



EFFECTEN VAN VERHOOGDE CONCENTRATIES GESUSPENDEERDE KLEI EN SEDIMENT OP VISSSEN EN BIVALVEN

Andre Cattrijsse

Sectie Mariene Biologie, Instituut voor Dierkunde, Universiteit Gent
K.L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent, België

In opdracht van

N.V. Westerscheldetunnel
Rijkswaterstaat Directie Zeeland, Afdeling CXFA
Postbus 5041, 4330 KA Middelburg, Nederland.

Gent, oktober 1997

**EFFECTEN VAN VERHOOGDE CONCENTRATIES GESUSPENDEERDE
KLEI EN SEDIMENT OP VISSSEN EN BIVALVEN**

12969

Andre Cattrijsse

Sectie Mariene Biologie, Instituut voor Dierkunde, Universiteit Gent
K.L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent, België

In opdracht van

N.V. Westerscheldetunnel
Rijkswaterstaat Directie Zeeland, Afdeling CXFA
Postbus 5041, 4330 KA Middelburg, Nederland.

Gent, oktober 1997

INHOUDSTAFEL

1. ALGEMENE INLEIDING.....	2
2. EFFECTEN VAN VERHOOGDE CONCENTRATIES GESUSPENDEERD SEDIMENT OP VISSSEN	3
2.1. Acute effecten	4
2.2. Chronische effecten van verhoogde concentraties SS	5
2.2.1. Veranderingen in broedgedrag.....	5
2.2.2. Verlaagde overleving van eieren en larvale stadia	6
2.2.3. Verlaagde voedingsefficiëntie en veranderingen in prooipopulaties.....	7
2.2.4. Vertraagde groei.....	8
2.2.5. Verlaagde populatiegrootte en verschuivingen in gemeenschappen	9
2.2.6. Interferentie met de ademhaling.....	9
2.2.7. Reductie in habitatdiversiteit en - kwaliteit	10
2.2.8. Veranderingen in gedrag	10
2.3. Positieve effecten van een verhoogde concentratie SS	11
2.4. Besluit	13
3. EFFECTEN VAN VERHOOGDE CONCENTRATIES GESUSPENDEERD SEDIMENT OP BIVALVEN	15
3.1. Inleiding.....	15
3.2. Effecte van een verhoogde concentratie seston op de voeding van bivalven.....	17
3.3. Effect van de samenstelling van het seston op de voeding van bivalven	17
3.4. Chronische effecten van verhoogde concentraties SS	18
3.5. Invloed van SS op zuurstofopname	18
3.6. Positieve effecten van SS	19
3.7. Morfologische adaptaties.....	19
3.8. Besluit	20
Referenties.....	21

1. ALGEMENE INLEIDING

Hoge concentraties gesuspendeerde sedimenten (Suspended solids, SS) komen in kust- en estuariene milieu's voor als gevolg van een reeks natuurlijke (getijden, erosie, wind, bioturbatie) en antropogene factoren (baggerwerken, dumping, erosie, scheepvaart). De sterke getijdenwerking in estuaria brengt meestal fijnere sedimenten in de waterkolom en draagt zo bij tot de troebelheid van de waterkolom. De rivieren transporteren hoge concentraties sedimenten terwijl de wind in ondiepe gebieden sedimentpartikels in de waterkolom kan brengen. Lokaal kan een biologische activiteit de voornaamste oorzaak zijn. De aquatische fauna van estuaria heeft zich onder natuurlijke omstandigheden in meer of mindere mate aangepast aan een verhoogde hoeveelheid sedimentpartikels in de waterkolom. Antropogene invloeden zijn in estuaria nadrukkelijk aanwezig. Verhogingen van sediment concentraties in de waterkolom rangschikt tussen de meest algemeen voorkomende effecten van menselijke activiteiten op estuariene ecosystemen.

Gesuspendeerde sedimenten hebben een waaier aan effecten op de aquatische organismen: reductie van de lichtpenetratie en van de primaire productie, veranderingen in de voeding van zooplankton en vissen, mobilisatie van pollutanten,... Vooral filtervoeders zoals bivalven komen onder stress te staan bij een te hoge concentratie aan SS. De kieuwen kunnen dichtslibben door de overmatige hoeveelheden sediment in de waterkolom. Dit heeft een directe negatieve invloed op de filtratie en de gasuitwisseling door een inhibitie van de voeding en de respiratie. Ook bij vissen kan bij een te hoge belasting de respiratie in het gedrang komen door adsorptie van partikels op de kieuwen.

Kenmerkend voor de turbiditeit¹ (concentratie zwevend materiaal) in de Westerschelde is de sterke variatie langsheen het estuarium en over de seizoenen (Heck et al. 1991). Gemiddeld genomen bevindt er zich een turbiditeitsmaximum rond Antwerpen (70-150mg/l) en neemt de turbiditeit stroomafwaarts gestaag af tot aan Vlissingen (30-100mg/l). Seizoenaal schommelt de gemiddelde turbiditeit tussen maxima in de winter en minima in de zomer.

Slib en ander anorganisch materiaal maakt ongeveer 70 % uit van het zwevend particulier materiaal in de Westerschelde. Concentraties slib schommelen over het jaar tussen 20 en 90 mg/l (Heck et al. 1991). Tussen oktober en maart bedraagt de concentratie particulier anorganisch materiaal 30-80 mg/l. Tussen mei en augustus bereikt de concentratie slib minima en valt terug tot op ongeveer een derde van de winterwaarden (10-30mg/l). Getijden en de springtij-doodtij cyclus kunnen deze waarden met een factor twee doen verschillen.

Ter hoogte van Terneuzen ligt de gemiddelde concentratie zwevende stof rond 70mg/l (range 40-100mg/l). De concentraties slib zullen in dat deel van de Westerschelde dus gemiddeld variëren tussen 30 en 70 mg/l met pieken van circa 150 mg/l door de getijdenwerking.

¹ Turbiditeit wordt tegenwoordig uitgedrukt in mg zwevende stof per liter. Vroeger werden Nephelometric Turbidity Units (NTU) ofwel Jackson Turbidity Units (JTU) gebruikt die praktisch evenwaardig zijn. De relatie tussen NTU en mg particulier materiaal per liter kan voor de Westerschelde niet worden gegeven.

2. EFFECTEN VAN VERHOOGDE CONCENTRATIES GESUSPENDEERD SEDIMENT OP VISSSEN

Turbiditeit is naast saliniteit en temperatuur, een omgevingsvariabele die een sterke invloed uitoefent op de verspreiding van visgemeenschappen in estuaria (Cyrus & Blaber 1992, Hayes et al. 1992, Rodriguez & Lewis 1997). In Australische en Zuid-Afrikaanse estuaria hebben Cyrus & Blaber (1987a,b, 1992) met veldstudies en laboratoriumexperimenten duidelijk kunnen aantonen dat turbiditeit de meest bepalende factor is voor de ruimtelijke en temporele distributie van de visfauna's. Bovendien reageert elke soort specifiek op concentraties SS en deze auteurs delen de visfauna's van hun studiegebieden grofweg op in soorten die onverschillig staan tegenover turbiditeit, soorten die een hoge turbiditeit prefereren en soorten met een voorkeur voor helder water. In de Westerschelde is de uitgesproken saliniteitsgradiënt co-variabel en speelt waarschijnlijk een bijna even grote rol als de turbiditeit (Hostens et al. 1996). De maximum turbiditeitszone bepaalt de stroomopwaartse limiet van de kinderkamerfunctie van estuaria (Marchand 1993).

Algemeen wordt aangenomen dat turbiditeit, al of niet veroorzaakt of medeveroorzaakt door gesuspenderde sedimenten, in natuurlijke concentraties eerder positieve effecten heeft op de aanwezige visfauna. Volgende directe en indirecte negatieve effecten kunnen worden verwacht wanneer te hoge concentraties sediment in de waterkolom aanwezig zijn :

- veranderingen in broedgedrag
- verlaagde overleving vroege levensstadia
- verminderde voedingsefficiëntie
- vertraagde groei
- ademhalingsproblemen
- reductie van habitatskwaliteit en -diversiteit
- gedragswijzigingen

2.1. Acute effecten

Relatief hoge concentraties SS zijn nodig om direct gedragsveranderingen of sterfte bij vissen te veroorzaken. Plotse blootstelling aan hoge concentraties SS (60 NTU) bracht bij *Oncorhynchus kisutch* (coho zalm) een alarmgedrag teweeg (Berg & Northcote 1985) dat ongeveer 3 tot 4 uur duurde. Na die periode bleken de vissen weinig interacties te vertonen en infrequent actief te zijn terwijl in de voorafgaande fase deze vissen zich territoriaal gedroegen en regelmatig actief waren.

Hoewel jonge zalm en andere vissoorten concentraties van 100.000 mg SS/l gedurende korte tijd overleven, veroorzaken concentraties SS hoger dan 300 mg/l een verlaagde voedingsactiviteit en een belemmerde groei (McLeay et al. 1987 en referenties daarin). McLeay et al. (1987) vonden dat 0-jarige arctic grayling (*Thymallus arcticus*) sediment concentraties van 250.000 mg/l overleefde gedurende 4 dagen en 50.000 mg/l gedurende 16 dagen. Concentraties lager dan 1000 mg/l waren in deze studie zelfs niet letaal na 6 weken.

Bij 16 vissoorten uit 14 verschillende genera traden slechts gedragsveranderingen op als acute reactie bij concentraties vanaf 20.000 mg SS/l. De meeste soorten die aan deze tests werden onderworpen (zie Bruton 1985 voor referentie) weerstonden concentraties van meer dan 100.000 mg/l gedurende een week maar sterfte door verstopping van de kieuwen was algemeen bij concentraties hoger dan 175.000 mg/l.

