2.493	2.866	1.357	1.194	1.647	1.758	1.027	1.171	1.056	1.031	1.165	1.226	1.239
N_∞	4.590	1.714	1.703	1.860	1.170	1.894	1.316	1.385	1.013	1.085	1.028	1.015	1.082	1.113	1.117
December	de01	de02	de03	de04	de05	de06	de07	de08	de09	de10	de11	de12	de13	de14	Total
N_0	6	15	7	14	12	7	6	8	6	14	7	12	14	5	30
N_1	2.317	3.964	1.866	2.021	1.731	1.510	1.696	1.826	2.481	1.960	1.375	1.802	1.435	1.013	2.466
N_2	3.285	3.497	1.414	1.920	1.433	1.346	1.563	1.999	2.191	1.650	1.169	1.518	1.231	1.007	1.886
N_∞	2.400	2.540	1.190	1.420	1.206	1.160	1.280	1.490	1.740	1.340	1.080	1.266	1.114	1.003	1.457

Fig. 1

Westerschelde estuarium : staalnameplaatsen van de meiofaunamonsters van 1990

Fig. 2

Sedimentsamenstelling per station in de Westerschelde (gemiddelde van 2 staalnames maart en oktober 1990) (stationsnummers cf. Fig. 1).

Fig. 3

Nutriëntenconcentratie van voorjaar en najaar 1990 in de Westerschelde (stationsnummers cf. Fig. 1).

Fig. 4

Meiofaunadensiteiten van de vier seizoenen in de Westerschelde (stationsnummers cf. Fig. 1).

Fig. 5

Nematodendensiteiten van de vier seizoenen in de Westerschelde (stationsnummers cf. Fig. 1).

Fig. 6

Copepodendensiteiten van de vier seizoenen in de Westerschelde (stationsnummers cf. Fig. 1).

Fig. 7

Meiofaunadiversiteit per station in de Westerschelde (stationsnummers cf. Fig. 1).

Fig. 8

Macrofaunadensiteit per station in de Westerschelde (stationsnummers cf. Fig. 1).

Fig. 9

Overzicht van de monsterpunten in de Westerschelde (t-1 tot t-6 refereren naar de zes transecten), cf. Fig. 1 plus 4 subtidale stations stroomopwaarts van Saeftinghe.

Fig. 10

Korrelgroottesamenstelling van de sedimenten langsheen de Westerscheldegradient.

Bemerk de hogere slibpercentages rond 25 % enkel in het intertidaal en een enkele maal in het subtidaal.

De mediaan van de korrelgrootteverdeling is steeds het hoogst in de geulen (a.g.v. de sterkere stromingen)

Fig. 11

Gemiddelde nutriëntensamenstelling van de bovenste zes centimeters van het sediment in relatie tot de mediaan van de korrelgrootte.

Hoge concentraties aan ammonium en silicaat werden gevonden in sedimenten met een mediaan lager dan 150-200 μm . Nitraat was laag in de meeste slibbige sedimenten en het hoogst in sedimenten met een intermediaire korrelgrootte. Fosfaatconcentraties waren constant.

Fig. 12

Totale meiobenthosdensiteiten en het procentueel aandeel van de nematoden langsheen de saliniteitsgradient.

Meiobenthosdensiteiten waren het hoogst in het intertidaal (482-3076, gem. 1204 ind. 10 cm^{-2}). Sublitorale densiteiten variëren tussen 67-1666 ind. 10 cm^{-2} (gem. 235) wanneer de subtidale stations stroomopwaarts buiten beschouwing worden gelaten. De geulen hebben steeds een zeer lage meiobenthosdensiteit (gem. 137 ind. 10 cm^{-2}). De variabiliteit van de densiteit is groter met stijgende saliniteit. De dominantie van de nematoden is vooral duidelijk in het intergetijdengebied (81-98 %). De relatieve abundantie van de nematoden is in de geulen en de subtidale gebieden dikwijls lager dan 50 %.

Fig. 13

Densiteiten van verschillende meiobenthische taxa langsheen de saliniteitsgradient.

De meeste subtidale stations en de geulen hebben de hoogste densiteiten aan andere taxa (in vergelijking met de intertidale gebieden): Copepoden, Gastrotricha, Turbellaria en Ciliaten.

Fig. 14

Verticale verdeling (0-1 cm, 1-2 cm, 2-4 cm, 4-10 cm) van de totale meiobenthosdensiteiten van de intertidale en de subtidale stations en de geulen.

In de intertidale stations is steeds de maximum densiteit gevonden in de laag 1-2 cm. In de subtidale stations en in de geulen is dit patroon meer variabel.

Fig. 15

Verdeling van de 33 dominante nematodensoorten in relatie tot waterdiepte en sediment diepte. Het totale verspreidingspatroon (horizontale fijne lijn), de mediaan van de verspreiding (verticale lijn) en de 10-90 % verspreiding (horizontale dikke lijn) zijn weergegeven. De volgorde van de soorten is met afnemende abundantie van boven naar beneden.

De meeste soorten verkiezen het intertidaal en slechts weinigen dringen door in dieper water.

*Uit de diepteprofielen in de sedimenten blijkt dat 5 van de 33 soorten echt als oppervlaktesoorten kunnen beschouwd worden (*Adoncholaimus fuscus*, *Chromadora macrolaima*, *Daptonema setosum*, *Enoploides longispiculosus* & *Chromadorita tentabunda*).*

Fig. 16

Verdeling van de 33 dominante nematodensoorten in relatie tot sliniteit en mediaan van het sediment. (verdere uitleg, cf. Fig 15).

*Hieruit blijkt dat sommige soorten echte mariene preferenties vertonen (> 25 % sal.) (*Metachromadora vivipara*, *Odontophora setosa*, *Odontophora rectangula*). De hoogste densiteit wordt gevonden bij 22 % sal. De fijnere sedimenten worden preferentieel door alle dominante soorten bevolkt. Slechts *Sigmophoranema aff. rufum* heeft preferentiële verspreiding bij sedimenten > 200 μm mediaan korrelgrootte.*

Fig. 17

CANOCO plot van de omgevingsvariabelen langs de twee belangrijkste ordinatie-assen.

Hieruit blijkt dat 'distance upstream' (gecorrigeerd met saliniteit, zuurstof en temperatuur), korrelgrootte van het sediment (mediaan en slib), waterdiepte en sedimentdiepte de belangrijke factoren zijn die de verspreiding van de nematoden bepalen.

Fig. 18

Diversiteitsindices van de nematofauna (Hills getallen van de orde 0 en 1) gebaseerd op de totale abundanties (bovenste helft (all)) en op 10 randomly genomen individuen (onderste helft) langsheen de saliniteitsgradient (%). No is equivalent met het aantal soorten, terwijl N1 een $\exp(H')$ berekening is van de Shannon-Wiener diversiteitsindex.

Fig. 19

Opname van bacteriën door nematoden van Noordzeesedimenten (materiaal van station 115)

Fig. 20

Opname van radioactiviteit door bacteriën in sedimenten van de Westerschelde (ter hoogte van Zimmerman, BASF & Lillo) en opname van bacteriën door nematoden (grazing) in sedimenten afkomstig van dezelfde localiteiten.

Alleen grazing is gedetecteerd voor nematoden afkomstig van de mariene zone.

Fig. 21

Opname van radioactiviteit door diatomeeën in sedimenten van de Westerschelde (ter hoogte van Zimmerman, BASF & Lillo) en opname van diatomeeën door nematoden (grazing) in sedimenten afkomstig van dezelfde localiteiten.

Alleen grazing is gedetecteerd voor nematoden afkomstig van de mariene zone en van de zone gelegen in het gebied met het turbiditeitsmaximum.

Fig. 22

Kaartje van de Noordzee en het Scheldeestuarium met aanduiding van de stations die bemonsterd worden voor meiofauna-onderzoek in het kader van het Impulsprogramma Zeewetenschappen

Fig. 23

Densiteit van bacteriën in 10^7 cellen / ml in station WO22 (juni en september 1993). Twee tellingen werden per sedimentschijf uitgevoerd.

Fig. 24

Densiteit van bacteriën in 10^7 cellen / ml in station 702 (maart, juni en augustus 1993). Twee tellingen werden per sedimentschijf uitgevoerd.

Fig. 25

Densiteit van bacteriën in 10^7 en 10^8 cellen / ml in station 790 (maart, juni en augustus 1993). Twee tellingen werden per sedimentschijf uitgevoerd.

Fig. 26

Densiteit van bacteriën in 10^6 , 10^7 en 10^8 cellen / ml in station 115 (maart, juni en augustus 1993). Twee tellingen werden per sedimentschijf uitgevoerd.

Fig. 27 a - k

Frequentiespectra van de korrelgrootte van de sedimenten in de stations WO22, 702, 790 en 115.

Fig. 28

Percentage slib in het verticaal profiel van de stations WO22, 702, 790 en 115.

Fig. 29

Mediaan van het sediment in verticaal profiel van de stations WO22, 702, 790 en 115.

Figuur 30.

Studiegebied met aanduiding van de staalnamepunten.

Figuur 31.

Verspreiding van de meest abundante soorten aasgarnalen in het estuarium.

Figuur 32.

Verspreiding van een aantal belangrijke hyperbenthisch soorten in het estuarium.

Figuur 33.

De diversiteitsgetallen van Hill voor elk station, berekend van de som van de densiteiten van de drie maanden.

Figuur 34.

De omgevingsvariabelen.

Figuur 35.

TWINSpan met de datamatrix van de (4de machtswortel getransformeerde) densiteitsdata van de drie maanden, met aanduiding van de gemeenschappen zoals besproken in de tekst.

Figuur 36.

'Group average sorting' klusteranalyse (met Bray-Curtis similariteitsindices) van alle densiteitsgegevens.

Figuur 37.

Ordinatievlak gevormd door de eerste 2 assen van de 'Canonical Correspondance Analysis' met de densiteitsgegevens van de 3 maanden. Boven: de lokatie van de stalen en de omgevingsvariabelen met aanduiding van de gemeenschappen die door TWINSpan geïdentificeerd werden. Onder: de lokatie van de belangrijkste soorten.

Figuur 38.

Soortensamenstelling en gemiddelde densiteit (boven) en biomassa (onder) van de gemeenschappen geïdentificeerd door de TWINSPAN van de densiteitsgegevens.

Figuur 39.

Geografische locatie van de TWINSPAN-gemeenschappen in de Westerschelde (analyses met de densiteitsgegevens van elke maand afzonderlijk).

Figuur 40.

Ordinatievlak gevormd door de eerste 2 assen van de 'Canonical Correspondance Analysis' met de densiteitsgegevens van april. Onder: de vectoren van de omgevingsvariabelen. Boven: de lokatie van de stations en de belangrijkste soorten. The lijn die de stations verbindt, geeft hun eigenlijke volgorde langs de as van het estuarium weer.

Figuur 41.

Gemiddelde densiteit (links) en biomassa (rechts) van de gemeenschappen geïdentificeerd door de TWINSPAN van de densiteitsgegevens van de afzonderlijke maanden.

Figuur 42.

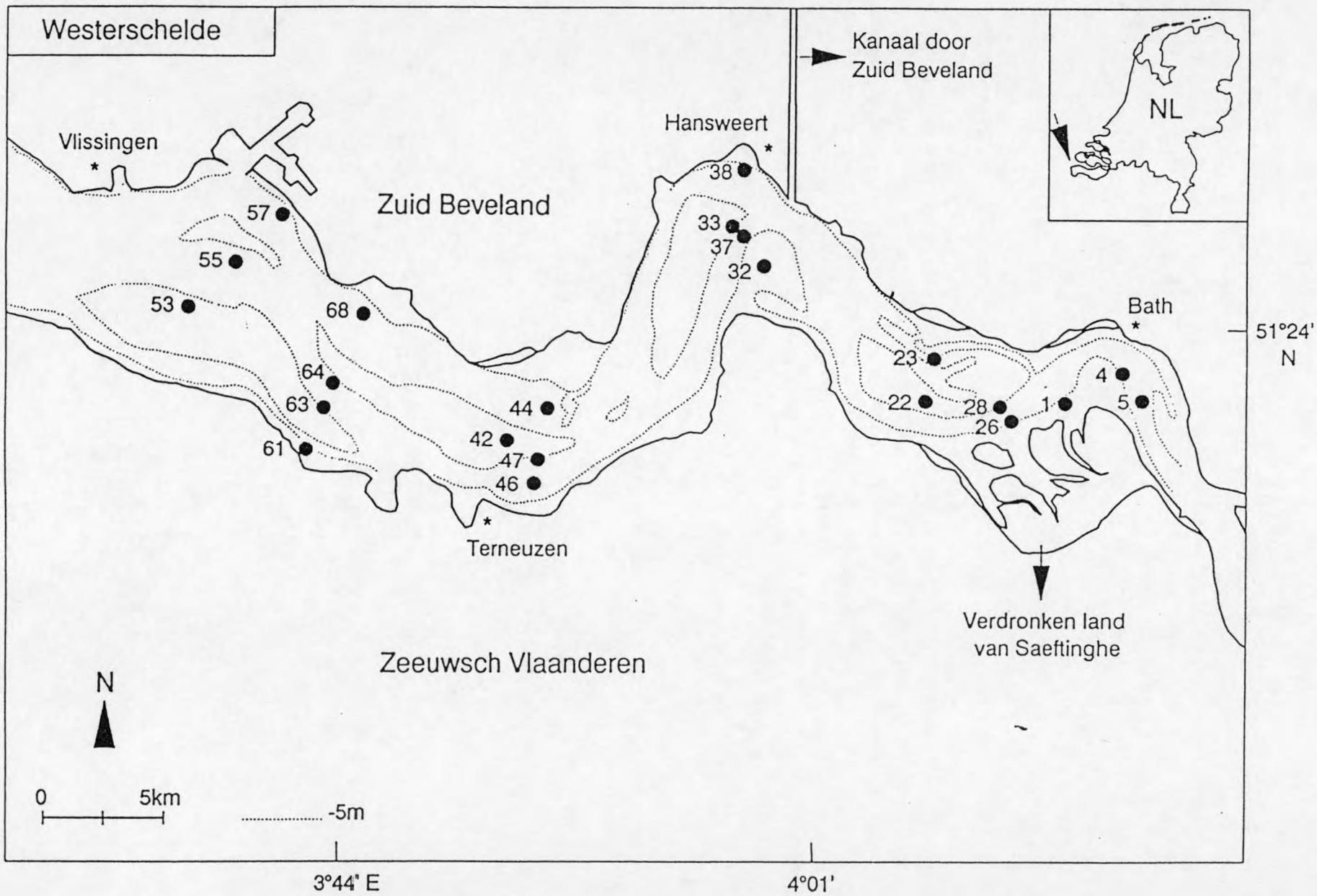
k-dominantie plots van de 3 gemeenschappen in elke maand (links) en de soorten-abundantie distributie van dezelfde gemeenschappen berekend uit de som van de data over de 3 maanden (rechts).

Figuur 43.

Aanduiding van de staalnamepunten van de hyperbenthosstaalname van september 1993 van het Belgische en het Nederlandse kustgebied

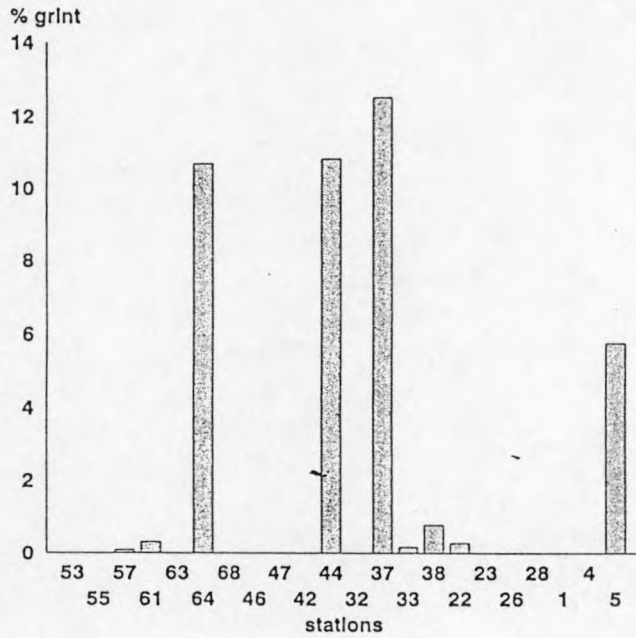
Figuur 44.

Aanduiding van de staalnamepunten van de hyperbenthosstaalname voor de maandelijkse bemonsteringen van 1994 in de Belgische kustzone.

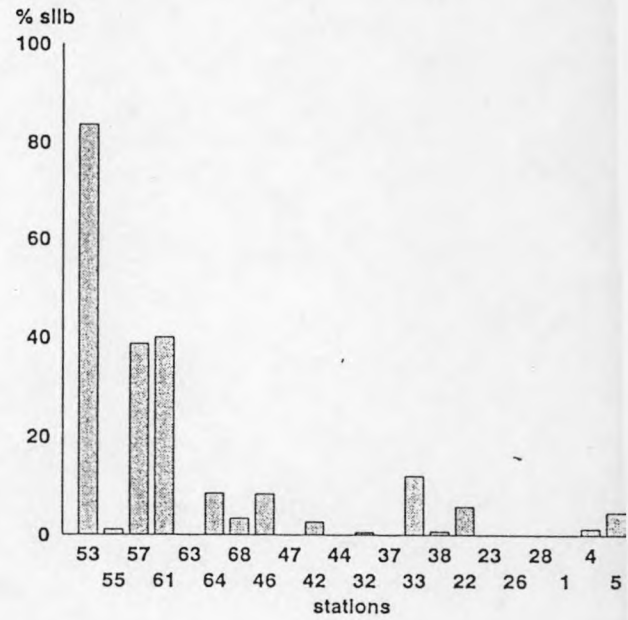


Figuur 1

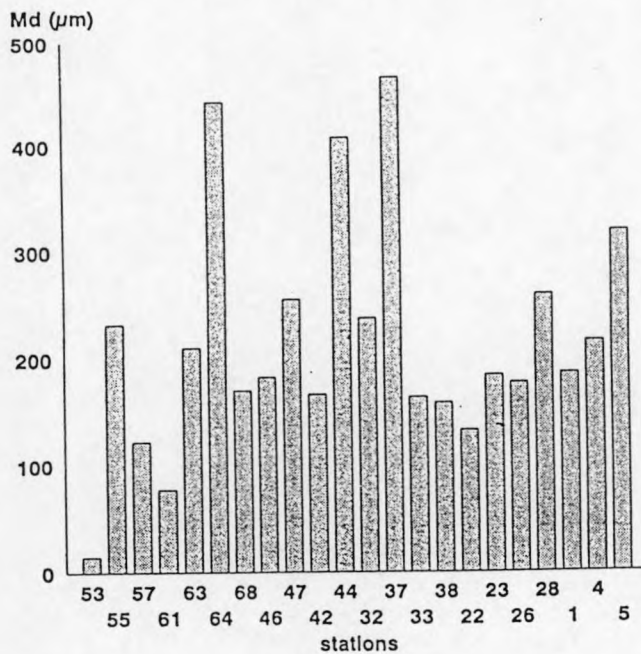
WESTERSCHELDE 1990
% grint per station



WESTERSCHELDE 1990
% sllb per station

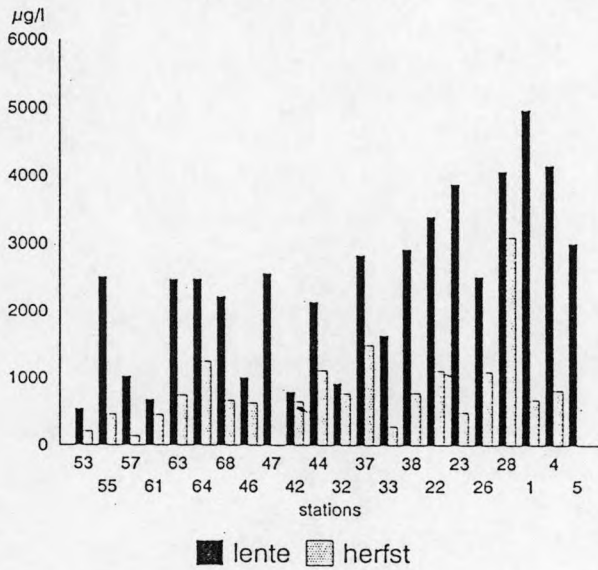


WESTERSCHELDE 1990
mediane korrelgrootte (Md) per station

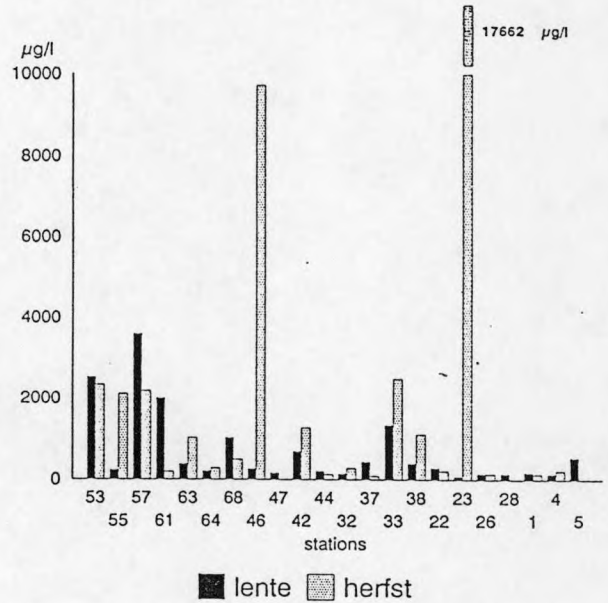


Figuur 2

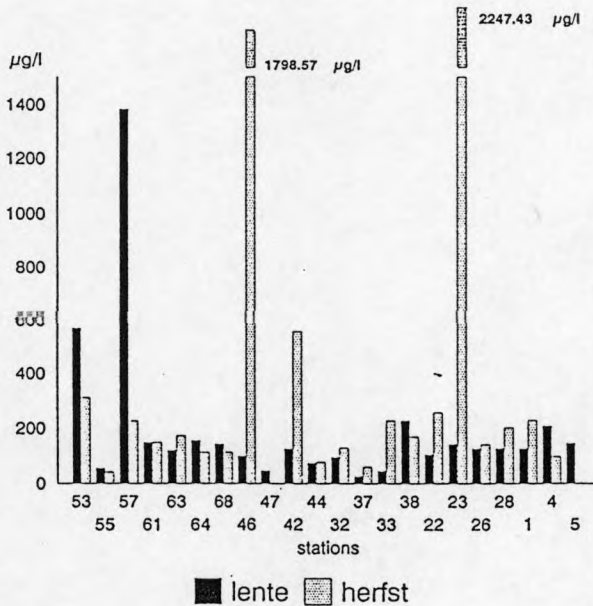
WESTERSCHELDE 1990
 nutriëntconcentratie ($\mu\text{g/l}$) van lente en herfst
 NO₂ - N + NO₃ - N



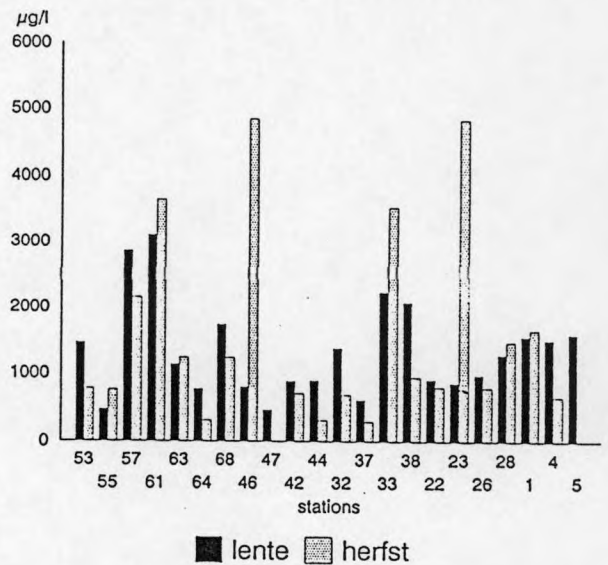
WESTERSCHELDE 1990
 nutriëntconcentratie ($\mu\text{g/l}$) van lente en herfst
 NH₄ - N



WESTERSCHELDE 1990
 nutriëntconcentratie ($\mu\text{g/l}$) van lente en herfst
 PO₄ - P



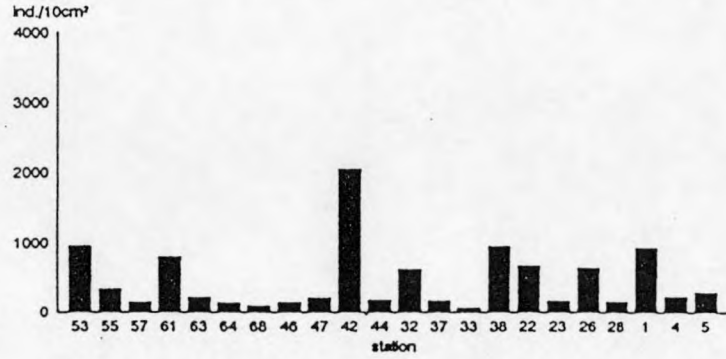
WESTERSCHELDE 1990
 nutriëntconcentratie ($\mu\text{g/l}$) van lente en herfst
 Si



