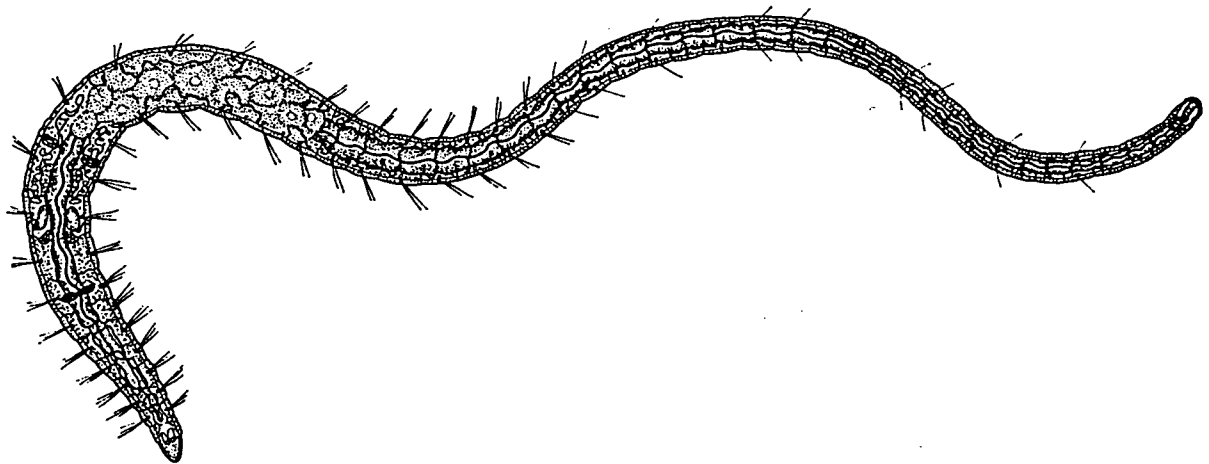


Benthische fauna van de Zeeschelde: ruimtelijke distributie en eerste resultaten temporele patronen, verticale distributie en impact Oligochaeten op ecosysteem.

J. Seys^{1,2}, M. Vincx¹ & P. Meire²

¹*Universiteit Gent, Departement Morfologie, Systematiek en Ecologie, Mariene Biologie Sectie, K.L.Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent, België*

²*Instituut voor Natuurbehoud, Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap
Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel, België*



November 1997

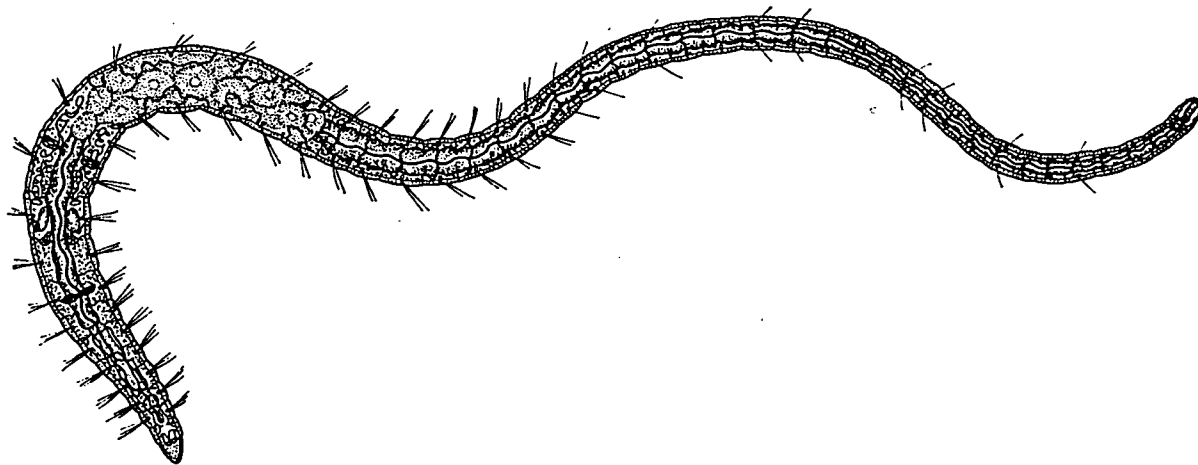
13072

Benthische fauna van de Zeeschelde: ruimtelijke distributie en eerste resultaten temporele patronen, verticale distributie en impact Oligochaeten op ecosysteem.

J. Seys^{1,2}, M. Vincx¹ & P. Meire²

¹*Universiteit Gent, Departement Morfologie, Systematiek en Ecologie, Mariene Biologie Sectie, K.L.Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent, België*

²*Instituut voor Natuurbehoud, Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap
Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel, België*



November 1997

ALGEMENE MILIEU IMPACTSTUDIE

SIGMAPLAN (AMIS)

Onderzoek Milieu-Effecten Sigmaplan

OMES

Partim: Benthos

Tussentijds rapport november 1997

Inhoudsopgave

Samenvatting.....	2
Summary.....	4
Inleiding.....	5
Materiaal en methode.....	5
<i>Benthosstalen</i>	5
<i>Omgevingsvariabelen</i>	8
<i>Studiegebied</i>	10
<i>Dataverwerking</i>	12
Resultaten.....	13
<i>Ruimtelijke verspreiding</i>	13
1. <i>Benthos algemeen</i>	13
2. <i>Oligochaeta</i>	18
<i>Soortenspectrum</i>	18
<i>Frequentie van voorkomen</i>	19
<i>Totale densiteit en biomassa</i>	19
<i>Belang 250 µm- en 1 mm fractie</i>	21
<i>Relatie met omgevingsvariabelen</i>	21
<i>Populatie-opbouw</i>	23
<i>Epizoische organismen</i>	24
<i>Regeneratie</i>	24
<i>Verticale distributie in de bodem</i>	26
<i>Temporele patronen</i>	27
Discussie.....	29
<i>Benthos soortensamenstelling</i>	29
<i>Massa-populaties en trofische rol</i>	31
<i>De Zeeschelde nu en in de toekomst</i>	33
<i>Impact Oligochaeta op Zeeschelde ecosysteem</i>	35
Dankbetuiging.....	36
Referenties.....	37
Lijst figuren en tabellen.....	41

Samenvatting

Gedurende het afgelopen werkjaar werd alle aandacht gericht op de studie van de ruimtelijke distributie van benthische organismen, met nadruk op Oligochaeta, in de Zeeschelde (en Durme, Rupel). Daartoe werden de stalen van 143 stations verdeeld over 35 transecten, genomen in september-oktober 1996 volledig verwerkt. Het luik ruimtelijke distributie wordt verder aangevuld met preliminaire resultaten over temporele patronen, verticale distributie in de bodem en de (potentiële) rol van oligochaeten in het systeem, en met een evaluatie/discussie van de huidige/potentieel toekomstige toestand van het benthos in de Zeeschelde.

De benthische fauna, weerhouden op een zeef van 250µm, wordt in hoge mate gedomineerd door Oligochaeta. In het β-mesohalinicum tussen de Belgisch-Nederlandse grens en Antwerpen zijn ze codominant (0-30% van totale densiteit subtidaal, 60-90% intertidaal) naast andere taxa - met als belangrijkste de Polychaeta, Amphipoda en Mollusca - , in het zoetwatergetijdegebied zijn Oligochaeta de enige dominante benthische groep (> 95 %).

De oligohaline zone tussen de Rupelmonding en Antwerpen, samenvallend met de maximum turbiditeitszone, is zeer sterk verarmd met enkel zeer lage aantallen oligochaeten (de zoetwatersoorten *Limnodrilus hoffmeisteri* en *Tubifex tubifex* en de euryhaline *Paranais litoralis*) en polychaeten (*Boccardia redeki*). De oligochaete fauna van het β-mesohalinicum bestaat uit twee brakwater tubificiden *Heterochaeta costata* en *Tubificoides heterochaetus*, de euryhaline naidide *P. litoralis* en de zoetwatersoort *L. hoffmeisteri*, die gevonden werd tot aan het Boerenschans. Totale densiteiten hier zijn veel lager dan in het zoetwatergedeelte (gemiddeld: ca. 20.000.m⁻²) en nemen toe naarmate de expositie groter wordt. Ook de meeste niet-Oligochaeta zijn veel talrijker op de slikken dan in de geulen, met uitzondering van een aantal (vooral hardsubstraatbewonende) organismen zoals *Nereis succinea*, *Balanus improvisus*, *Polydora ligni* en *B. redeki*. In het zoetwatergetijdegebied komen zeer dense populaties tubificiden voor met piek densiteiten van bijna 3.10⁶.m⁻² en maximale biomassa's van 25,7 g asvrij drooggewicht.m⁻². Deze "matten" oligochaeten worden voornamelijk gevormd door de euryoeke soorten *L. hoffmeisteri* en *T. tubifex*, aangevuld met lagere aantallen *L. claparèdeianus*, *L. udekemianus* en *L. profundicola*. Deze laatste drie soorten worden relatief belangrijker tussen Gent en Dendermonde, waar de zuurstofcondities iets beter zijn. Hier werden ook individuen van de soorten *Dero digitata*, *Spirosperma ferox* en *Potamothrix bavaricus* aangetroffen, wat de totale soortenrijkdom aan oligochaeten in de Zeeschelde op 12 brengt (= inclusief één Enchytraeidae in de Durme).

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

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

De oligochaeten in de intertidale slikken zitten overwegend in de bovenste 7 cm van het sediment (>90% in september). De diepte waarop de koppen werden aangetroffen blijkt direct gerelateerd aan de lengte van de worm, met de grotere (volwassen) individuen tussen de 3-7 cm diepte, en de onvolwassen exemplaren ondieper (0-5 cm). Cocons worden afgelegd t.h.v. de laag met maximale dichtheid van adulte exemplaren en pas uitgeslopen juvenielen vinden we in de omgeving van de cocons of in de bovenste centimeter van de bodem.

Vorticellidae werden aangetroffen op de staarten van zoetwater-oligochaeten, met lagere bezettingspercentages in de zuurstofarmste zone (< 0,5% in compt. 14-17, vergeleken met 4-9% in compt. 18-19). Grotere wormen hebben hogere bezettingspercentages.

Preliminair resultaten naar het temporeel verloop van oligochaete-populaties in de Zeeschelde geven aan dat de massale aantallen zich pas ontwikkelen vanaf juni, met een piek in september/oktober en dat de populaties daarna zeer snel ineenstorten met in december nog slechts een zesde van het aantal vastgesteld in oktober. De mogelijke oorzaken van deze populatie-crash worden besproken, met nadruk op de potentiële rol van oligochaeten als voedsel voor tienduizenden watervogels. De zeer snelle recolonisatie van deze wormen na een periode van strenge vorst in december 1996 - januari 1997 wordt in verband gebracht met hun dispersievermogen.

Predatie door vissen wordt gesuggereerd a.d.h.v. toenemende percentages wormen met geregenereerde staarten naar de Belgisch-Nederlandse grens toe. Deze "tail-cropping" blijkt soortspecifiek en groottegebonden.

Tenslotte wordt oppervlakkig ingegaan op mogelijke wijzigingen in de benthische gemeenschappen bij verbeteringen in de zuurstofhuishouding en verminderingen van de organische input in het systeem. In het zoetwatergetijdgebied verwachten we een toename in het aantal soorten Oligochaeta, het opkomen van andere zoetwatertaxa (o.a. Chironomiden, *Pisidium*) en het verminderen van de productiviteit van de oligochaeten. In de oligohaliene zone, nu nagenoeg azoïsch voornamelijk o.i.v. zuurstofgebrek, liggen potenties voor de ontwikkeling van benthische gemeenschappen met vertegenwoordigers zowel uit het zoet als het brakke deel.