De bevindingen van andere onderzoekers zijn helaas inconsistent. McLeay et al. (1987) citeren andere studies die sterk verschillende letale concentraties aanhalen: 25.000-55.000 mg/l, 1.200-35.000 mg/l en 270 mg/l. De variabiliteit van letale en subletale concentraties kan gedeeltelijk worden verklaard door de aard van het sediment (partikel grootte en hardheid). De soortspecifieke toleranties tegenover gesuspendeerde sedimenten zullen hier minstens een even grote rol spelen. Bovendien oefent de temperatuur een invloed uit op de resistentie tegen SS. Terwijl McLeay et al. (1987) een verhoogde gevoeligheid voor concentraties SS vaststelden bij lagere temperaturen, was dit bij de andere auteurs net het tegenovergestelde (zie oa. Servizi & Martens 1991). Verder in deze literatuurstudie wordt gewezen op de negatieve invloed van SS op de ademhaling. Bij hogere temperaturen ligt de concentratie opgeloste zuurstof lager en dit zou de stress door SS alleen maar kunnen versterken.

Bruton (1985) waarschuwt ervoor dat experimenteel verkregen letale concentraties moeilijk te extrapoleren zijn naar het veld omdat de gevoeligheid daar verschilt. Verlagingen van foerageerefficiëntie en verlaagde zuurstofopname of -concentraties zullen de vissen reeds hebben gedwongen om de zones met te hoge SS concentraties te verlaten vooraleer acute sterfte zal optreden. Natuurlijke mortaliteit tengevolge van plotse en dramatische stijgingen in concentraties SS hebben reeds tot massale vissterfte aanleiding gegeven (Bruton 1985). Ondiepe, door wind beïnvloede meren en rivieren die door erosie enorme hoeveelheden sediment transporteren, zijn typische milieu's waar dit kan voorkomen. We mogen gerust veronderstellen dat in de Westerschelde de vissen over voldoende ruimte beschikken om de acute effecten van te hoge concentraties SS te vermijden. De vissoorten (arctic grayling) of de vroege levensstadia van zalmen waar vermelde studies naar verwijzen zijn trouwens geen typische bewoners van turbiede

biotopen. Voor estuariene vissen bestaat er geen informatie over acute effecten van hoge concentraties sediment.

Herstel blijkt snel te gebeuren wanneer de dieren terug in minder turbied water terechtkomen (Bruton 1985). Ook dient hier te worden vermeld dat subadulte en adulte stadia veel minder gevoelig zijn voor acute effecten van SS dan eieren, larvale en vroeg juveniele ontwikkelingsstadia (Bruton 1985).

2.2. Chronische effecten van verhoogde concentraties SS

In een review over de effecten van SS op visfauna's beschrijft Bruton (1985) drie verschillende ecosystemen waar natuurlijke of door de mens veroorzaakte hoge concentraties SS voorkomen (2 meren en een estuarium). In elk van deze systemen was het duidelijk dat hoge concentraties SS op verschillende wijze een impact hebben op de ecologie. Hoge concentraties SS in meren verhinderen in sterke mate de primaire productie, de secundaire en zelfs de tertiaire productie, terwijl in estuaria gemiddelde concentraties SS de abundanties van vissen en misschien ook de productie verhogen. Evenwel werd geconstateerd dat onnatuurlijk hoge concentraties SS in alle drie de systemen schade berokkende aan de visfauna's en de voedselbronnen waar ze afhankelijk van zijn.

De oorzaak van de negatieve effecten ligt bij de sterke reductie van de planktonische primaire productie, maar evenzeer in de inhibitie van de groei of het verdwijnen van macrophyten. Macrophyten vormen een specifiek habitat voor een aantal soorten en spelen een belangrijke rol in nutriëntencycli. Turbiditeit verlaagt doorgaans ook het zicht van vissen wat zijn effect heeft op de visuele predatie en consumptie en bijgevolg ook op de groei en de conditie.

Alhoewel de drie systemen die Bruton (1985) bespreekt tropische en subtropische systemen zijn, vindt men in de literatuur over gematigde streken gelijkaardige conclusies (zie Bruton 1985 voor referenties). Turbiditeit verlaagt de primaire productie en bijgevolg ook de secundaire en tertiaire productie en heeft een impact op de soortensamenstelling van de visgemeenschappen.

Behalve deze beschrijvende studies leveren ook experimentele onderzoeken informatie over de negatieve effecten van SS op vissen (zie referenties in de volgende paragrafen).

2.2.1. Veranderingen in broedgedrag

Soorten die hun eieren afzetten op de bodem vermijden plaatsen waar sedimentatie optreedt. Sommige studies wijzen op een uitgestelde afzetting van de eieren onder omstandigheden van te hoge turbiditeit terwijl andere studies veranderingen in het broedgedrag vermelden (zie Bruton 1985 voor referenties). De relatie tussen turbiditeit en broedsucces van vissen is helaas slecht gekend.

Er kunnen moeilijk uitspraken worden gemaakt over de vissoorten die in de Westerschelde kuitschieten. Volgens Hostens et al. (1996) zijn er twaalf estuarien residente soorten waarvan slechts een beperkt aantal met grote waarschijnlijkheid in de Westerschelde paaien.

Grondels (het dikkopje *Pomatoschistus minutus* en de brakwatergrondel *P. microps*), zeenaalden (*Syngnathus rostellatus* en *S. acus*) en de puitaal (*Zoarces viviparus*) vertonen een uitgesproken broedgedrag. Grondels bewaken hun nest en zorgen voor een continue waterstroom over de eieren. Bij zeenaalden nemen de mannetjes uiteindelijk de eitjes over van het vrouwtje. De puitaal is

eierlevendbarend. Indien de belasting met SS het broedsucces van vissen kan beïnvloeden via wijzigingen in het broedgedrag dan zijn deze soorten kwetsbaar.

De resterende estuariene residente soorten paaien potentieel in de Westerschelde (zandspiering *Ammodytes tobianus*, harnasmannetje *Agonus cataphractus*, slakdolf *Liparis liparis*, glasgrondel *Aphia minuta*, bot *Platichthys flesus*, zeedonderpad *Myoxocephalus scorpius* en botervis *Pholis gunellus*). Lozano's grondel (*P. lozanoi*), koornaarvis (*Atherina presbyter*) en harders (*Liza ramada* en *Chelon labrosus*) worden soms ook als estuariene residente soorten vermeld. Er is helaas niet geweten of deze soorten ook effectief paaien in de Westerschelde maar Hostens et al. (1996) vermoeden een lage paaiactiviteit.

De garnaal (*Crangon crangon*), de strandkrab (*Carcinus maenas*) en de zwemkrab (*Liocarcinus holsatus*) paaien vooral in zee maar broeden eveneens in het polyhaliende bekken van de Westerschelde en dragen de eieren met zich mee. In de literatuur werd geen informatie gevonden over het effect van turbiditeit of SS op broedgedrag van deze soorten.

2.2.2. Verlaagde overleving van eieren en larvale stadia

Verhoogde turbiditeit kan een negatieve invloed hebben op de overleving van visseneieren. De meest voorkomende invloed van SS op visseneieren is een verlaging van de respiratie door adhesie van kleipartikels. Bij soorten die hun eieren afzetten in grovere sedimenten kan sedimentatie van fijne sedimenten anoxische condities veroorzaken. Fysieke beschadiging van de eieren kan worden veroorzaakt door het schuren of adhesie van kleipartikels. Verlaagde overleving van eieren tengevolge van sedimentatie van klei is gerapporteerd in verschillende studies (zie Bruton 1985). Auld & Schubel (1978) noteerden een verlengde duur voor het uitsluipen van zeebaarseieren (*Morone saxatilis* en *M. americana*) bij een concentratie van >1000 mg/l. Eieren en juvenielen van beide zeebaarzen komen algemeen voor in estuaria aan de noordamerikaanse oostkust. Kjørboe et al. (1981a) vonden geen effect op de ontwikkeling van de eieren en de larven van de haring (*Clupea harengus*) bij 5-300 mg SS/l. Voor de Westerschelde valt deze range volledig binnen de natuurlijk voorkomende waarden.

Ook larven zijn een zeer gevoelig levensstadium voor hoge concentraties SS. De epidermis van larven is slechts enkele cellagen dik. Adhesie en het schuren van partikels hebben gelijkaardige effecten als bij visseneieren: vermindering van uitwisseling van gassen voor respiratie en fysieke beschadiging. Groei en overleving van larvale *Coregonus artedii* (lake herring) worden volgens Swenson & Matson (1976) niet beïnvloed door (natuurlijke) concentraties SS gelegen tussen 1-28 mg/l. Bij hogere concentraties kan blootstelling reeds op korte termijn sterfte veroorzaken bij larvale vis (Auld & Schubel 1978). Bruton (1985) en Auld & Schubel (1978) vermelden dat concentraties van meer dan 100 mg/l, die onder natuurlijke omstandigheden voorkomen in estuaria, reeds letaal zijn.

Gegevens over letale of effect concentraties op de eieren van de estuarien residente soorten werden niet gevonden. Grondels, die hun eieren onder schelpen of stenen afzetten, kennen broedzorg, evenals puitaal en zeenaald. Hierdoor zijn hun eieren minder kwetsbaar. De grondels zorgen voor een constante waterstroom over de eieren en behoeden hun broed voor sedimentatie. Bij puitaal en zeenaald komen de eieren niet vrij in het milieu. Wijzigingen in het gedrag zullen eerder zorgen voor

een verlaagd broedsucces (zie vorige paragraaf). Adhesie van kleipartikels met de demersale eieren van zandspiering en harnasmannetje of met de pelagische eieren van bot, slakdolf, zeedonderpad, botervis en glasgrondel kan optreden. Van deze overige residente soorten bestaat geen informatie over het voorkomen van hun eieren in het estuarium.