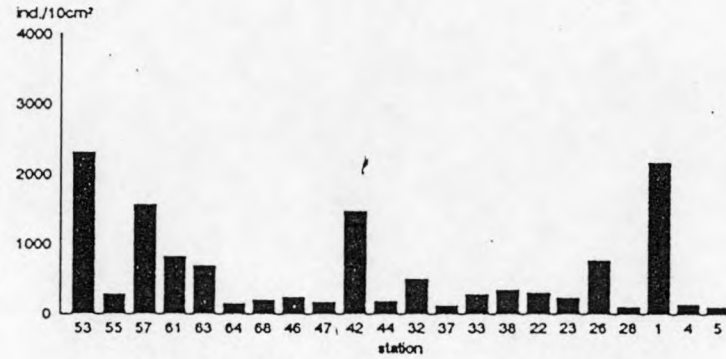
Figuur 3

WESTERSCHELDE - MEIOFAUNA densiteiten per station

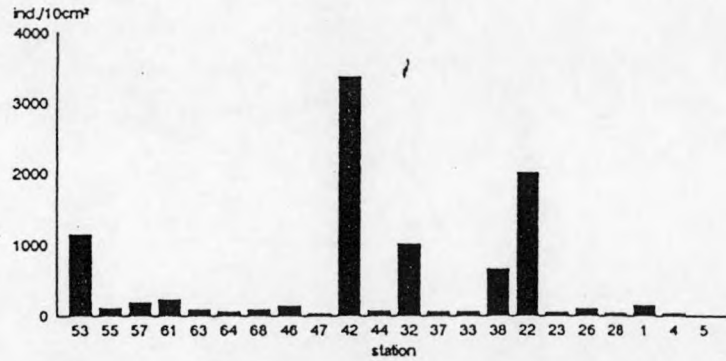
voorjaar 1990



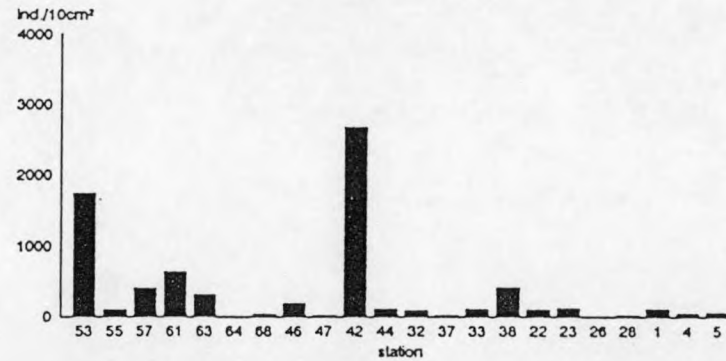
zomer 1990



najaar 1990



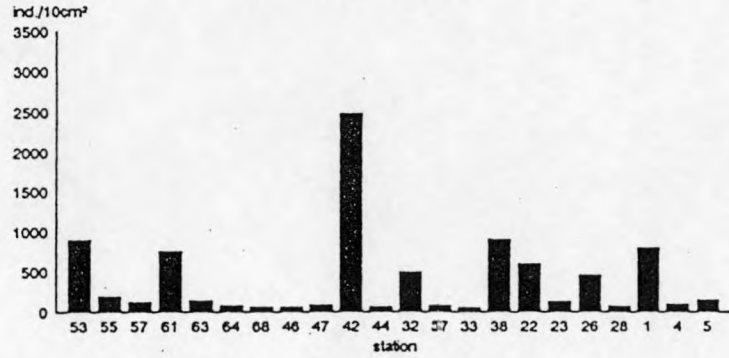
winter 1990/'91



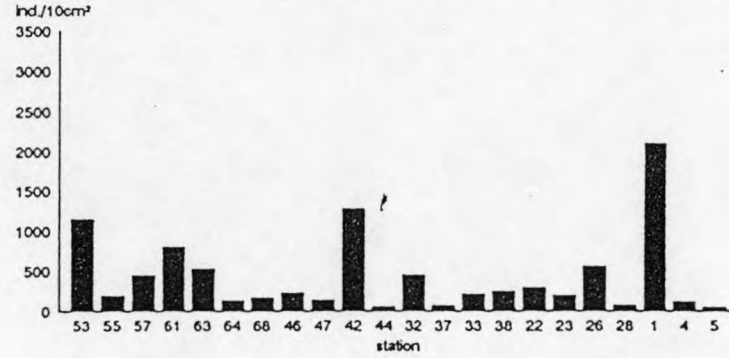
Figuur 4

WESTERSCHELDE - NEMATODEN
densiteiten per station

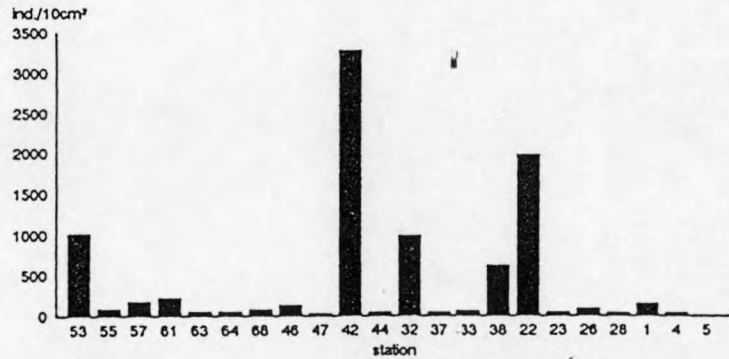
voorjaar 1990



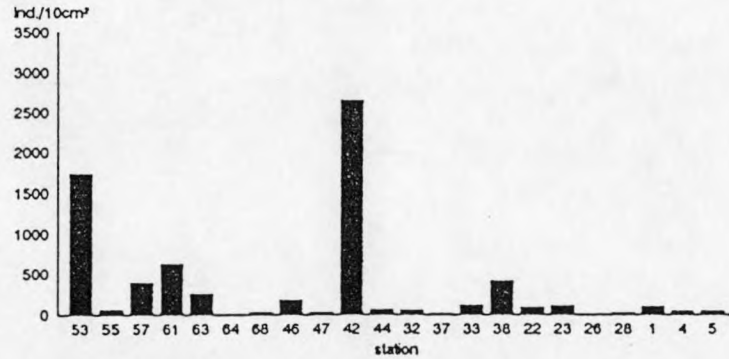
zomer 1990



najaar 1990



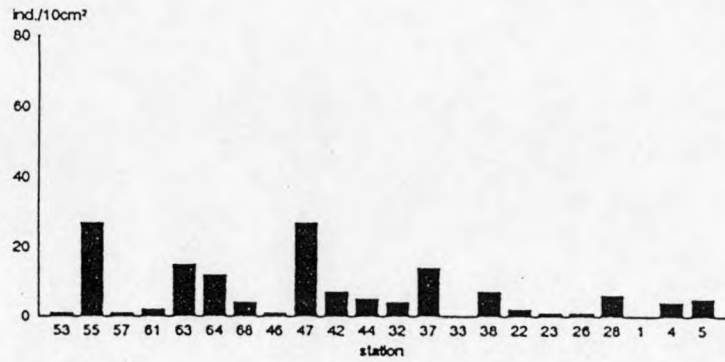
winter 1990/'91



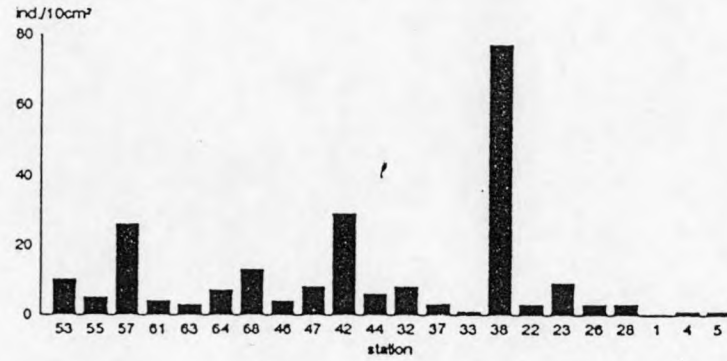
Figuur 5

WESTERSCHELDE - COPEPODA
densiteiten per station

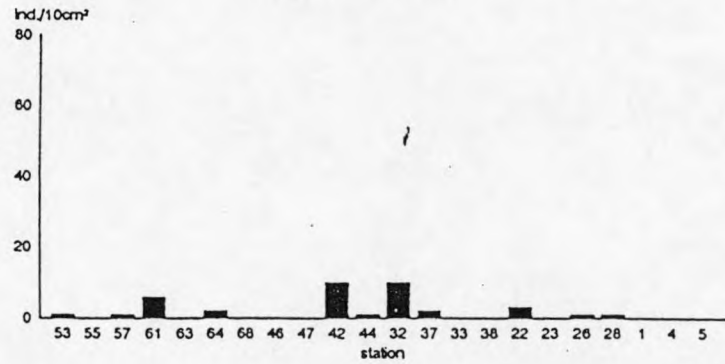
voorjaar 1990



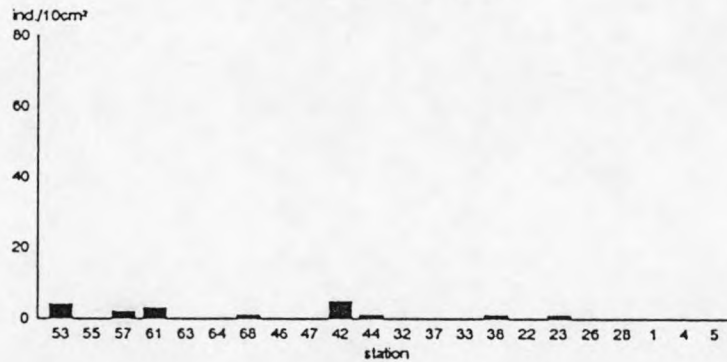
zomer 1990



najaar 1990

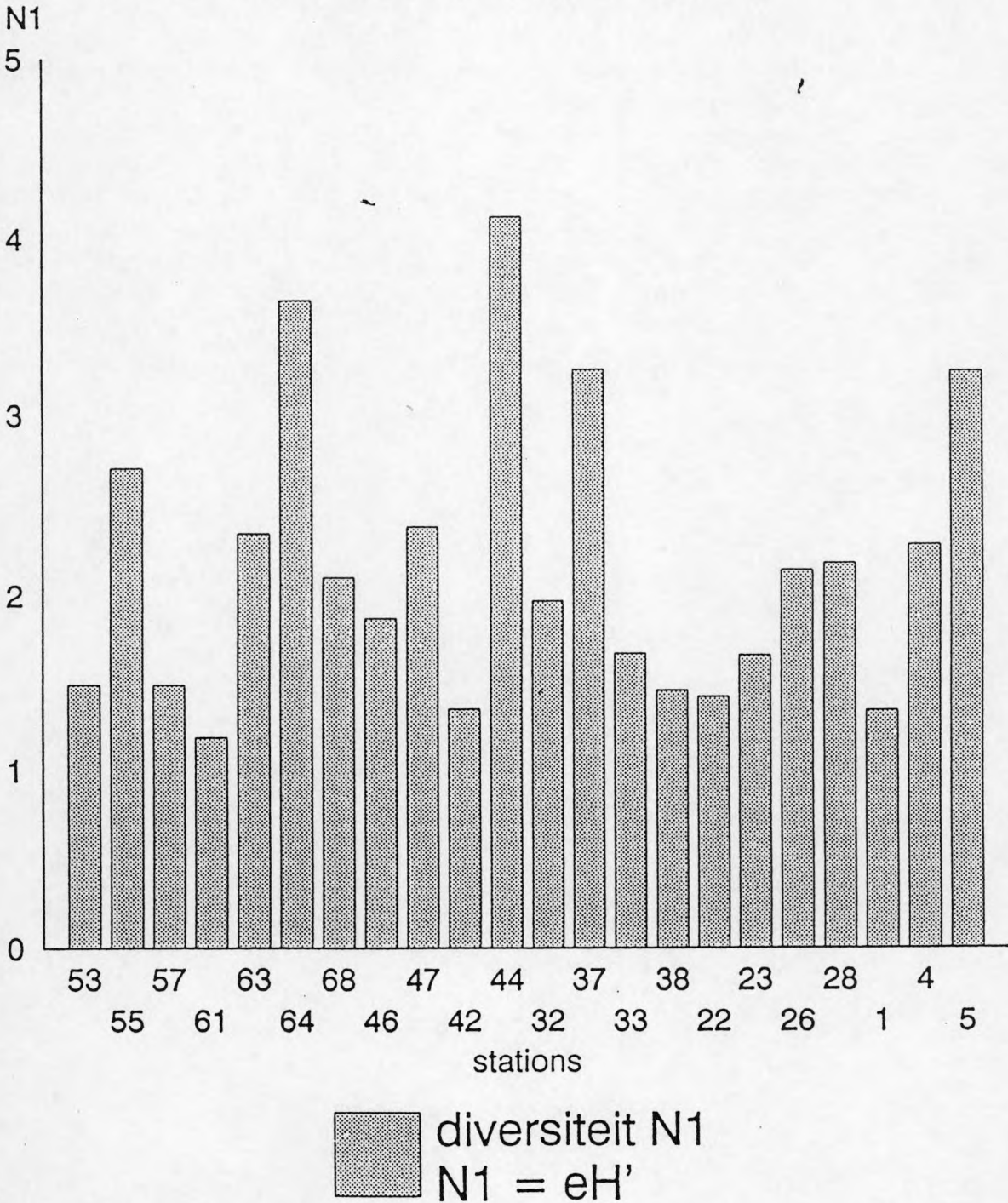


winter 1990/'91



WESTERSCHELDE 1990

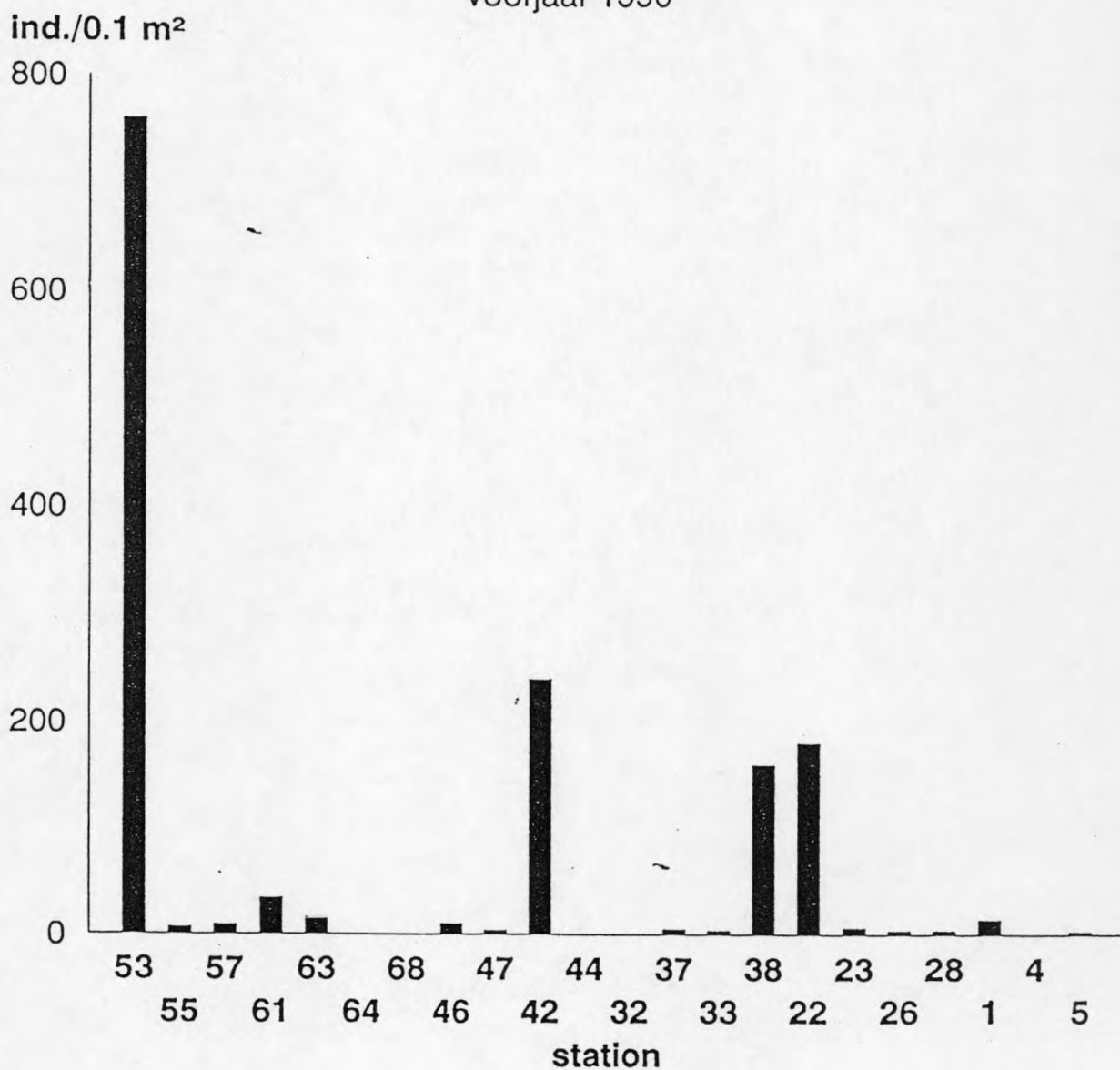
Diversiteit (N1) per station



Figuur 7

WESTERSCHELDE - MACROBENTHOS densiteiten per station

voorjaar 1990

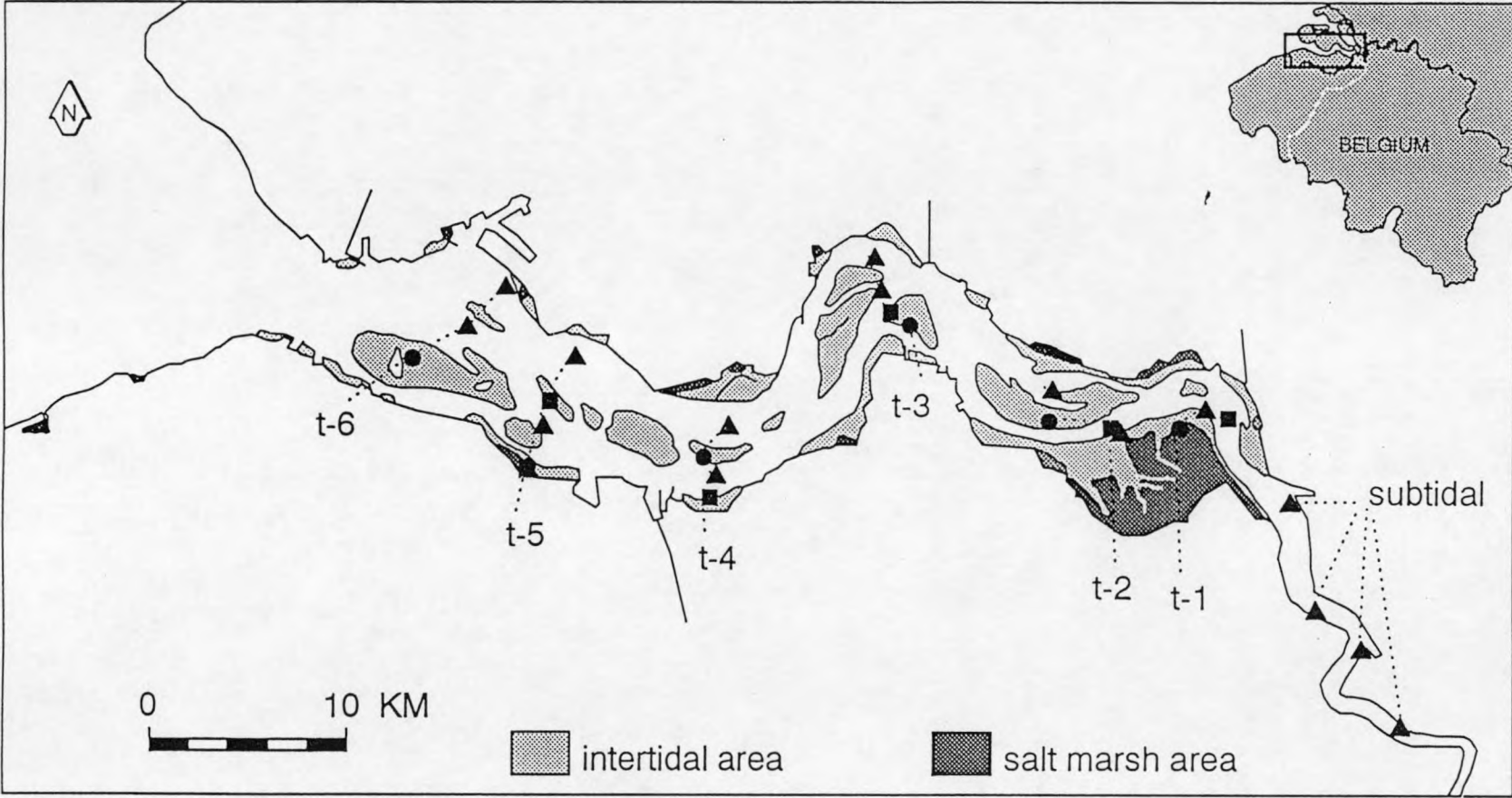


Figuur 8

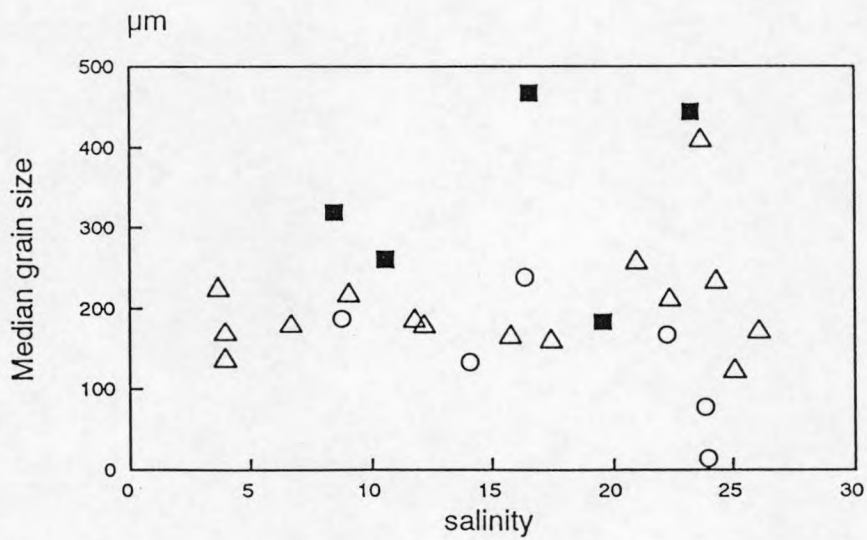
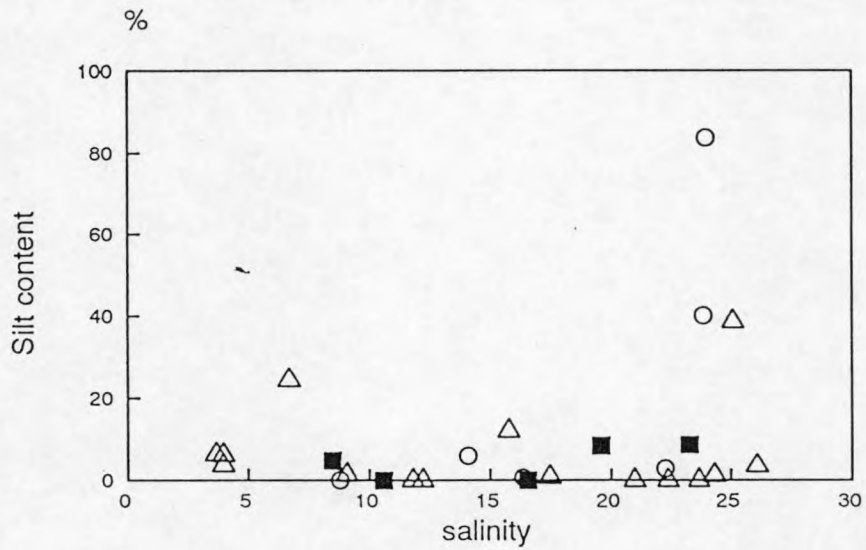
● intertidal

▲ subtidal

■ channel



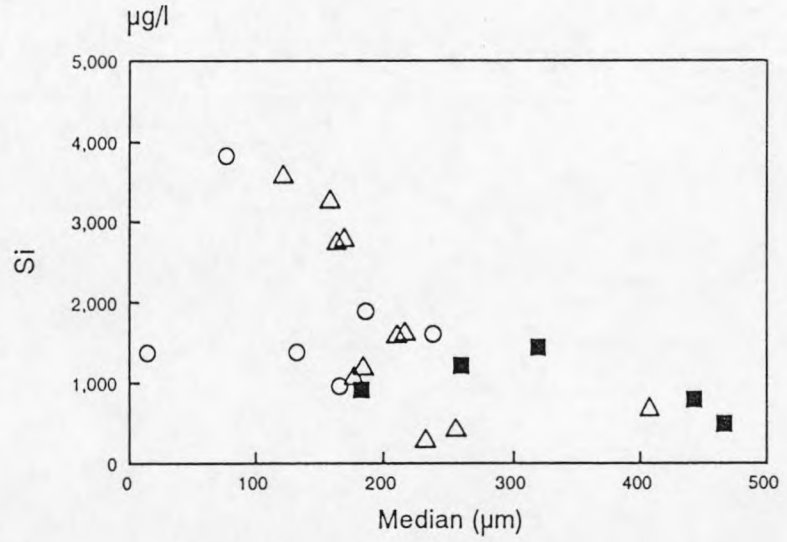
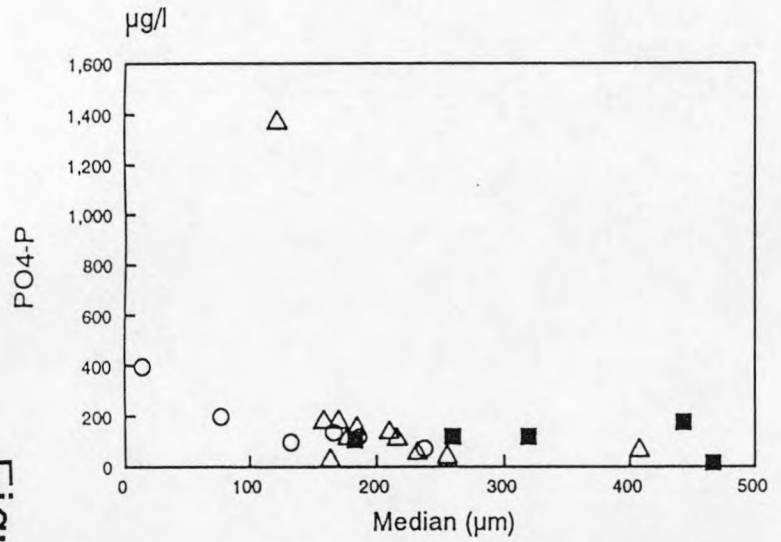
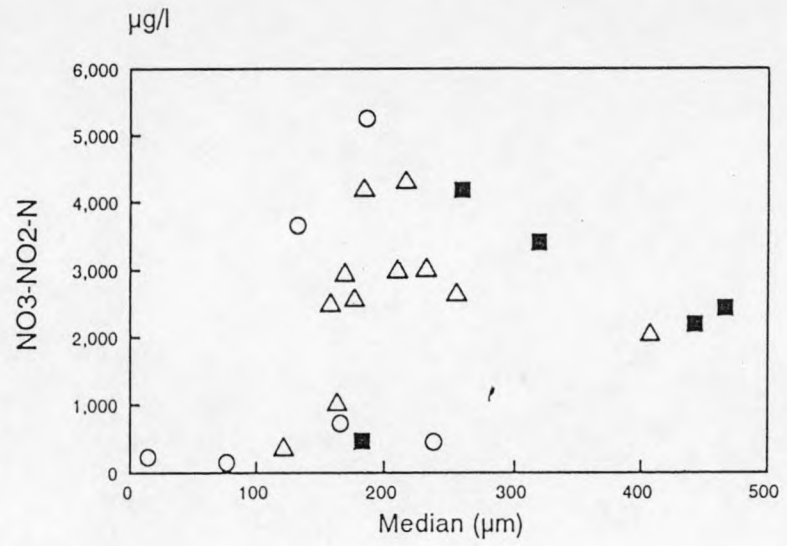
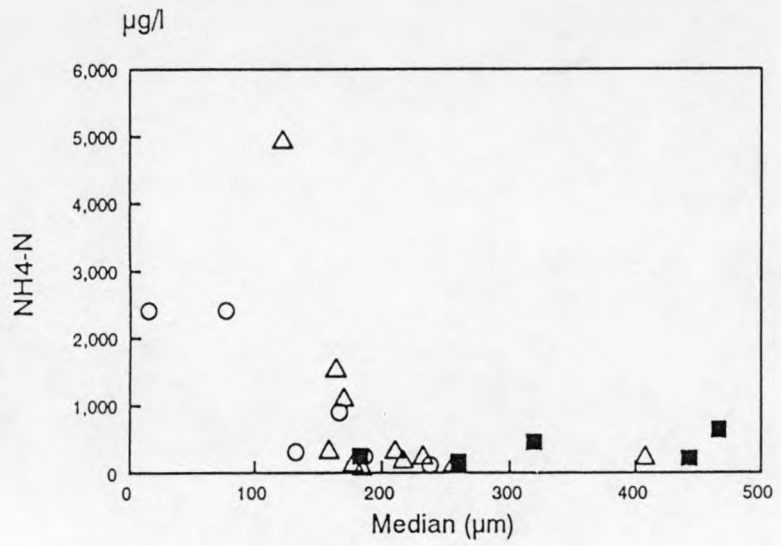
Figuur 9



Intertidal Subtidal Channel

○ △ ■

Figuur 10

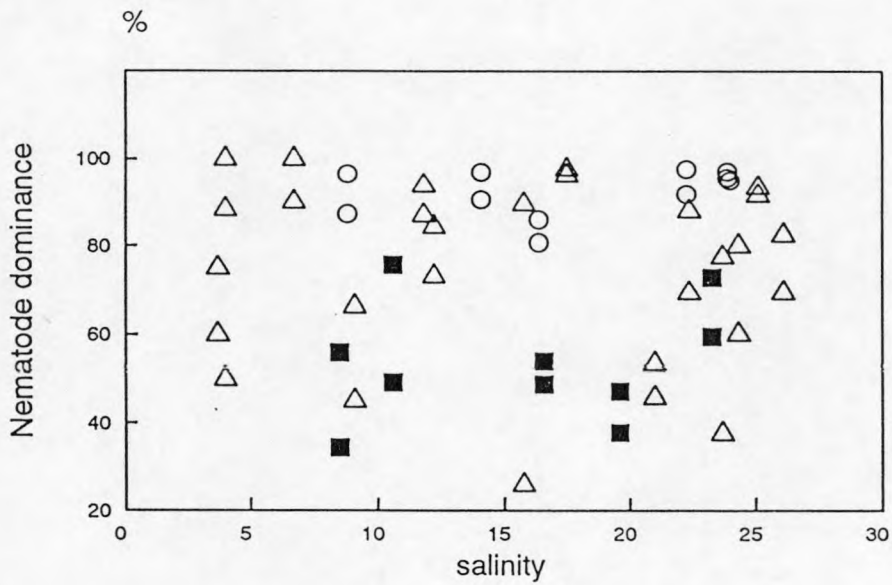
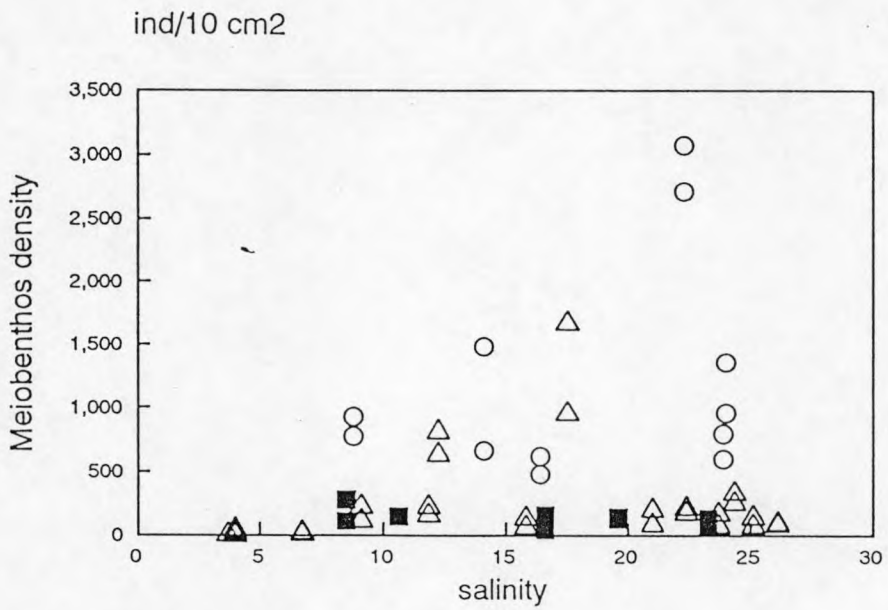


Intertidal

Subtidal

Channel

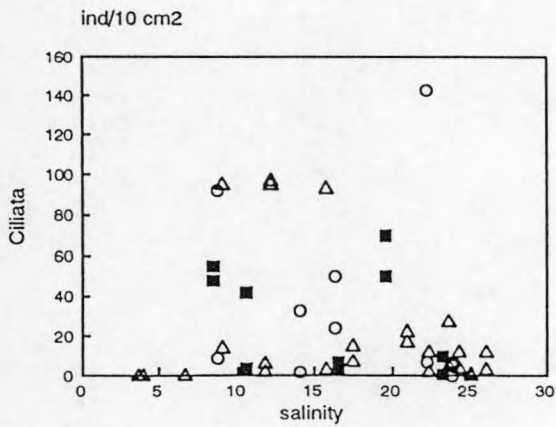
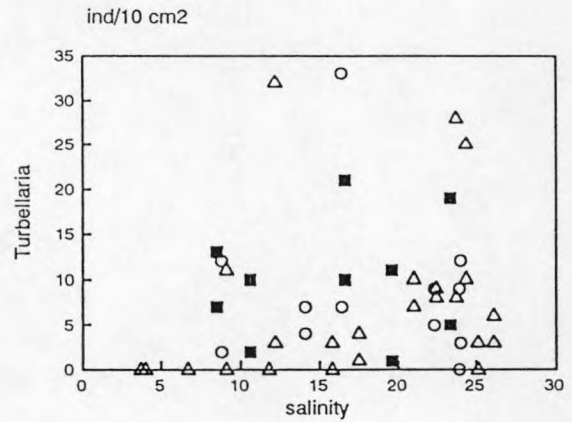
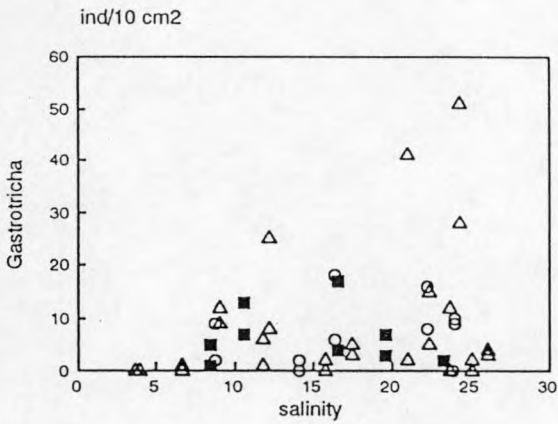
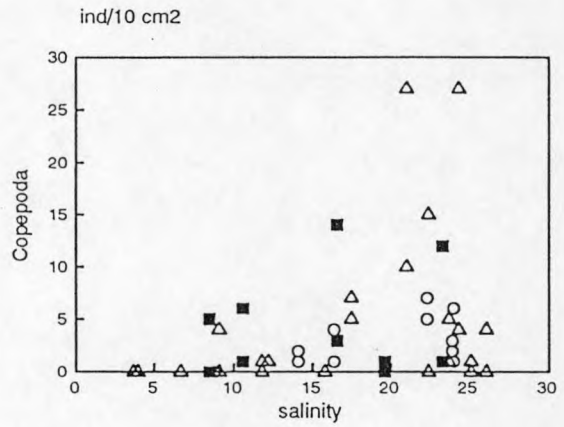
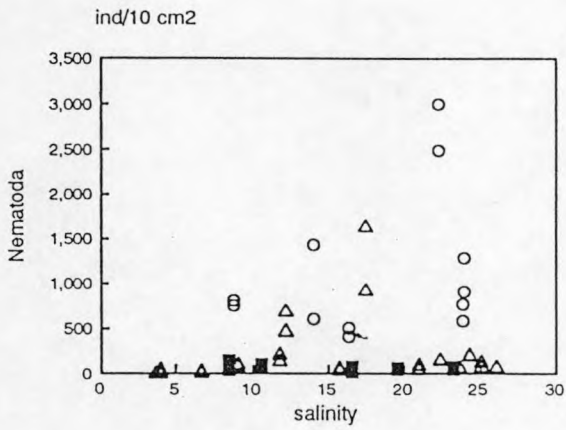