Summary

The benthic fauna of the polluted, Belgian part of the Schelde estuary, the Zeeschelde, was studied in detail during a sampling campaign in September-October 1996 at 143 stations along 35 transects. Of all organisms retained on a 250 μ m mesh-size, Oligochaeta were codominant in the mesohaline part and the only dominant group in the tidal freshwater part. The oligochaete fauna of the β -mesohaline zone consists of two brackish water tubificids (*Heterochaeta costata*, *Tubificoides heterochaetus*), the euryhaline naidid *Paranais litoralis* and the freshwater species *Limnodrilus hoffmeisteri* penetrating as far as Boerenschans (10 km downstream Antwerpen). Abundance here is rather low with numbers increasing with exposure. The oligohaline part, that coincides with the maximum turbidity zone, is extremely poor in benthos due to a high physical, chemical and biological stress, with only very low numbers of *L.hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex* and *P.litoralis*. In the tidal freshwater section mass populations of the tubificids *L.hoffmeisteri* and *T.tubifex* occur (peak densities of almost 3.10⁶ ind.m⁻², maximum biomass: 25.7 g ADW.m⁻²) with lower numbers of *L.claparedeianus*, *L.uddekemianus* and *L.profundicola* mainly in the part of the Zeeschelde close to Gent, where better oxygen conditions are found. Oligochaetes are more abundant in finer sediments, resulting in a clear vertical gradient with low mean values in the deeper subtidal coarse sediments and highest numbers high intertidally where fluid muds sedimentate. In comparison with *L.hoffmeisteri*, *T.tubifex* was found to be relatively more abundant in the finest sediments.

The oligochaetes in intertidal flats are concentrated in the top 7 cm of the sediment (>90 % in September). The heads are found at depths directly related to the length of the worms, with bigger specimens (mostly adults) in the 3-7 cm section and the immatures generally spoken more shallow (0-5 cm). Cocoons are deposited in the layer of maximal adult density and newly hatched juveniles are found in the neighbourhood of the cocoons or in the top centimeter. Vorticellidae are more common on tails of freshwater oligochaetes in the oxygen-enriched part (4-9%) than in the oxygen-deficient zone (< 0.5%).

Preliminary results on the temporal pattern in oligochaete distribution in the Zeeschelde indicate that mass populations start to materialize from June onwards with peak numbers in September/October. Then populations collapse quickly with in December only one sixth of the abundance found in October. Possible explanations for this population-crash are discussed, including the potential role of oligochaetes as food for overwintering ducks. The very quick recolonisation by oligochaetes after a period of severe winter weather in December 1996 - January 1997 is linked to the relatively high numbers of oligochaetes counted in planctonic samples.

Regeneration rates, being considered as a suitable measure of predation pressure by fish, increase with salinity and size of the worms and are highly specific.

Finally, results on the spatial distribution of oligochaetes in the Zeeschelde are compared to other estuarine systems, and potentials for recovery of species-rich communities after improvement of the water quality are discussed.

Inleiding

Dit rapport bevat de resultaten van het tweede werkjaar in het kader van het OMES-project partim "benthos" uitgevoerd aan de Universiteit Gent (Prof.M. Vincx) in samenwerking met het Instituut voor Natuurbehoud (Prof.P.Meire). Veel van de hier voorgestelde data maakten reeds deel uit van een presentatie die werd verzorgd op het 7de Internationaal Symposium voor Aquatische Oligochaeten (Presque Isle, Maine, USA) van 18-22 augustus 1997. De resultaten rond ruimtelijke verspreiding en regeneratie, alsook de discussie i.v.m. toekomst van het Zeeschelde benthos en de (potentiele) impact op het systeem werden in beknopte versie opgestuurd voor publicatie in de proceedings, die binnen het jaar zullen verschijnen in een apart volume van *Hydrobiologia*.

De planning voor de periode november 1997 - juli 1998 behelst de uitwerking op soortsniveau van de maandelijks genomen stalen op vier vaste stations (*Groot Buitenschoor*: intertidaal; *Ballooi*: intertidaal; *Mariekerke*: ondiep subtidaal; *Appels*: intertidaal), inclusief de detaillering van de verticale distributies in de bodem. Verder wordt ook de mogelijkheid om een experiment op te zetten naar het effect van de aanwezigheid van oligochaeten op de stabiliteit en erosiebestendigheid van zoetwaterslik bestudeerd. Tevens zal verder aandacht worden besteed aan de (potentiele) trofische rol van oligochaeten voor vogels en vissen, ten dele via publicaties van reeds beschikbare data.

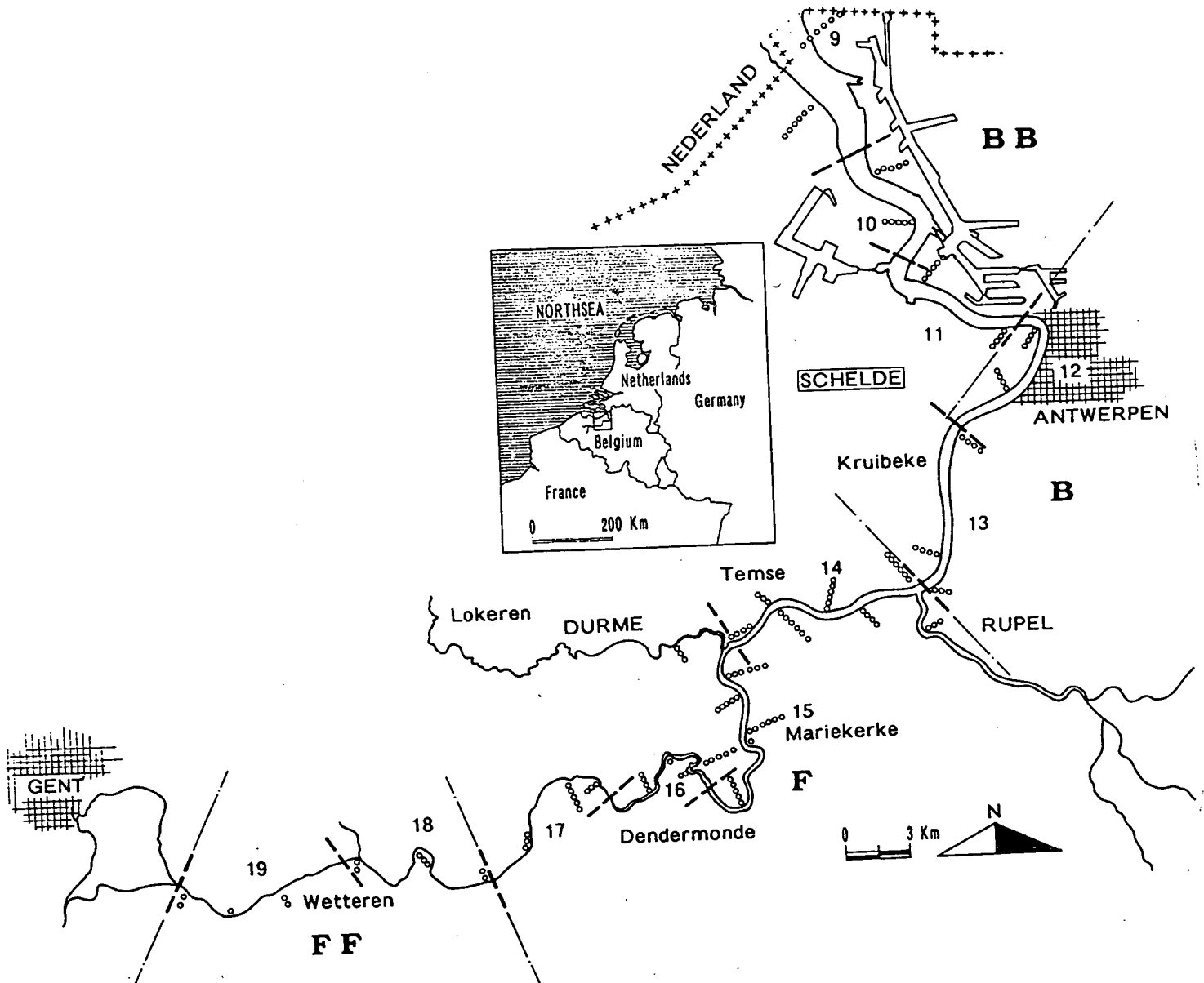
Materiaal en methode

Alle resultaten in dit rapport, uitgezonderd die betreffende het temporeel verloop van de oligochaete-populaties, komen voort uit een bemonsteringscampagne die plaatsgreep tussen 2 september en 8 oktober 1996. Hierbij werden 143 stations bemonsterd verdeeld over 35 transecten, op hun beurt min of meer gelijkmatig verdeeld over de verschillende compartimenten van het ecosysteemmodel (Fig. 1).

Benthosstalen

Per station werden 3 replica's genomen met een PVC-steekbuis diameter 3,5 cm (oppervlakte: 10 cm²), waarvan één replica verder werd verwerkt. Op begaanbare slikken werden de monsters rechtstreeks op het slik genomen, ondiep subtidaal en moeilijk begaanbare slikken werden bemonsterd m.b.v. een uitschuifbare metalen buis, met daarop een steekbuis gemonteerd (bediend vanop een zodiac of ander vaartuig), of bij hoog water m.b.v. een Van Veen happer (waaruit deelstalen werden genomen). Andere subtidaal stations werden bemonsterd met dezelfde Van Veen happer (vanaf de "Scaldis") of met een Reineck box-corer (vanaf de "Veeremans").

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



Bij aankomst in het lab werden de monsters zo snel mogelijk levend opgezeefd op twee maaswijdtes: 250µm en 1 mm en de fracties afzonderlijk gestockeerd na fixatie met 4% formaline. Vervolgens werd alle materiaal getrieerd onder een binoculaire loupe (Leica M10) en geteld. De niet-oligochaeten werden terstond gedetermineerd, de oligochaeten werden verder verwerkt volgens een nieuw ontwikkeld procédé - in een poging om de voordelen van verschillende bestaande technieken te kunnen benutten. Uit de 1 mm en 250 µm-fractie worden een maximum van 100, respectievelijk 50 exemplaren ad random gekozen en overgebracht in ethanol 70%. Daarna worden de dieren gedurende enkele minuten gekleurd met een paracarmine-oplossing, gevolgd door een differentiatie (wegwassen overmatige kleuring) met een mengsel ethanol/HCl. Via een aantal - hier niet verder toegelichte - tussenstappen (om krimpen te vermijden) worden de wormen vervolgens overgebracht in glycerine en gedurende een nacht bij 70° verwarmd. Op die manier blijft zowel de paracarmine kleuring behouden en worden de chitineuze structuren (peniskokers) goed zichtbaar. De dieren worden dan in dunne (en dus omkeerbare) preparaten gebracht in een glycerine medium omgeven door een paraffine ring. De zo bekomen preparaten blijken in de praktijk lang tot zeer lang houdbaar zonder verlies van kwaliteit, kunnen indien dit nodig zou blijken heropend worden, en de behandeling van de wormen - zowel de macrobenthische als de meiobenthische vertegenwoordigers - laat zowel een gedegen identificatie als een differentiatie van verschillende levensstadia toe.

Alle oligochaeten, met uitzondering van één enkel exemplaar behorende tot de familie van de Enchytraeidae, werden gedetermineerd tot op soortsniveau. Ook de onvolwassen tubificiden, die vaak meer dan 80% van het totaal aantal individuen uitmaken en in vele studies niet verder worden gecatalogeerd dan "tubificide met/zonder haarsetae", werden op naam gebracht door een minutieuze inspectie van de morfologie van de setae (na determinatie adulte exemplaren en studie van de borstels bij deze). Dit bleek slechts mogelijk vermits we in de Zeeschelde te doen hebben met een zeer sterk verarmd systeem wat soortenaantal betreft. Van alle exemplaren werd de breedte van het vijfde segment gemeten en het reproductieve stadium bepaald volgens:

1. juveniel	= pas uitgeslopen jonge wormpjes met een nog vaalwitte kleur en onvolledig gevormde borstels
2. onvolwassen	= "uitgekleurd" maar nog geen volwassen structuren
3. adult	= met peniskoker
4. reproductief actief	= met eieren in ovisac en/of spermatozeugmata in spermatheca(e)

Vanwege problemen met het onderscheid tussen post-adulte en immature exemplaren, werden beide groepen samengenomen in de categorie "onvolwassen".

Tenslotte werd bij alle volledige wormen genoteerd of ze bezet waren met epizoische Vorticellidae en of ze een geregenereerde staart hadden.