Het voorkomen van visseneieren in de Westerschelde is zeer beperkt gedocumenteerd (Hostens et al. 1996). De eieren die werden aangetroffen zijn misschien afkomstig van tong (Hostens et al. 1996) maar de aanwezigheid van de eieren van schol (*Pleuronectes platessa*) is niet uitgesloten. Er kan worden aangenomen dat pelagische eieren (zoals die van tong en schol) minder kwetsbaar zullen zijn dan de demersale omdat zich bij de bodem hogere concentraties SS zullen bevinden. De functie van de Westerschelde als kraamkamergebied (spawning area) is waarschijnlijk beperkt (Hostens et al. 1996) en effecten van SS op visseneieren zullen daarom de populaties minder sterk beïnvloeden. Effecten zijn te verwachten op de immigrerende populaties larven en juvenielen tijdens de lente en de zomer.

De Westerschelde is een kraamkamer voor 21 vissoorten en 4 kreeftachtigen. Naast de 12 estuarien residente soorten komen ook postlarvale en/of juveniele stadia voor van schol, haring, sprot (*Sprattus sprattus*), tong (*Solea solea*), steenbolk (*Trisopterus luscus*), wijting (*Merlangius merlangus*), zeebaars (*Dicentrarchus labrax*), schar (*Limanda limanda*) en paling (*Anguilla anguilla*). De 4 kreeftachtigen zijn de gewone garnaal, de strandkrab en de zwemkrab en de residente steurgarnaal *Palaemonetes varians*. Vanaf het vroege voorjaar (februari-maart) tot in het najaar (oktober-november) is het een komen en gaan van vroege levensstadia van vissen en kreeftachtigen. (zie Hostens et al. 1996 voor een gedetailleerde beschrijving van de opeenvolging van de soorten en hun aanwezigheid in de verschillende biotopen van de Westerschelde). Larven, postlarven en juvenielen zijn de meest kwetsbare levensstadia. Het storten van grote hoeveelheden klei zal vooral negatieve gevolgen dragen tijdens de periodes wanneer deze levensstadia aanwezig zijn.

2.2.3. Verlaagde voedingsefficiëntie en veranderingen in prooipopulaties

De meeste studies rapporteren een verlaging in foerageerefficiëntie bij een verhoogde turbiditeit. De foerageerefficiëntie van een predator wordt gemeten aan de hand van de reactieve afstand. Deze maat wordt gedefinieerd als de maximale afstand waarop een (visuele) predator een prooi kan localiseren. Een prooi die zijn zichtbaarheid kan verlagen heeft meer kans om te ontsnappen aan de aanval van een predator; hoe kleiner de reactieve afstand hoe hoger de kans voor de prooi om te ontsnappen.

Vinyard & O'Brien (1976) bestudeerden het gecombineerde effect van lichtintensiteit en turbiditeit op de reactieve afstand van *Lepomis macrochirus* (bluegill). Er bestaat een negatieve relatie tussen beide parameters en de reactieve afstand. Deze auteurs gebruikten Jackson Turbidity Units (JTU) om turbiditeit te meten. 20 JTU blijkt volgens deze auteurs bereikt te worden bij een 'gemiddelde' oplossing klei in water en is een waarde die regelmatig voorkomt in estuaria. Een stijgende turbiditeit geeft een snelle daling tot gevolg in de reactieve afstand. Dit effect treedt meer uitgesproken op bij grotere prooien dan bij kleinere prooien. Gardner (1981) observeerde een verlaagde opnamesnelheid van *Daphnia* door *L. macrochirus*. De bevindingen van deze auteur zijn in overeenstemming met de voorgaande studie. Hij toonde aan dat bij verhoogde turbiditeit het

voedingspatroon van *L. macrochirus* zich verplaatste naar traag bewegende soorten. Indirect kan turbiditeit dus een invloed hebben op de soortensamenstelling van het plankton. Ook bij *Cynoscion regalis* (weakfish), een estuariene transiënt, treedt verlaging van de foerageerefficiëntie op bij verhoogde turbiditeit (Greca & Targett, 1996). Berg & Northcote (1985) rapporteren een daling in vangstefficiëntie bij *Oncorhynchus kisutch* (coho zalm), zowel bij plotse als bij graduele blootstelling aan 60 NTU. Herstel van de oorspronkelijke vangstefficiëntie volgde nadat alle turbiditeit was verdwenen.

Gelijkaardige dalingen in de reactive afstand bij juveniele chinook zalm (*Oncorhynchus tshawytscha*) werden geregistreerd door Gregory & Northcote (1993). Deze studie toonde aan dat er een optimum bestaat bij gemiddelde turbiditeitswaarden. McLeay et al. (1987) vermelden een negatieve relatie tussen de concentratie SS en de voedselinname bij *Thymallus arcticus* en dit zowel voor benthische, planktonische als voor oppervlakte prooien. Verder beschrijven Johnston & Wildish (1982) een verminderde consumptie voor larvale haring (*Clupea harengus*) bij een turbiditeitstoename van 0 tot 13 NTU. *Salmo clarkii* (cutthroat salmon) stopt met voeding na twee uur blootstelling aan 35 mg/l SS (Bruton 1985).

Wanneer verlaagde voedingsefficiëntie bij de ene soort optreedt na een toename in turbiditeit terwijl een andere soort ongevoelig blijft of verbeterde voedingsomstandigheden ervaart, kunnen er shifts ontstaan in de competitieve verhoudingen tussen coëxisterende soorten (Diehl 1988).

Met uitzondering van haring (Johnston & Wildish 1982) werden voor de vissen die in de Westerschelde voorkomen geen studies gevonden die een indicatie kunnen geven over de te verwachten effecten op de voeding. Breitburg (1988) en Chesney (1989) vonden echter geen effect van een verhoogde turbiditeit op het foerageersucces van juveniele striped bass (*Morone saxatilis*), een noordamerikaanse soort waarvan de juvenielen estauria als kinderkamer gebruiken. Mogelijks reageert de Europese zeebaars (*Dicentrarchus labrax*) analoog op verhoogde SS concentraties. Of dit ook geldt voor andere visuele predatoren zoals steenbolk, wijting of grondels blijft onzeker.

Wijzigingen in de planktonische proopopulaties vormt een indirect effect van verhoogde concentraties SS op de voeding van vissen. Vooral larvale en vroeg-juveniele vissen zijn voor hun voeding aangewezen op plankton. Een te hoge belasting sedimenten in de waterkolom heeft nadelige gevolgen voor plankton: wijzigingen in de soortensamenstelling en de trofische interacties, daling van de voeding, effecten op de groei en de reproductie (Kirk 1991a, 1991b, Kirk 1992, Hart 1991, Hart 1992, Cuker 1993). Wanneer het plankton populaties sterke hinder ondervindt van te hoge concentraties SS dan zal dit gevolgen hebben voor de vissen die ervan afhankelijk zijn.

2.2.4. Vertraagde groei

Als gevolg van het voorgaande effect werd ook groeivertraging vastgesteld bij vissen die hun prooien moesten bejagen in verhoogde turbiditeit (Bruton 1985, Miner & Stein 1993). Crouse et al. (1981) stelden een verlaagde groei vast bij juveniele *Oncorhynchus kisutch* (coho salmon) blootgesteld aan verhoogde concentraties SS. Ook McLeay et al. (1987) vonden na twee weken blootstelling aan 1000mg/l SS significante gewichtsdalingen bij juveniele zalm. Reductie in groei vloeit niet enkel voort uit een verlaagde voedselinname maar ook uit een verhoging van de metabolische activiteit of uit een verhoogde zwemactiviteit (McLeay et al. 1987).

Swenson & Matson (1976) daarentegen konden geen groeivertragingen vaststellen bij verhoogde turbiditeit bij lake herring maar deze soort is niet relevant voor turbiede biotopen.

De conditie van snoek (*Esox Lucius*) was beduidend lager dan de conditie van walleye (*Stizostedion vitreum*) in Dauphin Lake, Manitoba waar tijdens elke zomer de turbiditeit stijgt (Craig & Babaluk 1989). Onder die condities was het vermogen om te foerageren bij snoek sterk gedaald terwijl walleye geen hinder ondervond.

Het valt niet te evalueren of vertraagde groei kan of zal optreden bij de vispopulaties van de Westerschelde.

2.2.5. *Verlaagde populatiegrootte en verschuivingen in gemeenschappen*

Bruton (1985) vermeldt voor een aantal soorten drastische verlagingen van de abundantie tengevolge van verhoogde concentraties SS. Populaties van forel (*Salmo trutta*) daalden tot op 1/7 van hun oorspronkelijke grootte bij concentraties van 1000-7000 mg/l. Een andere studie vermeldt concentraties van 20 tot 300 mg/l als effectief om de populatie van forel significant te doen afnemen (zie Bruton 1985 voor referentie). Forellen komen in enkel in helder water voor. Daarom zijn deze cijfers weinig relevant voor de situatie in de Westerschelde.

In een veldstudie observeren Cyrus & Blaber (1987a) drie turbiditeitspreferenties in de estuariene visfauna: turbiditeit indifferente soorten, turbiditeit vermijdende (klaar water) soorten en turbiditeit prefererende soorten. In de Westerschelde bestaat een duidelijke stijgende turbiditeitsgradiënt van de monding naar de brakwaterzone. Langsheen deze gradiënt komen andere visgemeenschappen voor. Er kunnen veranderingen optreden in de gemeenschap die voorkomt in het mariene deel wanneer, stroomafwaarts van de stortlocaties, de turbiditeitswaarden te hoog stijgen gedurende een langere periode.