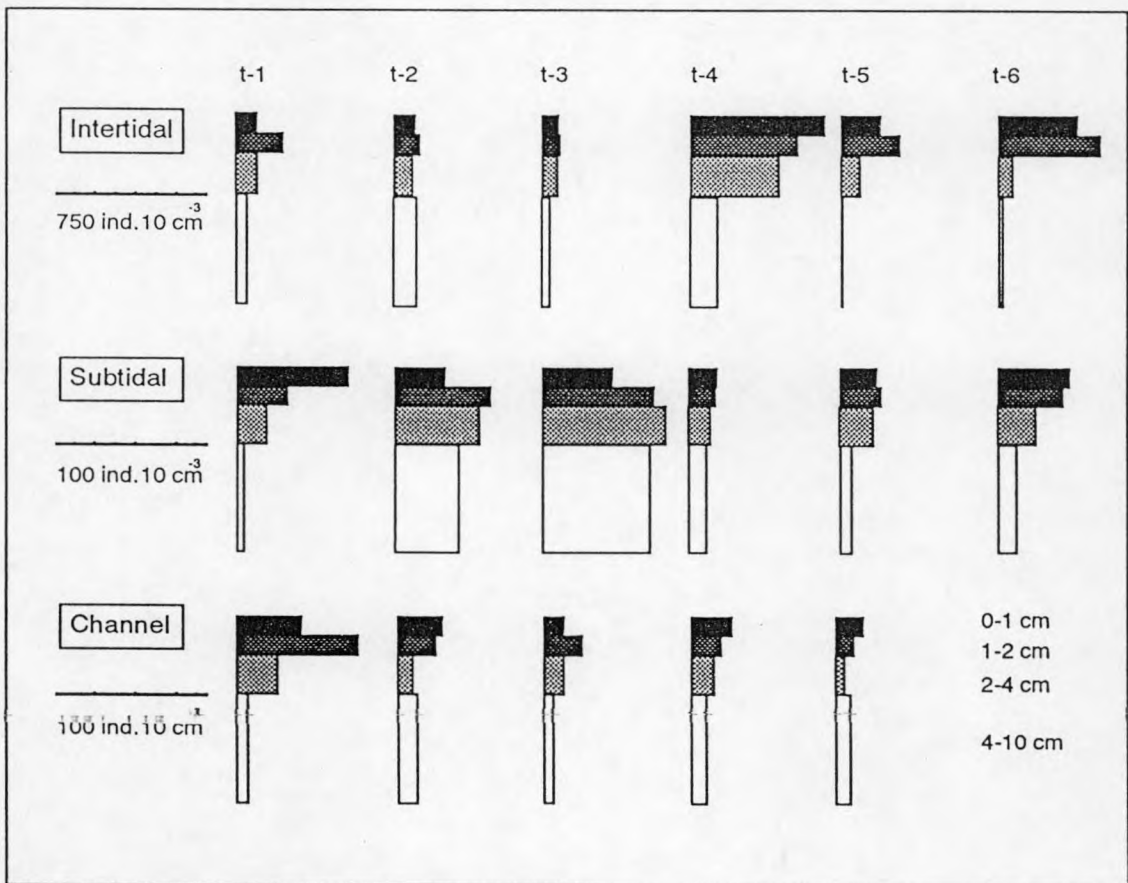
Intertidal Subtidal Channel

○ △ ■

Figuur 12



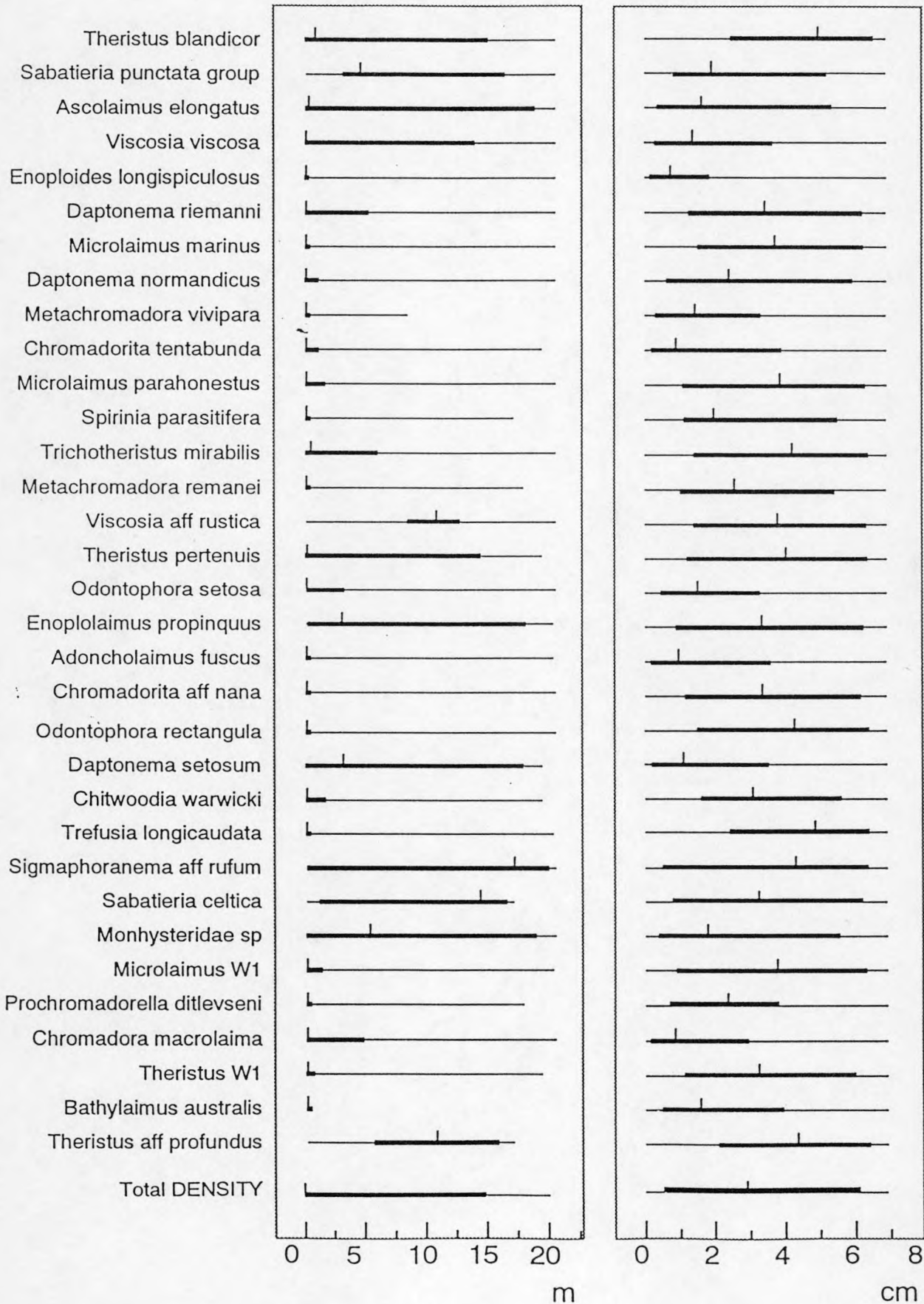
Intertidal Subtidal Channel



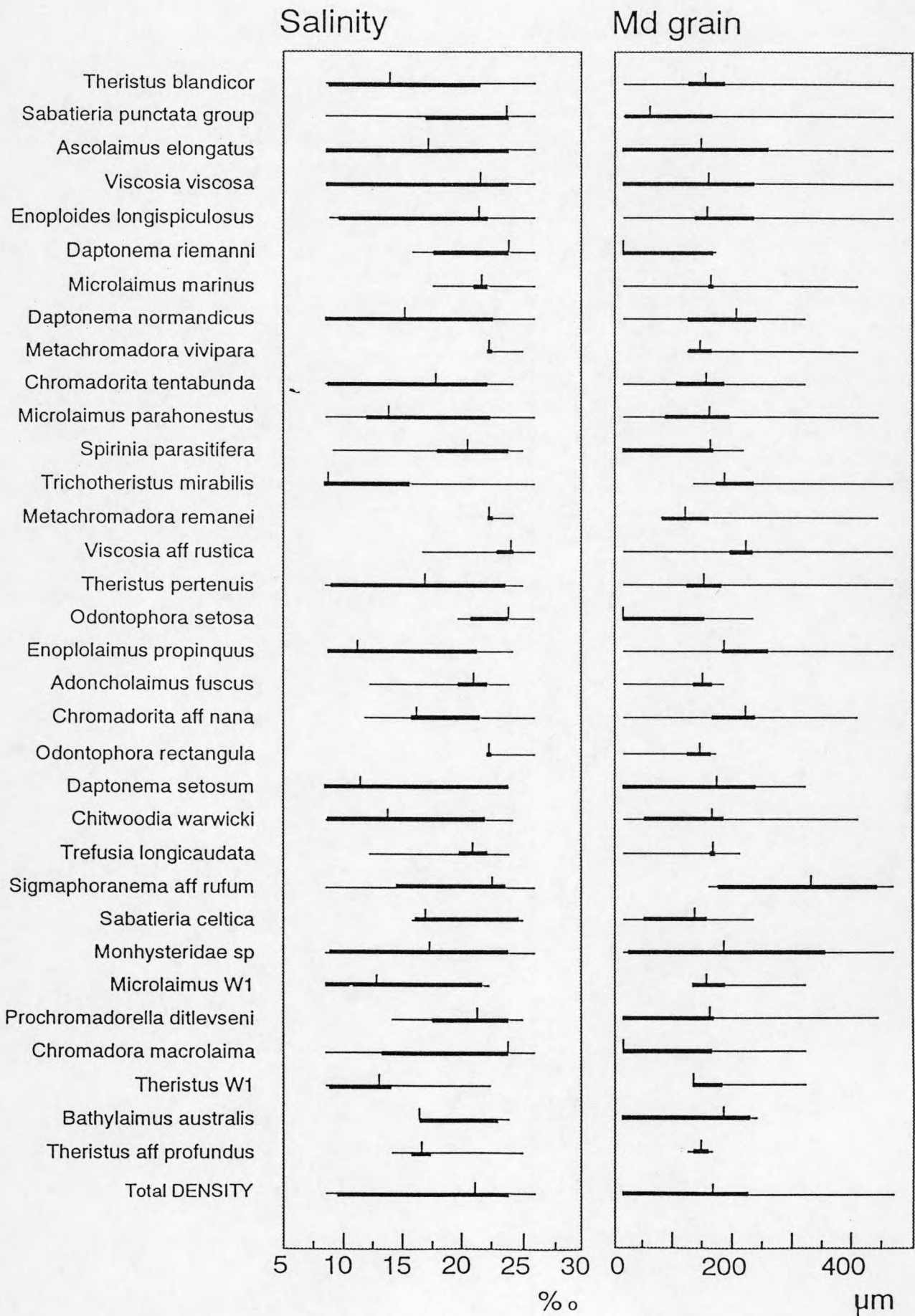
Figuur 14

Water depth

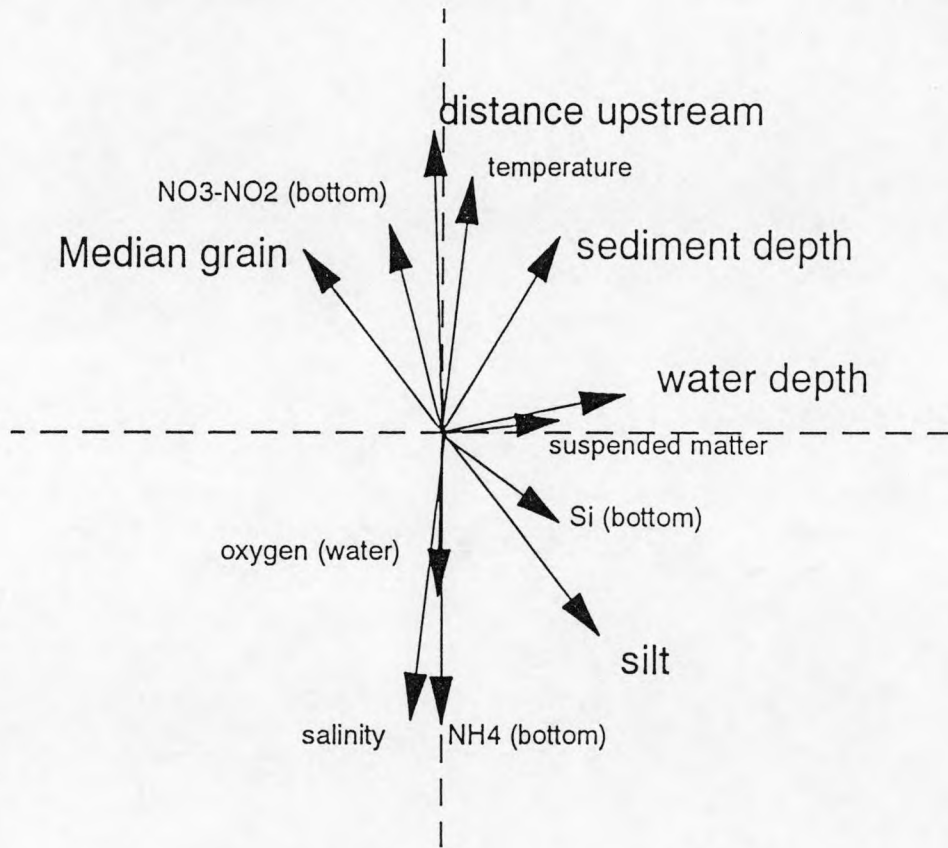
Sediment depth



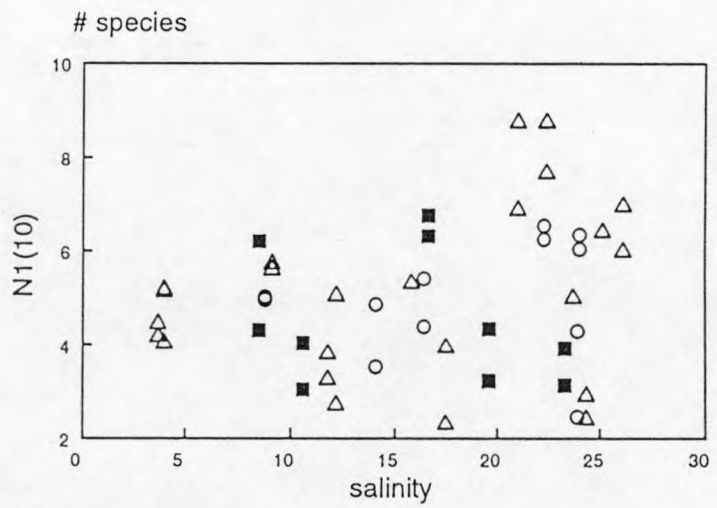
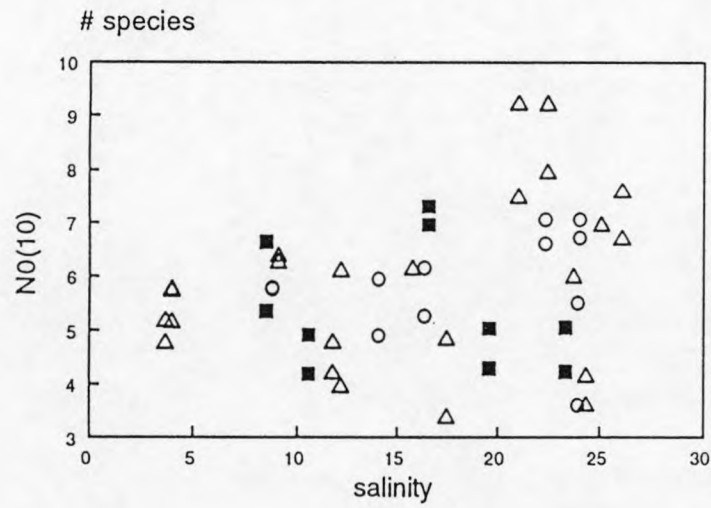
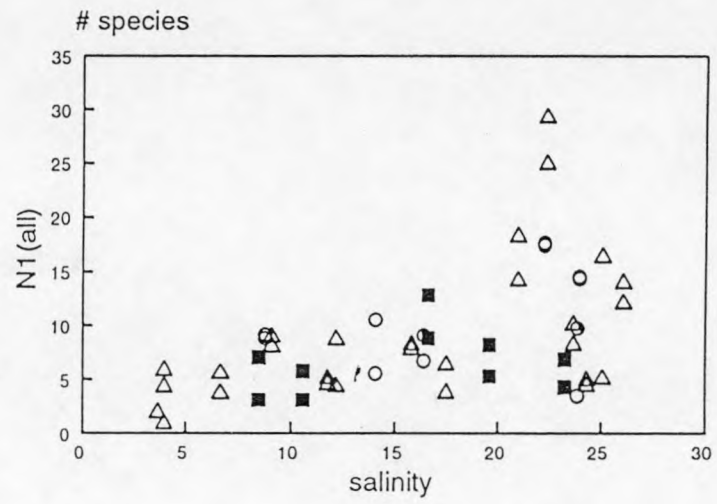
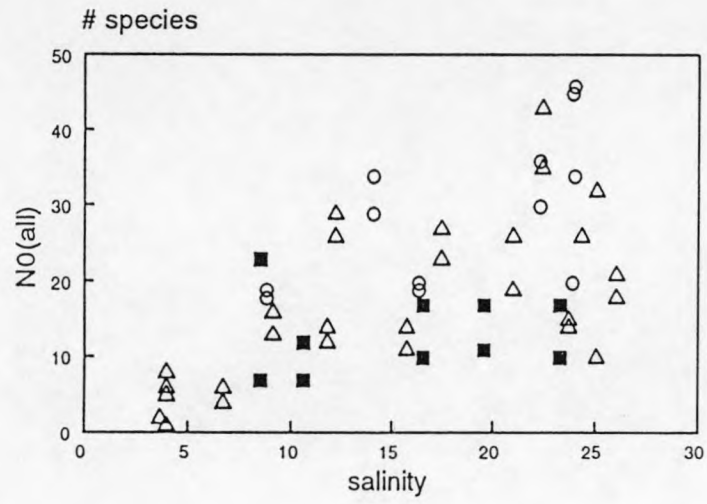
Figuur 15



Figuur 16



Figur 17

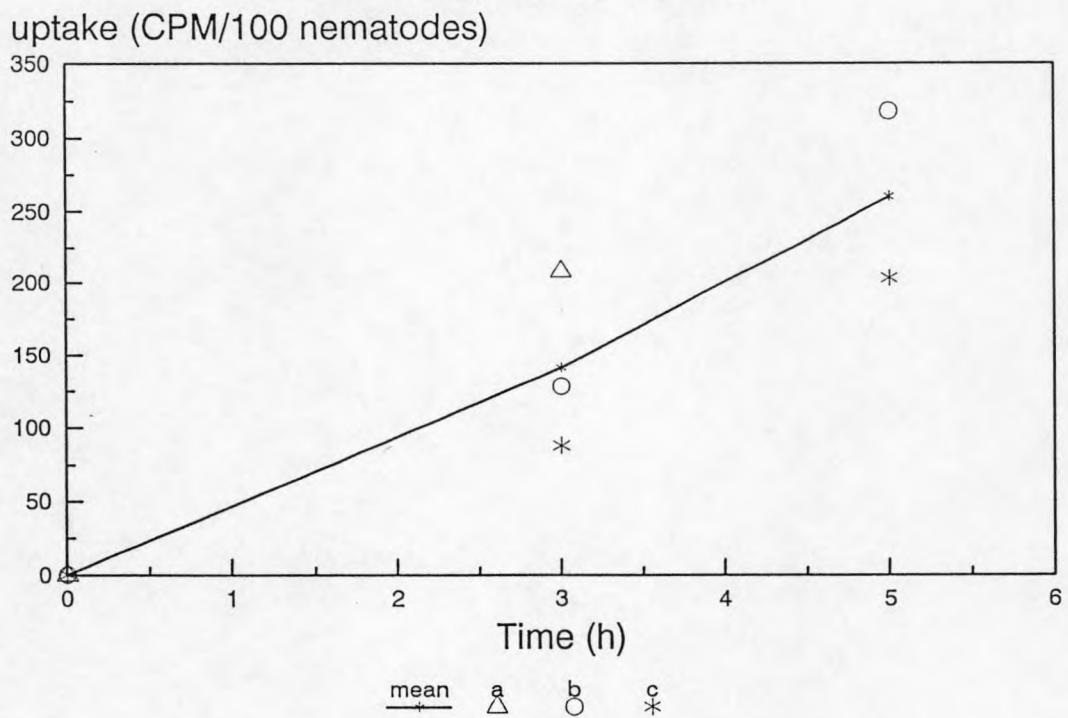


Intertidal (○) Subtidal (△) Channel (■)

Figur 18

North Sea station 115
November 1992

Grazing nematodes

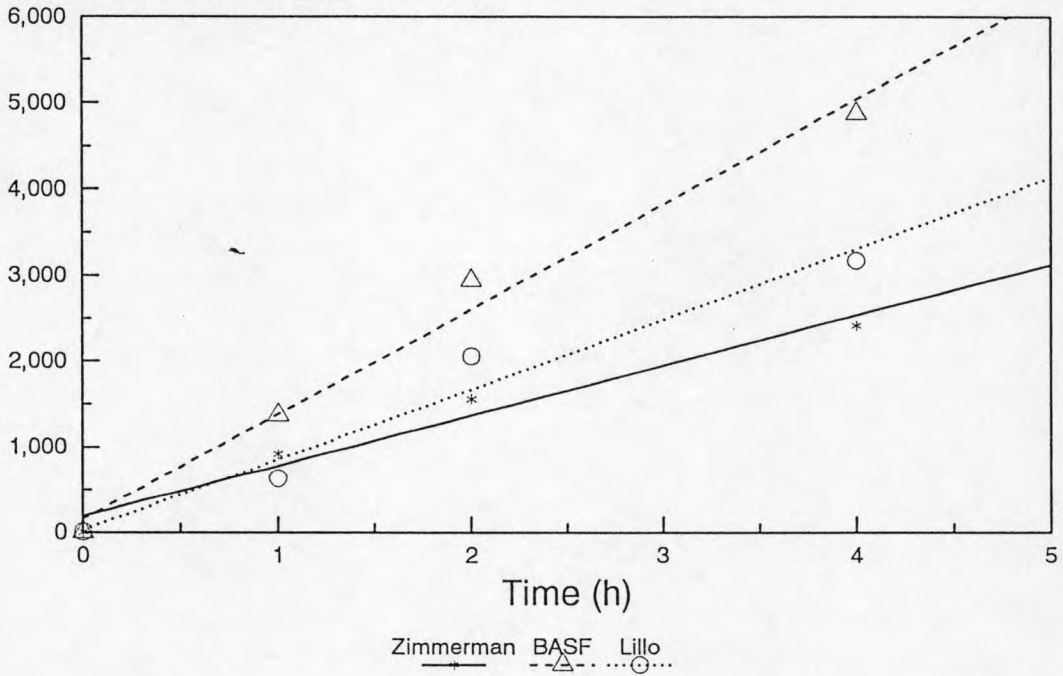


Figuur 19

Westerschelde
June 1993

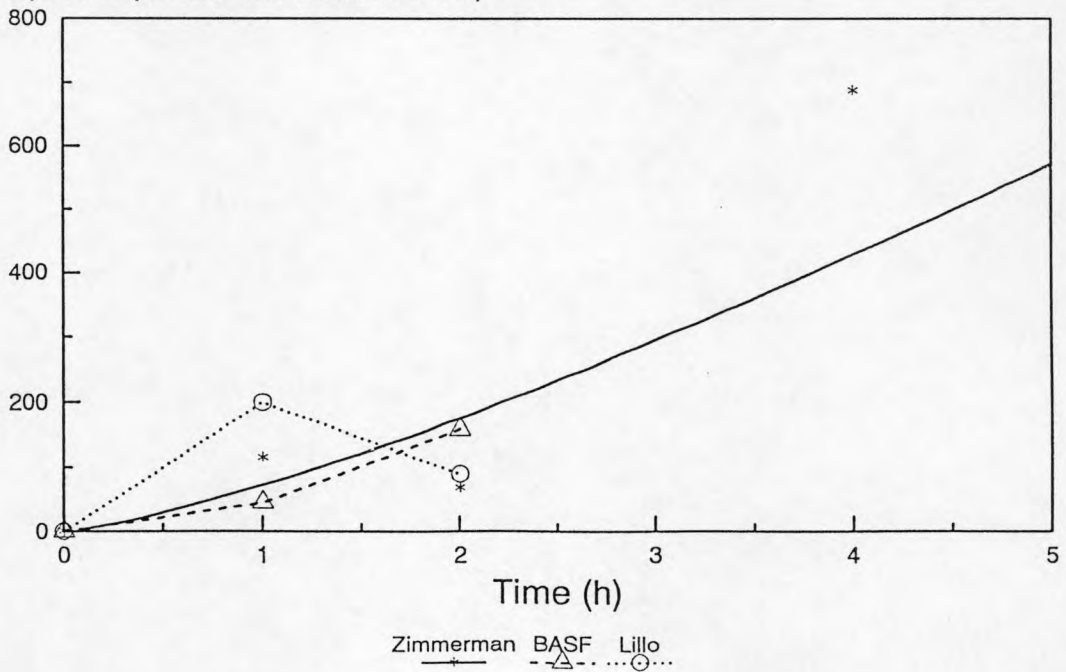
Uptake label bacteria

Uptake (CPM/0.1 g sediment)



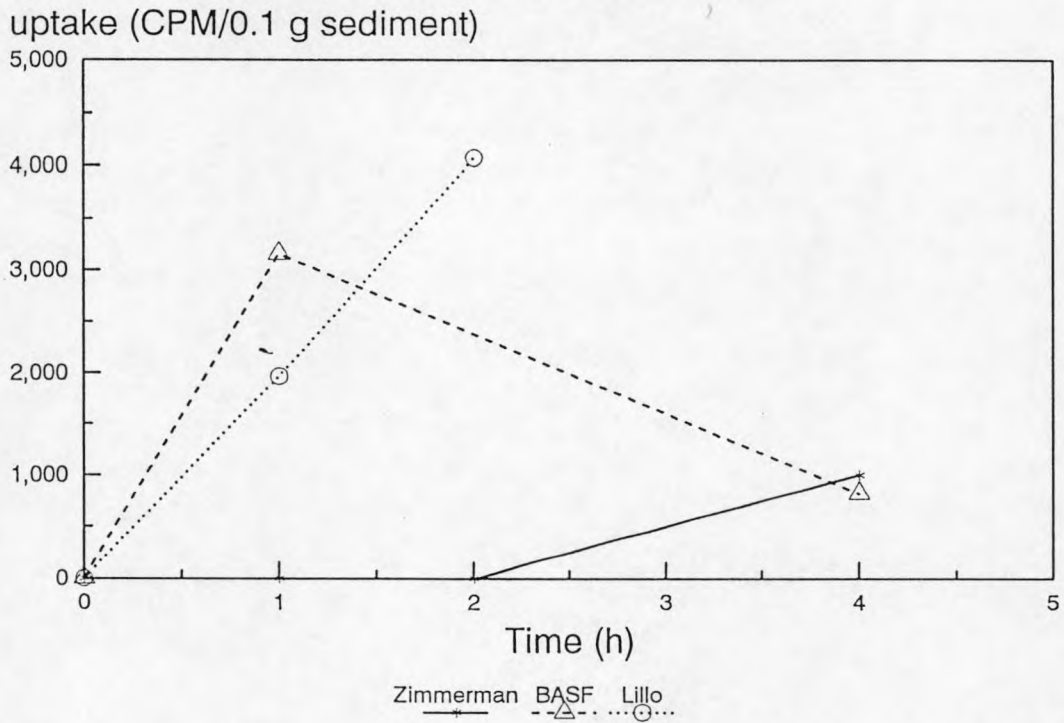
Grazing nematodes

uptake (CPM/100 nematodes)