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

Biomassa van de Oligochaeta werd bepaald a.d.h.v. een regressie tussen de breedte van het vijfde segment en het asvrij drooggewicht. Deze regressie werd opgesteld door 150 exemplaren van *Limnodrilus* sp. en 20 exemplaren *T.tubifex* te verdelen over tien breedteklassen en vervolgens te drogen bij 60°C (tot constant gewicht), te wegen op een microbalans, te verassen (gedurende 2h bij 550°C) en opnieuw te wegen, wat het ADW oplevert. Vermits de resultaten voor beide soorten niet noemenswaardig verschilden werden de data gepooled met als resultaat ($R^2=0.96$; $N=10$; $p < 0.01$):

$$\text{ADW} = \text{antiln}((10.84256 * \text{width}) - 7.62636)$$

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

Omgevingsvariabelen

Data m.b.t. saliniteit, zuurstofverzadiging en BOD waterkolom per compartiment werden geëxtraheerd uit de database verkregen tijdens de maandelijkse monitoring campagnes op de Zeeschelde (ter beschikking gesteld door S. Van Damme). Hoogtes en dieptes van de bemonsterde stations werden deels rechtstreeks opgemeten m.b.v. een theodoliet, deels berekend a.d.h.v. een vergelijking van tijhoogtes op specifieke plaatsen en tijdstippen (geleverd door Ir. Taverniers en Ir. Wouters van de Afdeling Maritieme Schelde - AWZ) met exacte overstromingstijdstippen of tijdstippen/dieptes t.o.v. het wateroppervlak verkregen in het veld. De bemonsterde 143 stations werden zo gekozen dat ze de volledige diepterange bestreken, gaande van net onder de schorrierand tot maximale dieptes van ca. -5 m TAW meest stroomopwaarts tot -25 m TAW nabij de Belgisch-Nederlandse grens. Voor verdere analyse werden de dieptes ingedeeld in zes klassen:

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

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

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

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

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

Zeven stations waarvan de sedimentstalen verloren gingen op het K.B.I.N. werden in deze klassen gerangschikt op basis van de macroscopische, visuele beschrijving zoals uitgevoerd tijdens de bemonsteringen (en afgewogen t.o.v. de beschrijvingen en effectieve metingen van de andere stations).

Het % slib werd gedefinieerd als het volume% < 38 µm.

De bemonsterde stations bestreken het volledige scala aan sedimenttypes, met voornamelijk zeer fijne "fluid muds" in de hoge, intertidale zones van het zoetwatergetijdegebied en gradueel grover wordende en meer gedifferentieerde sedimenten naar de geulen toe (Tab. 1). In de brakwaterzone waren de bemonsterde subtidale stations gemiddeld grover qua sediment dan in dezelfde strata in het zoetwaterdeel.

Tabel 1. Sedimentkarakteristieken van de stations per dieptestratum zoals bemonsterd tijdens de ruimtelijke campagne "benthos" in september/oktober 1996 (opgesplitst in het zoete deel = tot en met Rupelmonding, en het brakke). Mkgr: mediane korrelgrootte; Slib%: volume% < 38 µm; OC: % tot. organische C.

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

Studiegebied

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

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

Zoetwaterdeel	Melle-Rupelmonding	ca 63 km
Oligohalanicum	Rupelmonding-Antwerpen	ca 18 km
β-Mesohalanicum	Antwerpen-B/NL grens	ca 24 km

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

Tabel 2. Karakteristieken van het Zeeschelde studiegebied opgedeeld in de tien OMES-compartimenten (compartiment 9 aan Belgisch-Nederlandse grens, compartiment 19 tot Melle), bemonsterd in september/oktober 1996. Data van saliniteit, O_2 verzadiging en BOD zijn afgeleid van de maandelijkse meetcampagnes op de Zeeschelde, periode december 1995 - november 1996. Maxima en minima zijn hoogste, respectievelijk laagst gemeten maandwaarden in de genoemde periode.

Compartiment	Saliniteit (psu)	O_2 verzadiging (%)	BOD ($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$)	Monster diepte (m TAW)	Gemiddelde tij-amplitude (m)	Mediane korrelgrootte (μm)	Fractie $<38\mu\text{m}$ (%)
	min -max	min-max	min-max	min-max		min-max	min-max
9	9.8 - 15.2	27 - 89	3 - 14	-21.0 + 4.5	4.8	19 250	2 65
10	7.2 - 14.3	7 - 82	2 - 13	-15.0 + 3.8	4.9	38 342	2 50
11	2.5 - 11.9	5 - 63	3 - 17	-12.2 + 3.2	5.0	1 289	4 73
12	0.7 - 10.3	4 - 48	4 - 24	-15.0 + 2.4	5.0	10 750	0 81
13	0.2 - 6.1	2 - 22	5 - 25	-10.2 + 2.4	5.1	9 550	0 85
14	0.2 - 2.0	1 - 38	6 - 30	-7.1 + 4.5	5.1	9 550	0 79
15	0.2 - 0.5	5 - 51	9 - 24	-10.1 + 4.3	4.9	10 800	0 81
16	≤ 0.2	3 - 54	13 - 32	-6.8 + 2.3	4.3	18 800	0 71
17	≤ 0.2	2 - 55	8 - 37	-4.5 + 4.7	3.4	13 274	3 67
18	≤ 0.2	5 - 54	11 - 36	-3.8 + 2.5	2.7	18 487	4 70
19	≤ 0.2	6 - 54	9 - 35	-2.6 - 0.8	2.3	1 260	2 80

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

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

Dataverwerking

Voor de beschrijving van biotische en abiotische variabelen binnen het systeem, wordt zoveel mogelijk gewerkt met de indeling in compartimenten (zoals voorzien door het ecosysteemmodel). Waar onvoldoende data voorhanden waren werd de Zeeschelde opgedeeld in vier grote blokken:

FF = zoetwaterdeel met relatief betere zuurstofcondities (cmpt. 18 & 19)

F = zoetwaterdeel stroomafwaarts (cmpt. 17, 16, 15 & 14)

B = oligohaline zone, met slechte zuurstofcondities (cmpt. 12 & 13)

BB = mesohaline zone, met betere zuurstofcondities (cmpt. 11, 10 & 9)

Alle statistische analyses werden uitgevoerd met het STATISTICA-pakket (StatSoft, 1995). Omwille van de beperkte soortensamenstelling en de duidelijk naar voor komende gradienten werd afgezien van enige vorm van multivariate analyse. Een multiple regressie op de densiteitsdata werd uitgevoerd na een zorgvuldige selectie van een set omgevingsvariabelen die onderling niet al te sterk gecorreleerd bleken ($R^2_{adj} < 0.250$).

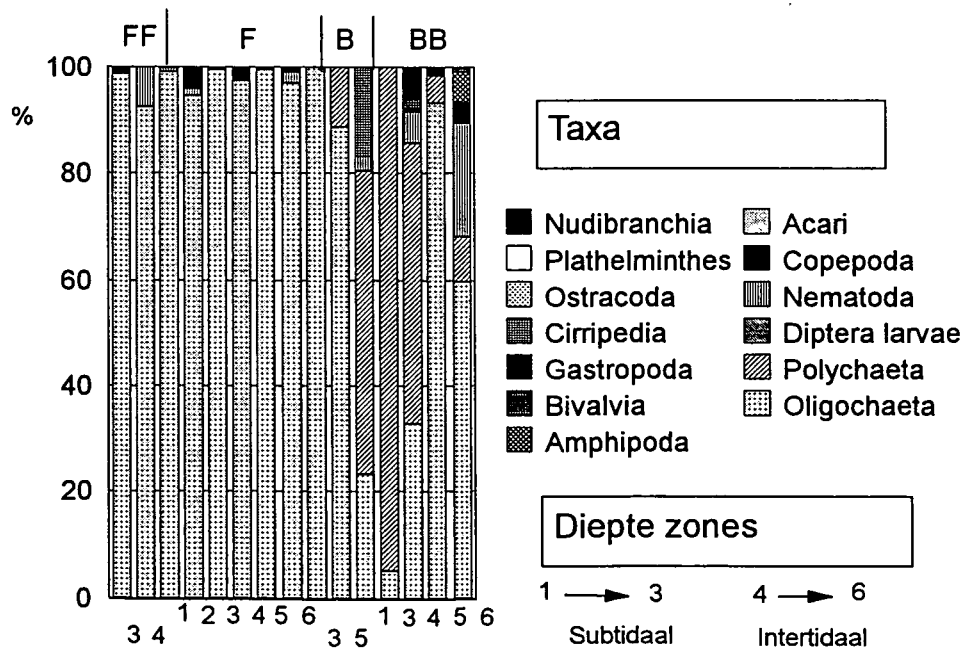
Resultaten

Ruimtelijke verspreiding

1. Benthos algemeen

Oligochaeta vormen gemiddeld meer dan 95% van de totale dichtheid aan bodemorganismen groter dan 250 μm aangetroffen in het **zoete** deel van de Zeeschelde (Fig.2). Als benthische groep zijn enkel Nematoda plaatselijk van enig belang, met op slechts één station dichtheden groter dan 5.000.m² (hoog station Appels: 66.000.m²). De Copepoda aangetroffen in de zoetwatersedimenten kunnen niet als benthisch worden beschouwd en zijn veelal weinig talrijk (slechts vier stations met meer dan 10.000.m²). Enkele naaktslakjes en mijten, veelal aangetroffen in hoog intertidale stations, zijn terrestrisch van oorsprong. Slechts één station bevatte een larve van een Chironomide (*Chironomus plumosus*-groep *thumni*), en dit tegenaan de sluizen in Melle. Wel dient vermeld dat bij het bemonsteren met Van Veen happer t.h.v. Schoonaarde een steen werd bovengehaald met daarop zo'n 50 larven van de *Chironomus thumni* groep. Andere Diptera-larven werden uitsluitend gevonden in hoog intertidale stations: Ceratopogonidae op het Appelslik, en enkele Diptera sp. in de Durme en t.h.v. Rupelmonde.

Fig.2. Relatief aandeel in de abundantie van oligochaeten en andere taxa in vier secties en zes diepte zones in de Zeeschelde bij een ruimtelijke campagne in september/oktober 1996.



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

De β -mesohaliene zone heeft een soortenspectrum vergelijkbaar met dat van andere West-Europese estuaria. De fauna wordt rijker in de richting van de Belgisch-Nederlandse grens en talrijker naarmate we hoger opklimmen op de verticale gradient van geul tot intertidaal (Tab.3 & 4). *B.redeki* komt voor in het oligohaliene tot zwak mesohaliene gebied (St-Anna strand tot Van Cauwelaertsluis), terwijl andere spionide polychaeten *Polydora ligni* en *Pygospio elegans* beperkt zijn in hun voorkomen tot compartiment 9. Van de meer talrijke soorten niet-Oligochaeta is *Macoma balthica* de meest vooruitgeschoven soort: deze tweekleppige werd aangetroffen stroomafwaarts van Boerenschans, terwijl de polychaeten *Heteromastus filiformis*, *Nereis diversicolor*, *N.succinea*, *Manayunkia aestuarina* en de amphipood *Corophium volutator* pas vanaf (stroomafwaarts) het Galgenschoor werden gevonden.

De gradiënt in diepte - gecorreleerd aan een gradiënt in sedimentsamenstelling - wordt door de meeste organismen beantwoord met een voorkeur voor de intertidale zone en lage tot zeer lage aantallen in de diepe, grofkorrelige, hoogdynamische geulen.

Mysella bidentata, *M.aestuarina*, *N.diversicolor* en *C.volutator* werden (bijna) uitsluitend gevonden op de slikken met meer dan 33% vrijligging, *M.balthica* vertoont de bovenvermelde gradiënt terwijl *H.filiformis* enkel ontbrak beneden TAW-3m maar daarboven een vrij homogene verticale verspreiding blijkt te hebben.

Van de talrijker organismen lijken slechts vier soorten een voorkeur te hebben voor de dieper gelegen strata: *N.succinea*, *Balanus improvisus*, *P.ligni* en *B.redeki*. Met uitzondering van *N.succinea* betreft het hier soorten die vaak (*P.ligni* & *B.redeki*) of obligaat (*B.improvisus*) hardsubstraatbewoners zijn. Klaarblijkelijk kunnen enkel zeer mobiele organismen en sessiele dieren van harde substraten het hoofd bieden aan de extreem hoge dynamiek van de uitgebaggerde geulen in het brakke deel van de Zeeschelde.