2.2.6. *Interferentie met de ademhaling*

Verhoogde concentraties SS hebben hun effect op de ademhaling, vooral bij jongere vissen (Bruton 1985). Berg & Northcote (1985) stelden vast dat de frequentie van 'gill flaring' (ademhalingsbeweging) bij coho zalm sterk steeg bij blootstelling aan zowel plotse als aan graduele stijgingen in turbiditeit van 0 NTU tot 60 NTU. De verhoogde frequentie van dit gedrag waarbij de vis poogt de kieuwen vrij te maken van sedimentpartikels, bleef aanwezig bij langdurige blootstelling. Servizi & Martens (1992) stelden eveneens een verhoging vast in het 'hoesten' van zalm na 24 uur in een 240mg/l suspensie. De frequentie van het 'hoesten' steeg met stijgende concentratie SS.

Beschadiging van de kieuwen werd niet vastgesteld door McLeay et al. (1987) die 0-jarige zalm blootstelden aan concentraties tot 100.000mg/l gedurende korte periodes. Zelfs bij chronische testen waarbij concentraties van 1000mg/l voor 6 weken werden aangehouden konden deze auteurs geen beschadigingen van de kieuwen vaststellen. Ze vermelden wel dat tegenstrijdige gegevens voorhanden zijn en dat histopathologische veranderingen (fusie, verdikking en hypertrofie van kieuwlamellen) veelvuldig zijn waargenomen bij vissen die acute en chronische stijgingen in SS concentraties ondergingen.

Neuman et al. (1975) stelden een verlaging vast in de ademhalingsfrequentie van toadfish (*Opsanus tau*) die gedurende een korte periode in een 2000 mg/l suspensie werden gebracht. Dezelfde studie rapporteert sterke variatie in zuurstofopname bij dieren die 3 dagen in een 11.000mg/l suspensie verbleven. Ook McLeay et al. (1987) stelden een verlaagde zuurstofopname vast bij *Thymallus arcticus* die 6 weken in concentraties tussen 100 en 3000mg/l werden gehouden.

Sedimentpartikels worden, waarschijnlijk via fagocytose, opgenomen in de kieuwen van zalm. De frequentie van voorkomen van intracellulaire partikels is een functie van de concentratie SS (Martens & Servizi 1993).

Fysiologische veranderingen werden vastgesteld bij vissen die aan hoge concentraties SS werden blootgesteld: stijgingen in de suikerspiegel (Servizi & Martens 1992) en het hematocriet gehalte van het bloed (McLeay et al. 1987 en referenties daarin) wijzen resp. op stress en een compensatie voor een daling in de respiratie-efficiëntie.

De resultaten van deze studies zijn opnieuw weinig relevant voor de situatie in de Westerschelde omdat de gebruikte soorten niet representatief zijn voor turbiede milieu's.

2.2.7. Reductie in habitatdiversiteit en -kwaliteit

Hoge concentraties SS kunnen de habitatdiversiteit van een ecosysteem verminderen door (1) verlaging van de eufotische zone en reductie van het areaal van macrophyten (zeewieren en zeegrassen), (2) ophoging van ondiepe plaatsen (getijdenkreeken, slikken) door sedimentatie en (3) dichtslibben van grovere sedimenten waardoor paaiplaatsen verdwijnen. Benthische prooipopulaties die zich vooral in de intergetijden bevinden, worden bedreigd door te hoge sedimentatiesnelheden (Bijkerk 1988).

Voor de situatie van de Westerschelde kunnen we aannemen dat twee van deze effecten niet of in beperkte mate van toepassing zijn. Vissoorten die hun eieren afzetten in de bodem paaieren niet in het estuarium en zeewier- of zeegrasvelden komen er amper voor.

Gevaar schuilt wel in ophoping van intergetijden zoals slikken of schorkreeken omdat dit net de plaatsen waar de juveniele stadia zich ophouden. In deze ondiepe habitats vinden jonge vissen en kreeftachtigen voedsel en bescherming tegen predatie. Elk verlies aan intergetijden of ondiepe subtidale habitats gaat gepaard met een vermindering van de kinderkamerfunctie van het estuarium.

2.2.8. Veranderingen in gedrag

De verticale distributie van vislarven kan gewijzigd worden door een verhoogde turbiditeit. Vooral in estuaria speelt dit een belangrijke rol. Larvale vissen gebruiken lichtintensiteit voor de diepteregulatie (Blaxter 1973). Bij verhoogde turbiditeit zullen larven in hogere waterlagen voorkomen. Juveniele zalm vermijdt hoge concentraties SS door aan het oppervlak te zwemmen (Servizi & Martens 1992). Ook larvale haring (Boehlert & Morgan 1985) migreert naar de bovenste waterlagen bij verhoogde turbiditeit om lichtomstandigheden op te zoeken waarbij optimaal kan worden gevoerageerd (Miner & Stein 1993).

Estuariene soorten gebruiken diepteregulatie om hun positie in het estuarium te behouden (Graham 1972, Weinstein et al. 1980). Een verticale positie hoger in de waterkolom kan resulteren in transport uit het estuarium en kan een hoge mortaliteit veroorzaken. De retentie van de larvale stadia in het estuarium kan dus bij te hoge concentraties in gevaar komen.

Vooral voor larven van platvis (bot, *Platichthys flesus*, schol *Pleuronectes platessa* en tong *Solea solea*) (Rijnsdorp et al. 1985) en mogelijks ook voor de vroeg postlarvale stadia van garnaal (*Crangon crangon*) (Cattrijsse et al. in press) die de getijden stromingen op selectieve wijze gebruiken om zich in het estuarium te laten transporteren, kunnen onder dit effect te lijden hebben. Bij selectief getijdentransport maken de larven gebruik van de vloedstroom door in de waterkolom te migreren. Bij ebstroom laten de larven zich naar de bodem zakken. Het nettoresultaat van dit gedrag is een migratie naar de brakwaterzones van estuaria. Verstoring van dit getijdentransport door een te hoge turbiditeit kan de kinderkamerfunctie van het oostelijk bekken van de Westerschelde verminderen.

Territoriaal gedrag en dominantiegedragingen van coho zalm (*Oncorhynchus kisutch*) werden volledig verstoord door plotse stijgingen in turbiditeit van 0 NTU tot 60 NTU. Wanneer de turbiditeit gradueel naar 60 NTU werd gebracht werden dezelfde veranderingen waargenomen maar slechts vanaf 30 NTU. De alarmreactie die tijdens de acute stijging werd waargenomen bleef bij graduele stijging tot 60 NTU uit. Na het terugvallen van de turbiditeit op de oorspronkelijke waarde van 0 NTU werden alle territoria hersteld en waren dominantiegedragingen vergelijkbaar met de periode voor de behandeling. Alarmreacties op een verhoogde turbiditeit werden ook door Chiasson (1993) vastgesteld maar niet bij de 10-doornige stekelbaars (*Pungitius pungitius*). Voor de soorten die in de Westerschelde voorkomen bestaat geen informatie over invloed van SS op het sociaal gedrag.

2.3. Positieve effecten van een verhoogde concentratie SS

Het is opmerkelijk dat sommige effecten die hierboven als negatief werden gerapporteerd, de literatuur als positieve gevolgen van een verhoogde turbiditeit vermeldt: verhoogde foerageerefficiëntie en verhoogde prooiabundantie. Het meest vermelde positieve effect is dat van een verlaagde kans op predatie door andere vissen of vogels.

Bruton (1985) vermeldt naast de studies die een negatief effect beschrijven op de groei en dus de productie van een aantal vissoorten, ook observaties van verhoogde productie bij verhoogde turbiditeit. De verhoogde groei vloeit in dit geval voort uit een verhoogde vangstefficiëntie bij hogere turbiditeit (vb. Boehlert & Morgan 1985). Deze laatste studie bepaalde het effect van SS concentraties tussen 0 en 8000 mg/l op de voeding van larvale haring (*Clupea harengus*). Maximale voedingsintensiteit en voedingsefficiëntie werden geregistreerd tussen 500 en 1000 mg/l. Bij hogere turbiditeitswaarden daalde de voedingsintensiteit. Boehlert & Morgan (1985) veronderstelden dat hoge turbiditeit het visueel contrast van de prooi tegenover de achtergrond verhoogt en dat de toegenomen dispersie van het licht de prooien minder transparant maakt.

Turbiditeit biedt visuele bescherming tegen predatoren (Cyrus & Blaber 1987a, 1992, Gregory & Levings 1996). Juveniele zalm bv. houdt zich op bij de bodem in helder water en bij aanwezigheid van een predator. Dat gedrag wordt niet langer aangehouden in turbied water (Gregory 1993). Turbiditeit verlaagt de kans om gepredeerd te worden ook voor de vroege levensstadia van garnalen (Minello et al. 1987). De combinatie van visuele bescherming, ondiepe habitats en een hoge abundantie van prooien maken estuaria net tot kinderkamergebieden voor veel soorten.

2.4. Besluit

Contradictorische observaties wijzen op een complexe interactie tussen turbiditeit en de visfauna van estuaria. Cyrus & Blaber (1987a, 1992) hebben gewezen op de positieve effecten van turbiditeit en het bestaan van verschillende turbiditeitspreferenties bij de verschillende soorten binnen eenzelfde ecosysteem. Het is dus begrijpelijk dat elke soort specifiek zal reageren op verhoogde turbiditeit. Verder mogen we niet uit het oog verliezen dat deze en andere auteurs turbiditeit breder definiëren dan enkel een verlaagde lichtpenetratie tengevolge van een verhoogde concentratie SS. Het uitvlokken van organisch materiaal in de maximum turbiditeitszones van estuaria is van een andere natuur. Verder bezitten een hele reeks soorten die van nature uit in sterk turbiede waters voorkomen ook morfologische adaptaties (vb. andere absorptie maxima van de retina).