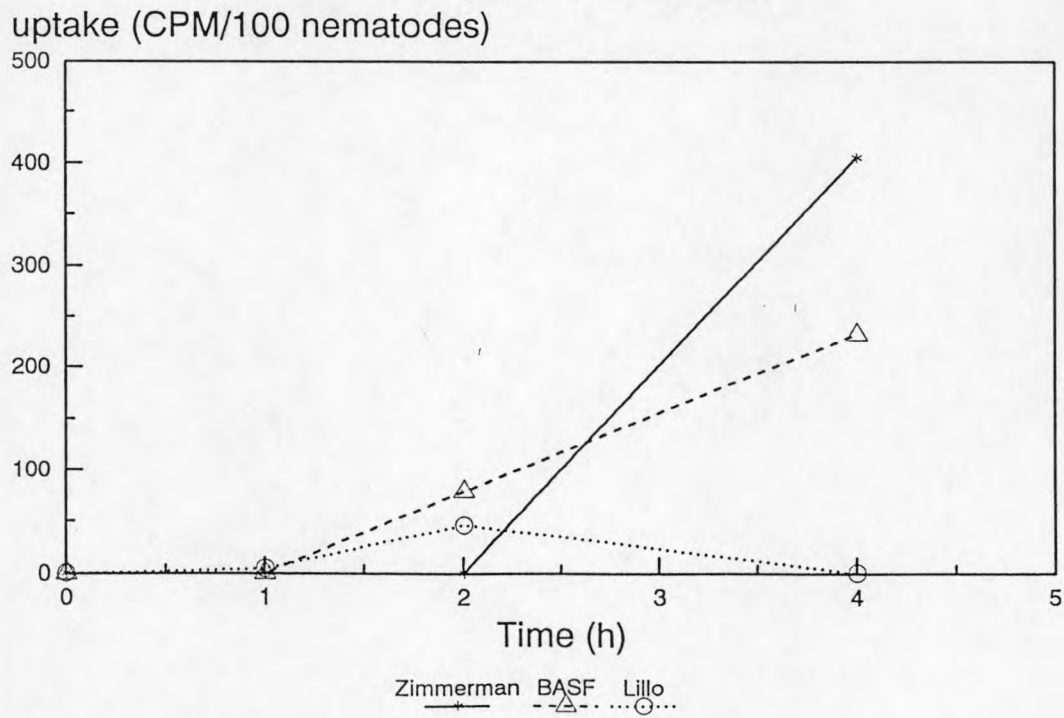


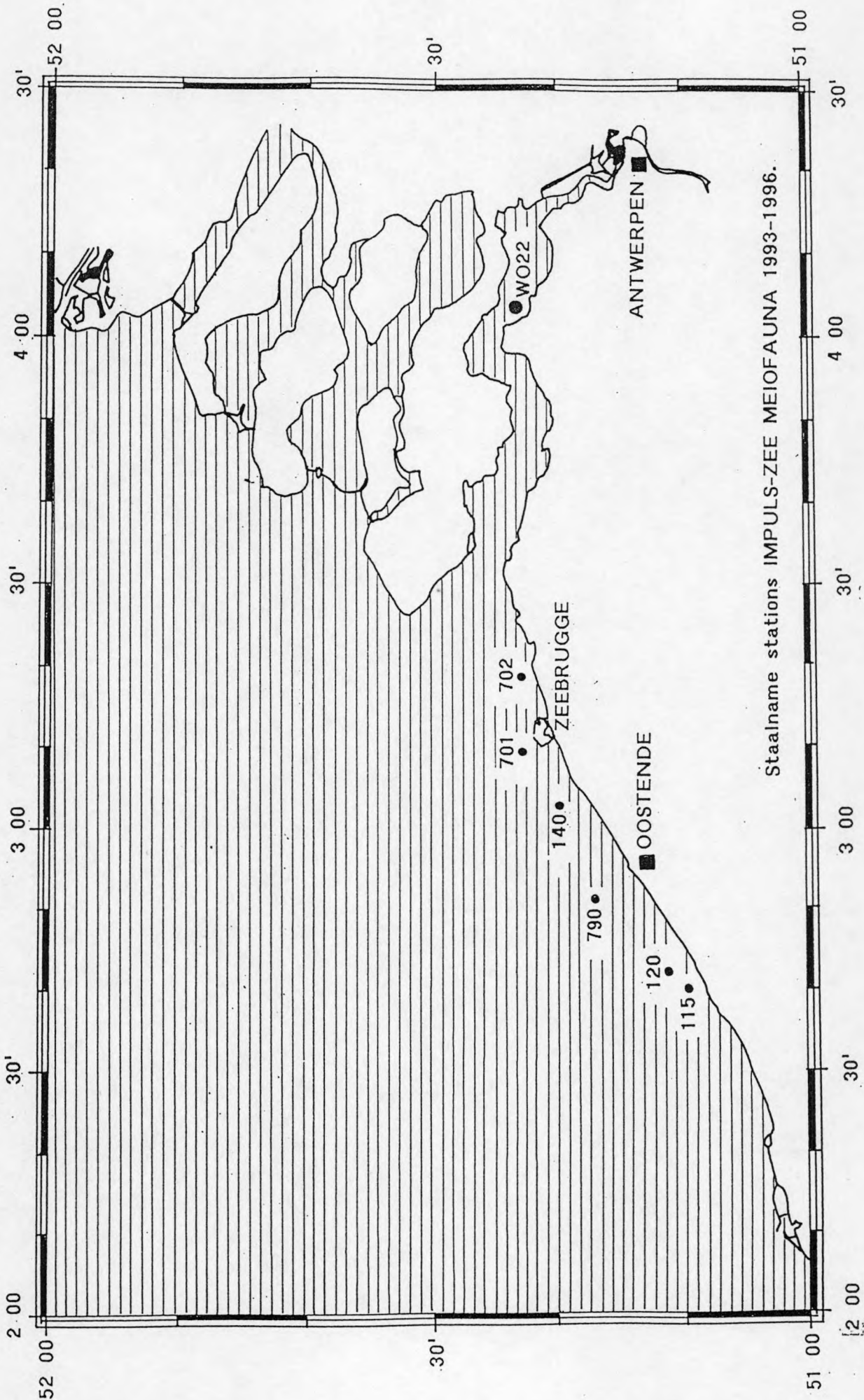
Westerschelde
June 1993

Uptake label diatoms



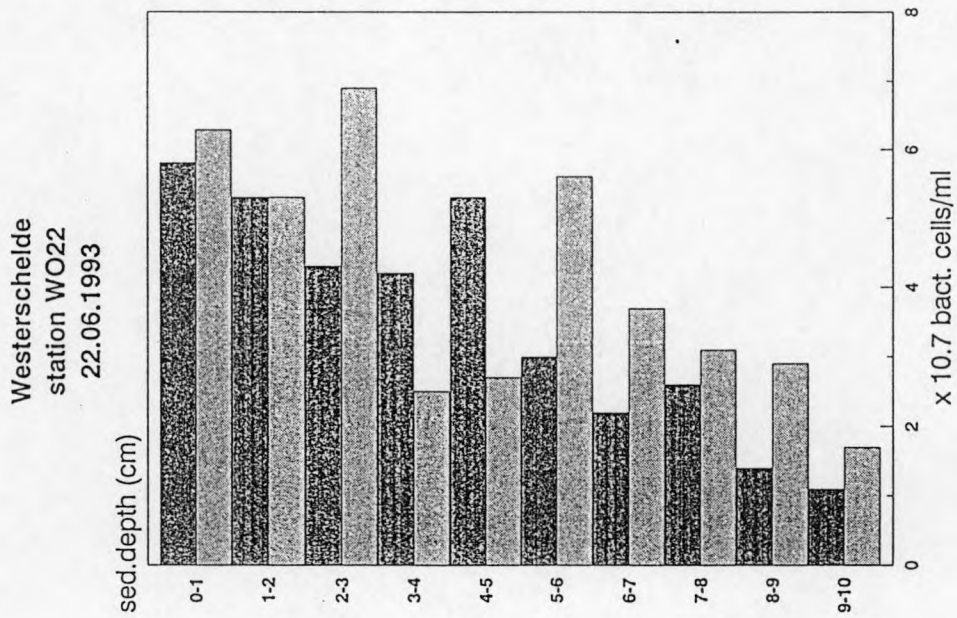
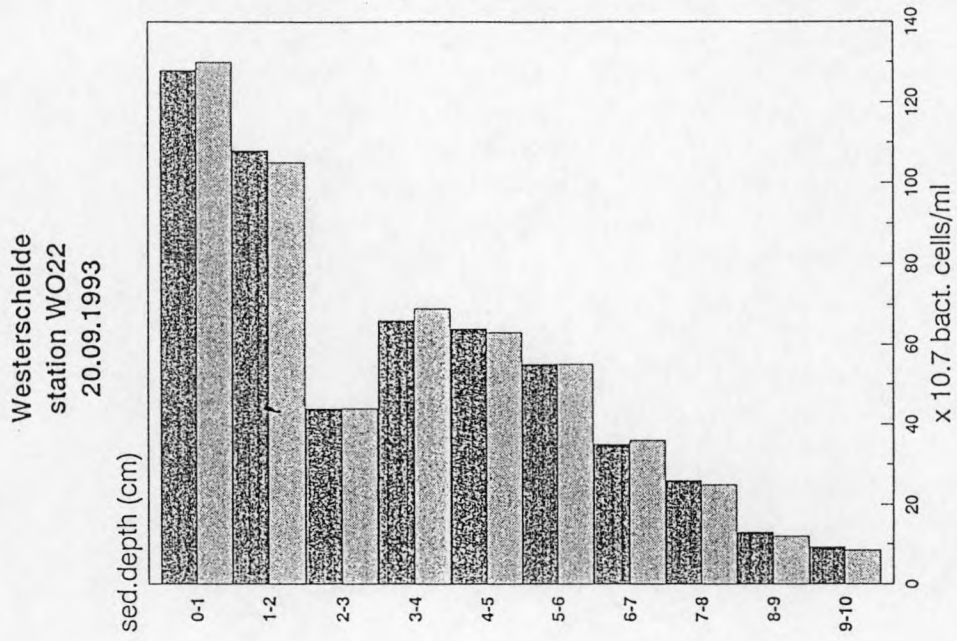
Grazing nematodes



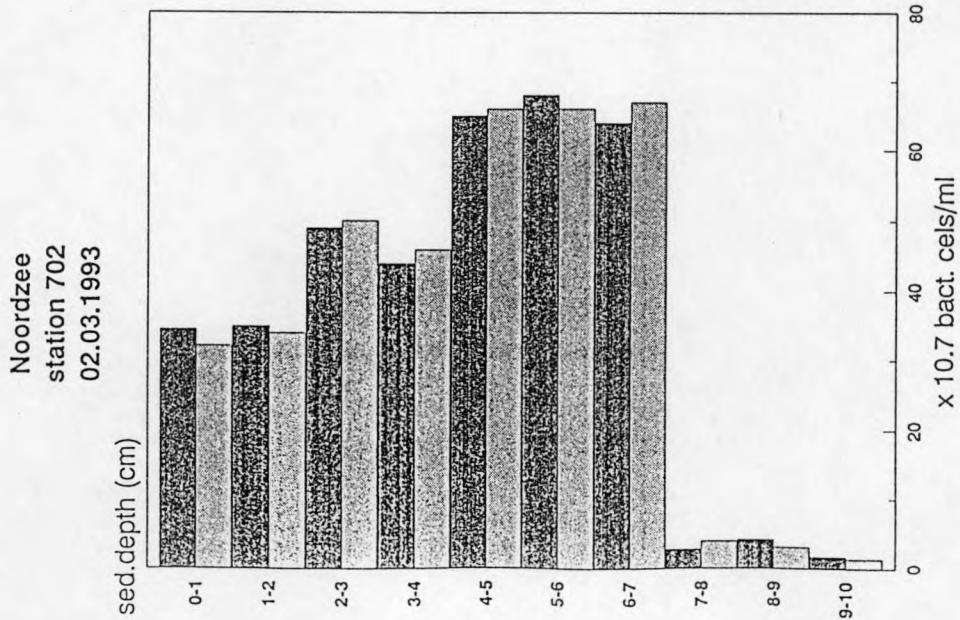
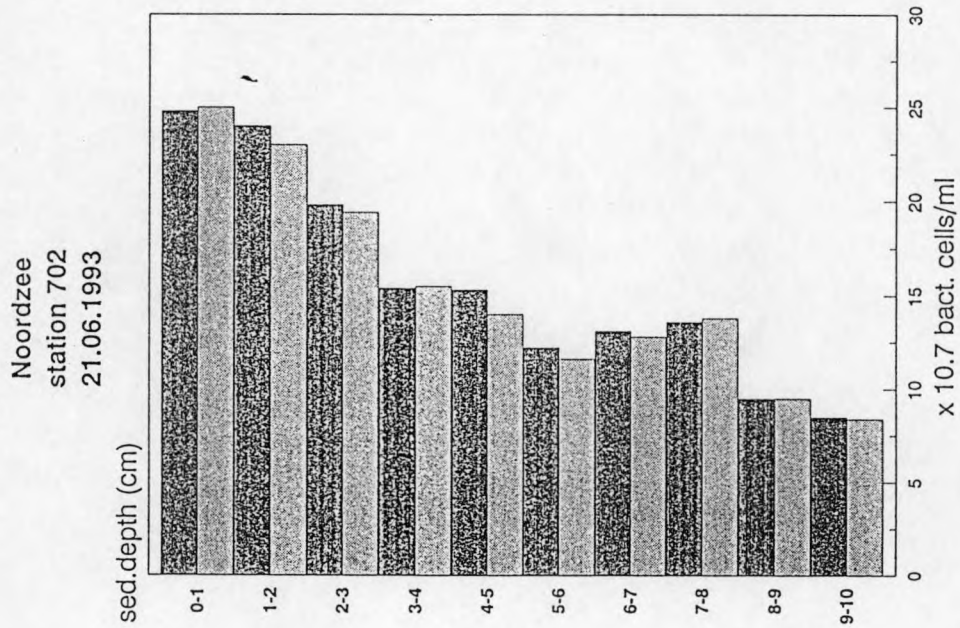
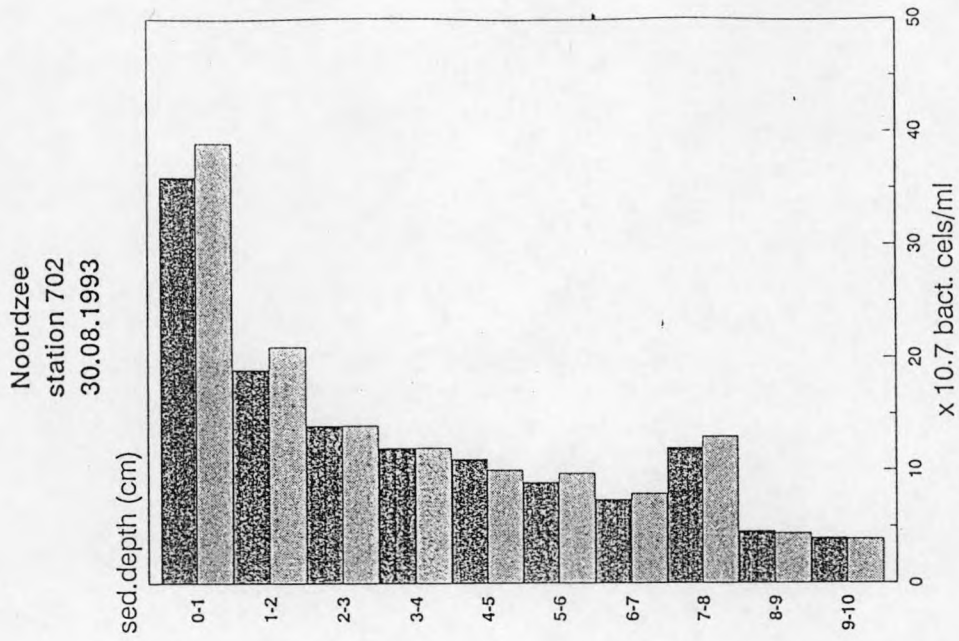


Figuur 22

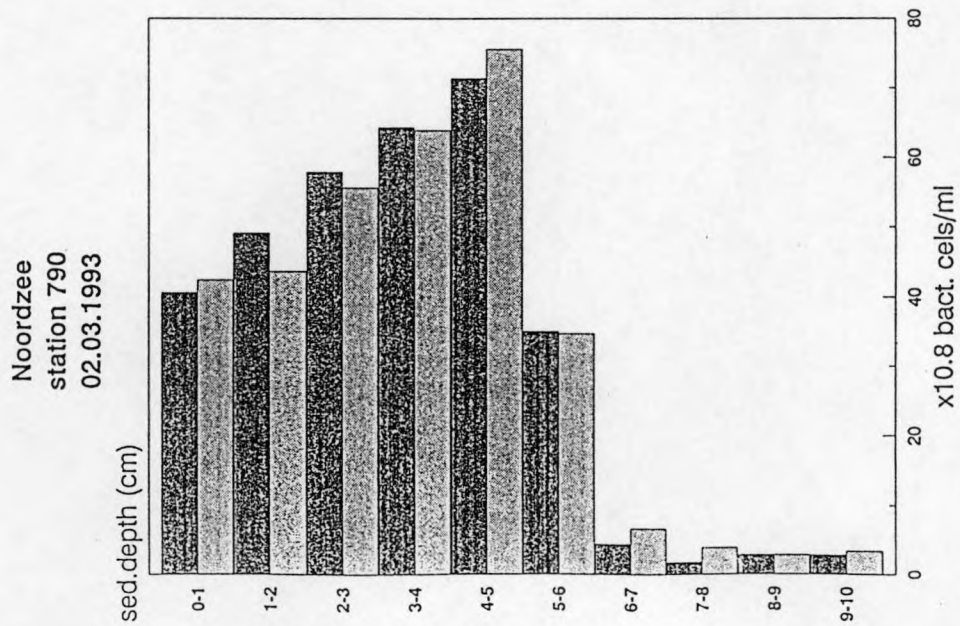
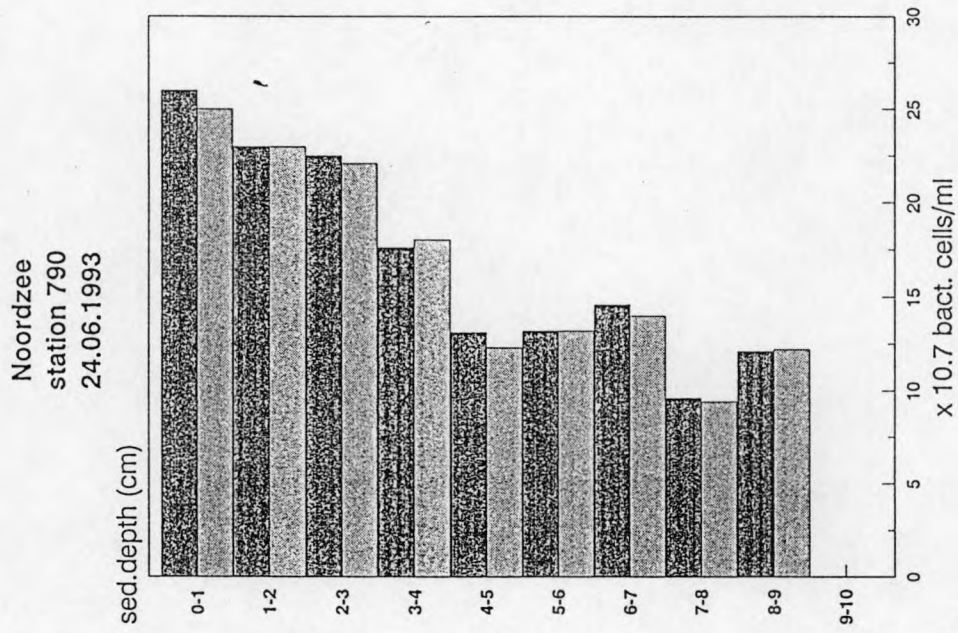
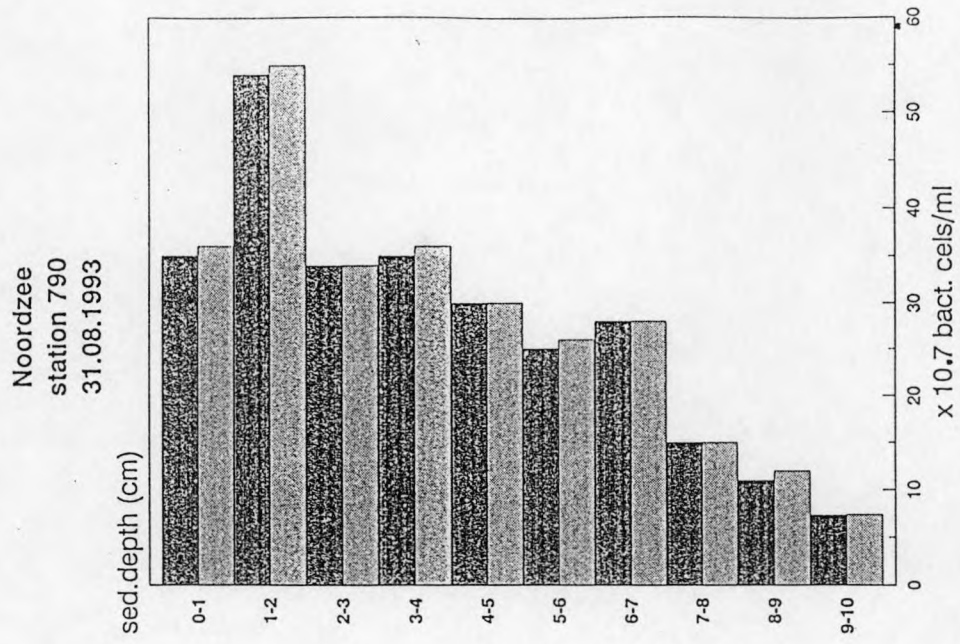
Staalname stations IMPULS-ZEE MEIOFAUNA 1993-1996.



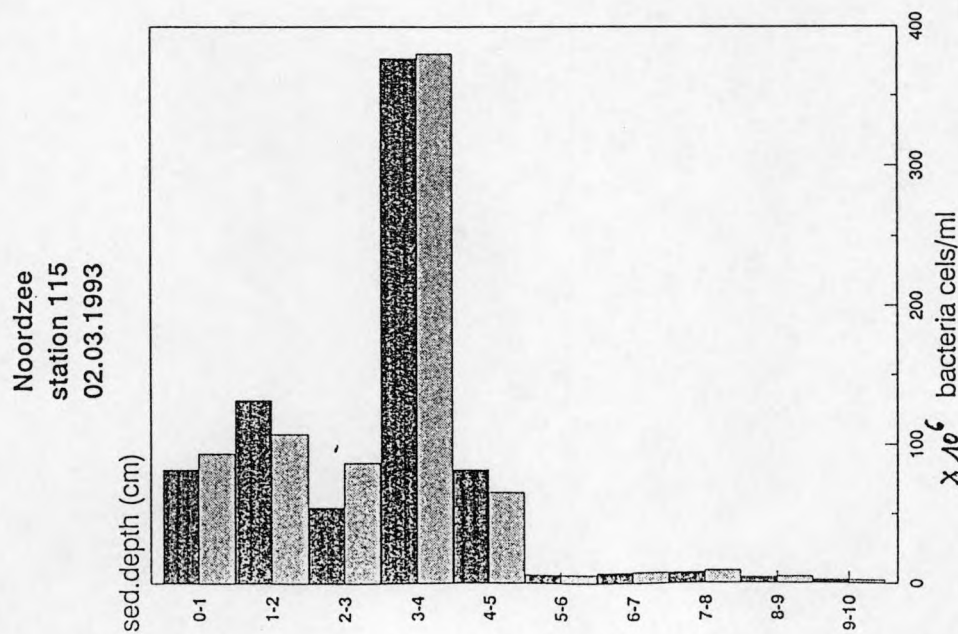
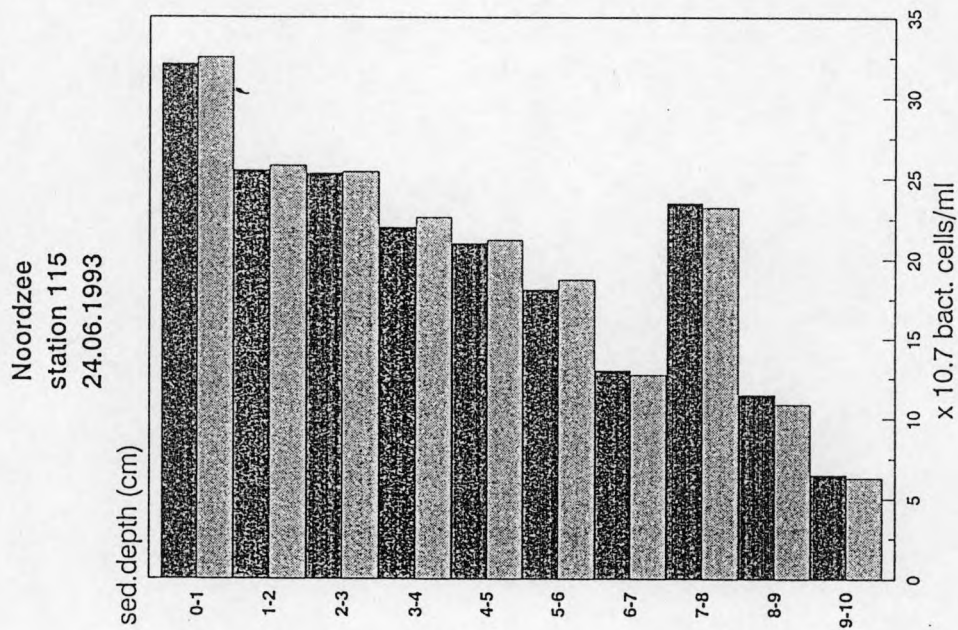
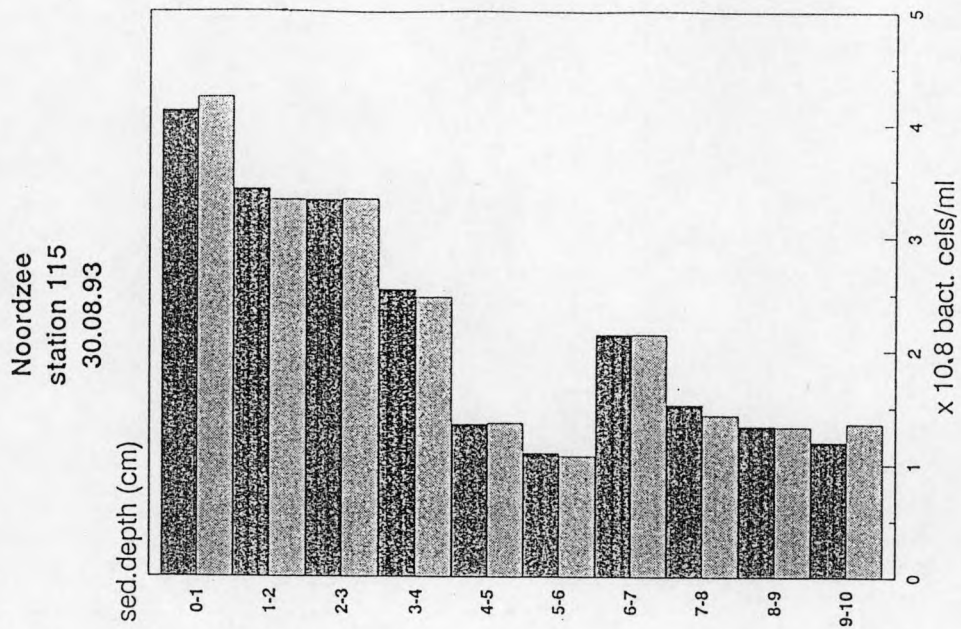
Figuur 23



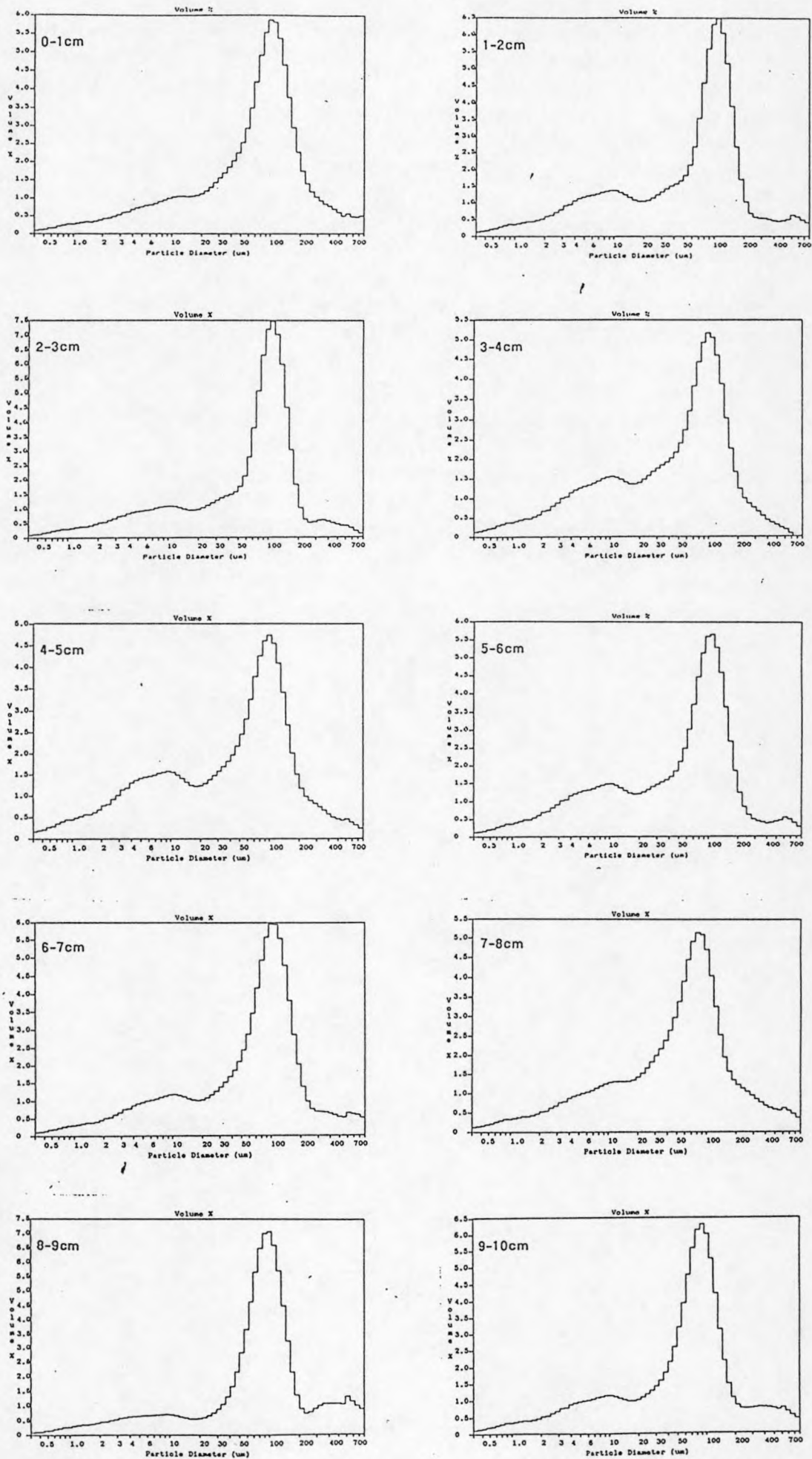
Figuur 24



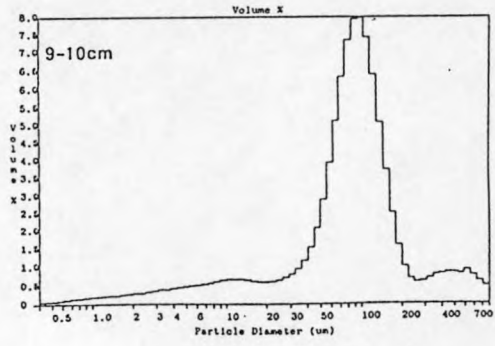
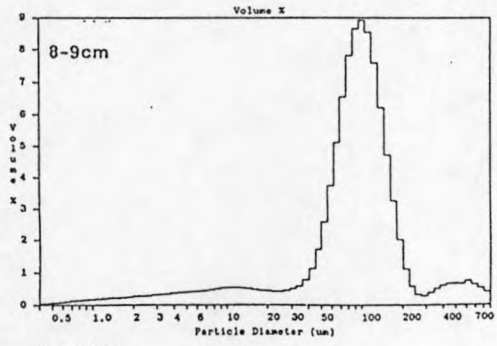
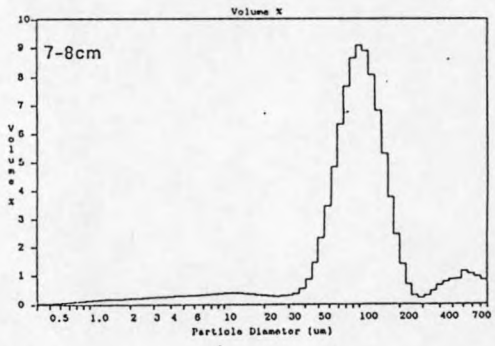
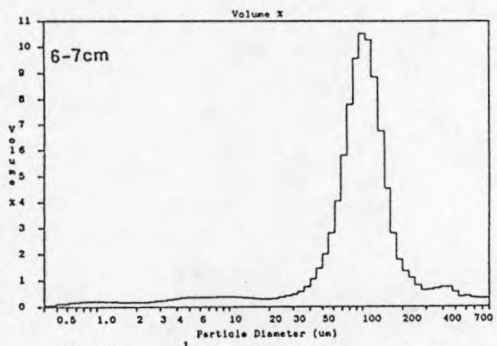
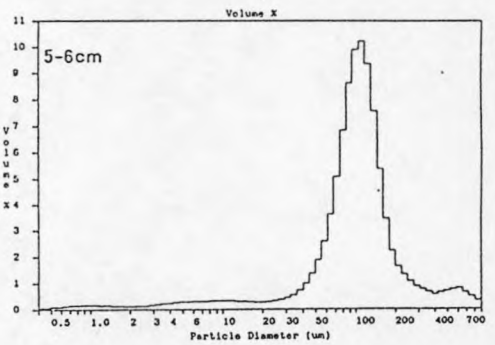
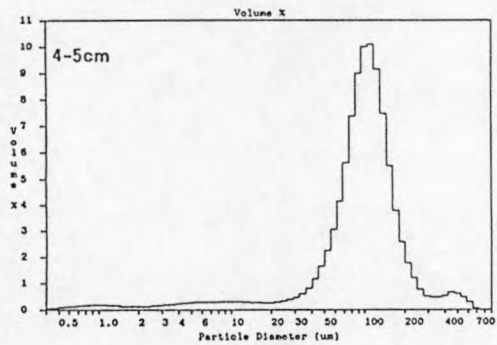
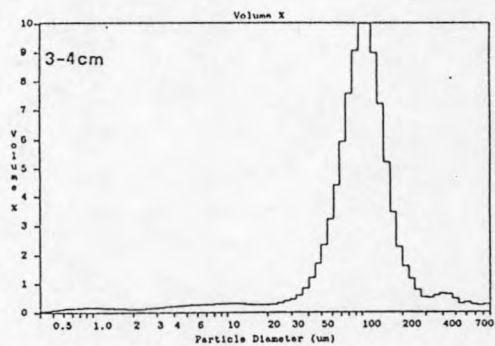
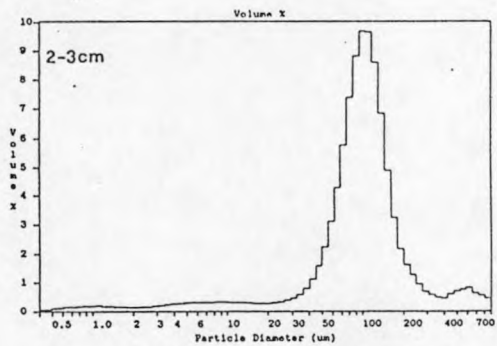
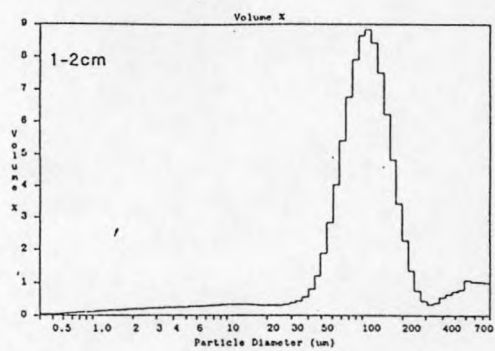
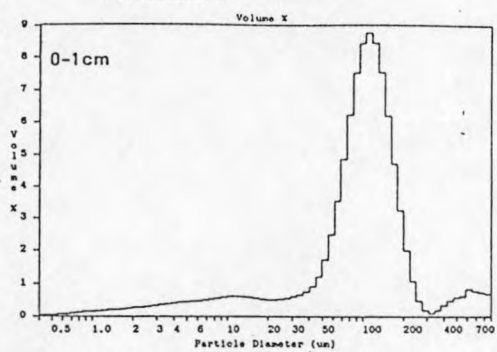
Figuur 25