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

Uit Tabel 3 blijkt tevens het relatief belang in abundantie van de (veelal in macrobenthische studies niet bemonsterde) 250 μm -fractie, d.i. alles wat achterblijft op een zeef met maaswijdte 250 μm na doorspoeling doorheen een 1 mm maaswijdte. Naast typische meiobenthische groepen als Nematoda, Ostracoda, veel Copepoda, Plathelminthes en Acari - die bijna uitsluitend zijn aangetroffen in de 250 μm -fractie - werden ook *M.bidentata*, *Hydrobia ulvae*, *M.aestuarina*, *P.ligni*, *Bathyporeia pilosa* in deze studie enkel gevonden in de kleinste fractie.

Tabel 3: Dichtheden ($N \cdot m^{-2}$) benthos in de Zeeschelde in sept/oktober 1996. De twee fracties (250 μ m en 1 mm) zijn apart en gesommeerd weergegeven en gemiddeld per compartiment en per dieptezone. Zie Materiaal en methoden.

Taxa	Fractie	FF1+2	FF3+4	F1+2	F3+4	F5+6	B1+2	B3+4	B5+6	BB1+2	BB3+4	BB5+6
Oligochaeta	250 μ m	0	120727	11875	121780	450105	0	7200	2000	2500	3727	69600
	1mm	0	75545	22292	46098	112421	0	3400	0	0	273	1400
	totaal	0	196273	34167	167878	562526	0	10600	2000	2500	4000	71000
Copepoda	250 μ m	1000	909	333	2488	2772	0	400	0	0	91	3533
	1mm	0	455	42	0	0	0	0	0	0	0	0
	totaal	1000	1364	375	2488	2772	0	400	0	0	91	3533
Nematoda	250 μ m	0	545	208	398	4737	0	0	0	400	545	18067
	1mm	0	182	42	24	70	0	0	0	0	0	0
	totaal	0	727	250	423	4807	0	0	0	400	545	18067
Acari	250 μ m	0	182	0	0	193	0	0	0	0	0	0
Ceratopogonidae	250 μ m	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0
Chironomidae	250 μ m	0	91	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diptera andere	250 μ m	0	0	0	0	53	0	0	0	0	0	0
	1mm	0	0	0	0	53	0	0	0	0	0	0
	totaal	0	0	0	0	105	0	0	0	0	0	0
Naaktslakken	250 μ m	0	0	0	0	368	0	0	0	0	0	0
<i>M.balthica</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	67
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	182	267
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	182	333
<i>M.bidentata</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	300
<i>Bivalvia</i> sp.	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
<i>Hydrobia ulvae</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	545	0
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	545	33
<i>Littorina littorea</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
<i>M.aestuarina</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	91	3533
<i>H.filiformis</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	100	1545	1400
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3273	1633
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	0	100	4818	3033
<i>N.diversicolor</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1433
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	233
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1667
<i>Nereis succinea</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	300	0	0
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	0	400	0	0
<i>Polydora ligni</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	200	0	0
<i>Boccardia redeki</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	250	5200	9545	0
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5545	0
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	250	5200	15091	0
<i>Eteone longa</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
<i>C.volutator</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3967
	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1000
	totaal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4967
<i>B.pilosa</i>	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
<i>B.improvisus</i>	1mm	0	0	0	0	0	0	0	0	1700	0	0
Ostracoda	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
Plathelminthes	250 μ m	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0
TOTAAL	250 μ m	1000	122455	12417	124667	458246	0	7600	2250	8700	16091	102067
	1mm	0	76182	22375	46122	112544	0	3400	0	2000	9273	4600
	totaal	1000	198636	34792	170789	570789	0	11000	2250	10700	25364	106667

Hoewel de staalnamemethodiek (staaloppervlak slechts 10cm², d.i. vnl. gericht op bemonstering Oligochaeta) zeker in belangrijke mate kan hebben bijgedragen tot de onder- of overschatting van 'patchy' voorkomende grotere organismen, is het toch vermeldenswaardig dat de aangetroffen populaties *N.diversicolor* en *C.volutator* elk gemiddeld uit ca 80% 'kleine' exemplaren leken te bestaan. Ook voor *H.filiformis* en *B.redeki* werden in de diepe zones uitsluitend 250 µm-zeef exemplaren aangetroffen, terwijl hogerop deze fractie toch nog steeds 30-60% bedroeg. Enkel *M.balthica* en *N.succinea* (weinig exemplaren) zijn voornamelijk vertegenwoordigd (in deze periode van het jaar !) door de grote fractie. Globaal geeft de verdeling van de aangetroffen organismen over de verschillende deelfracties het volgende beeld:

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

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

2. Oligochaeta

Soortenspectrum

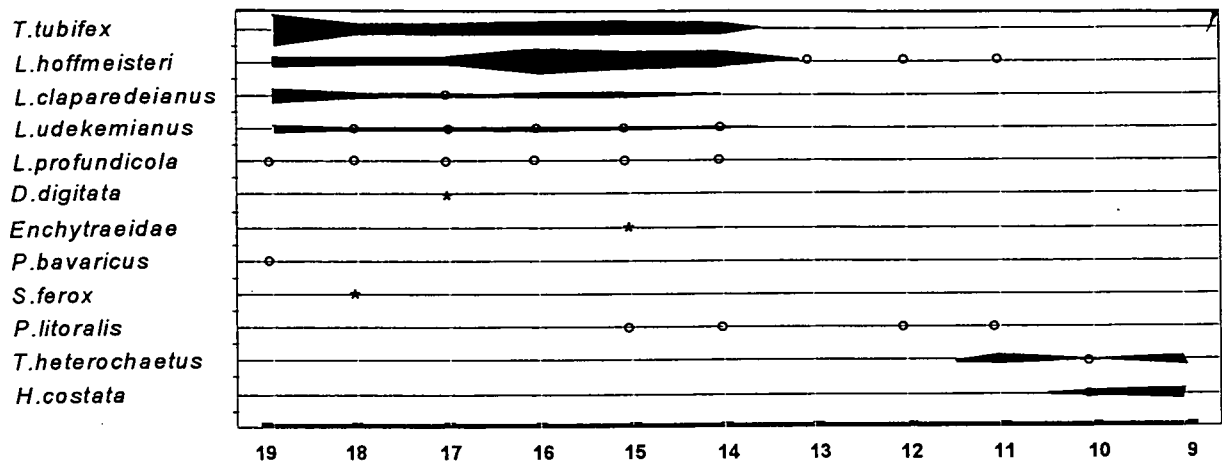
Twee duidelijk verschillende soortengemeenschappen van Oligochaeta worden aangetroffen in de Zeeschelde (Tab.5, Fig.3). Het β -mesohaliene deel wordt gekenmerkt door twee kleinere tubificide soorten, *Heterochaeta costata* Claparède en *Tubificoides heterochaetus* Michaelsen, de zoetwaterzone wordt gedomineerd door de grote tubificiden *Tubifex tubifex* Müller en vier Limnodrilus soorten (*L.hoffmeisteri* Claparède, *L.claparèdeianus* Ratzel, *L.udekemianus* Claparède en *L.profundicola* Verril). De naidide *Paranais litoralis* Müller wordt zowel in het zoetwater- als het brakke deel aangetroffen met maximale densiteiten van 33.000 ind.m⁻² in compartiment 11 (Boerenschans). Samen met vier andere zoetwatersoorten die werden gevonden in zeer klein aantal (*Dero digitata* Müller, *Potamothrix bavaricus* Oschmann, *Spirosperma ferox* Eisen en één niet-geïdentificeerde Enchytraeidae) brengt dit het totaal aantal soorten Oligochaeta in de Zeeschelde op 12. Twee reproductieve exemplaren van *P.bavaricus* werden geïdentificeerd in een ondiep sublittoraal station nabij Melle, wat mogelijk verband kan houden met een zeer beperkte input van buitenaf in dit qua zuurstof iets minder ongunstige regime. Van *S.ferox* en *D.digitata* werden resp. 1 en 3 exemplaren aangetroffen in een zeer beperkt aantal stations tussen Wetteren en Dendermonde.

Limnodrilus hoffmeisteri dringt als enige zoetwatersoort vrij ver door in de brakke zone (tot Boerenschans), andere soorten reiken niet verder dan de Rupelmonding.

Tabel 5. Gemiddelde soortensamenstelling, totale densiteit en biomassa van oligochaeten per station in de tien Zeeschelde compartimenten in september/oktober 1996. Soorten: Lh=*L.hoffmeisteri*, Lc=*L.claparèdeianus*, Lu=*L.udekemianus*, Lp=*L.profundicola*, Tt=*T.tubifex*, Hc=*H.costata*, Th=*T.heterochaetus*, Pl=*P.litoralis*, Dd=*D.digitata*, En=Enchytraeidae sp., Pb=*P.bavaricus*, Sf=*S.ferox*.

Compartiment	N stations	Densiteit Oligochaeta (ind.m ⁻²)	Biomassa Oligochaeta (g ADW.m ⁻²)	Oligochaeta soorten	Gemiddeld aantal soorten per station
9	12	38,833	0.46	Th Hc	1.0
10	10	9,300	0.18	Th Hc	0.5
11	9	24,444	0.17	Lh Pl Th Hc	1.0
12	8	3,875	0.10	Lh Pl	0.4
13	8	3,750	0.09	Lh Tt	0.6
14	31	216,032	2.63	Lh Lc Lu Lp Tt Pl	2.6
15	30	243,400	2.51	Lh Lc Lu Lp Tt Pl En	3.2
16	12	271,417	2.68	Lh Lc Lu Lp Tt	2.8
17	11	103,182	1.06	Lh Lc Lu Lp Tt Dd	3.1
18	7	55,000	0.67	Lh Lc Lu Lp Tt Sf	3.0
19	5	354,800	5.45	Lh Lc Lu Lp Tt Pb	4.6

Fig.3. Abundantie van oligochaeten langsheen de saliniteitsgradient van de Zeeschelde. Gemiddelde densiteiten per compartiment worden gegeven. Densiteiten < 10,000 ind.m⁻² worden weergegeven met: o; losse individuen met: *



Frequentie van voorkomen

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

Totale densiteit en biomassa

Totale densiteit en biomassa tonen een patroon van matig hoge aantallen in de mesohaliene zone, zeer lage waarden in het oligohaliniem tot extreem hoge waarden in het zoetwatergetijdegebied (Fig.4 & 5). De hoge gemiddelde waarden voor compartiment 19 (Tab.5) zijn ten dele te wijten aan de impact van één zeer rijk station nabij de brug van Melle op een diepte van TAW-0.8 m, met een biomassa van 25,7 g ADW.m⁻². Op zes zoetwaterstations werden densiteiten hoger dan 1.10⁶ ind.m⁻² vastgesteld met als absolute maximum een intertidaal station te Mariekerke met massapopulaties van ca. 3.10⁶ ind.m⁻² en dit in dikke pakketten "fluid mud".

Fig.4. Totale densiteit oligochaeten, weergegeven als gemiddeld aantal/10cm² per compartiment, in de Zeeschelde.