De aard, de concentratie en het gedrag van SS in meren, rivieren of estuaria zullen onderling sterk verschillen. Dit kan tot op zekere hoogte de tegenstrijdige onderzoeksresultaten verklaren. Het is zonder meer duidelijk dat hoge concentraties SS voor bepaalde ecosystemen een natuurlijk fenomeen zijn en dat heel wat aquatische organismen aangepast zijn om relatief hoge stijgingen in turbiditeit of concentraties SS voor korte periode te kunnen weerstaan. Nochtans laten de aangehaalde experimentele studies er geen twijfel over bestaan dat een langdurige blootstelling aan onnatuurlijk hoge concentraties SS uiteindelijk schadelijk is voor de vispopulaties en andere organismen en uiteindelijk ook voor de productiviteit van het ecosysteem. Zelfs wanneer de acute effectconcentraties bijzonder hoog liggen, kunnen de subletale en de indirecte effecten vergaande gevolgen hebben.

Over de vissoorten die in de Westerschelde voorkomen, is er behalve voor larvale haring (Kjørboe et al. 1981, Johnston & Wildish 1982, Boehlert & Morgan 1985) geen informatie voorhanden. Experimenteel onderzoek naar de effecten van SS op één of meerdere algemene vissoorten van de Westerschelde zou veel meer indicaties geven over de te verwachten effecten. De geciteerde studies verwijzen immers naar soorten die niet typisch estuarien zijn (arctic grayling, bluegill, larvale zalm) of estuaria enkel gebruiken als migratieroute zoals in het geval van adulte zalm.

Zonder de aanwezigheid van een gestandaardiseerde SS suspensie blijven alle verkregen onderzoeksresultaten ook moeilijk extrapoleerbaar naar het veld of naar andere gebieden.

Het verdient aanbeveling om te werken vanuit turbiditeitswaarden die gebaseerd zijn op de natuurlijk voorkomende waarden ofwel vanuit toegestane lozingsnormen voor zover deze de stijgingen in turbiditeit in rekening brengen. Bruton (1985) vermeldt in die optiek regulaties die in de Verenigde Staten van kracht zijn. De wet voor de staat Oregon beperkt stijgingen in turbiditeit tot niet meer dan een cumulatieve 10% van de natuurlijke turbiditeit. Ook de staat Washington vermeldt dat de turbiditeit niet mag stijgen boven een zeker percentage van een 'background' niveau. De natuurlijk voorkomende turbiditeit en de concentratie SS in de verschillende delen van de Westerschelde zijn gekend en deze kunnen beter zoveel mogelijk worden gehandhaafd of slechts relatief kleine stijgingen ondergaan.

Bij het boren van de Westerschelde tunnel moeten grote hoeveelheden sediment gestort worden in de Westerschelde (875.000m³ Boomse klei, 550.000m³ glauconiethoudende zanden en 225.000m³

zand, klei en veen). De totale hoeveelheid ($1.55 \times 10^6 \text{ m}^3$) is relatief klein ten opzichte van de hoeveelheden die nu reeds worden gestort. In het oostelijk bekken worden jaarlijks meer dan 12 miljoen m^3 baggerspecie gestort (Boeije 1992). Het storten van de klei en de andere sedimenten die vrijkomen bij het boren van de Westerschelde lijkt dus de belasting met gesuspendeerde sedimenten maximaal met ongeveer 10% doen te kunnen toenemen. De boomse klei die vrijkomt bij het boren van de Westerschelde tunnel bestaat uit kleinere partikels dan de baggerspecie dat voor een groot deel zand is. De boomse klei blijft veel langer in suspensie. De toename in belasting met gesuspendeerde sedimenten zal bijgevolg hoger liggen.

Langdurige verhoogde concentraties gesuspendeerde klei kunnen op twee vlakken een negatieve impact hebben: ten eerste zijn er negatieve gevolgen voor de larvale en vroeg juveniele vissen. Ten tweede is er een reductie van de kinderkamerfunctie bij een ophoping van de intergetijden.

Larvale en juveniele vissen zijn de meest kwetsbare levensstadia en effecten van SS zullen zich vooral daar manifesteren. Het verdient daarom aanbeveling de stortingen zoveel mogelijk te beperken tijdens de periodes wanneer de larven en de juvenielen voorkomen. Op basis van dit gegeven is de periode maart tot oktober het meest schadelijke moment voor de visfauna. Tijdens de periode maart-juli zijn vooral larvale en vroeg-juveniele dieren aanwezig. Tussen augustus en oktober komen vrijwel uitsluitend juveniele stadia voor. De stortingen worden daarom best het meest beperkt tussen maart en juli. Vanaf augustus kunnen de stortingen worden opgedreven omdat dan de allerjongste stadia grotendeels verdwenen zijn. Tussen oktober en maart zal de impact op de visfauna minimaal zijn.

De natuurlijk voorkomende concentraties SS zijn tijdens de zomerperiode (mei-augustus) het laagst (Heck et al. 1991). Stortingen tijdens de zomer zullen het milieu daarom ook meer ingrijpend veranderen dan tijdens de winter. De hogere temperaturen zullen daarbij een versterkend effect hebben op de negatieve invloed van SS op vissen.

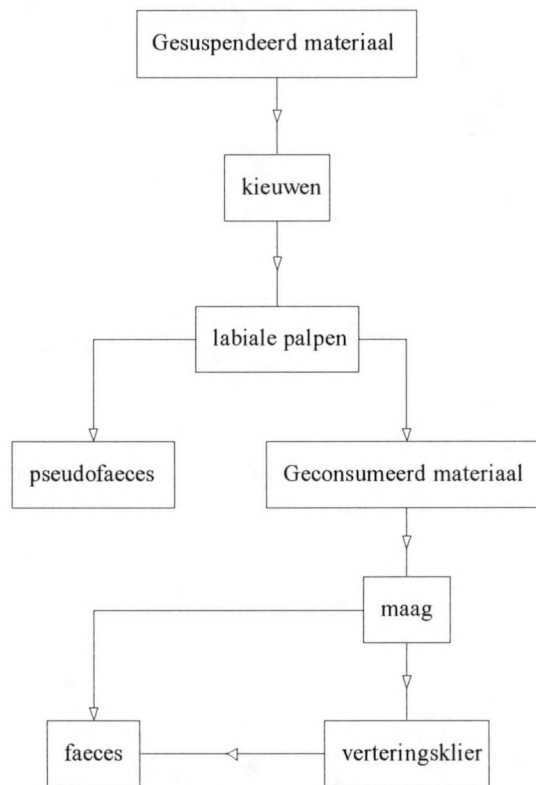
Tenslotte willen we wijzen op de nadelige gevolgen voor de visfauna door het verdwijnen van ondiepe biotopen door sedimentatie. Het moment van storten en de hoeveelheden die worden gestort moeten vooral zodanig gekozen worden dat ophoping van slikken, platen of schorkreken wordt vermeden. Houdt dit in dat men met eb moet storten zodat alle klei naar zee wordt getransporteerd dan kan dit in het slechtste geval enkel verschuivingen teweegbrengen in de visfauna van de monding. Nabij de monding van de Westerschelde komen mariene vissen voor die minder of niet aangepast zijn aan turbiede omstandigheden. In het geval het meest westelijke deel van het estuarium een hogere belasting met SS krijgt, zullen deze soorten wegblijven uit de monding.

De hoeveelheid klei die per keer kan worden gestort, wordt bepaald door de duur waarin de klei in suspensie blijft. Sedimenteert de klei zeer vlug op bepaalde plaatsen of is er een snelle dilutie van het gestorte materiaal dan zal het storten van grote hoeveelheden in één keer weinig directe effecten veroorzaken aangezien acute vissterfte slechts bij zeer hoge concentraties SS zal optreden. Blijft de klei langdurig in suspensie dan valt het aan te bevelen de concentratie SS zo laag mogelijk te houden (maximaal 10% hoger dan de natuurlijk voorkomende concentraties).

3. EFFECTEN VAN VERHOOGDE CONCENTRATIES GESUSPENDEERD SEDIMENT OP BIVALVEN

3.1. Inleiding

Om de effecten van gesuspenderde sedimenten op filtervoeders te kunnen begrijpen, is kennis over het voedingsmechanisme nodig.



Schematische voorstelling van het voedingsmechanisme bij bivalven.

De kieuwen van bivalven brengen een waterstroom teweeg waaruit het gesuspendeerd materiaal wordt gefilterd. Het gefilterd materiaal wordt dan via de voedselgroeve op de kieuwen naar de labiale palpen getransporteerd. De functie van de labiale palpen bestaat in de continue selectie van partikels uit het gefilterde materiaal. De geselecteerde partikels worden ofwel geconsumeerd en dus naar de maag gebracht ofwel uitgescheiden als pseudofaeces. Bij lage concentraties seston wordt nagenoeg al het gefilterd materiaal naar de maag gebracht. Wat niet verteerd kan worden wordt afgescheiden als faeces. Bij stijgende concentraties seston stijgt de consumptiesnelheid. Vanaf een bepaalde, soortspecifieke en grootte afhankelijke, drempelconcentratie is de verteringsklier niet langer in staat om alle geconsumeerde partikels te verteren. Vanaf deze drempelconcentratie selecteren de labiale palpen het materiaal en wordt het overtollig materiaal (vnl. anorganische

partikels) als pseudofaeces uitgescheiden via de sifo's. De consumptiesnelheid wordt dan gelijk aan de maximale consumptiesnelheid onder de drempelconcentratie.

Tweekleppigen kunnen mechanismen aanwenden om het hoofd te bieden aan hoge concentraties gesuspendeerd materiaal: ofwel de eliminatiesnelheid¹ ('clearance rate') verlagen bij stijgende seston concentraties ofwel de productie van pseudofaeces opdrijven. Een reductie in de totale filtratietijd is een derde adaptatie om hoge concentraties particulier materiaal efficiënt te weerstaan (Foster-Smith 1975).