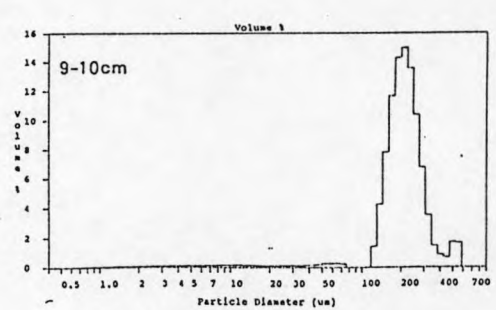
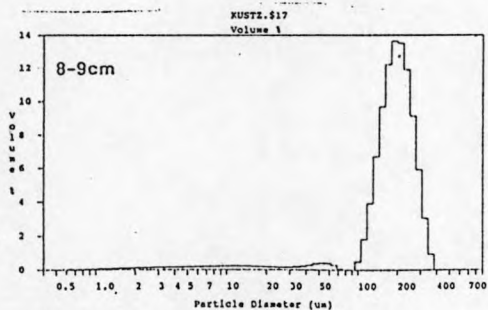
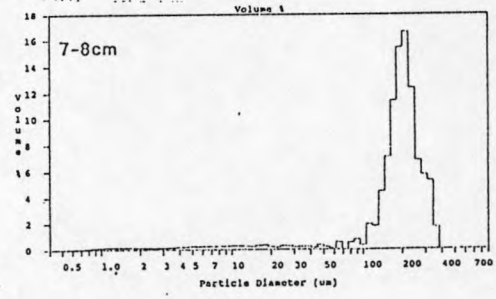
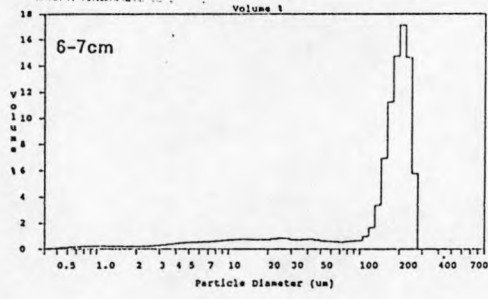
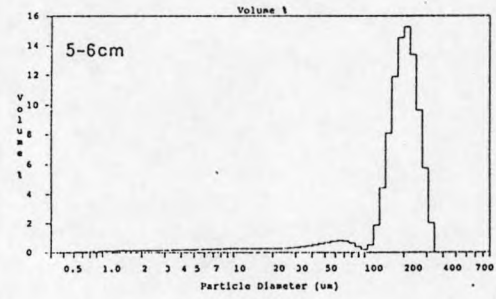
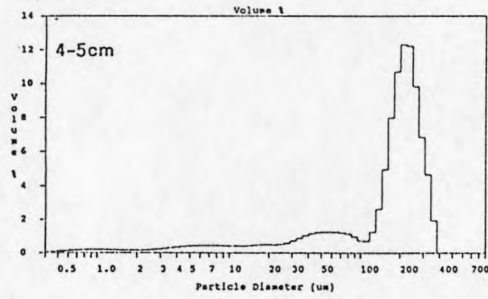
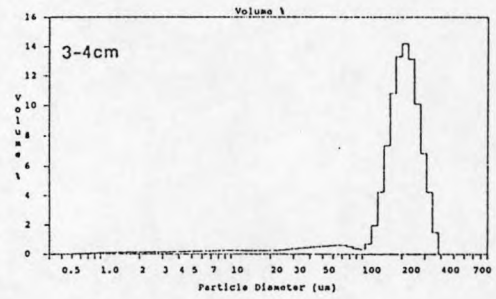
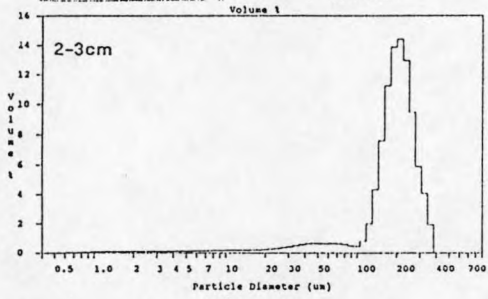
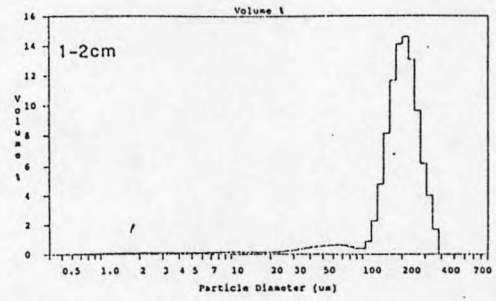
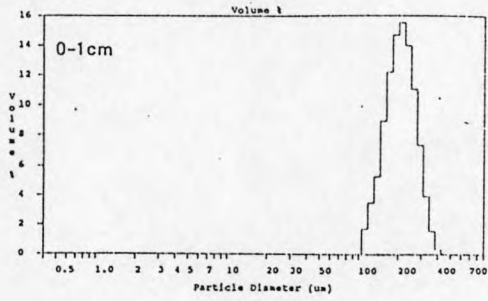
Figur 26



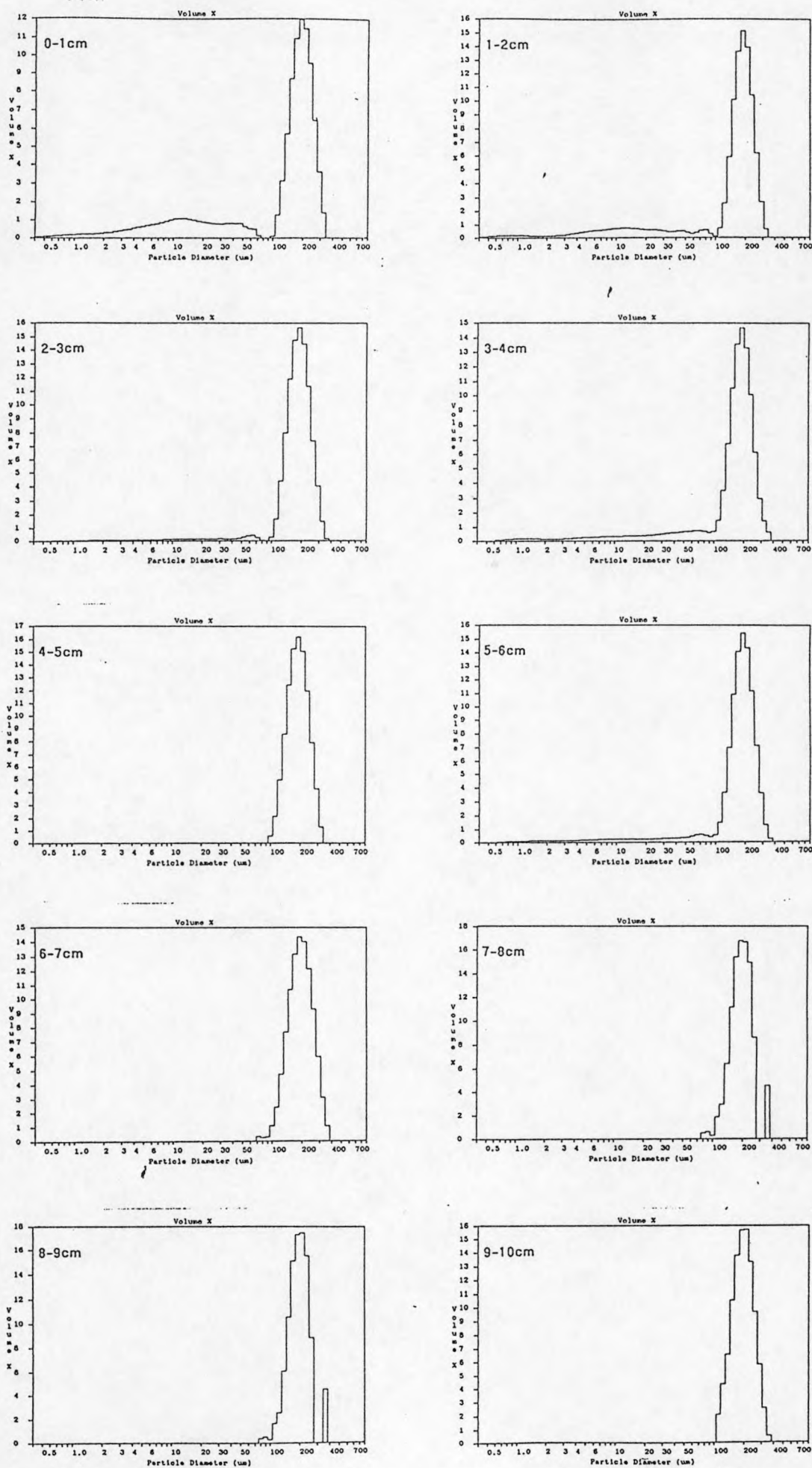
Figur 27 a



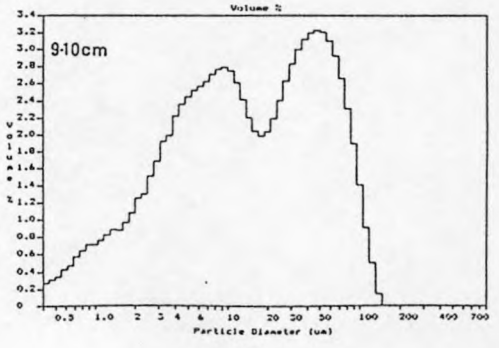
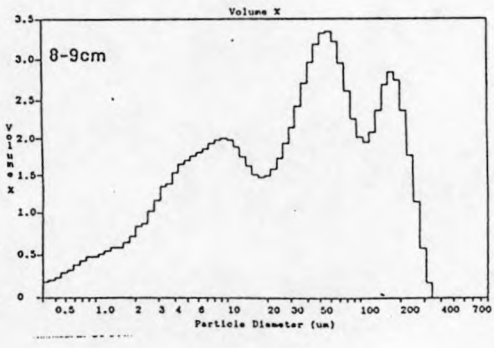
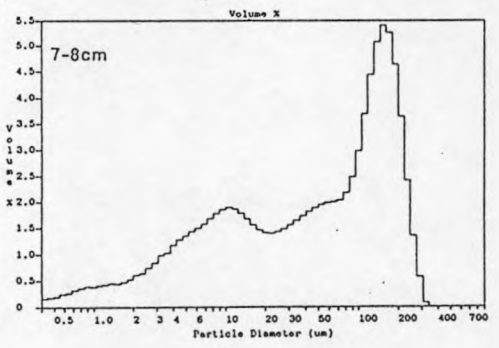
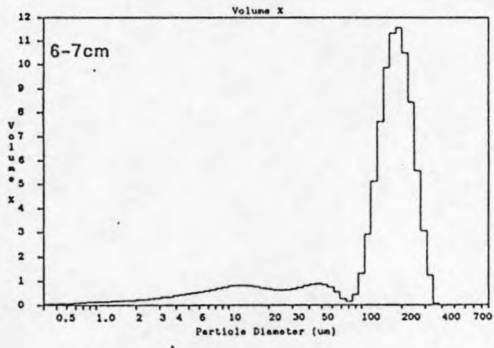
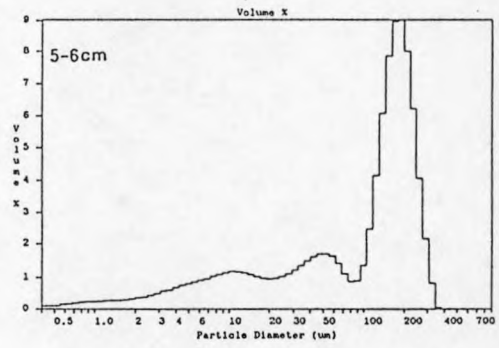
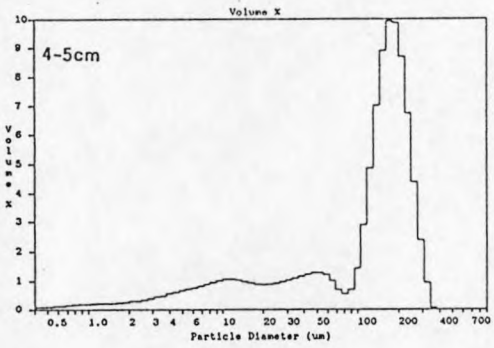
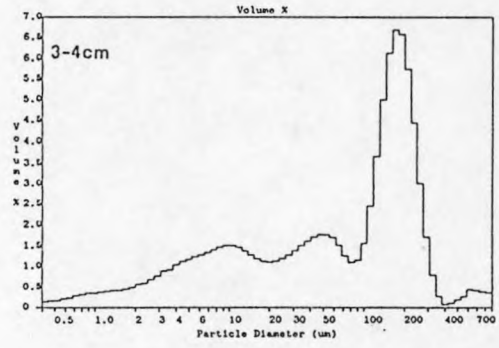
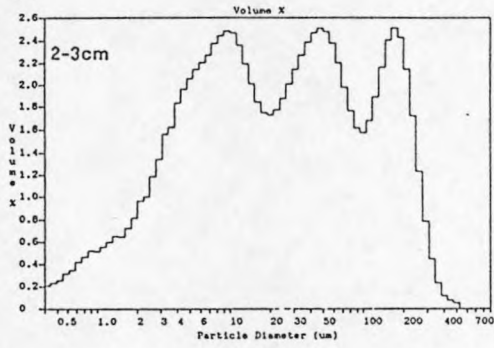
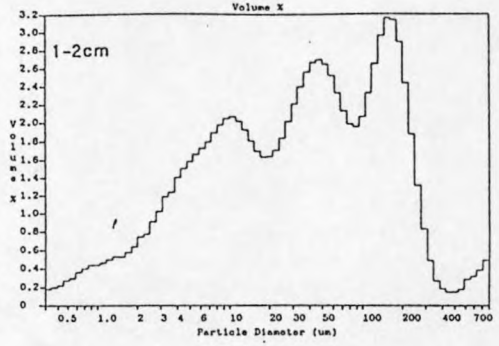
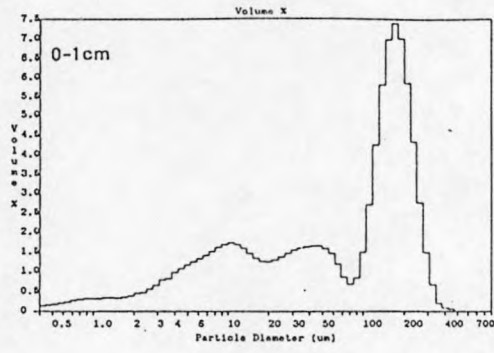
Figuur 27 b



Figur 27 c

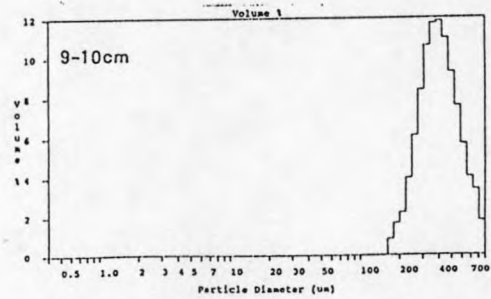
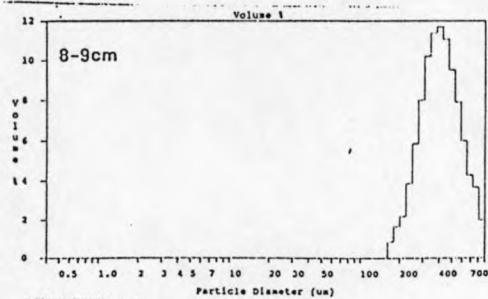
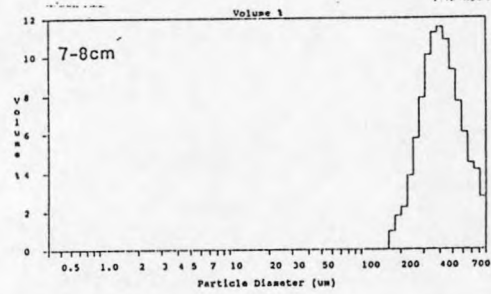
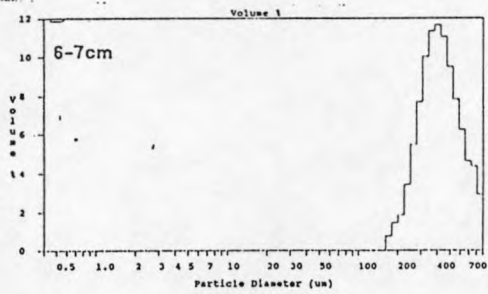
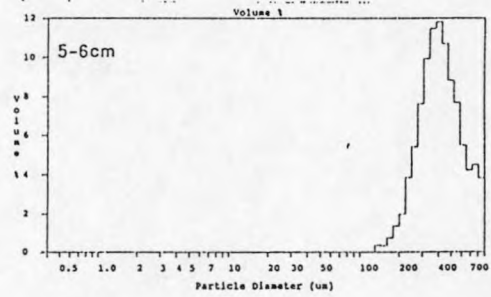
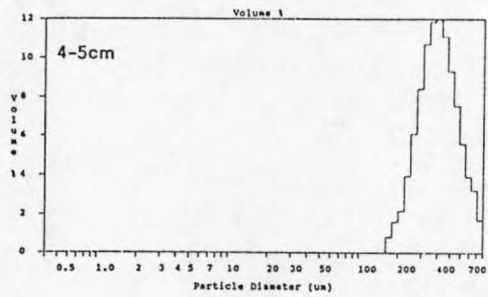
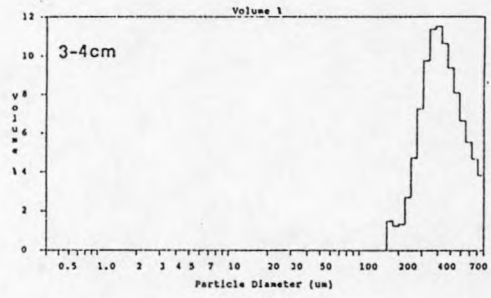
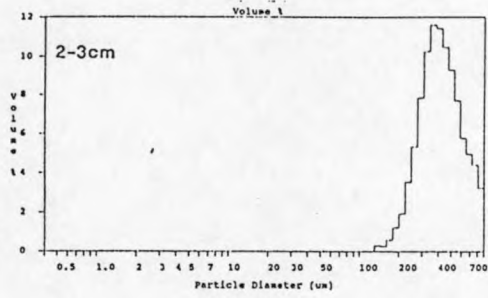
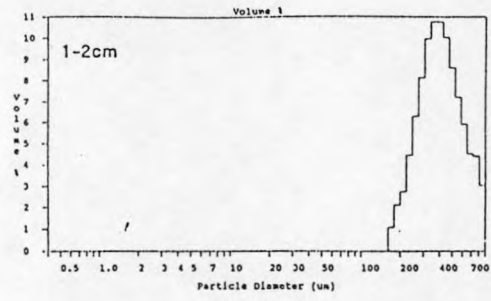
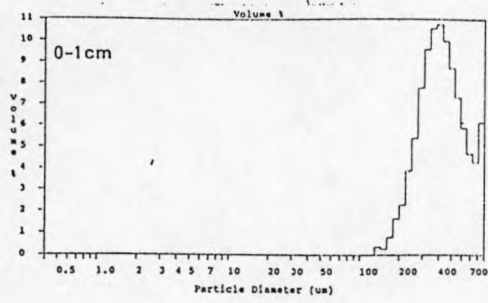


Figur 27 d

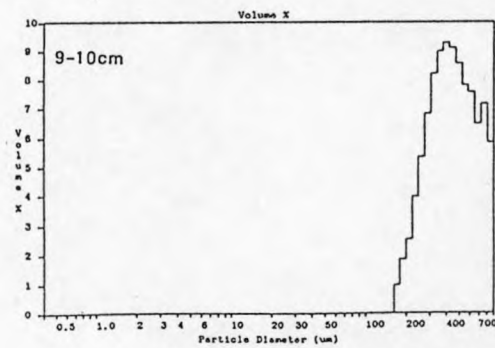
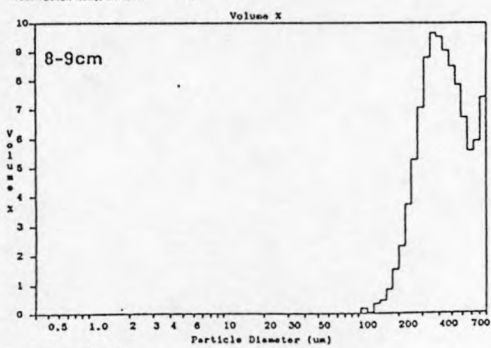
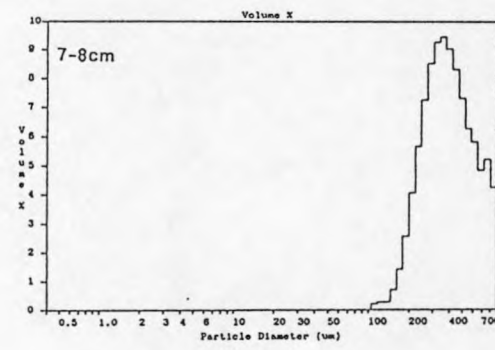
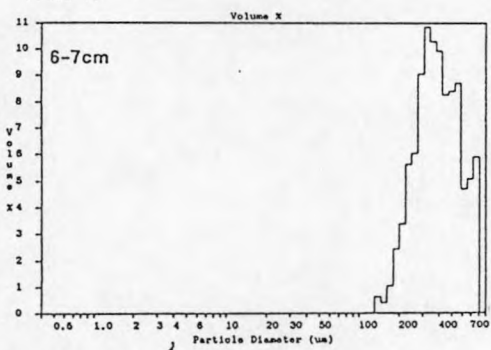
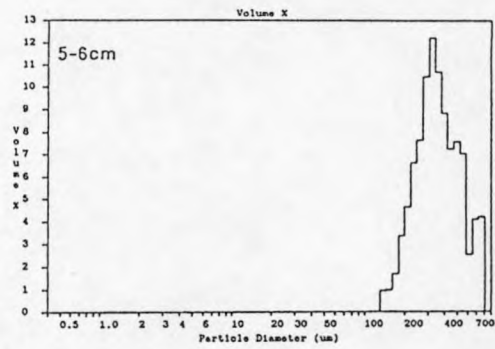
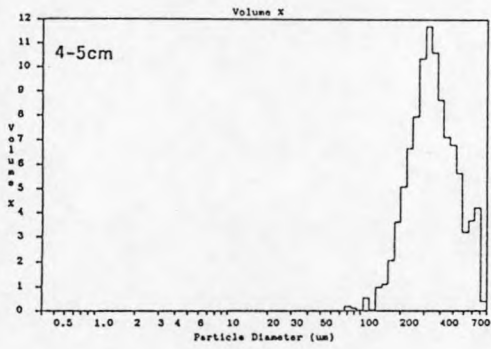
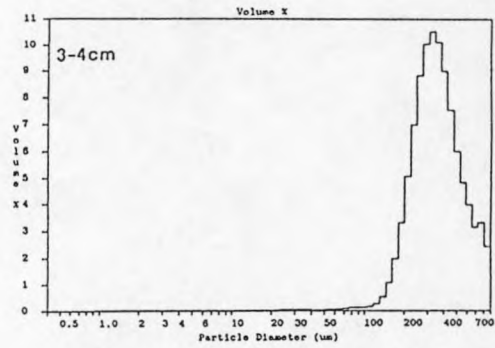
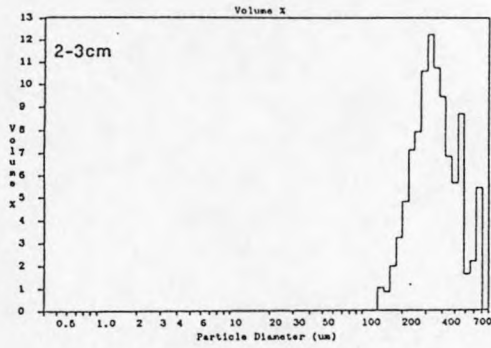
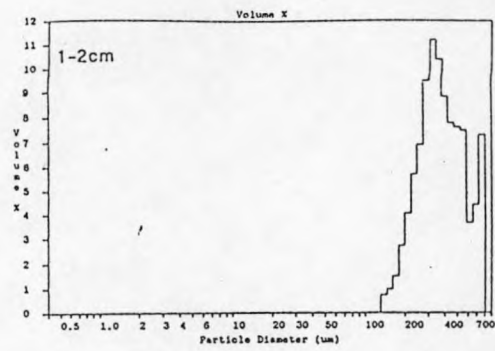
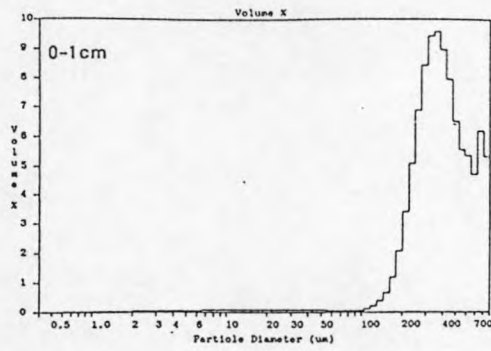