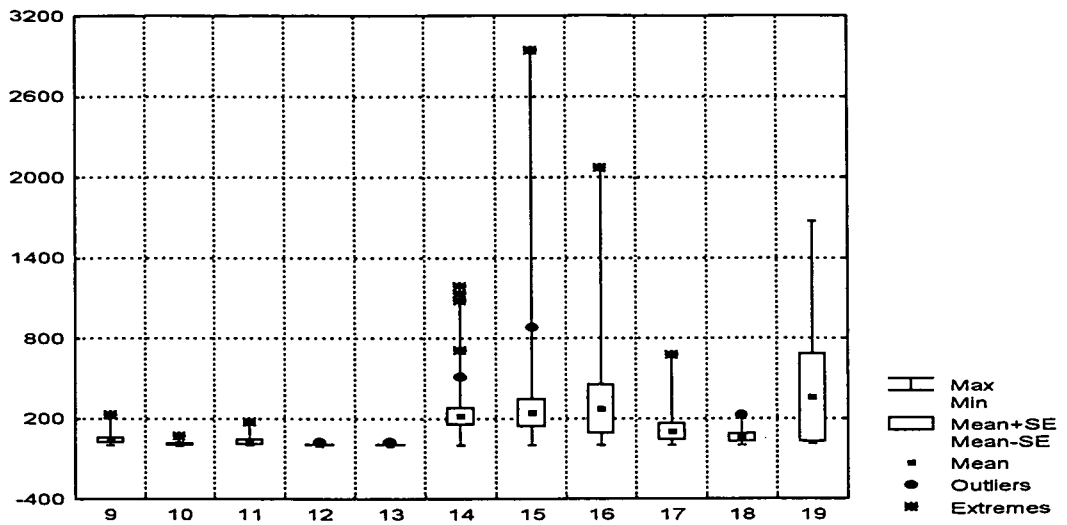
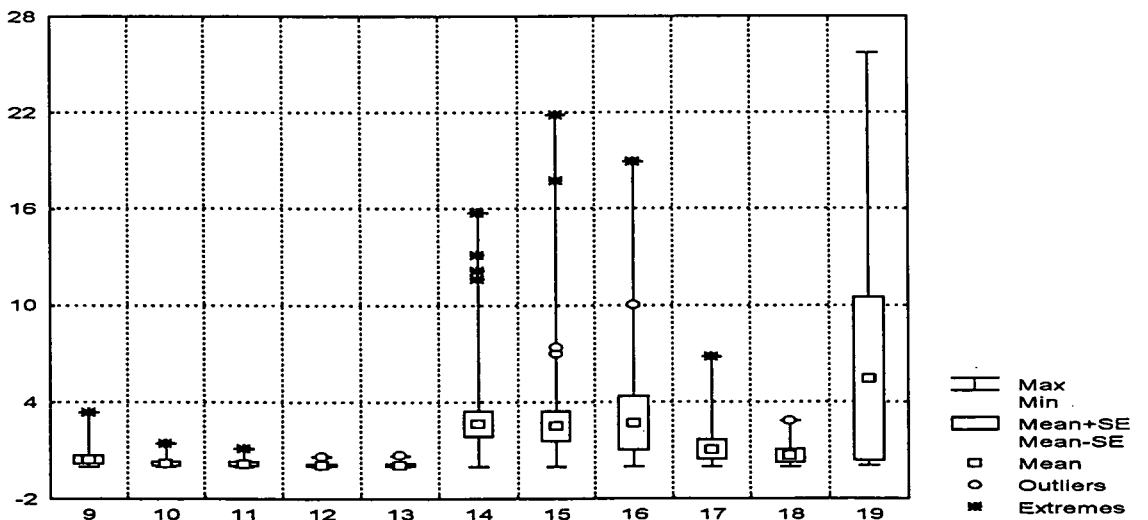


Fig.5. Totale biomassa oligochaeten, weergegeven als gemiddeld aantal g. ADW.m⁻² per compartiment, in de Zeeschelde.



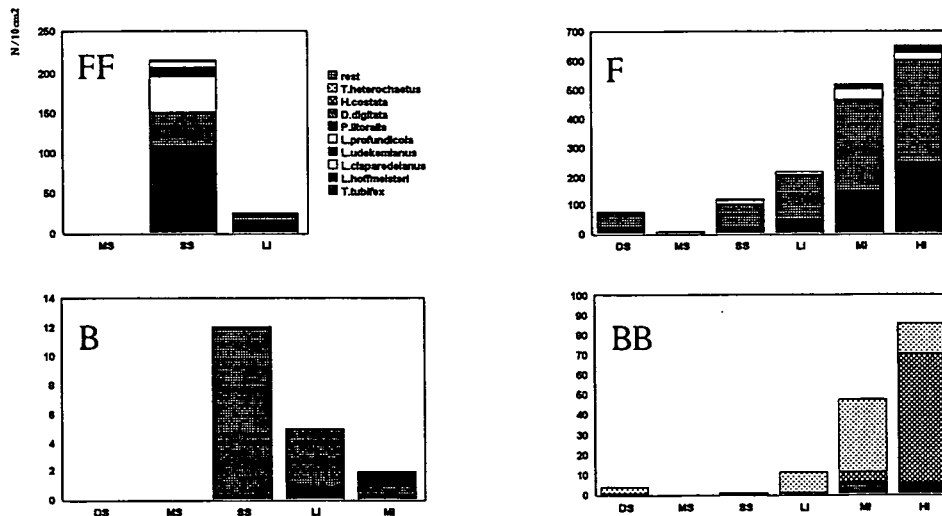
Belang 250 μm - en 1 mm fractie

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

Relatie met omgevingsvariabelen

Voor de ganse Zeeschelde bestaat een duidelijk verband tussen totale densiteit Oligochaeta en expositieduur (Fig.6). De meest geëxposeerde intertidale slikken zijn het rijkst in termen van totale densiteit en densiteiten van dominante soorten. Het ondiep subtidale stratum heeft dichtheden die, gemiddeld over de volledige saliniteitsgradiënt, vergelijkbaar zijn met die in het laag intertidaal: in de F & BB zone liggen ze lager in het ondiep subtidaal, in de FF & B zone hoger (Fig.6).

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



De correlatie abundantie - expositieduur is het gevolg van de interactie tussen diepte en sedimentamenstelling, waarbij sediment en niet vrijligging op zich bepalend is voor het voorkomen van Oligochaeta. Totale densiteit en totale biomassa zijn dan ook significant gecorreleerd met sedimenttype (gedefinieerd als klassen 1-8 cfr M&M) en slibfractie ($< 38 \mu\text{m}$) ($p < 0.05$), maar niet met diepte als dusdanig. Een multiple regressie bevestigt de impact van saliniteit op dichtheid, biomassa en soortenaantal en de relatie tussen deze variabelen en de aanwezigheid van fijn sediment (Tab.6). Het voorkomen van hoge aantallen ($548.000 \text{ ind.m}^{-2}$) en biomassa's ($17,73 \text{ g ADW.m}^{-2}$) Oligochaeta op minstens één diep subtidaal station nabij de monding van de Durme - een station met een zeer fijnzandig sediment - ligt in dezelfde lijn en geeft aan dat het ontbreken van vrijligging of de grotere diepte (bv. via onvoldoende zuurstoftoevoer) op zich geen belemmering hoeven te zijn voor grotere populaties tubificiden in deze strata van de Zeeschelde. Daar waar sedimenttype en slibfractie een verklaring bieden voor aantalsverschillen in Oligochaeta, kon geen relatie worden gevonden met totale hoeveelheid organisch koolstof - gemeten in de bovenste 2 cm van de bodem - . De hierboven geschetste patronen reflecteren tevens de relaties tussen omgevingsvariabelen en de meest abundante zoetwatersoorten *T.tubifex* en *L.hoffmeisteri*. Andere (minder) abundante soorten zijn veel minder duidelijk in verband te brengen met bepaalde sedimenttypes en/of dieptestrata (Tab.6). De twee dominante brakwatersoorten *H.costata* en *T.heterochaetus* zijn significant gecorreleerd met diepte en niet met sedimentkarakteristieken.

Tabel 6. Samenvattende tabel met resultaten van een multiple regressie van densiteiten, totale biomassa, totaal aantal soorten N_0 en relatief belang van adulten, t.o.v. een selectie van omgevingsvariabelen; enkel de significante gestandaardiseerde regressie coëfficiënten zijn weergegeven; voor de overall coefficient of determination (R^2_{adj}): * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

	Saliniteit max	Slib%	OC	Diepte	Aantal wnm.	R^2_{adj}
Biomassa totaal	-0.190	0.235			132	0.115 ***
Densiteit totaal	-0.190	0.212		0.224	132	0.150 ***
<i>L.hoffmeisteri</i>	-0.200			0.215	132	0.141 ***
<i>L.claparèdeianus</i>	-0.180				132	0.037
<i>L.udekemianus</i>					132	0.038
<i>L.profundicola</i>	-0.200				132	0.044 *
<i>T.tubifex</i>	-0.190	0.235		0.176	132	0.133 ***
<i>T.heterochaetus</i>	0.272				132	0.078 **
<i>H.costata</i>	0.367			0.267	132	0.193 ***
<i>P.litoralis</i>		0.208		0.198	132	0.083 **
% <i>T.tubifex</i> / <i>Limnodrilus</i>	-0.270	0.490			77	0.267 ***
Aantal soorten	-0.460			0.416	132	0.435 ***
% Adulten	-0.260			-0.300	65	0.180 **

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

Hoewel *L.hoffmeisteri* en *T.tubifex* samen voorkomen in de meeste zoetwaterstations en beide soorten fijne sedimenten prefereren, tonen ze toch ook verschillen in habitatpreferentie. *Tubifex tubifex* is met name relatief talrijker naarmate het belang van de fijne slibfractie toeneemt. Bijgevolg is in een multiple regressie de ratio *T.tubifex*/*Limnodrilus* significant gecorreleerd met de slibfractie (Tab.6). Sedimenten met mediane korrelgroottes van $\geq 125 \mu\text{m}$ bevatten gemiddeld slechts 10-15% *T.tubifex*, kleien en 'silts' halen veel hogere aandelen (38%). De zeer fijne zanden hebben gemiddelde waarden rond 30%, uitgezonderd voor de twee strata rond de laagwaterlijn waar *T.tubifex* slechts even goed scoort als in de grovere sedimenten. Mogelijk wijzen deze verbanden op het mijden van hoog-dynamische strata door laatst genoemde soort. Immers, zowel in de grofkorrelige sedimenten als t.h.v. de laagwaterlijn (veel golfslag o.a. bij voorbijvaren schepen) is sprake van tijdelijke hydrodynamische stress. Dat een soort als *T.tubifex* het dan relatief slechter gaat doen, kan tevens wijzen op een betere aangepastheid t.a.v. dergelijke omstandigheden bij *Limnodrilus*. In dit verband kan vermeld worden dat uit praktische handelingen met tubificide Oligochaeta geweten is dat *T.tubifex* veel minder mucus vormt dan *Limnodrilus* soorten, wat indirect een handicap kan zijn naar stabilisatie van de bodem toe.

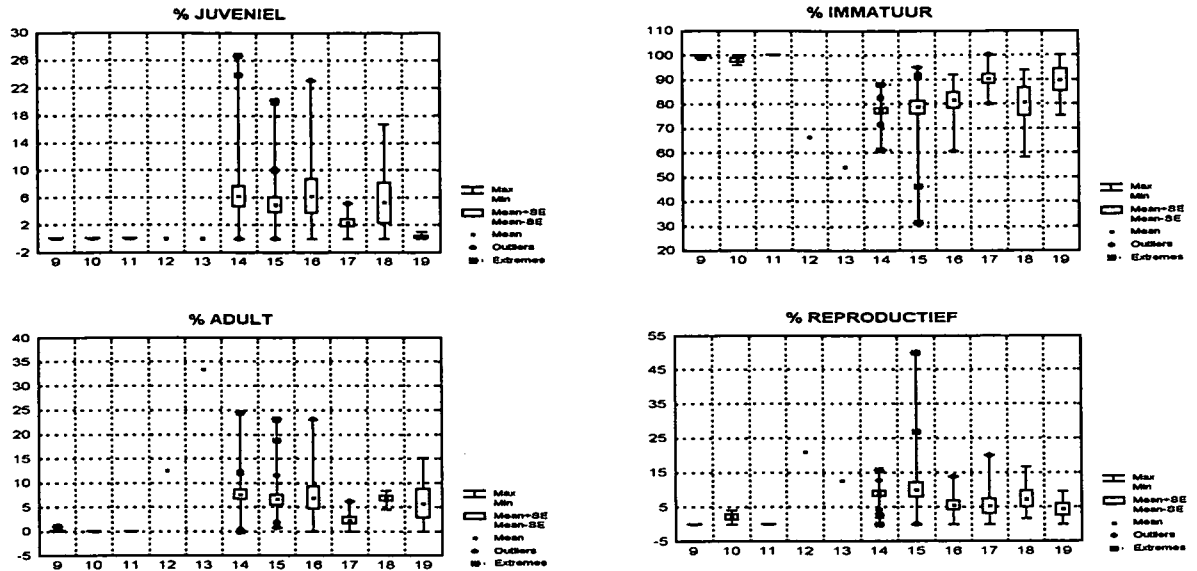
Populatie-opbouw

De populatiestructuur zoals aangetroffen bij deze bemonstering in september/oktober 1996 is slechts een momentopname en dient derhalve verder te worden uitgediept a.d.h.v. seizoenale staalnames (Fig.7). Toch kunnen voor deze najaarsperiode een aantal bevindingen worden naar voor geschoven. In de eerste plaats is de populatie-opbouw niet dezelfde voor verschillende soorten, vermits de timing van reproductie soortspecifiek is. Noch *T.heterochaetus*, noch *H.costata* reproduceren in de nazomer, wat in september/oktober leidt tot nagenoeg integraal immature populaties in het mesohalimum. Ook *T.tubifex* is gekend als een voorjaarsreproducerende soort, dit in contrast met de *Limnodrilus* vertegenwoordigers. Deze laatste bestonden ten tijde van de ruimtelijke bemonstering in de Zeeschelde uit 85% immatuuren, 5% pas uitgeslopen juvenielen, 5% adulten en 5% exemplaren met spermatozeugmata en/of eieren.