Het verlagen van de eliminatiesnelheid wordt vooral als strategie gebruikt door soorten die voorkomen in habitats met lage turbiditeit. Uitscheiding van hoeveelheden gefilterd materiaal als pseudofaeces boven een bepaalde sestonconcentratie is de strategie die meestal gevolgd wordt door estuariene soorten of soorten die in turbiede waters leven. Beide mechanismen kunnen door eenzelfde soort worden gehanteerd. Het relatief belang hangt hierbij af van de organische samenstelling van het gesuspendeerd materiaal. Kookkels bijvoorbeeld kiezen voor een verhoogde productie van pseudofaeces wanneer de organische inhoud van het seston daalt. Bij een verhoogde seston concentratie met hoge organische inhoud kiezen kookkels voor een verlaging van de eliminatiesnelheid (Iglesias et al. 1992).

Naast de kwantiteit heeft ook de kwaliteit van het seston een sterke invloed op het voedingsmechanisme van filtervoedende bivalven. Afhankelijk van de verhouding organisch particulier materiaal (POM) - anorganisch particulier materiaal (PAM) wijzigen bivalven hun voedingsfysiologie zodanig dat een constante consumptiesnelheid wordt bekomen.

Gedragsveranderingen zoals aanpassingen in de eliminatiesnelheid, consumptiesnelheid en actieve partikelselectie worden geacht adaptieve voordelen te zijn van soorten die in turbiede milieu's voorkomen.

In de literatuur zijn helaas amper gegevens beschikbaar over letale, acute of chronische effect concentraties SS op bivalven. De meeste studies die het effect van gesuspendeerde sedimenten op filtervoedende bivalven bestuderen, blijven binnen de natuurlijk voorkomende concentraties. Men richt zich bijna uitsluitend op de fysiologie (circulatiesnelheid, filtratiesnelheid, zuurstofconsumptie en voedingsefficiëntie) van een soort als antwoord op veranderingen in concentratie gesuspendeerd materiaal enerzijds en in de verhouding organische-anorganische partikels anderzijds.

¹ Om de voedingsactiviteit van filtervoedende bivalven te beschrijven maakt men gebruik van drie parameters : de ventilatiesnelheid (pumping rate), de eliminatiesnelheid (clearance rate) en de filtratiesnelheid (filtration rate).

De ventilatiesnelheid is het volume water dat per tijdseenheid over de kieuwen passeert.

De eliminatiesnelheid is het volume water dat per tijdseenheid ontdaan wordt van partikels van een zekere grootte. Wanneer de kieuwen alle partikels uit het water filteren dan wordt de eliminatiesnelheid gelijk aan de ventilatiesnelheid.

De filtratiesnelheid is de hoeveelheid (gewicht) aan particulier materiaal dat per tijdseenheid uit het water wordt gefilterd. Deze parameter wordt berekend uit de relatie tussen de eliminatiesnelheid en de concentratie seston.

3.2. Effect van een verhoogde concentratie seston op de voeding van bivalven

De meeste studies vermelden een verlaging in de eliminatiesnelheid als effect van een verhoogde hoeveelheid gesuspendeerd materiaal op de voeding van filtervoedende bivalven. De verlaging in eliminatiesnelheid resulteert in een verminderde toevoer van partikels naar de kieuwen en leidt tot een verlaging van het aantal voedselpartikels dat per tijdseenheid naar de maag kan worden getransporteerd. In principe heeft dit dus een vermindering van de voedselopname tot gevolg. De filtratiesnelheid (g/h) stijgt echter bij stijgende concentraties seston om een maximum te bereiken en bij verder stijgende concentraties te dalen. De productie van pseudofaeces kent een gelijkaardig verloop. Het gevolg hiervan is dat de consumptiesnelheid snel een plafondwaarde bereikt die bij stijgende concentraties seston gelijk blijft.

Voor de mossel *Mytilus edulis* vonden Widdows et al. (1979) en Kiørboe et al. (1980) een verlaging van 0.5% voor elke 1 mg/l SS (binnen een range van resp. 0-370 mg/l en 10-56 mg/l). Bricelj & Malouf (1984) stelden een verlaging in de eliminatiesnelheid vast van 1.3% voor elke stijging van 1 mg/l (range 0-40 mg SS/l) bij *Mercenaria mercenaria* (hard clam), een algemene soort in estuaria aan de Amerikaanse oostkust.

Bricelj & Malouf (1984) stelden een verlaagde opname van cellulaire algen vast bij aanwezigheid van gesuspendeerde klei als gevolg van een dalende eliminatiesnelheid en, in mindere mate, van een stijgende productie van pseudofaeces. Deze auteurs rapporteerden ook een inverse relatie tussen de concentratie kleipartikels en de absorptie efficiëntie van organisch materiaal. *Mercenaria mercenaria*, de soort die deze auteurs gebruikten voor hun studie, is dus minder aangepast aan hoge concentraties PAM dan bv. de mossel die als voornaamste reactie pseudofaeces produceert. De mossel regelt vooral de hoeveelheid voedsel dat wordt geconsumeerd eerder dan de hoeveelheid materiaal dat wordt gefilterd (Widdows et al. 1979) en is daarom minder snel onderhevig aan hogere concentraties SS.

Er moet op worden gewezen dat alle studies zich beperken tot de natuurlijk voorkomende concentraties gesuspendeerd materiaal (<300-400mg/l). De literatuur levert dus geen gegevens over het effect van nog hogere concentraties seston op de eliminatiesnelheid of de filtratiesnelheid van bivalven. Ter hoogte van Terneuzen bereikt de concentratie slib maximaal ong. 150 mg/l (Heck et al. 1991).

3.3. Effect van de samenstelling van het seston op de voeding van bivalven

Wanneer kleipartikels in de waterkolom worden gebracht zal dit niet enkel een effect hebben op de totale concentratie particulier materiaal. De voedingswaarde van het aanwezige particuliere materiaal daalt met een toename in de verhouding van sedimentkorrels/organische partikels. Verhoogde concentraties SS 'verdunnen' de hoeveelheid voedsel in de waterkolom voor filtervoeders en beperken dus in principe de beschikbaarheid van het aanwezige organische materiaal.

Bayne et al. (1993) vonden dat mossels (*Mytilus edulis*) een constante consumptiesnelheid aanhielden onafhankelijk van de organische inhoud van het seston. Bij hoge concentraties seston

met laag organisch gehalte verhoogde de filtratiesnelheid en werden meer pseudofaeces geproduceerd. Ondertussen steeg de efficiëntie waarmee het organisch materiaal werd geselecteerd uit het seston. Wanneer het organisch gehalte steeg, daalde ook de selectie efficiëntie waarmee mossels organische partikels uit de waterkolom zeefden. (De gebruikte concentraties seston bleven in deze studie <10mg/l, een concentratie die lager is dan de gemiddelde concentraties in de Westerschelde nabij Terneuzen). Ook Iglesias et al. (1992) hebben deze fysiologische aanpassing aan veranderende seston concentraties en kwaliteit bij kokkels (*Cerastoderma edule*) vastgesteld. Het nettoresultaat van deze aanpassing is dat de dieren de 'verdunding' van het particulier organisch materiaal (POM) door SS compenseren door hun consumptiesnelheid aan te passen aan de beschikbare hoeveelheid POM en niet aan de verhouding POM/PAM (particulair anorganisch materiaal). Dit resulteert uiteindelijk in een stijging van de consumptiesnelheid met ca. 35% tov. een theoretische consumptiesnelheid die enkel op de verhouding POM/PAM zou gebaseerd zijn. De onderliggende mechanismen voor deze fysiologische compensatie zijn nog niet gekend maar veroorzaken wel een relatieve stijging in de consumptiesnelheid op basis van de compositie van het seston.

Ook bij soorten die in milieu's voorkomen met een lage turbiditeit werd dit fenomeen beschreven (MacDonald & Ward 1994). Kwalitatieve karakteristieken van het seston blijken dus voor een aantal soorten belangrijker dan de kwantitatieve om het voedingsproces te sturen.

3.4. Chronische effecten van verhoogde concentraties SS

Grant & Thorpe (1991) stelden de slijkgaper (*Mya arenaria*) bloot aan 100-200mg/l SS voor langere periodes. Na 7 dagen vertoonden de proefdieren een verminderde opening van de kleppen en van de sifo's en een gedeeltelijke terugtrekking van de mantel en sifo's. Na 15 dagen hadden de dieren terug een normaal uiterlijk maar de reactie op mechanische stimuli was sterk gedaald. Deze verminderde reactie op stimuli kan gevolgen hebben voor de graafactiviteit en het terugtrekken van de sifo's tegen predatie. Ook het uiterlijk van de sifo's was sterk gewijzigd: donkerder gekleurd en en bedekt met talrijke uitwassen. Na 30 dagen werden de sifo's sterk verlengd en een wees een gewijzigde externe structuur van het tegument op een verlaagde resistentie voor microbiële infecties.

3.5. Invloed SS op zuurstofopname

Bij bivalven bestaat er een sterke positieve relatie tussen de zuurstofopname en de ventilatiesnelheid. Het oorzakelijk verband is niet gekend. Behoeft een verhoogde ventilatie meer zuurstof of vraagt een verhoogde respiratie een verhoogde waterstroom over de kieuwen?

Verhoogde concentraties SS kunnen leiden tot verlaagde zuurstofbeschikbaarheid want een daling in ventilatiesnelheid vermindert de hoeveelheid zuurstof die langs de kieuwen passeert. De ademhalings efficiëntie moet bij te hoge concentraties zeer snel stijgen wat onhoudbaar is in natuurlijke omstandigheden (Widdows et al. 1979).