Figuur 27 e

NOORDZEE STATION 790 A 02.03.1993

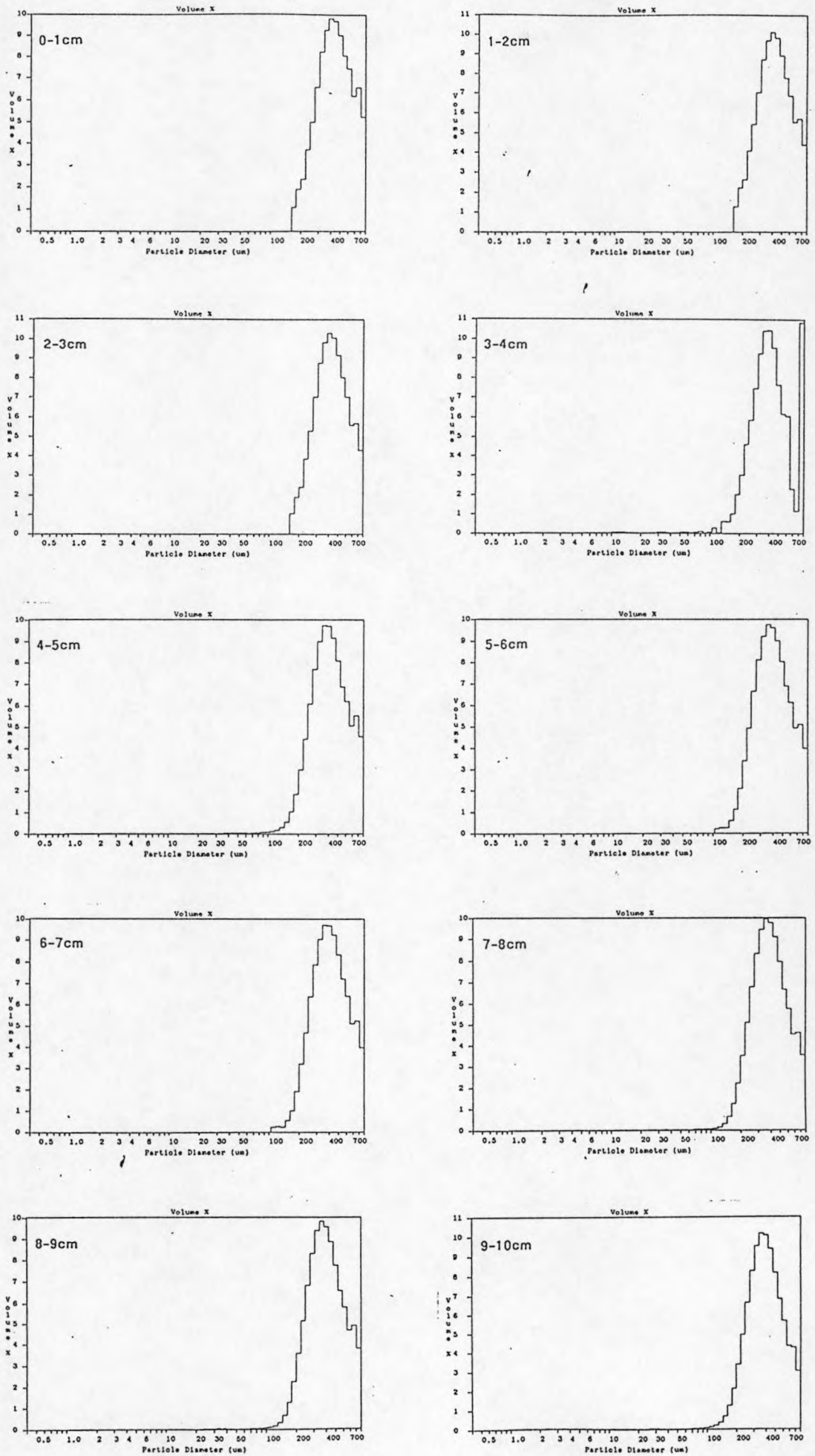


Figuur 27 f



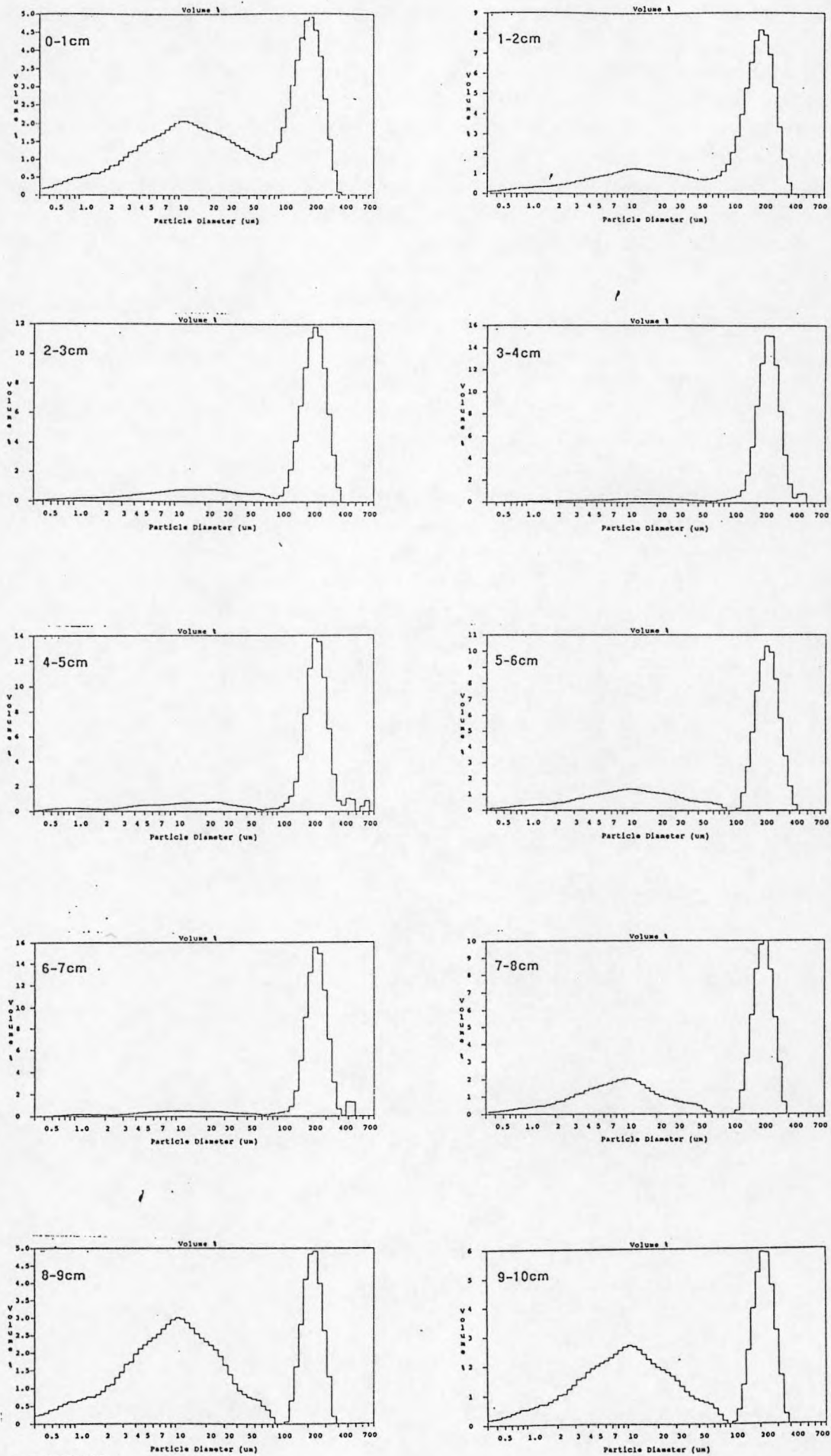
Figuur 27 g

NOORDZEE Station 790 A 31.08.1993

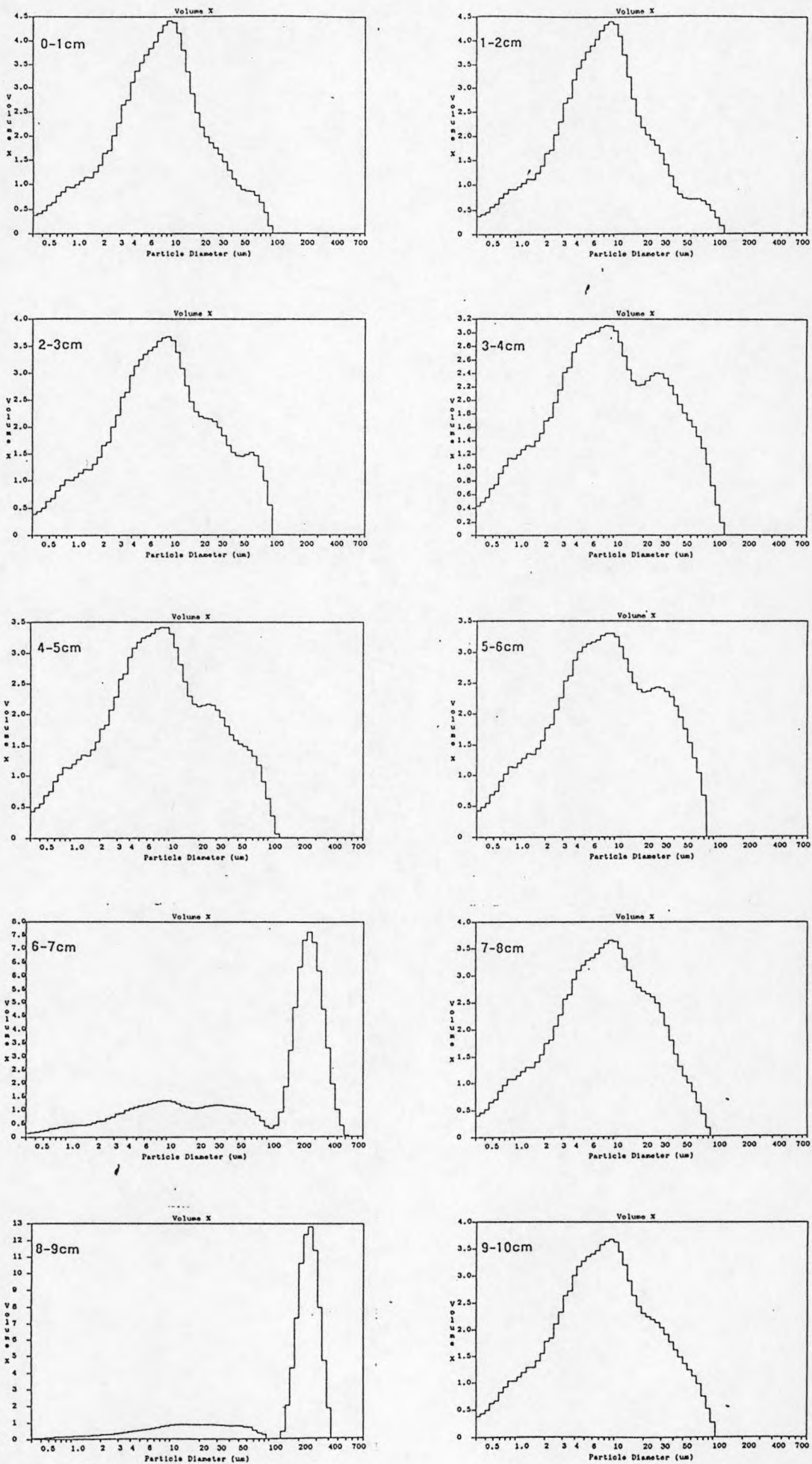


Figuur 27 h

NOORDZEE STATION 115 A 02.03.1993

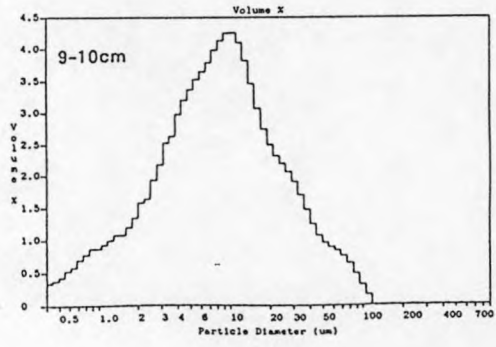
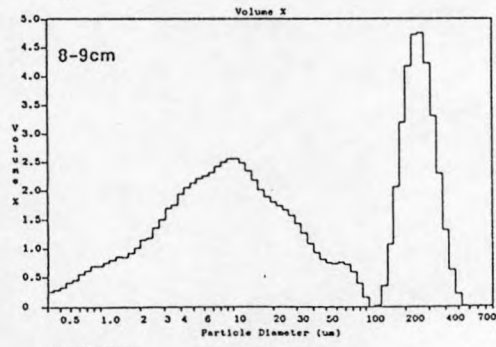
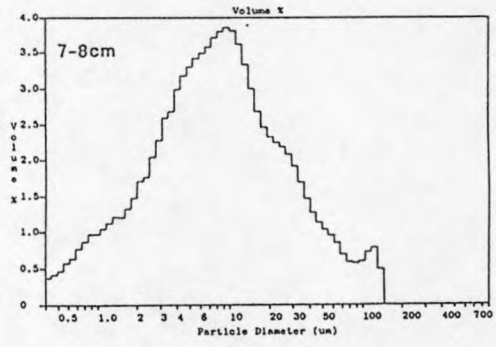
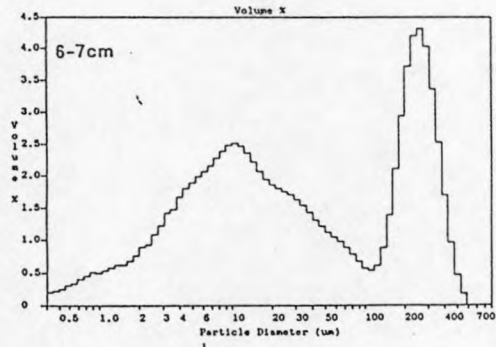
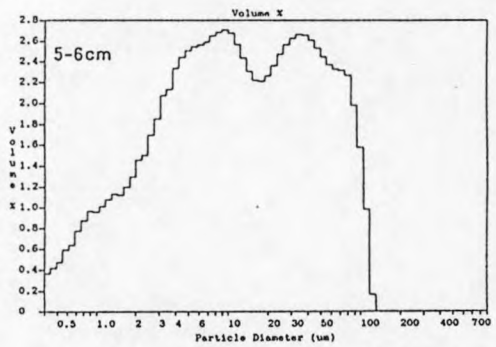
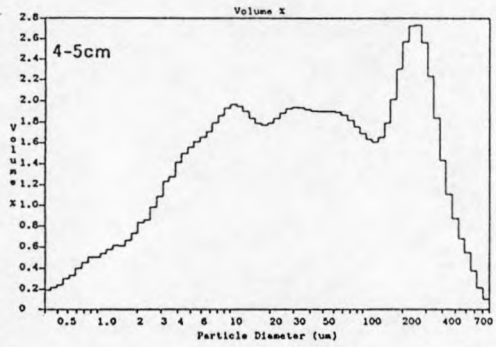
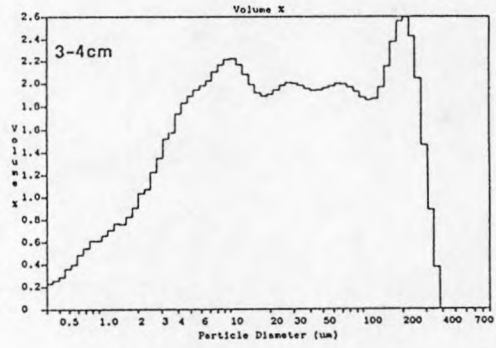
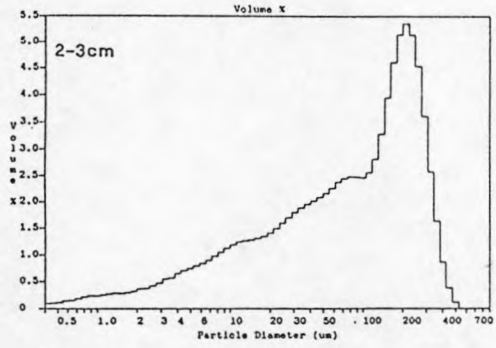
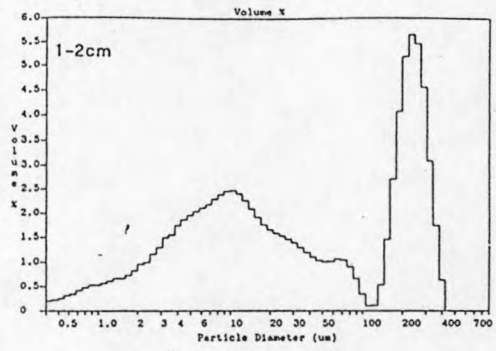
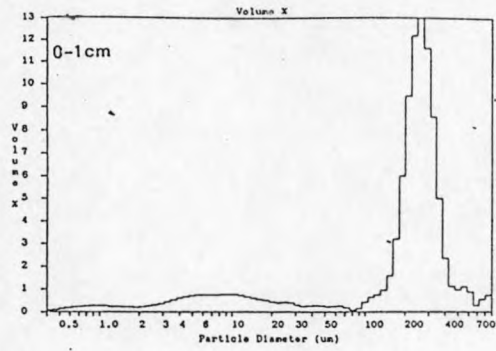


Figuur 27 i



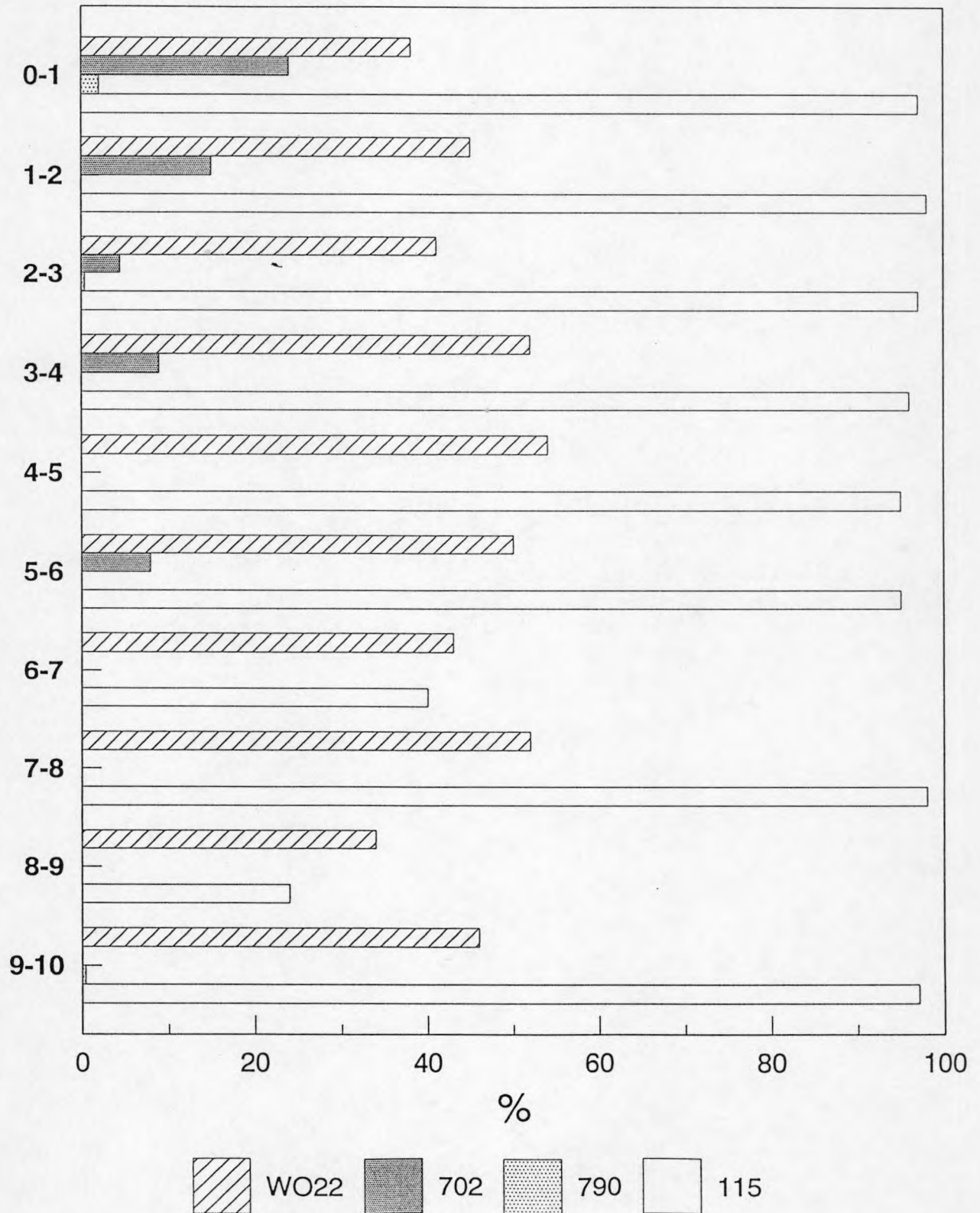
Figuur 27 j

NOORDZEE Station 115 31.08.1993



Noordzee - Westerschelde percentage slib juni 1993

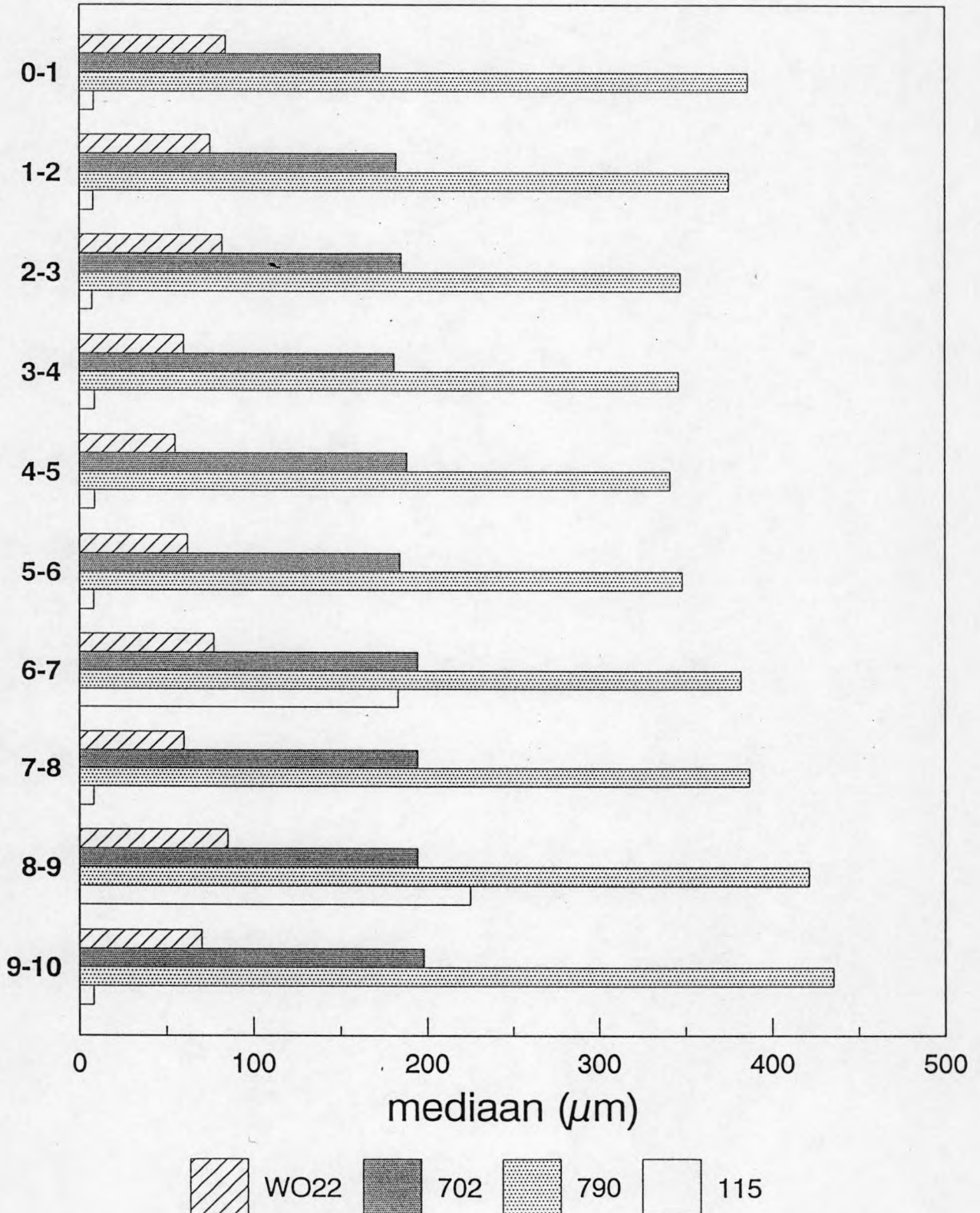
sed. depth (cm)



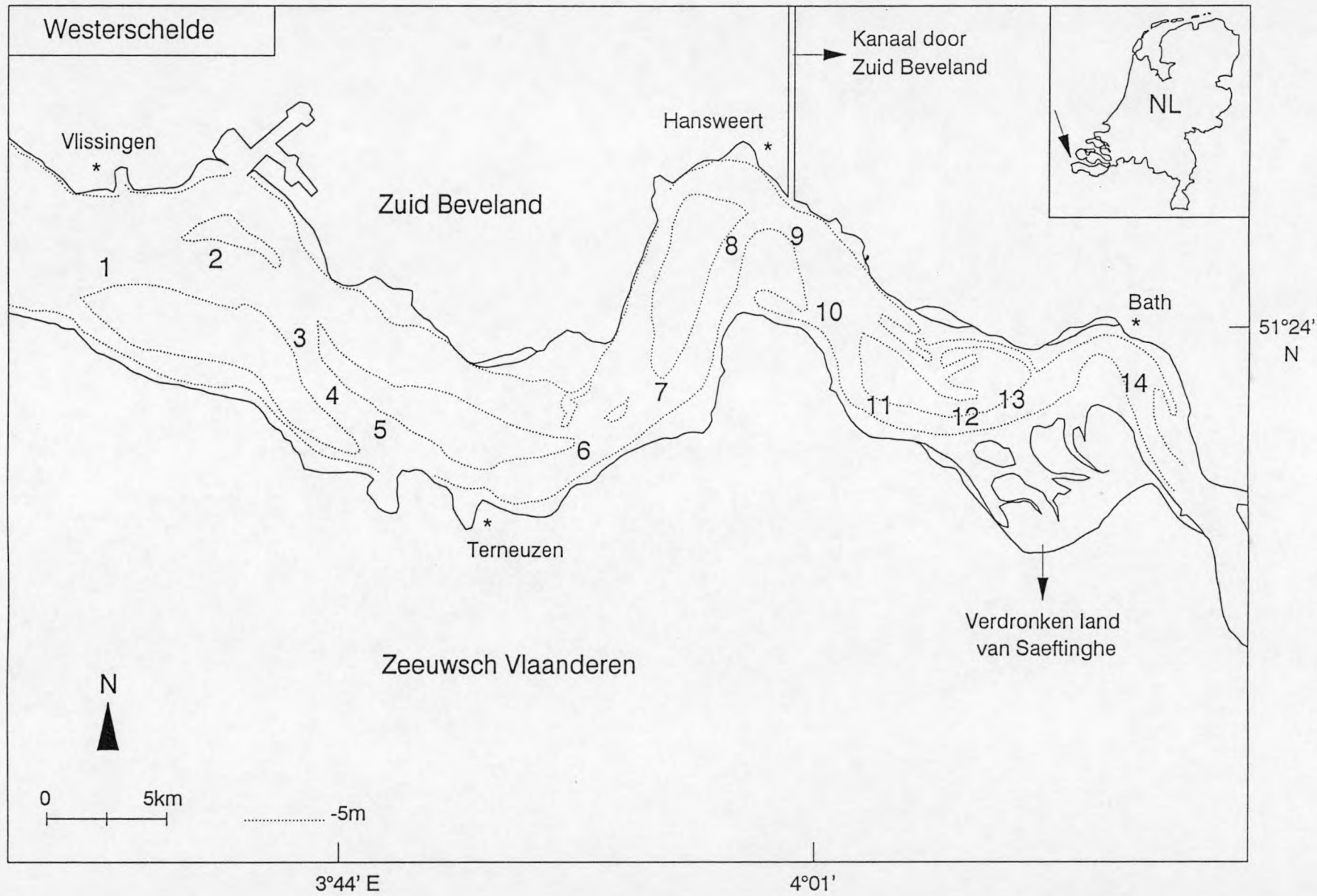
Figuur 28

**Noordzee - Westerschelde
mediaan van het sediment (μm)
juni 1993**

sed. depth (cm)



Figuur 29



Figuur 30

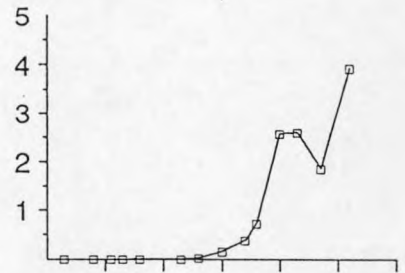
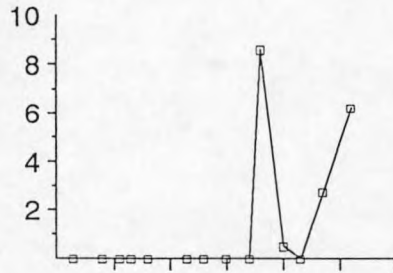
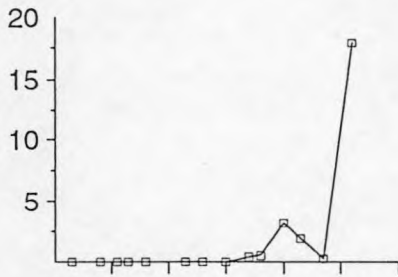
April

August

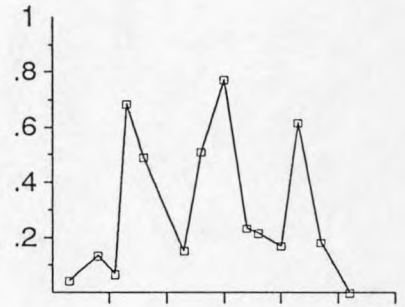
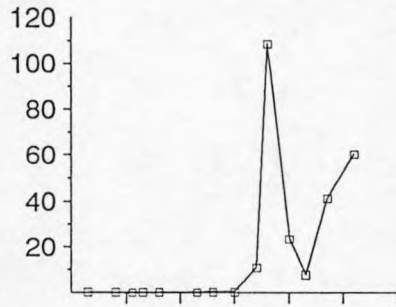
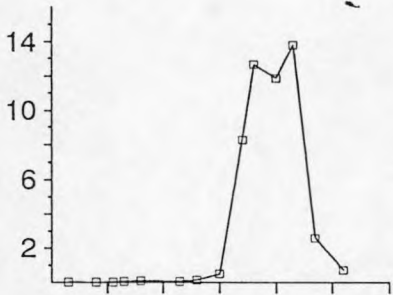
December

Neomysis integer

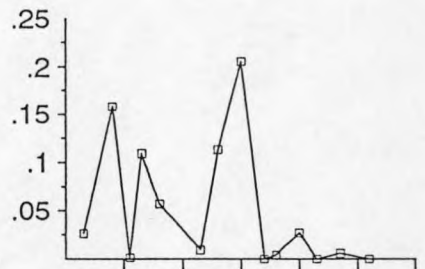
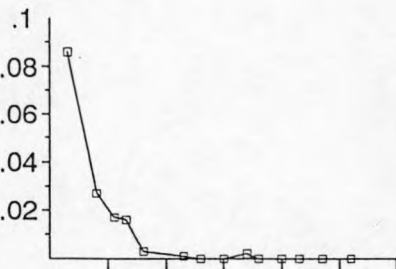
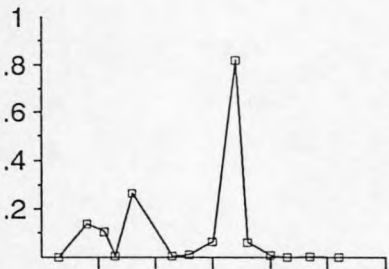
N/m²



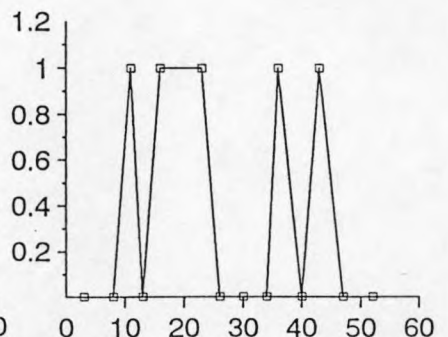
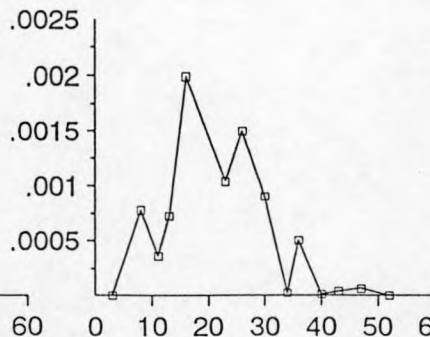
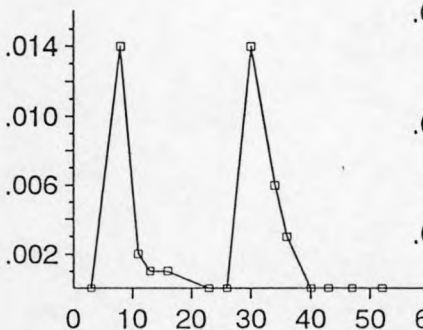
Mesopodopsis slabberi