Cocons van *Limnodrilus* waren talrijk in veel zoetwaterstations met op een aantal intertidale locaties dichtheden van 100.000-200.000 ind.m⁻².

De relatieve abundantie van adulte exemplaren van Oligochaeta bleek significant negatief gecorreleerd te zijn met diepte en saliniteit (Tab.6), waarbij het saliniteit-effect het gevolg is van het voorkomen van andere soorten langsheen de gradiënt in zoutgehalte en het diepte-effect waarschijnlijk vooral veroorzaakt wordt door verschillen in 'timing': de hooggelegen intertidale slikken zijn in september/oktober immers bevolkt door zeer grote aantallen wormen waarvan 90% immatuuren/juvenielen, dit t.g.v. de massale reproductie die er op gang komt in de zomer-nazomer. In dieper gelegen strata - die naar korrelgrootte verdeling toe veel minder gunstige habitats voor Oligochaeta blijken - komen een beperkter aantal individuen terecht (als spin-off van deze reproductiegolf op de slikken) die daar sneller gaan rijpen dan op de slikken (rijpingssnelheid is immers omgekeerd evenredig met densiteit).

Fig. 7. Relatief aandeel van juvenielen, immatuuren, adulten en reproducterende oligochaeten in populaties Zeeschelde in september/oktober 1996, weergegeven per compartiment.



Epizoïsche organismen

Vorticellidae werden aangetroffen op de staarten van zoetwateroligochaeten (Fig.8). Grote wormen (1 mm fractie) zijn vaker 'bezet' dan kleinere exemplaren (250 μ m fractie) en frequenties nemen toe stroomopwaarts met in de compartimenten nabij Gent (FF) waarden van 4% (250 μ m) tot 9% (1 mm). In de zuurstofarme zoetwaterzone (F) hebben minder dan 0,5 % epizoïsche Vorticellidae.

Regeneratie

De regeneratie-rate van Oligochaeta neemt toe met toenemende saliniteit en is groter bij de 1mm fractie dan de 250 μ m fractie (Fig.9). Beide trends zijn in de eerste plaats het gevolg van verschillen in soortensamenstelling: hoge regeneratie-rates worden gevonden bij *T.tubifex* (5-10%) en *H.costata* (10%), lage waarden bij *Limnodrilus*-soorten (1-5%) en geen exemplaren met geregenereerde staarten konden worden vastgesteld bij *T.heterochaetus* en *P.litoralis*.

Toch is het feit dat geen enkel van de twintig gecontroleerde exemplaren van *L.hoffmeisteri* in de zuurstofdeficiente oligohaliene zone (B) - waar de visfauna nagenoeg volledig ontbreekt - tekenen toonde van regeneratie, dit in fel contrast met acht van de elf individuen in de mesohaliene zone, niet onbelangrijk. In dit laatste gebied zijn immers aanzienlijke populaties vis vastgesteld (Maes, 1997).

Fig.8. Mate van bezetting (%) van staarten oligochaeten met epizoïsche ciliaten (Vorticellidae) uitgedrukt per sectie (FF,F,B,BB) en per fractie (250 µm, 1 mm).

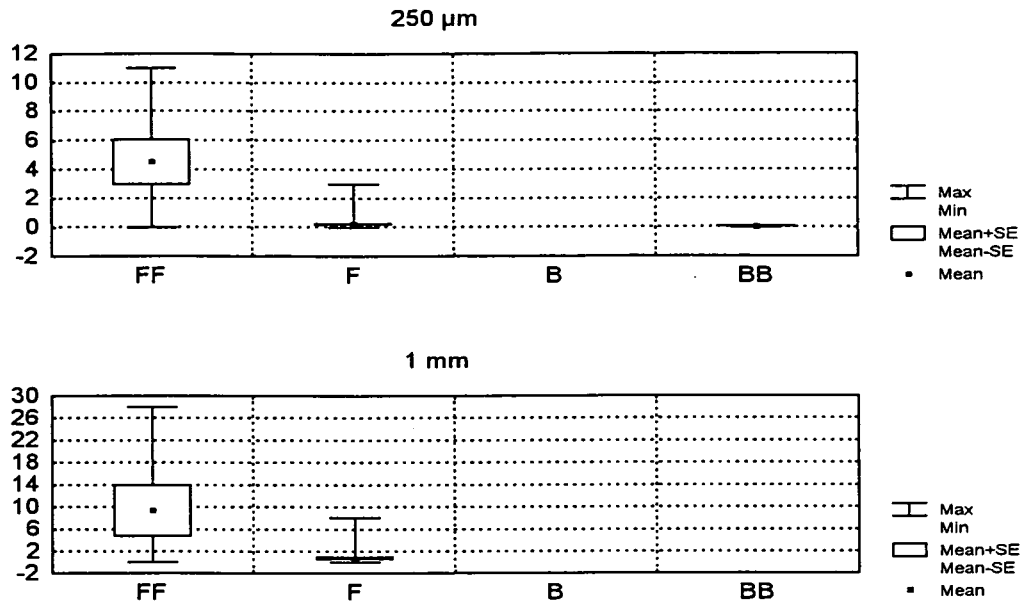
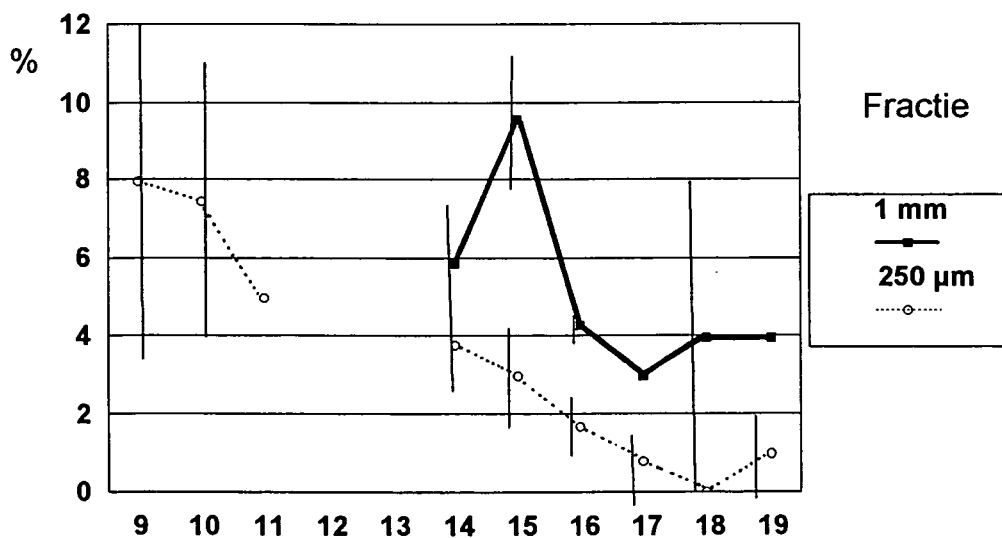


Fig.9. De mate van staartregeneratie bij oligochaeten in de tien compartimenten van de Zeeschelde en dit voor de 250µm- en de 1mm fractie afzonderlijk.



Verticale distributie in de bodem

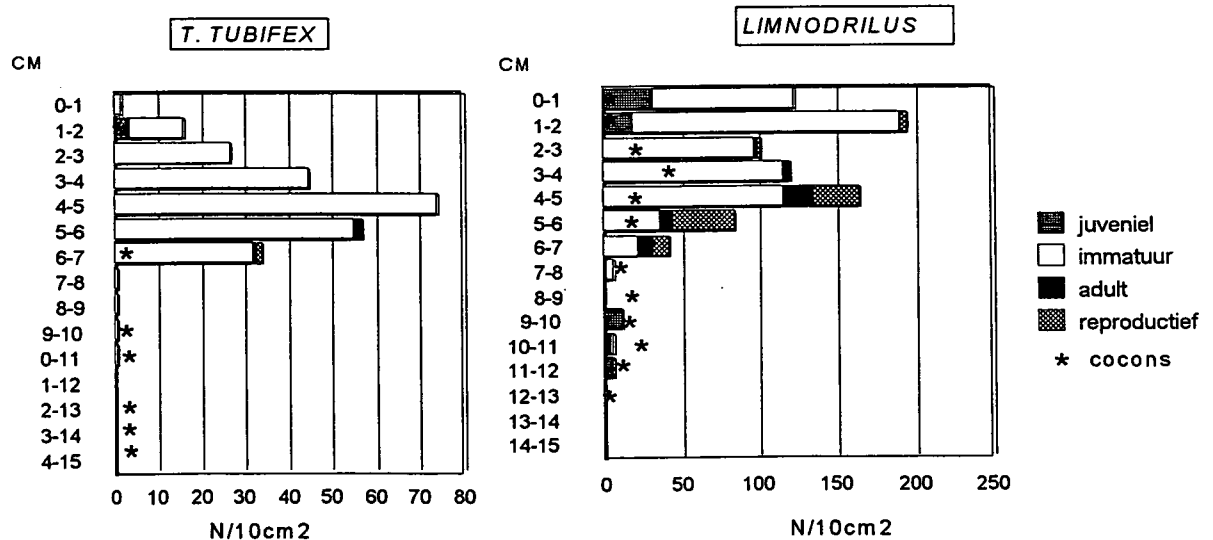
Hoewel de verticale verdeling van Oligochaeta in de bodem pas ten volle zal kunnen benaderd worden na verwerking van de maandelijks genomen monsters, kunnen toch al een aantal preliminaire resultaten worden naar voor geschoven.

Op basis van één uitgewerkt verticaal profiel voor de maand september op de Ballooi (Temse) blijkt dat vooral de bovenste 7 cm van het sediment worden bewoond (Fig. 10). De diepte waarop de koppen werden aangetroffen lijken in de eerste plaats een functie van de lengte van het dier te zijn: terwijl ze in de diepere lagen voedsel opnemen steken hun staarten boven het sediment uit t.b.v. de respiratie, grotere exemplaren kunnen dan ook dieper voorkomen zonder het contact met de waterfase te verliezen.

Dit trekt zich enigszins door naar reproductieve stadia, met adulte en reproductieve (grotere) exemplaren maximaal aanwezig tussen 3-7 cm diep en onvolwassen (ten dele kleinere) exemplaren de volledige range van 0-7 cm bestrijkend. Pas uitgeslopen juvenielen worden overwegend gevonden aan het oppervlak en net onder de zone met maximale aanwezigheid van adulte en reproducterende individuen. Cocons worden immers afgezet t.h.v. de koppen van de wormen waarna de juvenielen zo snel mogelijk het oppervlak proberen te bereiken.

Verschillen tussen *T. tubifex* en *Limnodrilus* situeren zich voornamelijk in het nagenoeg ontbreken van reproductie bij de eerste soort in deze periode van het jaar (Fig. 10).