Grant & Thorpe (1991) stelden bij de slijkgaper (*Mya arenaria*) na 15 dagen blootstelling aan 100-200mg/l SS een significante daling vast in de respiratiesnelheid. Het gevolg was een verlaagd gewicht na 2 weken door de inhibitie van de voeding en de groei. Een continue stress door SS leidt

dus tot een metabolisme dat enkel nog het onderhoud van het dier kan voorzien (basaal metabolisme).

De respiratiesnelheid bij mossels is volgens Widdows et al. (1979) en Kiørboe et al. (1980) onafhankelijk van de concentratie SS beneden 400 mg/l. Møhlenberg & Kiørboe (1981) stelden hetzelfde fenomeen vast voor de strandschelp (*Spisula subtruncata*).

Acute effecten van SS (bentoniet) op de respiratie van *Dreissena polymorpha* onder verschillende temperaturen werd onderzocht door Alexander et al. (1994). Zuurstofconsumptie was steeds hoger bij lagere turbiditeit terwijl dalingen in zuurstofverbruik door verhoogde concentraties bentoniet steeds sterker waren bij hogere temperaturen. Identieke onderzoeksresultaten werden voor dezelfde soort bekomen door Summers et al. (1996).

Deze laatste auteurs erkennen dat chronische effecten beperkt kunnen zijn omdat een aanpassing aan verhoogde belasting SS kan ontstaan. Acclimatisatie werd bij de mossels *D. polymorpha* en *D. bugensis* waargenomen. De chronische effecten van verhoogde concentraties SS op de respiratie waren lager bij dieren die voordien aan turbied water waren geadopteerd. Of de oorzaak van deze acclimatisatie fysiologisch of anatomisch is, is niet gekend. Zonder acclimatisatie verlagen deze mossels hun eliminatiesnelheid, en daarbij hun respiratie in hogere mate.

3.6. Positieve effecten van SS

Bij totale seston concentraties tussen 5 en 20 mg/l groeiden mossels beter bij aanwezigheid van slib dan bij afwezigheid (Kiørboe et al. 1980, Kiørboe et al. 1981b). In tegenstelling tot alle andere studies waarnaar wordt gerefereerd, rapporteren deze auteurs een verhoging van de eliminatiesnelheid bij verhoogde concentraties slib. Dit positief effect werd wel vastgesteld bij concentraties organisch materiaal (algen) die hoog genoeg waren om het basaal metabolisme te overstijgen en die niet relevant zijn voor estuariene systemen. Ook voor *Spisula subtruncata* (Møhlenberg & Kiørboe 1981), de Amerikaanse oester *Crassostrea virginica* (Urban & Kirchmann 1992), *Mytilus galloprovincialis* (Navarro et al. 1996) en *Crassostrea gigas* (Barillé et al. 1997) werd een positief groeieffect vastgesteld wanneer de dieren water filtreerden met concentraties slib. Urban & Kirchman (1992) wijten het positief effect aan een verlaagd verlies van organisch materiaal via de pseudofaeces. Navarro et al. (1996) en Barillé et al. (1997) verdedigen de hypothese waarbij de absorptie van organisch materiaal dat gebonden is aan de sedimentpartikels de voeding van de bivalven versterkt. Ook het fysisch effect van sedimentpartikels in de maag kan de vertering bevorderen.

3.7. Morfologische adaptaties aan SS

Behalve de reeds eerder beschreven fysiologische adaptaties aan SS (door respiratie en voeding) vertonen bivalven ook morfologische adaptaties. Møhlenberg & Kiørboe (1981) en Payne et al. (1994) vonden een intra- en interspecifieke relatie tussen de selectieefficiëntie en de grootte van de labiale palpen. Theissen (1982) vond eveneens dat mossels die in turbiede wateren leven relatief kleinere kieuwen en grotere labiale palpen hebben dan mossels die in minder turbiede milieu's voorkomen. Essink et al. (1989) demonstreerden zelfs dat deze anatomische karakteristieken zich wijzigen wanneer mossels worden getransfereerd naar milieu's met andere SS regimes.

3.8. Besluit

De effecten van hoge concentraties klei op filtervoedende bivalven kunnen moeilijk worden geëvalueerd wanneer in de literatuur geen gegevens voor handen zijn over letale concentraties of effect concentraties.

De fysiologische en morfologische adaptaties van mossels en kokkels maken het voor deze soorten mogelijk om in turbiede omstandigheden te leven. Wanneer de totale concentratie gesuspendeerde klei gemiddeld genomen niet sterk zal stijgen dan zijn er natuurlijk weinig negatieve effecten te verwachten. Welke extreem hoge concentraties gesuspendeerd klei deze soorten kunnen verdragen op korte en lange termijn blijft voorlopig ongekend. Mossels en kokkels neutraliseren het effect van een natuurlijk verhoogde concentratie SS op efficiënte wijze door de eliminatiesnelheid en de consumptiesnelheid te verhogen, door organisch materiaal gebonden aan het slib te gebruiken en/of door een verbeterde assimilatie van de opgenomen algen (Kiørboe et al. 1981). Het blijft de vraag in hoeverre deze fysiologische aanpassing overleving mogelijk blijft maken onder steeds toenemende concentraties SS.

In sterk turbiede omstandigheden zijn deze obligate filtervoeders zo goed als afwezig. In de Westerschelde ligt hun grens van voorkomen ongeveer bij Hansweert (Ysebaert et al. 1993). Wanneer de kleiconcentraties in het mariene deel zo hoog zouden worden als in het brakke deel kan men dus verwachten dat de populaties kokkels en oesters, en mossels voor zover die voorkomen in de Westerschelde, zullen afnemen in het westelijke deel van de Westerschelde.

Het nonnetje (*Macoma balthica*) en de platte slijkgaper (*Scrobicularia plana*) zullen in minder mate onder stress staan dan de obligate filtervoeders. Beide soorten zijn immers vooral 'deposit feeders' en zullen alleen onder druk komen te staan wanneer de sedimentatie van het gestorte klei te hoog wordt (zie Bijkerk 1985 voor effecten van sedimentatie op bodemfauna).

Door het feit dat het klei gestort zal worden in de diepere gebieden waar weinig bodemfauna aanwezig is, is een direct acuut effect misschien uit te sluiten. Blijven de kleipartikels lang in suspensie en verhogen ze het aandeel PAM in de intergetijden van het mariene deel tot op het niveau van het brakwaterdeel, dan is het niet uitgesloten dat de filtervoeders op die plaatsen zullen verdwijnen.

Verder hadden we graag willen wijzen op het feit dat kleipartikels zeer snel en in belangrijke mate worden gedegrademd door de biologische activiteit van bivalven (Engelhardt & Brockamp 1995). Met de degradatie stijgen de adsorptie eigenschappen van het klei. De excess aan nutriënten in de Westerschelde en de aanwezige pollutanten kunnen op deze manier in verhoogde mate beschikbaar worden gemaakt voor de aquatische biota.

Referenties

- Alexander, J.E. Jr., Thorp, J.H. & Fell, R.D. 1994. Turbidity and temperature effects on oxygen consumption in the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51:179-184.
- Auld, A.H. & Schubel, J.H. 1978. Effects of suspended sediment on fish eggs and larvae: a laboratory assessment. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 6:153-164.
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M. & Razet, D. 1997. Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selection, and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 212:149-172.
- Bayne, B.L., Iglesias, J.I.P., Hawkins, A.J.S., Navarro, E., Heral, M. & Deslous-Paoli, J.M. 1993. Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis*: responses to variations in quantity and organic content of the seston. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 73:813-829.
- Berg, L. & Northcote, T.G. 1985. Changes in territorial, gill-flaring, and feeding behavior in juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) following short-term pulses of suspended sediment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42:1410-1417.
- Bijkerk, R. 1988. Ontsnappen of begraven blijven. De effecten op bodemdieren van een verhoogde sedimentatie als gevolg van baggerwerken. Rapport RWS-DGW, rdd Aquatic Ecosystems. 72pp.
- Blaxter, J.H.S., 1973 Monitoring the vertical movements and light responses of herring and plaice larvae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 53:635-647.
- Boehlert, G.W. & Morgan, J.B. 1985. Turbidity enhances feeding abilities of larval Pacific herring, *Clupea harengus pallasi*. *Hydrobiologia.* 123:161-170.
- Boeije, R.C. 1992. Perspectief voor het Schelde estuarium. Rapport DGW - 92.034.
- Breitburg, D.L. 1988. Effects of turbidity on prey consumption by striped bass larvae. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 117:72-77.
- Bricelj, V.M. & Malouf, R.E. 1984. Influence of algal and suspended sediment concentrations on the feeding physiology of the hard clam *Mercenaria mercenaria*. *Mar. Biol.* 84:155-165.
- Bricelj, V.M. & Malouf, R.E. & de Quillfeldt, C. 1984. Growth of juvenile *Mercenaria mercenaria* and the effect of resuspended bottom sediments. *Mar. Biol.* 84:167-173.
- Bruton, M.H. 1985. The effects of suspensoids on fish. *Hydrobiologia* 152:221-241.
- Cattrijsse, A., Dankwa, H.R. & Mees, J. in press. Estuarine salt marsh creeks as nursery areas for postlarval brown shrimp *Crangon crangon*. *J. Sea Res.*
- Chesney, E.J. 1989. Estimating the food requirements of striped bass larvae *Morone saxatilis*: effects of light, turbidity and turbulence. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 53:191-200.
- Chiasson, A. 1993. The effect of suspended sediments on ninespine stickleback, *Pungitius pungitius*, and golden shiner, *Notemigonus crysoleucas*, in a current of varying velocity. *Env. Biol. Fishes.* 37:283-295.

Coombs, S.H., Robins, D.B., Conway, D.V.P., Halliday, N.C. & Pomroy, A.J. 1994. Suspended particulates in the Irish Sea and feeding conditions for fish larvae. *Mar. Biol.* 118:7-15.