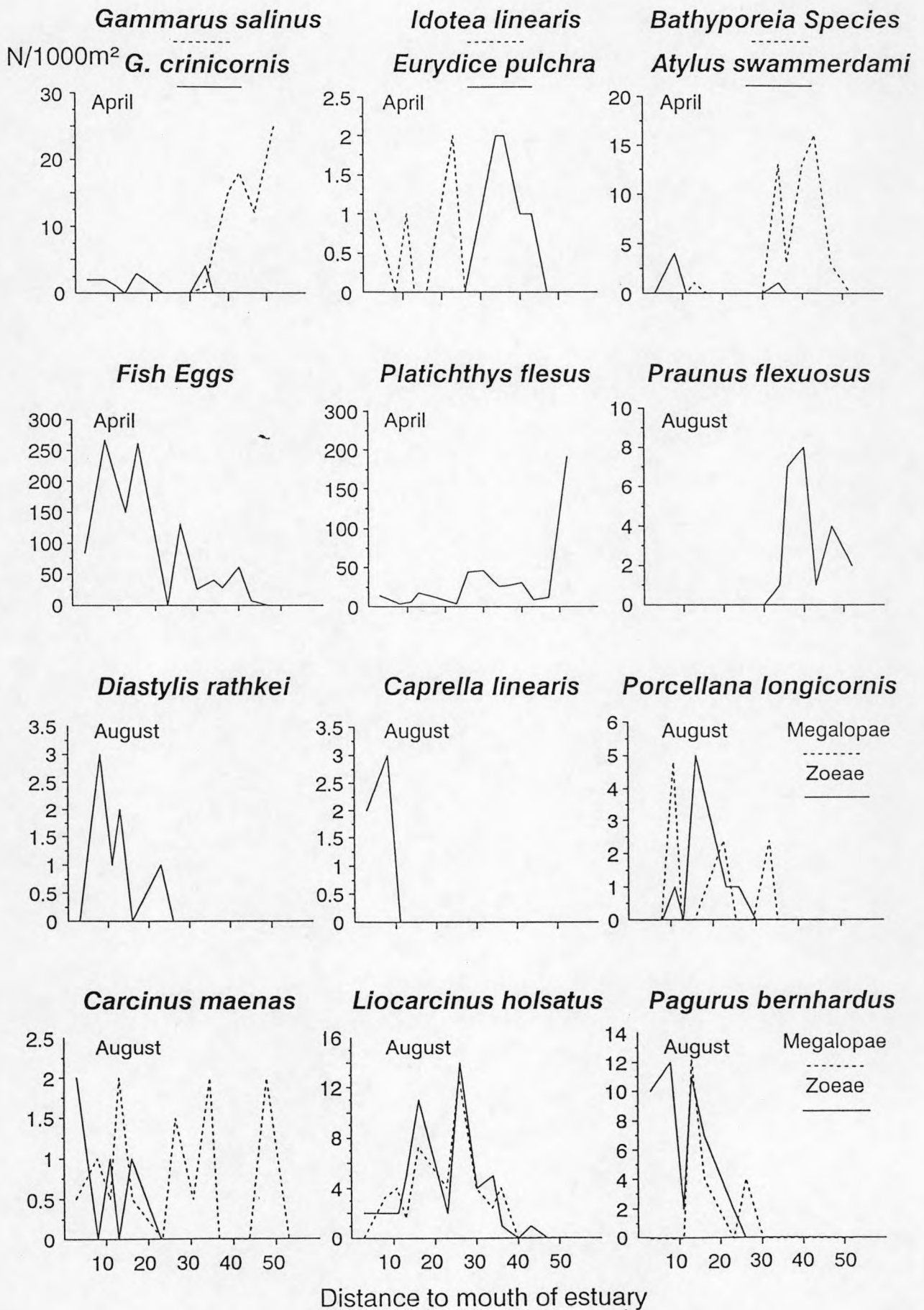
Schistomysis kervillei



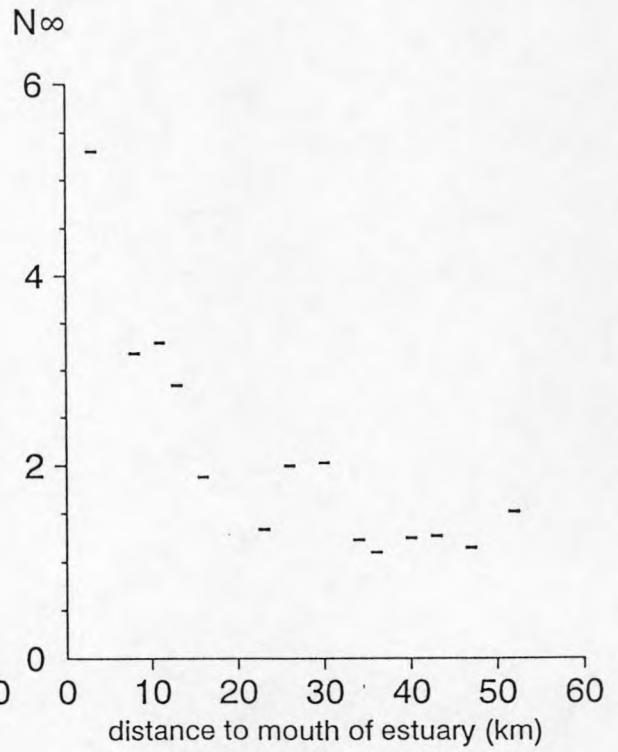
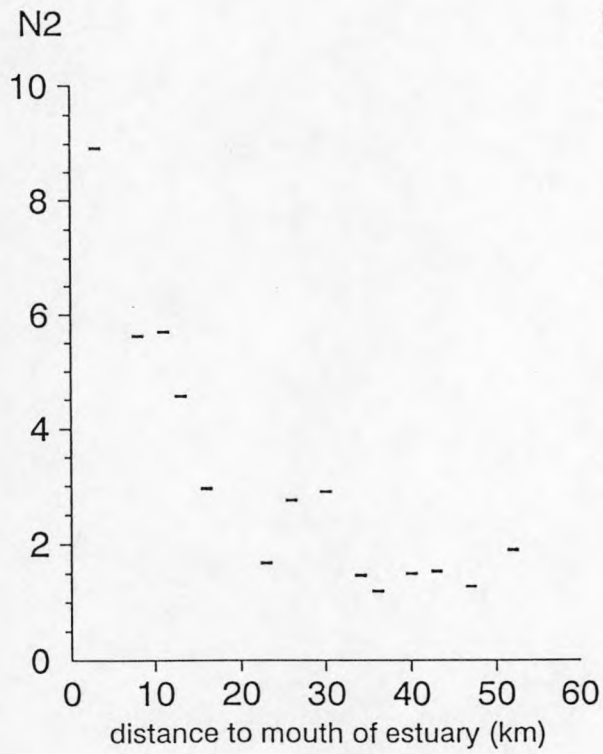
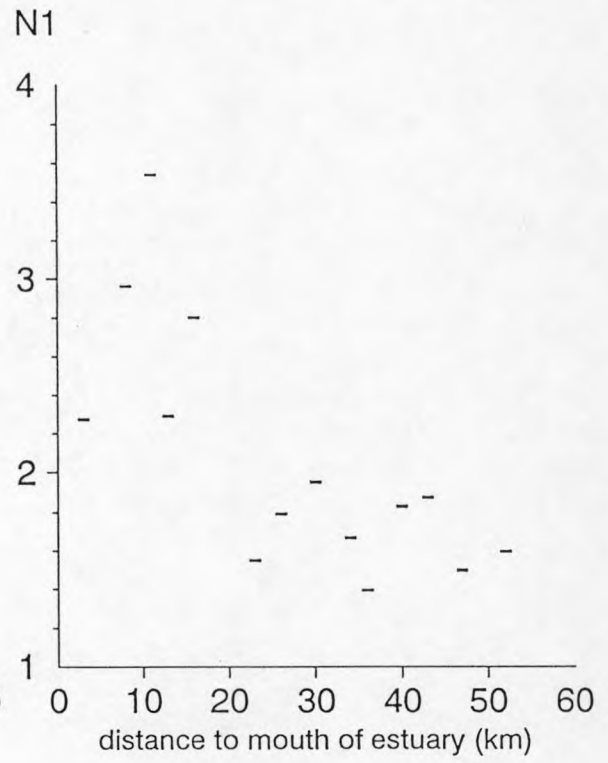
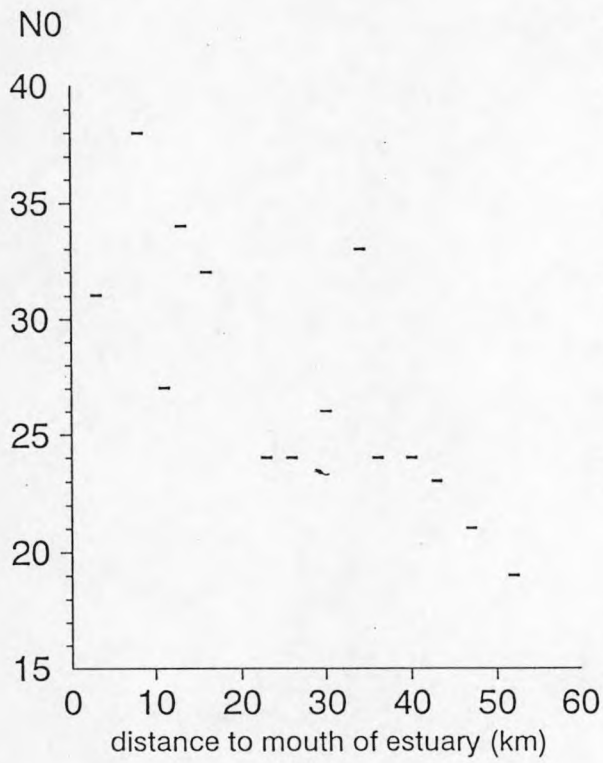
Gastrosaccus spinifer



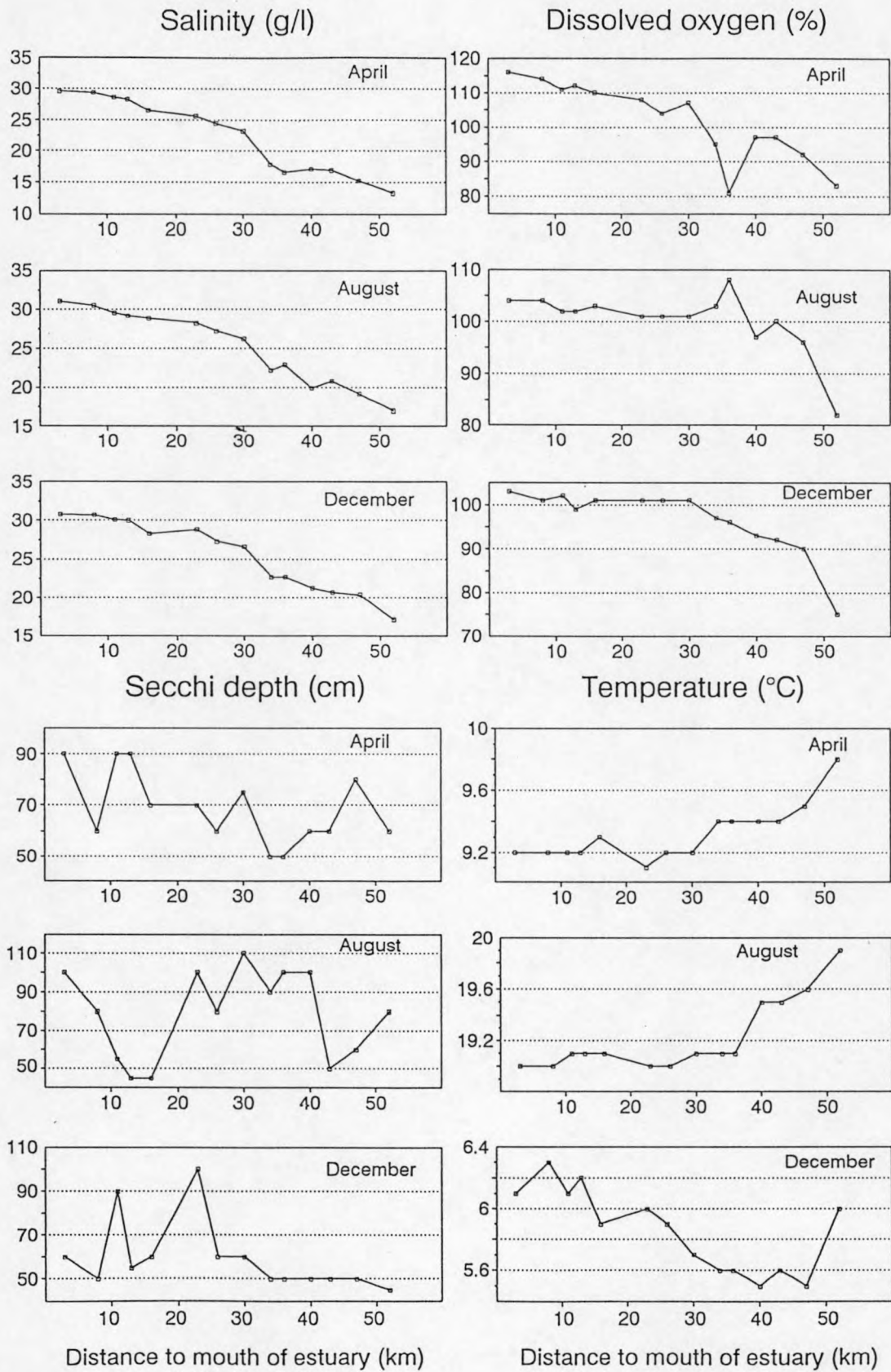
Distance to mouth of estuary (km)



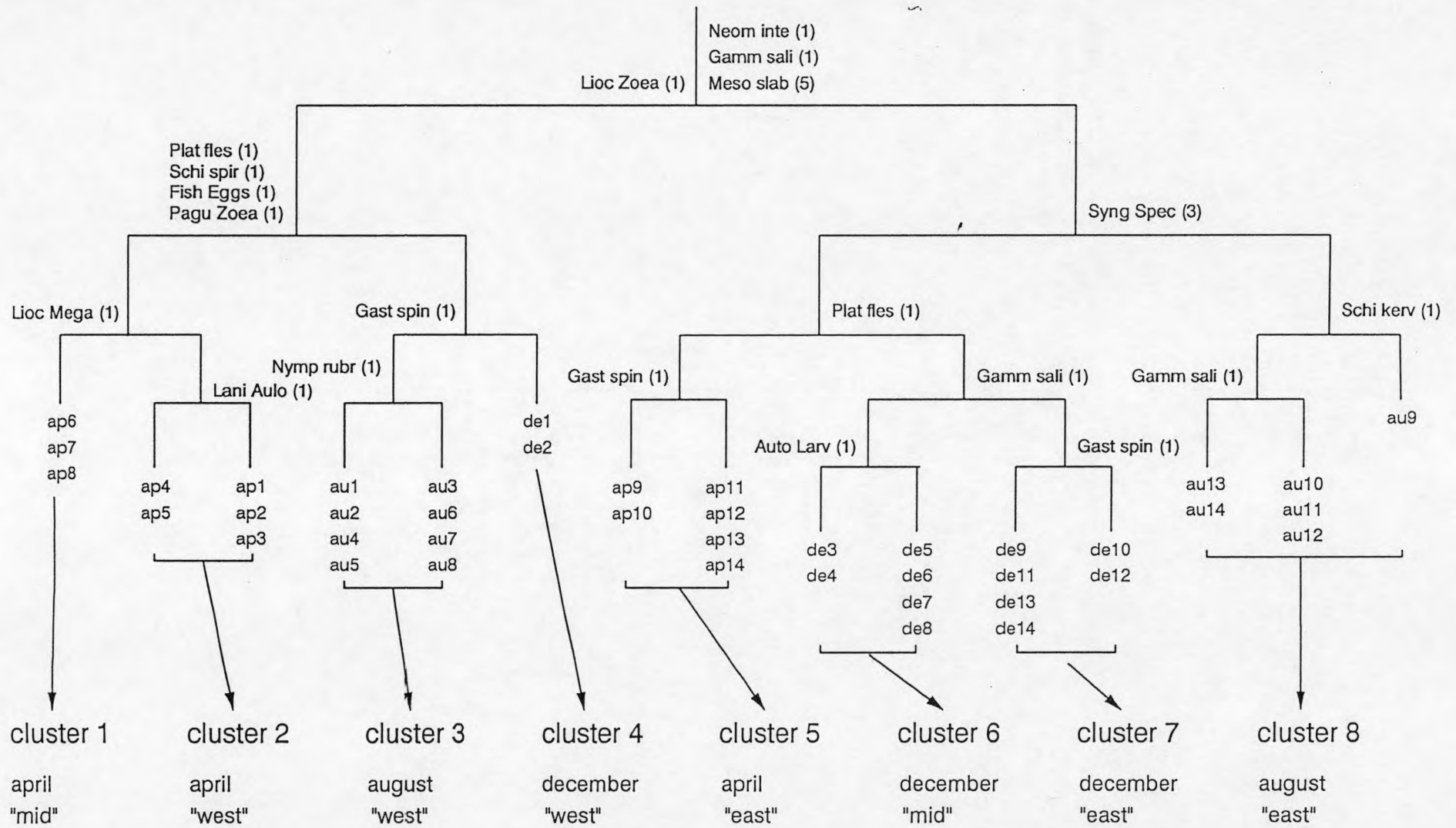
Figuur 32



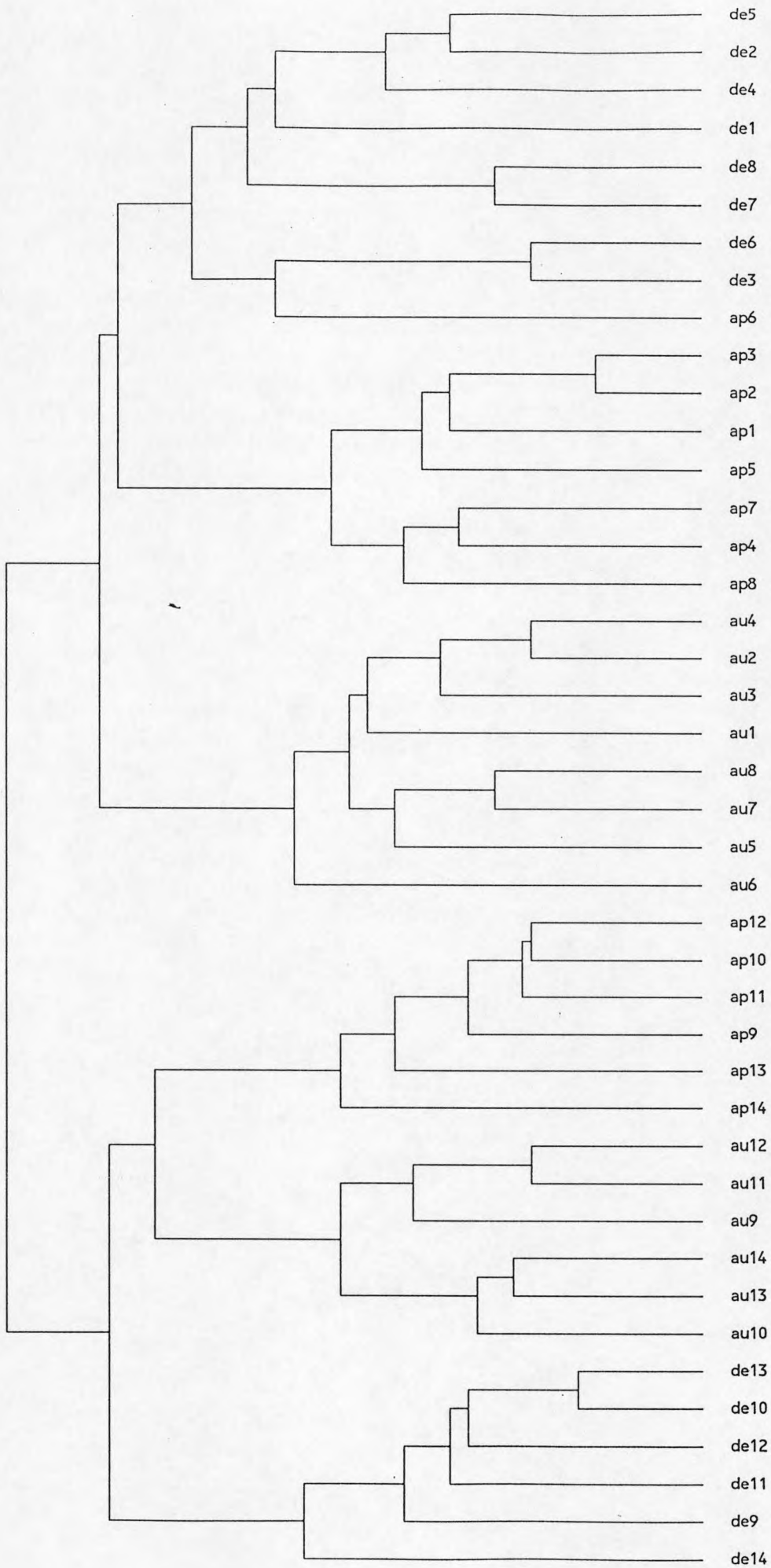
Figur 33



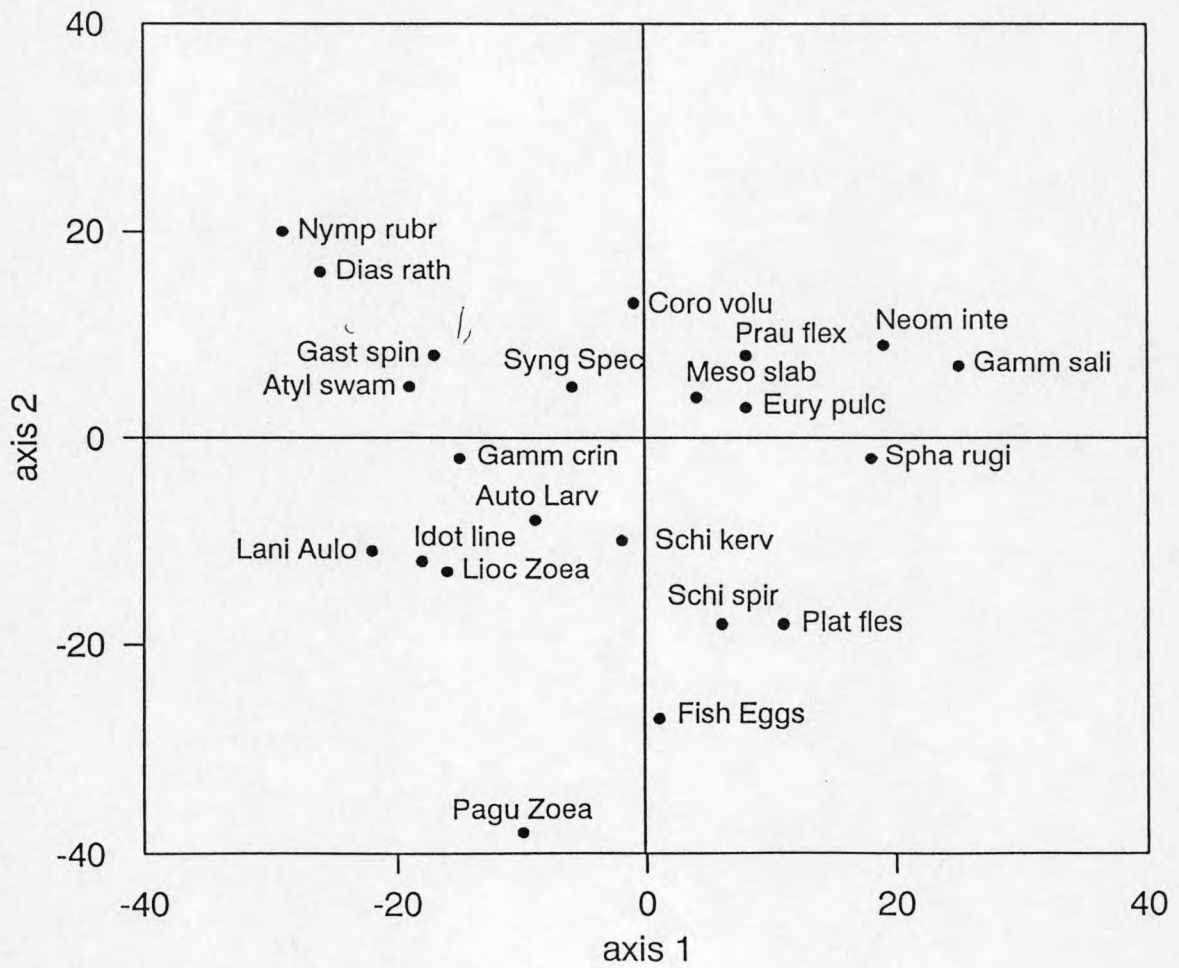
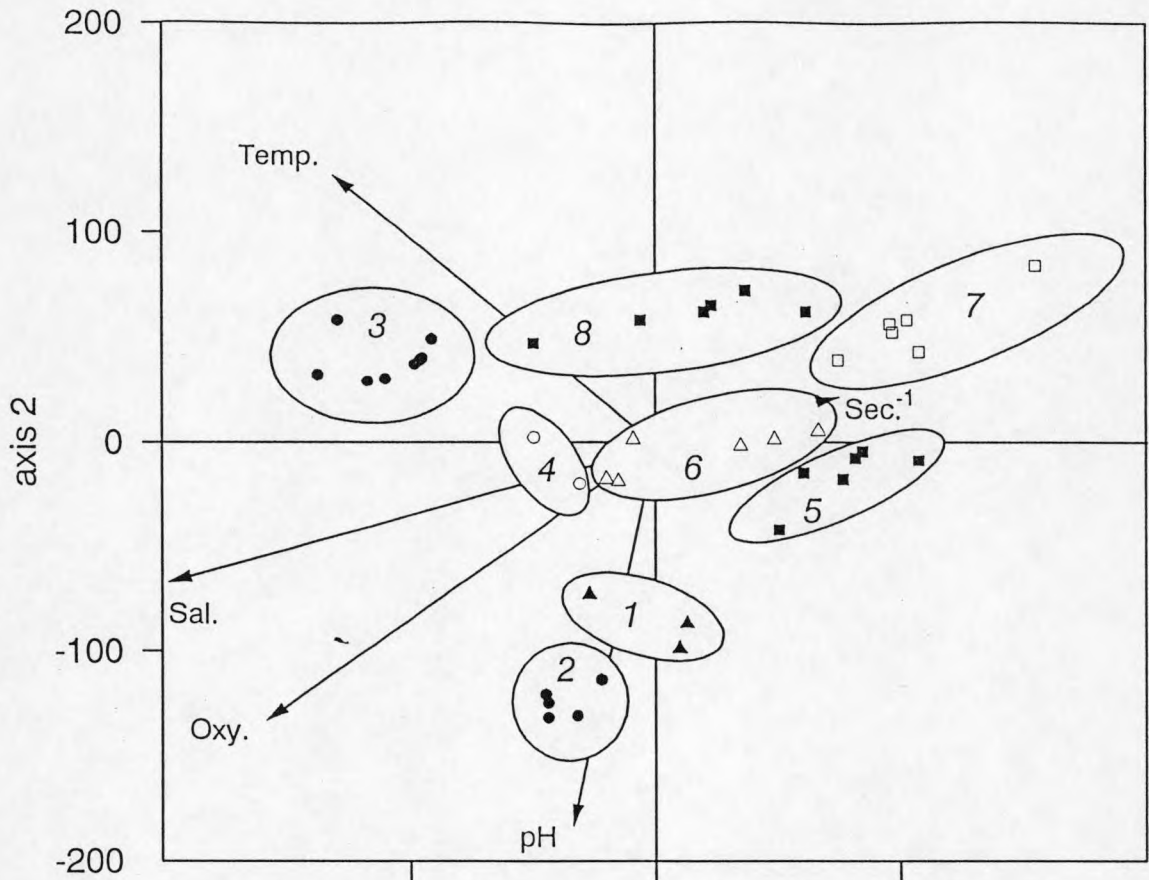
Figuur 34



Figur 35

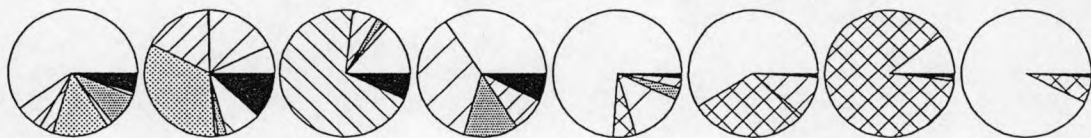
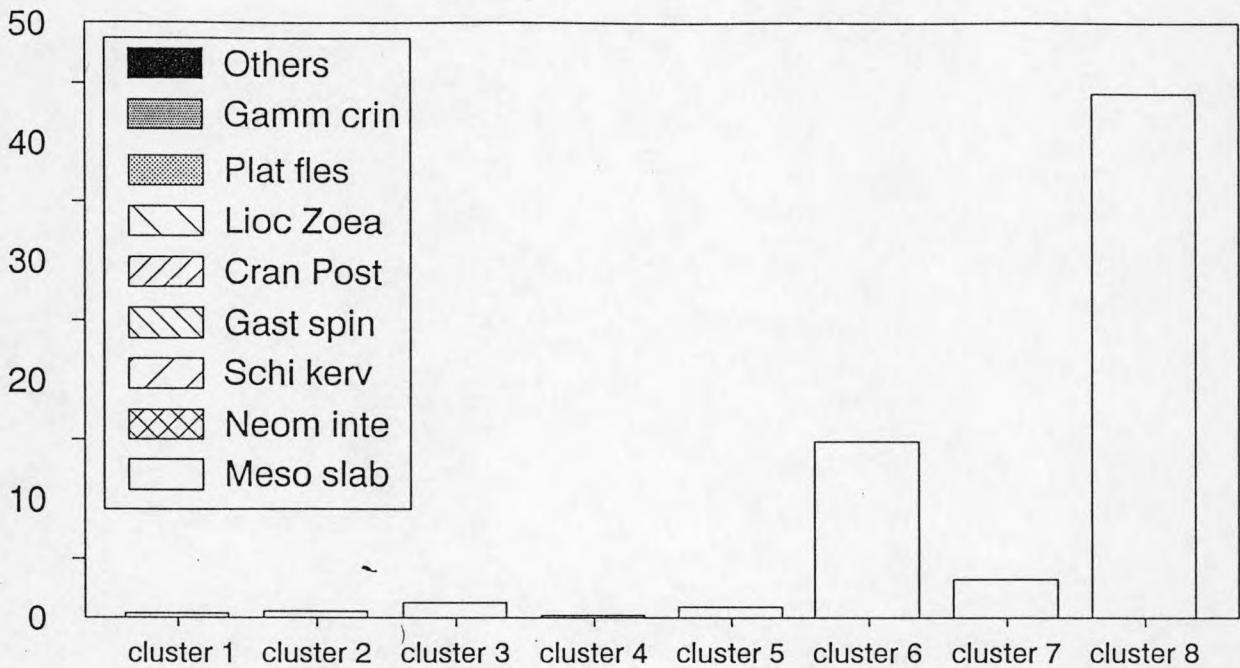


Figur 36

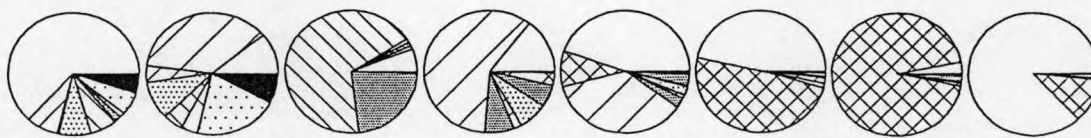
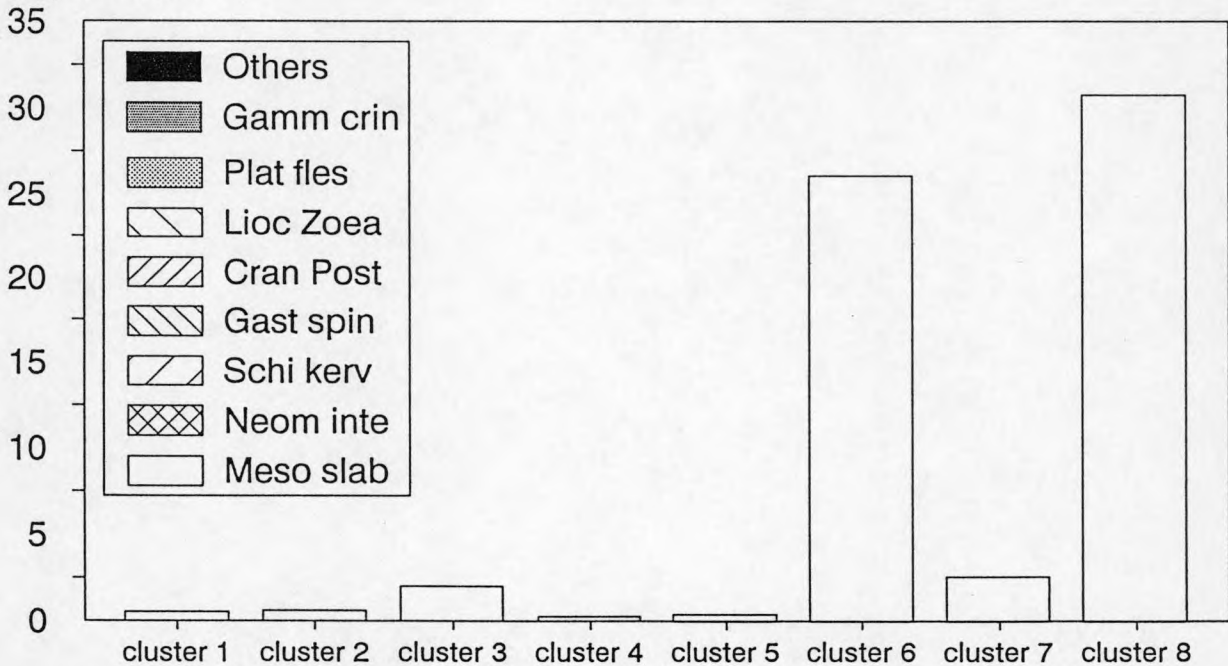


Figur 37

N/m²



mgAFDW/m²



"april mid"

"august west"

"december mid"