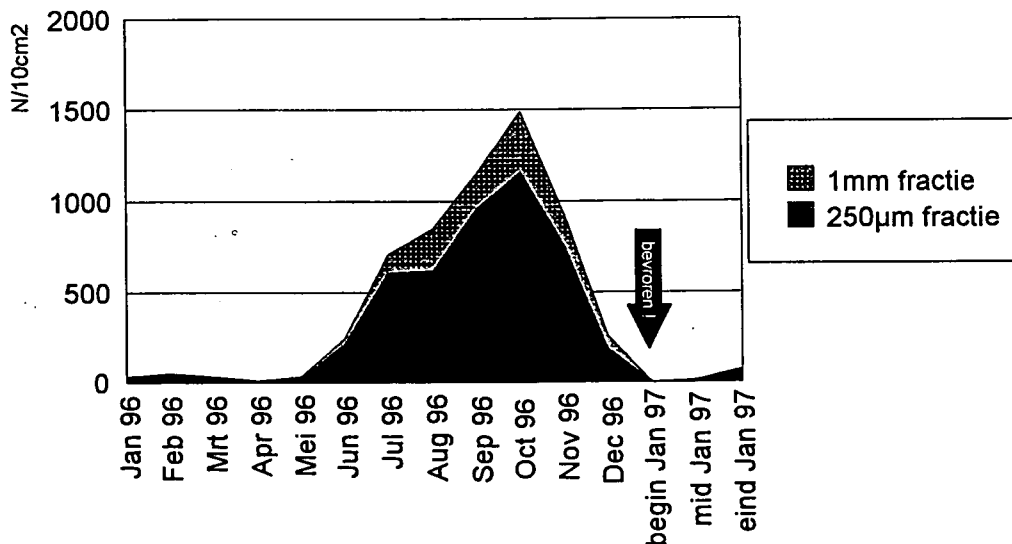
Fig. 10. Verticale distributie van oligochaeten in bodem 'Ballooi-slik' in september 1996, opgedeeld in reproductieve stadia en soorten (*Limnodrilus* & *T. tubifex*). Een indicatie van het voorkomen van cocons is eveneens weergegeven.



Temporele patronen

Ook wat betreft dit aspect zullen hier enkel wat preliminaire resultaten worden aangehaald in afwachting van de verdere uitwerking van de maandelijks genomen stalen. Het temporeel patroon in Oligochaeta-abundantie op het slik van de Ballooi (Fig. 11) vertoont een heel duidelijk patroon over de loop van het jaar: kleine populaties Oligochaeta in het vroege voorjaar gaan vanaf juni in aantal toenemen, met vooral vanaf juli-augustus een in belang groeiende grote fractie. Een piek wordt bereikt in oktober met daarna een vrij abrupte afname vooral gesitueerd tussen oktober-december. Deze populatie-crash is tot nu toe nog onvoldoende verklaard, maar doet zich mogelijk voor o.i.v. de predatie van duizenden watervogels die vooral vanaf oktober-november massaal op de slikken van de Zeeschelde toekomen. Een andere mogelijke oorzaak is een vorm van 'overshooting' waarbij de massale productie van jonge wormen in de zomer-nazomer leidt tot een demografische crash. Veranderingen in waterkwaliteit lijken veel minder waarschijnlijk als oorzaak voor de geobserveerde terugval, temeer daar de periode waarvan sprake eerder gunstiger dan wel ongunstiger wordt voor levende organismen (betere zuurstofcondities).

Fig. 11. Seizoenaal patroon voorkomen oligochaeten op maandelijks bemonsterd punt 'Ballooi-slik'. Voor de periode januari 1996-januari 1997 werd een onderscheid gemaakt tussen de 250 μm - en de 1 mm fractie. De strenge vorstperiode van eind december 1996 tot half januari 1997 werd met een pijl aangeduid.



Ten gevolge van de strenge vorstperiode eind december - begin januari verdwenen alle resterende oligochaeten op het hoge intertidale punt. Slechts enkele dagen na de eerste dooi werd het slik bezocht en bleek de bovenste 3 cm ontdooid sediment reeds opnieuw kleine aantallen jonge Oligochaeta te bevatten (terwijl de diepere lagen nog

steeds keihard bevroren waren). Deze zeer snelle recolonisatie geschiedt vermoedelijk vanuit niet aangetaste populaties in het laag-intertidaal en het subtidaal (in "normale" aantallen vastgesteld, cfr. geen langdurende bevroren bodems) en wordt ondersteund door de vaststelling van vaak hoge aantallen wormen in het plankton (mededeling M. Tacx/R. Van Wiegelen).

Eind januari zijn de aantallen op het Ballooi-punt in die mate hersteld dat het effect van de vorstperiode op zich nog nauwelijks merkbaar is.

Discussie

Benthos soortensamenstelling

De benthische fauna van het mesohaliene deel van de Zeeschelde is vergelijkbaar met die aangetroffen in andere West-Europese estuaria. Deze bevinding strookt met de resultaten van macrofauna studies - exclusief Oligochaeta - uitgevoerd door Ysebaert die slechts kleine verschillen ontdekte in soortensamenstelling en dominantie in het mariene en brakke deel van het Schelde estuarium in vergelijking met Ems, Weser, Elbe, Loire en Forth (Ysebaert *et al.*, 1993).

Het mesohalanicum van de Zeeschelde wordt bewoond door drie Oligochaeta soorten, *H.costata*, *T.heterochaetus* en *P.litoralis*, die ook algemeen worden aangetroffen in andere estuaria (Giere & Pfannkuche, 1982). *Heterochaeta costata* komt in alle brakke delen van Europese estuaria voor, terwijl *T.heterochaetus* amfi-atlantisch is in zijn verspreiding en endemisch voor brakke wateren. Deze soort wordt o.a. vermeld van de oligohaliene zones van estuaria in New-England (Diaz, 1980) en van de Elbe (Giere & Pfannkuche, 1982) en Weser (Schuchardt *et al.*, 1993).

Paranais litoralis is gevonden in tal van mariene en brakke habitats (vb: Schlei-Förde, Elbe, Weser, Tees, Forth estuarium) maar ook in zoetwater (vb: Elbe). De tubificide *Monopylephorus rubroniveus* die regelmatig wordt aangetroffen in het β -mesohalanicum van andere brakke wateren ontbreekt klaarblijkelijk in de Schelde. De afwezigheid van andere Naididae dan *P.litoralis* in de Zeeschelde hangt zeker ten dele samen met het tijdstip van bemonstering. Veel Naididae zijn het talrijkst in het voorjaar en zijn dat veel minder in nazomer-winter (Giere & Pfannkuche, 1982).

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

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

De oligohaliene zone van de Zeeschelde is extreem arm aan benthos: in tien van de zestien stations werd geen leven aangetroffen, in de resterende zes stations enkel wat Copepoda, de polychaet *B.redeki* en/of de oligochaeten *L.hoffmeisteri* en *T.tubifex*. Enkel *L.hoffmeisteri* bereikte densiteiten tot 20.000 ind.m⁻² in twee ondiep sublittorale stations. Deze soort dringt verder dan de andere zoetwatersoorten het brakwatergebied binnen (Chapman *et al.*, 1982; Diaz, 1989) en werd aangetroffen tot

aan het Boerenschans-slik daar waar *T.tubifex* en de andere *Limnodrilus* vertegenwoordigers afwezig zijn stroomafwaarts de Rupelmonding. Vermits de staalname plaatsgreep vrij kort na een periode met belangrijke rivierwaterafvoer en het effect op het zoutgehalte nog steeds merkbaar was, kan men zich de vraag stellen waarom niet meer zoetwatersoorten hiervan gebruik konden maken om verder door te dringen in het brakke gebied. Mogelijk heeft deze verhoogde rivierwaterafvoer eind augustus nauwelijks impact gehad op de interstitiële saliniteiten (Chapman & Brinkhurst, 1981). Een andere verklaring zou kunnen zijn dat *L.hoffmeisteri* meer dan andere soorten gevoelig is aan actieve en/of passieve dispersie. De impact van verhoogde hydrodynamiek en erosie op dichte populaties tubificiden is dan ook een interessant studie-object voor de toekomst.

Een abrupte overgang van brak naar zoet via een erg verarmde oligohaliene zone, werd ook aangetroffen in het James estuarium (Diaz, 1980). De oligohaliene zone is een fysische, chemische en biologische buffer. Grote fluctuaties in zoutgehalte en slechte zuurstofcondities t.g.v. afbraak van organisch materiaal in deze maximum turbiditeitszone, verhindert settling van de meeste soorten hier. De fysiografie van het oligohaliene deel van de Zeeschelde (met een diepe, kleiige, rechte vaargeul en weinig slikgebieden), de zuurstofdeficiëntie gedurende bijna het ganse jaar en belangrijke concentraties van zware industrie kunnen worden aanzien als de voornaamste oorzaken voor het nagenoeg ontbreken van biota in dit deel van het estuarium. Het feit dat in najaar 1997 wel redelijk wat Oligochaeta werden aangetroffen op delen van het slik t.h.v. Kallebeek (maar niet t.h.v. de Kennedy-tunnel) zou er kunnen op wijzen dat vooral de aanwezigheid van een minimale hoeveelheid zuurstof hierbij van belang is. Met het verschuiven van de maximale turbiditeitszone verschuift dan immers ook de zone van minimale zuurstofconcentraties, en dus het gebied waarbinnen Oligochaeta zich kunnen handhaven.

Het zoetwatergetijdegebied van de Zeeschelde is arm aan soorten en gekarakteriseerd door massa-populaties van de zeer euryoeke soorten-associatie *T.tubifex*, *L.hoffmeisteri*, *L.claparèdeianus*, *L.udekemianus* en *L.profundicola*. Samen met alleenstaande vondsten van enkele zoetwater-oligochaeten en de hogervermelde brakwatersoorten brengt dit het totaal aantal Oligochaeta in de Zeeschelde op 12 species.

Dat buiten Oligochaeta enkel Nematoda, Copepoda en enkele Diptera-larven werden aangetroffen (de duidelijk terrestrische groepen buiten beschouwing gelaten) heeft overigens deels met de staalname methode en het bemonsterde habitat te maken. Zo werd de bloedzuiger *Erpobdella* sp., gekend als een belangrijke predator van Oligochaeta (Pfannkuche, 1977; Kaster, 1989), veelvuldig waargenomen onder stenen van de dijkbestortingen t.h.v. Temse en werden zo'n vijftig Chironomidae-larven geteld op een steen bovengedaald t.h.v. Schoonaarde. Dit verklaart ook de bijkomende waarnemingen bij een studie m.b.v. artificiële substraten en handnet in de Zeeschelde in december 1990, uitgevoerd door Prof.N.De Pauw en medewerkers (De Pauw *et al.*, 1992). Zij vonden op drie stations (nabij Dendermonde, Temse en de Rupelmonding) naast zeer veel tubificide oligochaeten ook kleine aantallen Enchytraeidae, Aelosomatidae, Chironomidae en één *Gammarus* sp. Nabij Melle was

de fauna nog iets diverser met veel tubificiden in december en maart, en kleine aantallen Aelosomatidae, Enchytraeidae, Lumbricidae, Lumbriculidae en Naididae, drie genera bloedzuigers, chironomiden, de zoetwaterpissebed *Asellus* en één *Corixa* waterwants. Nagenoeg al deze taxa zijn òf eerder terrestrisch van oorsprong en dus te beschouwen als toevallige 'passanten' òf gebonden aan vegetatie en/of hard substraat wat de kans op het aantreffen in slikstalen sterk reduceert. Ook een studie van de schorvegetaties - niet opgenomen in deze studie - zal zeker het totaal aantal soorten aangetroffen in de Zeeschelde verder doen toenemen.

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

Massa-populaties en trofische rol

Een grote plasticiteit t.a.v. plaatselijke omstandigheden stelt *L.hoffmeisteri* en *T.tubifex* in staat massa-populaties op te bouwen, zoals aangetroffen in het zoetwatergetijdegebied van de Zeeschelde: piekwaarden van $3 \cdot 10^6 \text{ ind. m}^{-2}$, waarvan 700.000 ind. macrobenthisch (weerhouden op een 1 mm-zeef), en biomassa's tot $25,7 \text{ g ADW. m}^{-2}$ kunnen dan ook wedijveren met de hoogste waardes ooit beschreven. Caspers (1948) vermeldt massa-populaties tot 800.000 grote tubificiden per m^2 in de goed geaëreerde, polysaprobe slibbodems van Hamburg haven en Palmer (1968) vond dichtheden tot $5,7 \cdot 10^6 \text{ ind. m}^{-2}$ *T.tubifex* en *L.hoffmeisteri* dicht bij een lozingspunt voor

koelwater in de Thames. De combinatie van overmatig organisch materiaal en lage, maar voldoende zuurstoftoevoer is de sleutel tot de ontwikkeling van dergelijke massa-populaties, condities waar klaarblijkelijk momenteel in de Zeeschelde ruimschoots wordt aan voldaan. Nog hogere dichtheden zijn vermoedelijk niet meer mogelijk omwille van puur ruimtegebrek (Caspers, 1948). Zo kunnen we voor de Zeeschelde berekenen (a.d.h.v. gekende breedtes van het vijfde segment bij ad random uitgekozen *Limnodrilus* uit dergelijke massa populaties) welk deel van het beschikbaar oppervlak slik wordt ingenomen door de wormen indien rekening wordt gehouden met de hoogst aangetroffen densiteit. Bij die dichtheid van $3 \cdot 10^6 \text{ ind. m}^{-2}$ wordt zowat één vijfde van het oppervlak bezet als we uitgaan van de waargenomen populatie-opbouw. Berekenen we nu ook of elk van die exemplaren theoretisch kan uitgroeien tot maximale grootte, dan blijkt dit niet mogelijk: hun lichaamsoppervlak t.h.v. het vijfde segment (dat een stuk smaller is dan bijvoorbeeld het tiende/elfde zadelsegment !) zou immers al 78 % uitmaken, en bij het naast elkaar plaatsen van alle wormen binnen vierkantjes (met zijde = diameter worm) blijft helemaal geen ruimte meer over (99 % ingenomen).