Craig, J.F. & Babaluk, J.A. 1989. Relationship of condition of Walleye (*Stizostedion vitreum*) and Northern Pike (*Esox lucius*) to water clarity, with special reference to Dauphin Lake, Manitoba. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46:1581-1586.

Crouse, M.R., Callahan, C.A. & Malueg, K.W. 1981. Effects of fine sediments on growth of juvenile coho salmon in laboratory streams. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110:281-286.

Cuker, B.E. 1993. Suspended clays alter trophic interactions in the plankton. *Ecology* 74:944-953.

Cyrus, D.P. & Blaber, S.J.M. 1987a. The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 1. Field studies at Lake St. Lucia on the southeastern coast of Africa. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 109:53-70.

Cyrus, D.P. & Blaber, S.J.M. 1987b. The influence of turbidity on juvenile marine fishes in estuaries. Part 2. Laboratory studies, comparisons with field data and conclusions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 109:71-91.

Cyrus, D.P. & Blaber, S.J.M. 1992. Turbidity and salinity in a tropical northern Australian estuary and their influence on fish distribution. *Est. Coast. Shelf Sci.* 35:545-563.

Diehl, S. 1988. Foraging efficiency of three freshwater fishes : effects of structural complexity and light. *Oikos*. 53:207-214.

Engelhardt, H.J. & Brockamp, O. 1995. Biodegradation of clay minerals: laboratory experiments and results from Wadden Sea tidal flat sediments. *Sedimentology* 42:947-955.

Essink, K., Tydeman, P., De Koning, F. & Kleef, H.F. 1989. On the adaptation of the mussel *Mytilus edulis* L. to different environmental suspended matter concentrations. Proc. 21st. Eur. Mar. Biol. Symp., Gdansk 1986, pp. 41-51.

Foster-Smith, R.L. 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* (L.), *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pallustris* (Montagu). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1-22.

Gardner, M.B. 1981. Ecology Mechanisms of size selectivity by planktivorous fish: test of hypotheses. *Ecology* 62:571-578.

Graham, J.J. 1972. Retention of larval herring within the Sheepscot Estuary of Maine. *Fish. Bull. U.S.* 70:299-305.

Grant, J. & Thorpe, B. 1991. Effects of suspended sediment on growth, respiration, and excretion of the soft-shell clam (*Mya arenaria*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48:1285-1292.

Greycay, P.A. & Targett, T.E. 1996. Effects of turbidity, light level and prey concentration on feeding of juvenile weakfish *Cynoscion regalis*. *Mar. Ecol. Progr. Series.* 131:11-16.

Gregory, R.S. 1993. Effect of turbidity on the predator avoidance behaviour of juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50:241-246.

- Gregory, R.S. & Northcote, T.G. 1993. Surface, planctonic, and benthic foraging by juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in turbid laboratory conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50:233-240.
- Gregory, R.S. & Levings, C.D. 1996. The effects of turbidity and vegetation on the risk of juvenile salmonids, *Oncorhynchus* spp., to predation by adult cutthroat trout, *O. clarkii*. *Env. Biol. Fishes.* 47:279-288.
- Hart, R.C. 1991. Food and suspended sediment influences on the naupliar and copepodid durations of freshwater copepods: comparative studies on *Tropodiatomus* and *Metadiaptomus*. *J. Plankton Res.* 13:645-660.
- Hart, R.C. 1992. Experimental studeis of food and suspended sediment effects on growth and reproduction of six planktonic cladocerans. *J. Plankton Res.* 14:1425-1448.
- Hayes, J.W., Rutledge, M.J., Chisnall, B.L. & Ward, F.J. 1992. Effects of elevated turbidity on shallow lake fish communities. *Env. Biol. Fishes.* 35:149-168.
- Hostens, K., Mees, J., Beyst, B. & Cattrijsse, A. 1996. Het vis- en garnaalbestand in de Westerschelde: soortensamenstelling, ruimtelijke verspreiding en seizoenaliteit (periode 1988-1992). Universiteit Gent, 106pp.
- Iglesias, J.I.P., Navarro, E., Alvarez Jorna, P. & Armentia, I. 1992. Feeding, particle selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentration and quality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 162:177-198.
- Johnston, D.D. & Wildish, D.J. 1982. Effect of suspended sediment no feeding by larval herring (*Clupea harengus* L.) *Bull. Environ. Contamin. Tox.* 29:261-267.
- Kjørboe, T., Møhlenberg, F. & Nøhr, O. 1980. Feeding, particle selection and carbon absorption in *Mytilus edulis* in different mixures of algae and resuspende bottom material. *Ophelia* 19:193-205.
- Kjørboe, T., Frantsen, E., Jensen, C. & Sorenson, E. 1981a. Effects of suspended sediment on development and hatching of herring (*Clupea harengus*) eggs. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 13:107-111.
- Kjørboe, T., Møhlenberg, F. & Nøhr, O. 1981b. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 61:283-288.
- Kirk, K.L. 1991a. Suspended clays reduces *Daphnia* feeding rate: behavioural mechanisms. *Freshw. Biol.* 25:357-365.
- Kirk, K.L. 1991b. Inorganic particles alter competition in grazing plankton: the role of selective feeding. *Ecology* 72:915-923.
- Kirk, K.L. 1992. Effects of suspended caly on *Daphnia* body growth and fitness. *Freshw. Biol.* 28:103-109.
- MacDonald, B.A. & Ward, J.E. 1994. Variation in food quality and particle selectivity in the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Mollusca: Bivalvia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 108:251-264.

- Marchand J. 1993. The influence of seasonal salinity and turbidity maximum variations on the nursery function of the Loire estuary (France). *Neth. J. Aquatic Ecol.* 27 (2-4):427-436.
- Martens, D.W. & Servizi, J.A. 1993. Suspended sediment particles inside gills and spleens of juvenile Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50:586-590.
- McLeay, D.J., Birtwell, I.K., Hartman, G.F. & Ennis, G.L. 1987. Responses of Arctic Grayling (*Thymallus arcticus*) to acute and prolonged exposure to Yukon Placer mining sediment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44:658-673.
- Minello, T.J., Zimmerman, R.J. & Martinez, E.X. 1987. Fish predation on juvenile brown shrimp, *Penaeus aztecus* Ives: effects of turbidity and substratum on predation rates. *Fish. Bull. U.S.* 85:59-70.
- Miner, J.G. & Stein, R.A. 1993. Interactive influence of turbidity and light on larval bluegill (*Lepomis macrochirus*) foraging. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50:781-788.
- Møhlenberg, F. & Kjørboe, T. 1981. Growth and energetics in *Spisula subtruncata* (Da Costa) and the effect of suspended bottom material. *Ophelia* 20:79-90.
- Navarro, E., Iglesias, J.I.P., Pérez Camacho, A. & Labarta, U. 1996. The effects of diets of phytoplankton and suspended bottom material on feeding and absorption of raft mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lmk). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 198:175-189.
- Payne, B.S., Jin Lei, Miller, A.C. & Hubertz, E.D. 1994. Adaptive variation in palp and gill size of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and asian clam (*Corbicula fluminea*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52:1130-1134.
- Rijnsdorp, A.D., Van Stralen, M. & Van Der Veer, H.W. 1985. Selective tidal transport of North Sea plaice larvae *Pleuronectes platessa* in coastal nursery areas. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 114:461-470.
- Rodríguez, M.A. & Lewis, W.M. Jr. 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs.* 67(1):109-128.
- Servizi, J.A. & Martens, D.W. 1991. Effect of temperature, season, and fish size on acute lethality of suspended sediments to Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48:493-497.
- Servizi, J.A. & Martens, D.W. 1992. Sublethal responses of Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) to suspended sediments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49:1389-1395.
- Summers, R.B., Thorp, J.H., Alexander, J.E. Jr. & Fell, R.D. 1996. Respiratory adjustment of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) in response to chronic turbidity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53:1626-1631.
- Swenson, W.A. & Matson, M.L. 1976. Influence of turbidity on survival, growth and distribution of larval lake herring (*Corgonus artedii*). *Trans. Amer. Fish. Soc.* 105:541-545.
- Theissen, B.F. 1982. Variation in size of gills, labial palps and adductor muscle in *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from Danish waters. *Ophelia* 21:49-63.
- Urban, E.R. Jr. & Kirchman, D.L. 1992. Effect of kaolinite clay on the feeding activity of the eastern oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 160:47-60.

Van Eck, G.T.M., De Pauw, N., Van Den Langenbergh, M. & Verreet, G. 1991. Emissies, gehalten, gedrag en effecten van (micro)verontreinigingen in het stroomgebied van de Schelde en Schelde-estuarium Water 60:164-181.

Vinyard, G.L. & O'Brien, W.J. 1976. Effects of light and turbidity on the reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*). J. Fish. Res. Board Can. 33:2845-2849.

Ward, J.E. & MacDonald, B.A. 1996. Pre-ingestive feeding behaviors of two sub-tropical bivalves (*Pinctada imbricata* and *Arca zebra*) : responses to an acute increase in suspended sediment concentration. Bull. Mar. Sci. 59:417-432.

Weinstein, M.P., Weiss, S.L., Hodson, R.G. & Gerry, L.R. 1980. Retention of three taxa of postlarval fishes in an intensively flushed tidal estuary, Cape Fear River, North Carolina. Fish. Bull. U.S. 78:419-436.

Widdows, J. 1978. Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 58:109-124.

Widdows, J., Fieth, P. & Worrall, C.M. 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 50:195-207.

Ysebaert, T. Meire, P., Maes, D. & Buijs, J. 1993. The benthic macrofauna along the estuarine gradient of the Schelde estuary. Neth. J. Aquat. Ecol. 27:327-341.