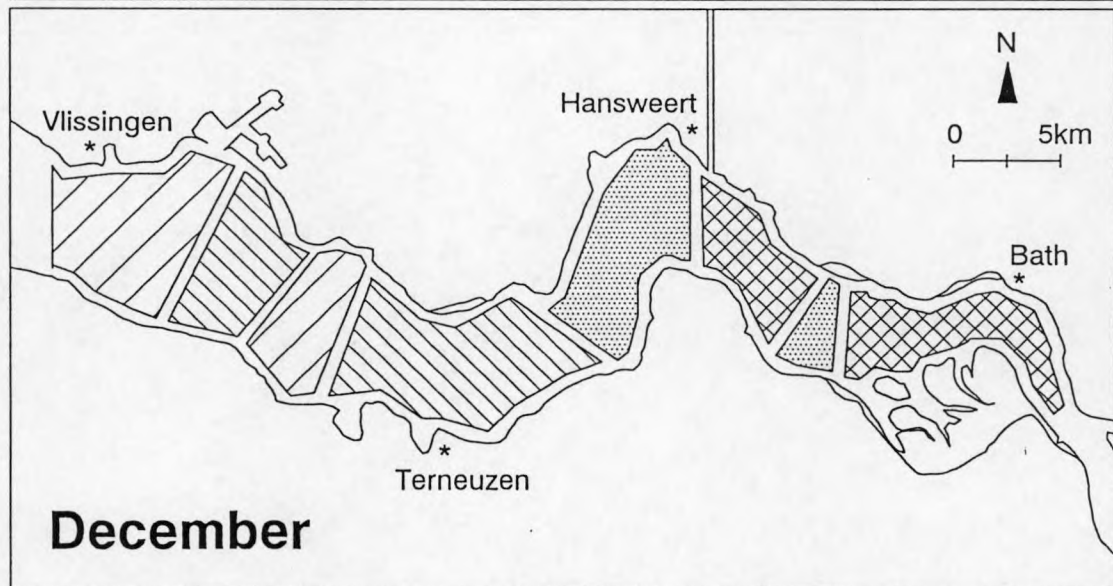
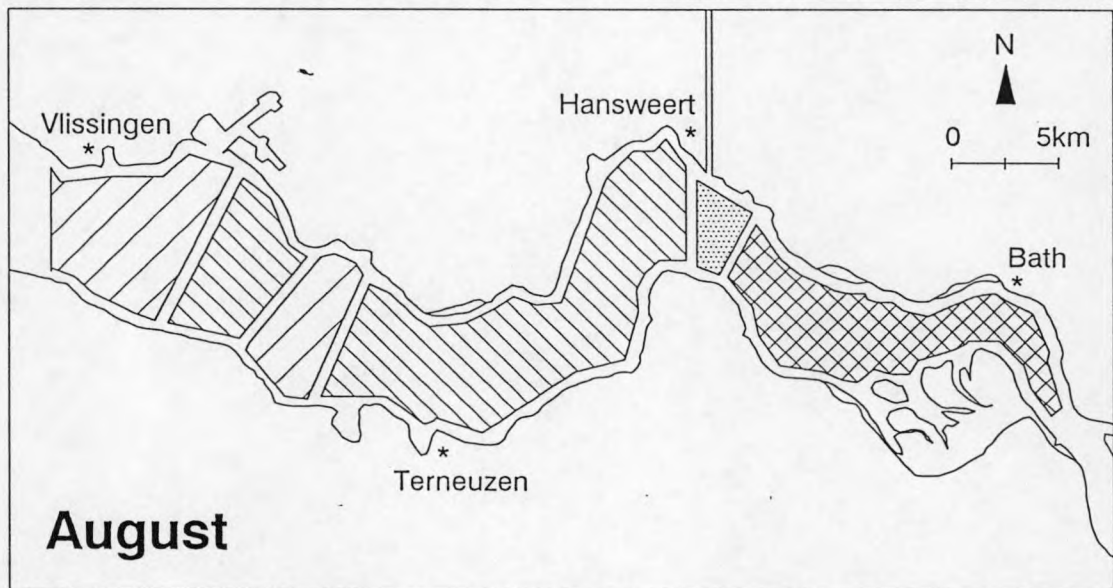
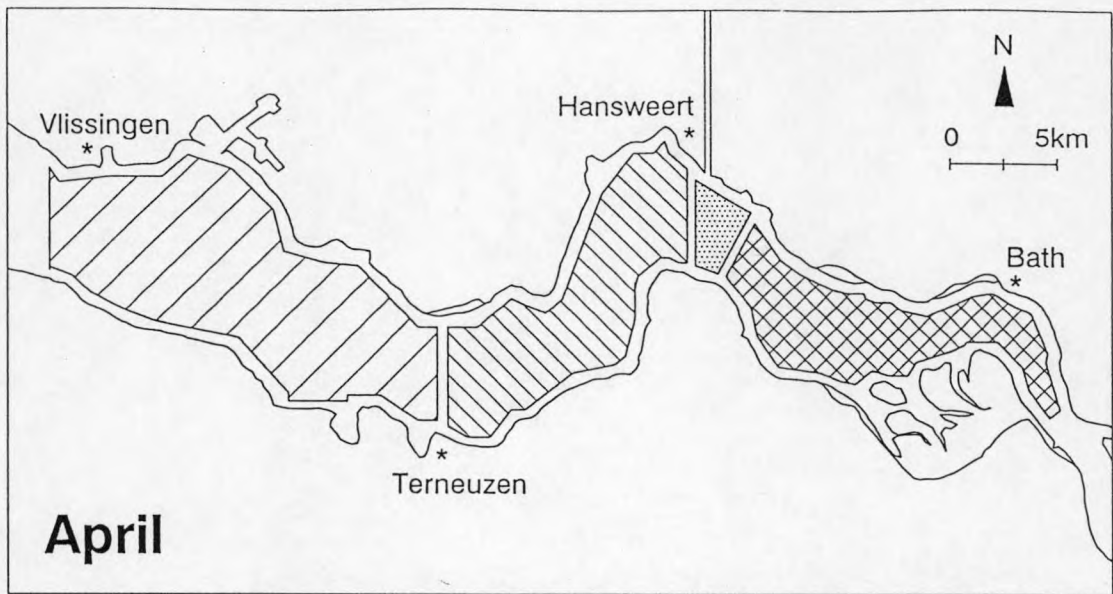
"december east"

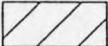


"april west"

"december west"

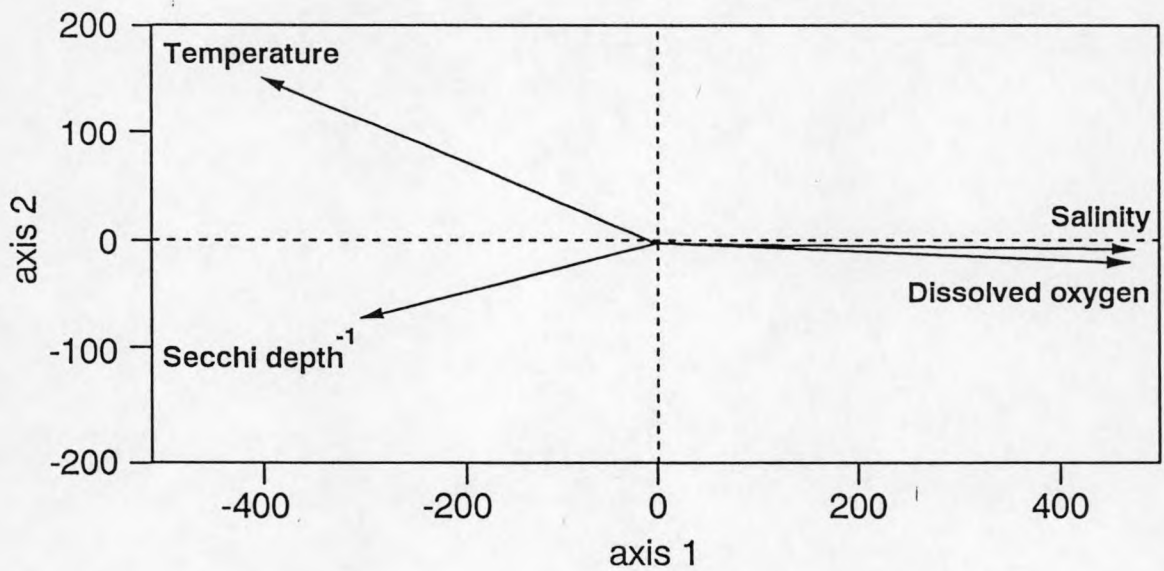
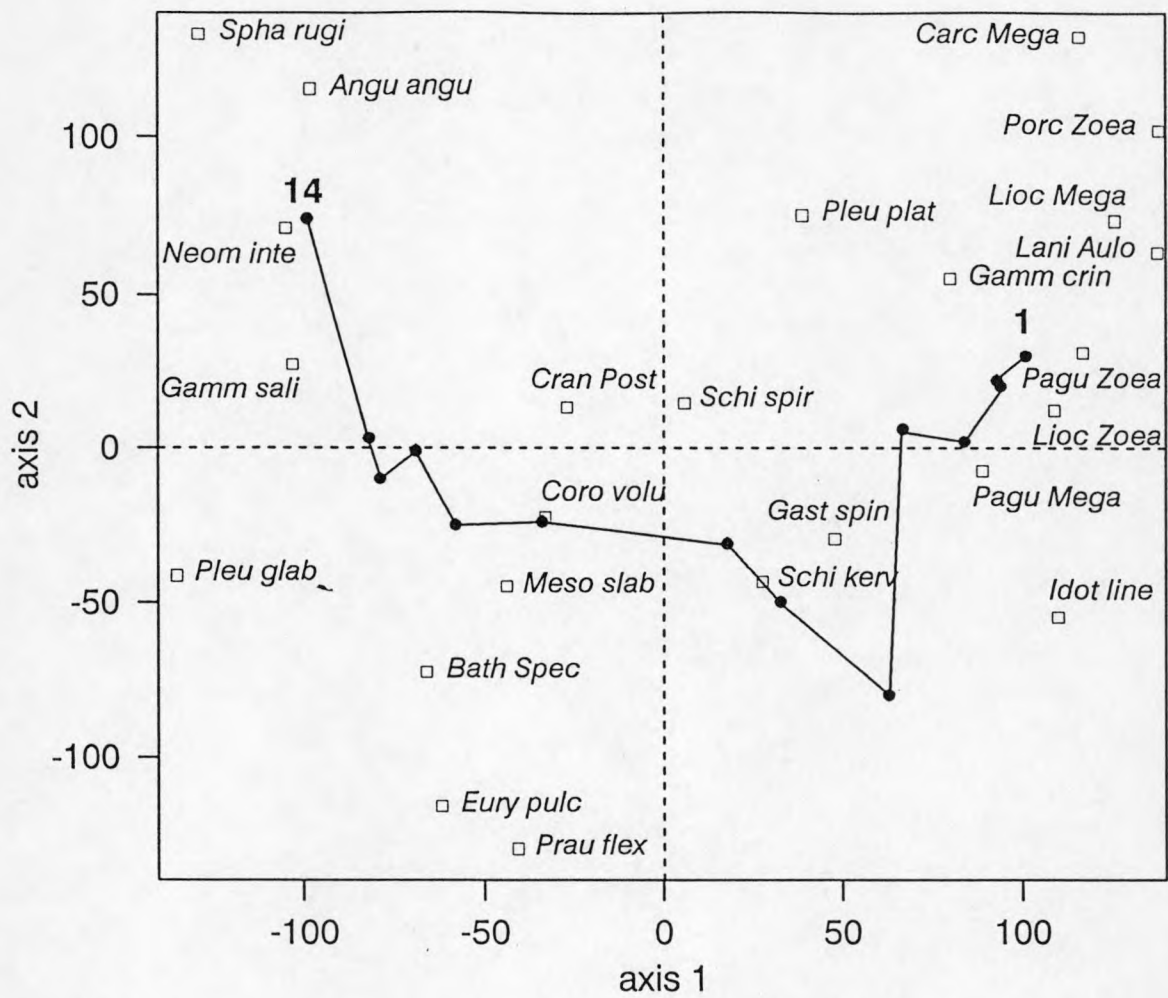
"april east"

"august east"



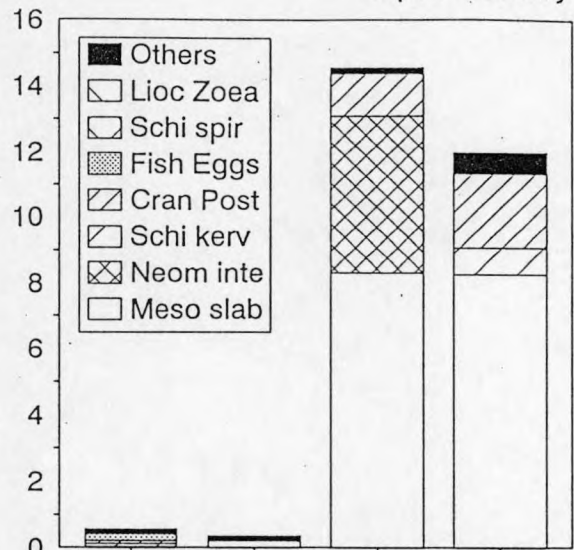
 cluster1
  cluster 2
  cluster 3
  cluster 4

Figuur 39

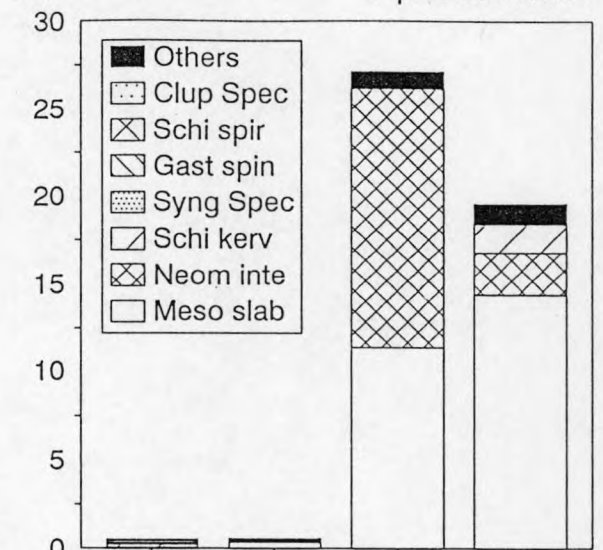


Figuur 40

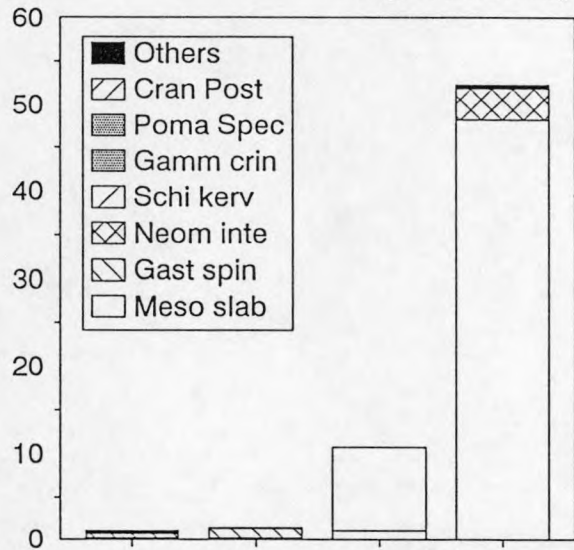
N/m² April-density



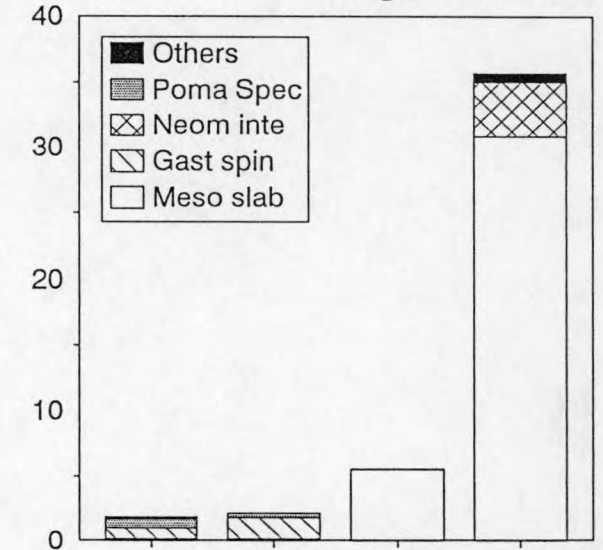
mgAFDW/m² April-biomass



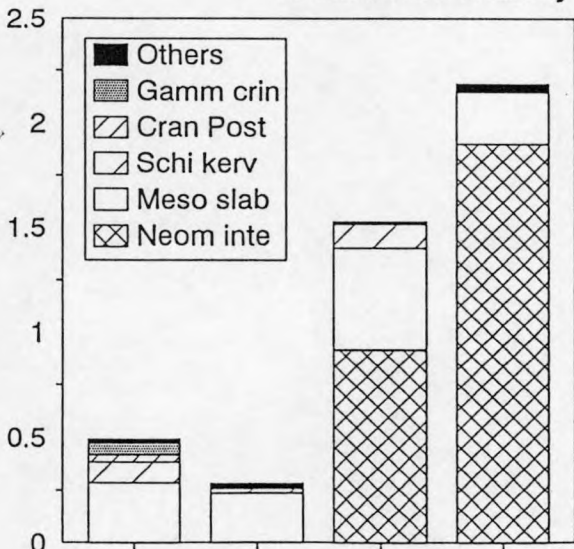
August-density



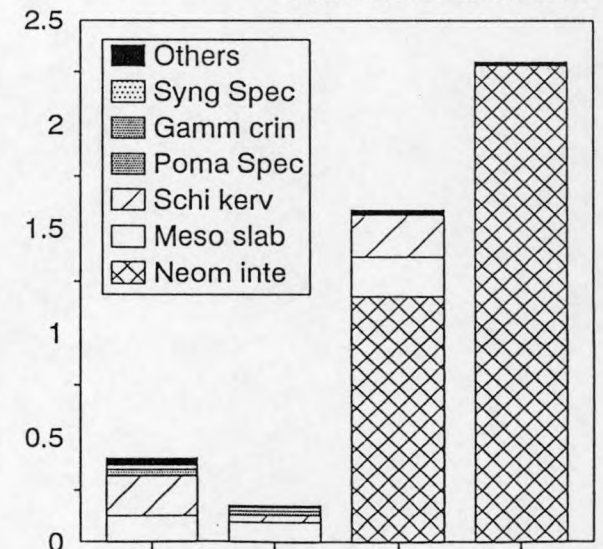
August-biomass



December-density

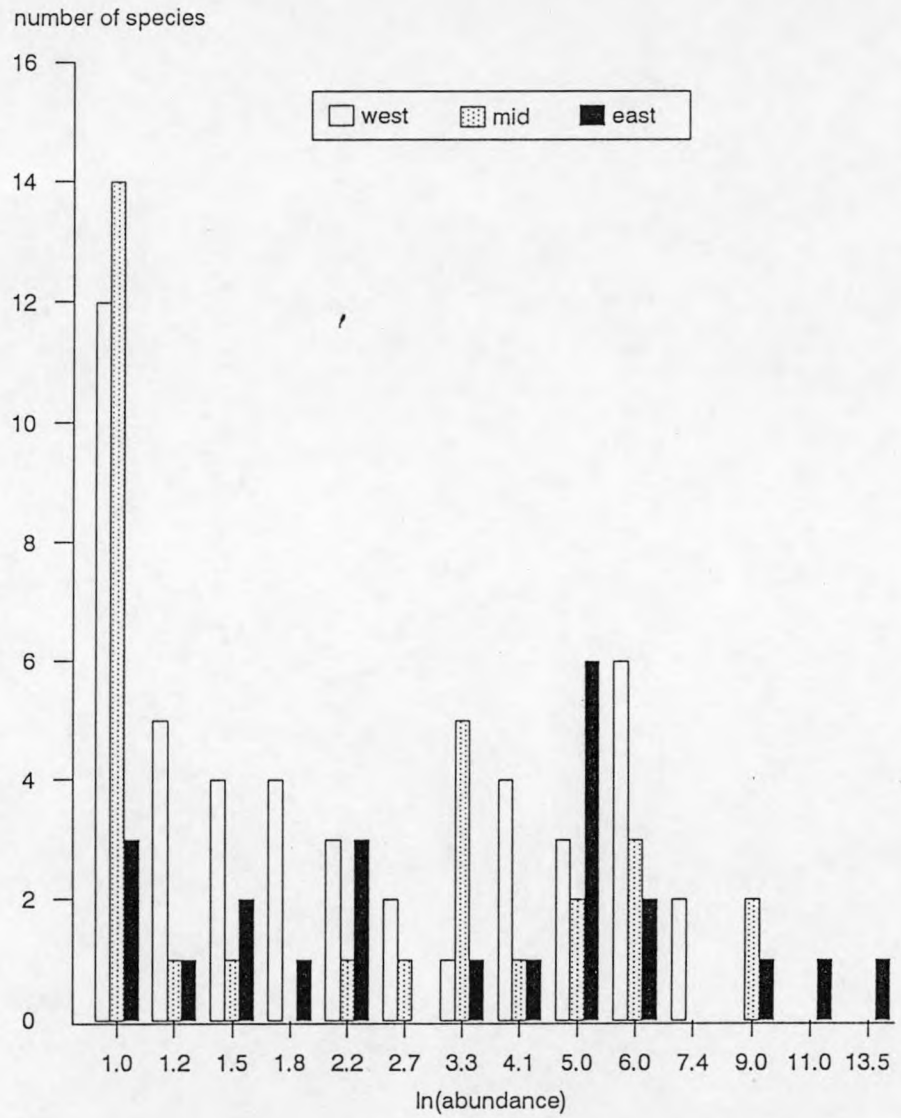
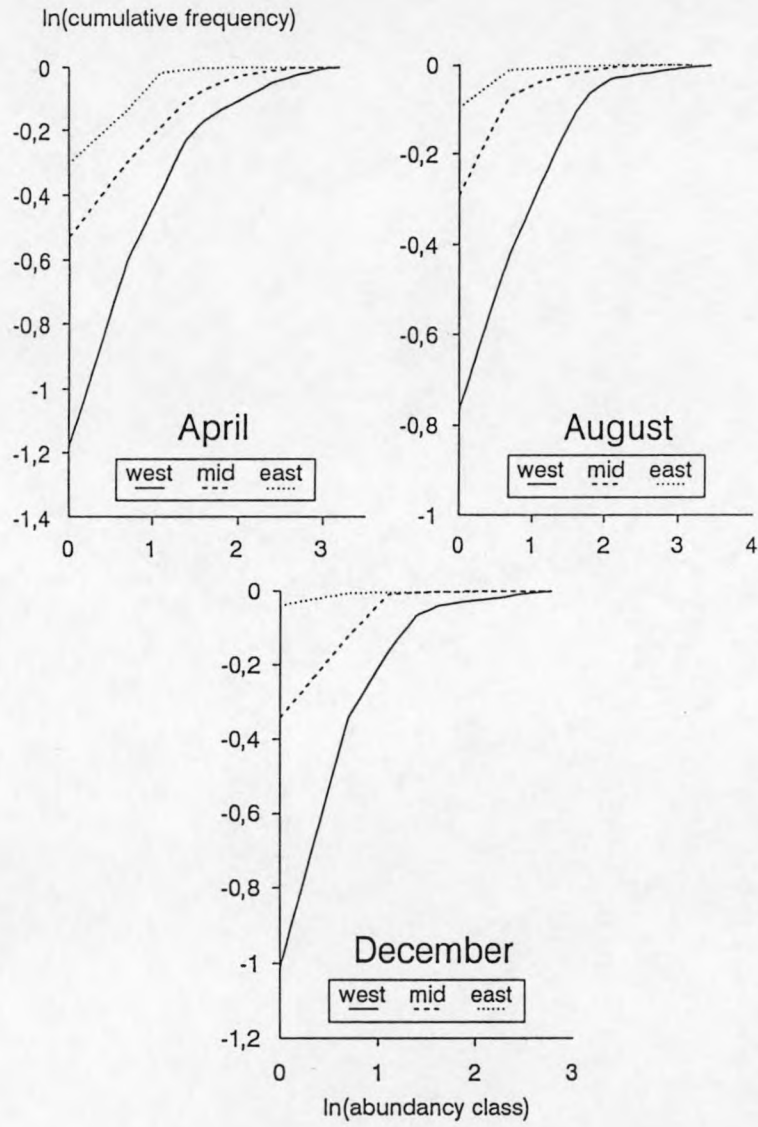


December-biomass

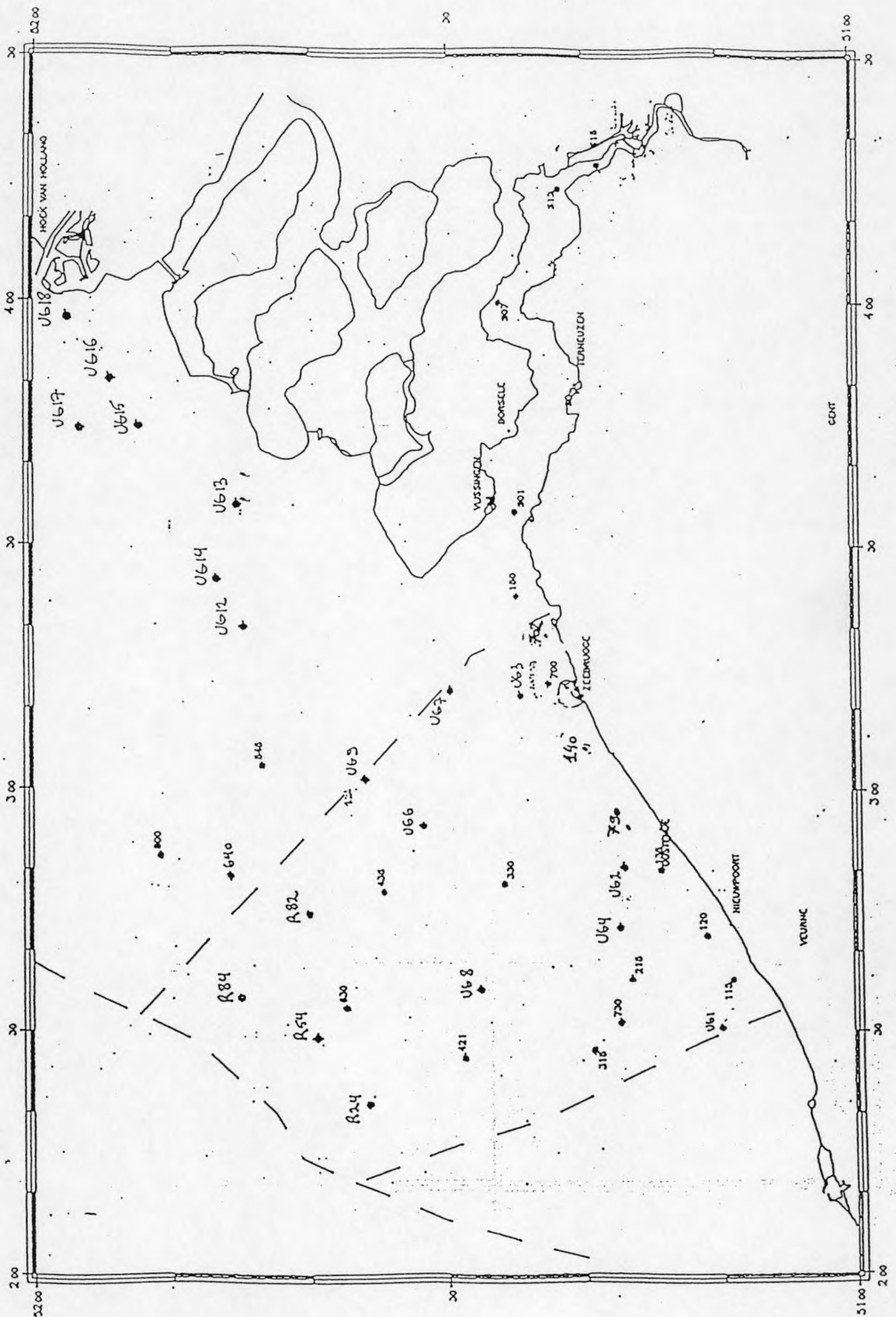


cluster 1 cluster 2 cluster 3 cluster 4

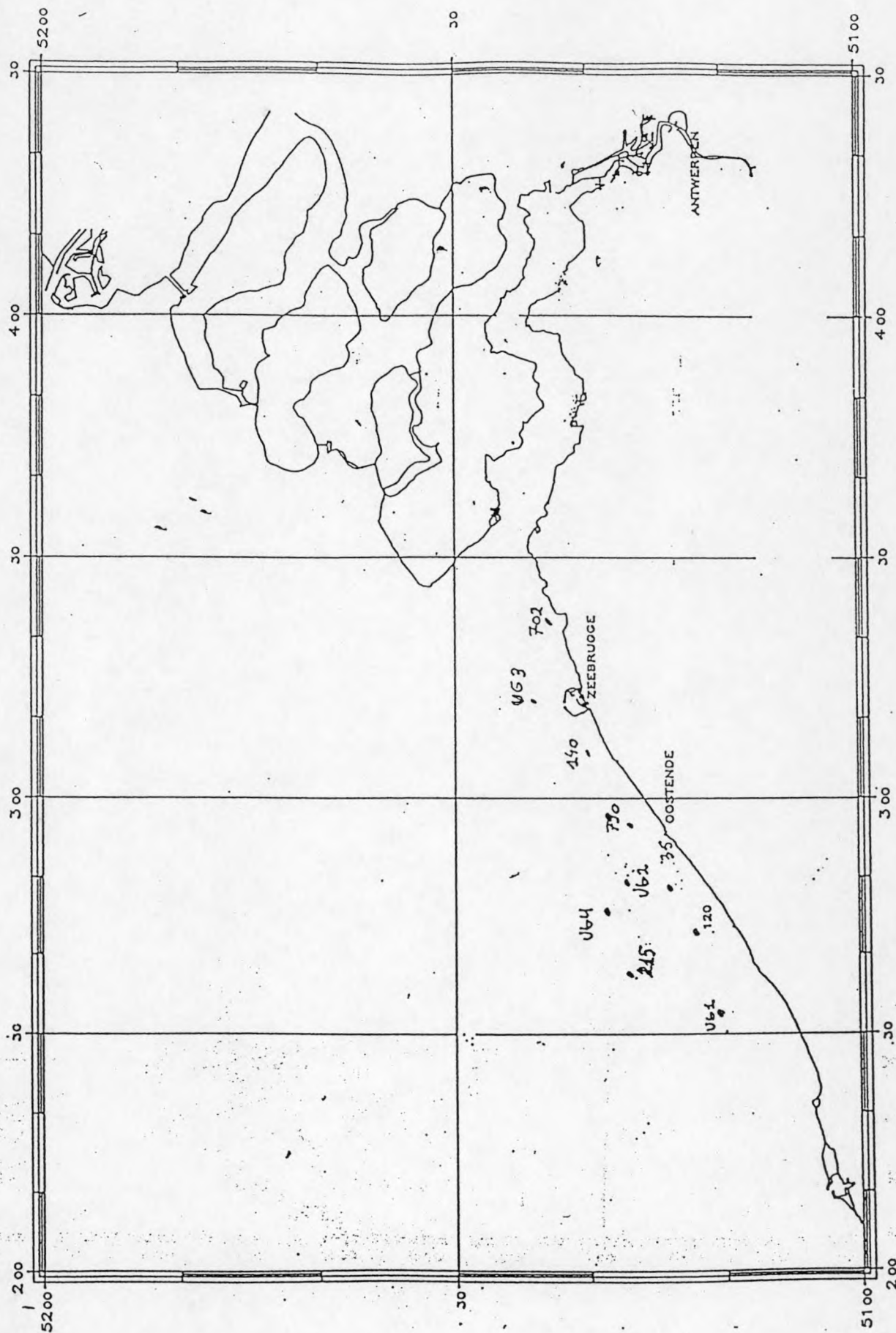
cluster 1 cluster 2 cluster 3 cluster 4



Figur 42



Figuur 1: studiegebied met aanduiding van de staalnamepunten voor de campagne van 1993 (het Belgisch en Nederlands kustgebied)



Figuur 2: studiegebied met aanduiding van de staalnamepunten voor de maandelijkse bemonsteringen van 1994 (de Belgische kustzone)