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

Predatie van oligochaeten door voornamelijk jonge vis is uitvoerig gedocumenteerd zowel voor brakke/mariene (Giere & Pfannkuche, 1982) als voor zoetwatersystemen (Yaroskhenko *et al.*, 1980). "Tail-cropping", gevolgd door regeneratie kan hierbij een inzicht verschaffen in predatiedruk door vis op bepaalde soorten oligochaeten. Wisniewski (in Drewes & Zoran, 1989) concludeerde bij een studie van tubificiden in Poolse meren dat deze vorm van predatie gemakkelijker te benaderen is in termen van toenemende regeneratie dan van afnemende abundanties van de wormen. Diaz (1980) vond bij 1-2 % van *Limnodrilus* sp. uit het zoetwatergetijdegebied van de James rivier "cropped tails", een cijfer dat overeenstemt met onze gegevens voor de Zeeschelde. In de brakwaterzone kon hij echter nooit enige vorm van "tail-cropping"

vaststellen wat hij toeschrijft aan andere gedragvormen en het kleiner formaat van de wormen waardoor ze volledig worden ingeslikt in plaats van de staart afgerukt. In de Zeeschelde zien we daarentegen een toename in de mate van regeneratie als we van zoet naar brak bewegen, en hogere proporties bij de grotere fractie in vergelijking met de 250 μm fractie. De werkhypothese als zou het toenemend aantal vissen in het brakwatergebied (Maes, 1997) de oorzaak zijn van de toenemende mate van staartregeneratie, verdient verdere aandacht in de toekomst.

De Zeeschelde nu en in de toekomst

Waar saliniteit en in mindere mate zuurstof kunnen beschouwd worden als de master-factors in het verklaren van de soortensamenstelling van oligochaeten in de Zeeschelde, wordt de abundantie klaarblijkelijk veeleer gereguleerd door sedimentsamenstelling, in nauwe correlatie met diepte. Intergetijdeslikken zijn sedimentatiegebieden voor fluid mud en worden bewoond door grotere populaties tubificiden dan de subtidale grofkorrelige sedimenten onderhevig aan sterke hydrodynamische krachten.

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

De zwakke correlatie van tubificide abundantie met totaal **organisch koolstof**, zoals vastgesteld in deze studie, werd ook in tal van andere onderzoeken reeds aangehaald. De hoofdoorzaak ligt bij het feit dat deze parameter naast bruikbaar voedsel zoals bacteria of vers algenmateriaal ook substanties betreft die niet opneembaar zijn als dusdanig (Pasteris *et al.*, 1994). Wagner (1968) benadrukte, op basis van experimenten met zoetwatertubificiden, het belang van de fijne sediment fracties (< 63 μm) voor tubificide abundanties. Birtwell & Arthur (1980) linken dense populaties *L.hoffmeisteri* in de Thames aan substantiële depositie van fijn sediment < 63 μm . Verschillende studies leggen ook een verband tussen populatiegroei en toename in sedimentatie van fijne partikels zowel ruimtelijk als in de tijd (Sloreid, 1994; Pfannkuche, 1977; Lang, 1989) en McLusky *et al.* (1993) vonden een terugval in populatieomvang t.g.v. een reductie in de organische input in het Forth estuarium. Juget (in Giere & Pfannkuche, 1982) bespreekt de relatie tussen partikelgrootte en darmdiameter van zoetwater tubificiden en berekent hieruit een specifieke index voor "sediment consumeerbaarheid". In het zoetwatergetijdegebied van de Zeeschelde wijst de correlatie tussen tubificide abundantie en sediment type, met de hoogste aantallen in de

fluid muds, in de richting van een nauw verband tussen massa populaties en gemakkelijk toegankelijk organisch voedsel met geassocieerde microflora.

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

Vermits we niet beschikken over data m.b.t. ruimtelijke spreiding van zware metalen en organische micropolluenten in het zoetwaterdeel van de Zeeschelde, is het niet mogelijk enige uitspraak te doen over de relatie tussen deze contaminanten en de distributie van oligochaeten. Meerdere studies in het verleden hebben overigens aangetoond dat de interpretatie hiervan sterk bemoeilijkt wordt door de zeer verschillende respons bij verschillende soorten en t.a.v. verschillende componenten (Lotufo & Fleeger, 1996; Chapman *et al.*, 1992; Verdonshot & Ter Braak, 1994).

Deze studie is de eerste kwantitatieve studie naar verspreiding van oligochaeten in de Zeeschelde. Het werk van Konietzko (1953) in het β -mesohaliene deel van de Zeeschelde is de enige (niet-kwantitatieve) studie uit het verleden en lijkt te wijzen op een soortensamenstelling toendertijd (met o.a. *T.heterochaetus*, *P.litoralis*, *H.costatus*, *T.tubifex*, *Nais elinguis* en Enchytraeidae) die niet significant afweek van de huidige. Het is ook niet duidelijk of het voorkomen van massa-populaties tubificiden ook vòòr 1990 optrad in het zoetwatergetijdegebied van de Zeeschelde. De situatie zoals heden vastgesteld is kenmerkend voor hypertrofe wateren met minimale zuurstoftoevoer. Bij verbeterde zuurstofcondities en lagere organische input verwachten we dan ook een evolutie naar een hogere soortendiversiteit binnen de groep van de Oligochaeta. Pfannkuche (1977) beschrijft 16 Naididae, 1 *Aelosoma* sp., 1 Enchytraeidae en 10 Tubificidae soorten op het Fährmannsand, een zoetwaterslik in de hypertrofe Elbe, die overigens hogere zuurstofconcentraties kent dan de Zeeschelde. Tubificide soorten als *Aulodrilus pluriseta*, *Psammoryctides barbatus* en *Potamothrix moldaviensis* zijn er beperkt tot meer zandige substraten. Op andere locaties in de Elbe met hogere organische input en lagere zuurstofwaarden komen overigens ook massa-populaties *T.tubifex* en *L.hoffmeisteri* (en *L.claparèdeianus*) voor. Hunter (1981) meldt *P.barbatus* dan weer van het zoetwaterdeel van de Thames, verdwijnend daar waar zuurstofspanningen beneden een bepaald niveau vallen.

Naast een mogelijke kolonisatie door een extra-aantal soorten oligochaeten zal een substantiële reductie in de organische input in de Zeeschelde zeker leiden tot een daling in abundantie van de wormen. Toch kan deze aantalsafname mogelijk vrij traag geschieden, enerzijds vanwege de nog belangrijke aanwezige bronnen van organisch

materiaal in de bodem, anderzijds onder invloed van de nog steeds omvangrijke in-situ productie van organisch materiaal op de schorren. Een juiste inschatting van het effect kan enkel gebeuren door experimenteel werk op te zetten naar het type voedsel dat geprefereerd wordt door deze wormen en de impact op hun groei, reproductie enz.

Een vergelijking met andere zoetwatergetijgebieden kan ons inzicht verschaffen in de **potenties** van recolonisatie van macrofauna-elementen bij verbeterde zuurstofcondities.

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

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

Impact Oligochaeta op Zeeschelde ecosysteem

De impact van oligochaeten op de structuur en biochemie van de sediment-water interface is aanzienlijk. De dieptes tot waar ze de bodem doorwoelen, de grote populaties die ze kunnen opbouwen en hun onafgebroken activiteit resulteren in een substantiële herwerking van de bodems waarin ze leven. Appleby & Brinkhurst (1970) toonden aan dat oligochaeten in Toronto haven de bovenste 4-6 cm van het sediment twaalf maal per jaar volledig omwoelden, waarbij ze per etmaal hoeveelheden slib verplaatsten gelijk aan acht keer hun eigen lichaamsgewicht. Ze controleren bovendien

de geochemische cycli in de bovenste 4 cm van de bodem en hebben een diepgaand effect op het redox-potentiaal profiel (Diaz, 1980). In een gedetailleerde studie naar de effecten van tubificiden op de fysische en chemische eigenschappen van Lake Erie sedimenten, konden McCall & Fisher (1980) aantonen dat tubificiden er een bijzonder grote impact hebben op korrelgrootte-verdeling, erosie, porositeit, diffusie, permeabiliteit en zuurstofverbruik van de bodem, voornamelijk door partikels in diepere lagen op te nemen en als (met een slijmhulsel omgeven) pellets terug af te zetten t.h.v. de sediment-water interface. Chatarpaul et al. (1978) beschreef bovendien de impact van tubificiden op het denitrificatie proces en verschillende studies wijzen op hun rol in de 'zuivering' van sedimenten o.i.v. bioturbatie (Giere & Pfannkuche, 1982).

Het hierboven geschetste belang van oligochaeten voor allerhande processen t.h.v. de overgang bodem-waterfase is tot nu toe niet bestudeerd in de Zeeschelde. Rekening houdend met hun potentieel zeer vergaande impact, en dit voornamelijk in het zoetwatergetijdgebied, lijkt het sterk aangewezen om toekomstig onderzoek te richten naar deze aspecten toe.

Dankbetuiging

Dank gaat in de eerste plaats naar de Vlaamse overheid die binnen het kader van dit OMES-project dit onderzoek mogelijk maakt. In het bijzonder willen we ook Ir. Taverniers en Ir. Wouters alsmede de voltallige bemanning van de "Scaldis" en de "Veereman" bedanken voor alle logistieke steun. Dank gaat ook naar Dr. Wartel, F. Francken en staf van het KBIN voor de uitwerking van een aantal sedimentmonsters, en naar N. De Regge en T. Ysebaert (Instituut voor Natuurbehoud) voor assistentie in het veldwerk en de sediment analyses. We willen ook niet nalaten de vele collega's van de Universiteit Gent en het Instituut voor Natuurbehoud te bedanken voor hun grote bijdrage bij staalnames en laboratoriumwerk, in het bijzonder Danielle, Guy, Johan, Ranan, Annick, Koenraad en Ludwig. Waardering gaat ook naar S. Van Damme voor de vlotte transfer van meetgegevens nodig bij de interpretatie van de data. Tenslotte willen we ook Dr. P. Verdonschot (IBN-Leersum) graag bedanken voor zijn bereidwilligheid om het moeilijke determineerwerk van oligochaeten op een goed spoor te willen zetten.

Referenties

- Appleby, A.G. & R.O.Brinkhurst, 1970. Defecation rate of three tubificid oligochaetes found in the sediments of Toronto Harbour, Ontario. *J.Fish.Res.Bd Can.* 27: 1971-1982.
- Belmans, H., 1988. Verdiepings- en onderhoudsbaggerwerken in Wester- en Zeeschelde. *Water* 43: 184-194.
- Birtwell, I.K. & D.R.Arthur, 1980. The ecology of tubificids in the Thames estuary with particular reference to *T.costatus* (Claparède). In R.O.Brinkhurst & D.G.Cook (eds), *Aquatic oligochaete biology*, Plenum Press, New York, London: 175-184.
- Brinkhurst, R.O., 1980. Pollution biology - the North American experience. In R.O.Brinkhurst & D.G.Cook (eds), *Aquatic Oligochaete biology*. Plenum Press, New York: 205-209.
- Brinkhurst, R.O. & S.Gelder, 1991. Annelida: Oligochaeta and Branchiobdellida. In Thorp, U.H. & A.P.Covich (eds), *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press, San Diego: 401-435.
- Caspers, H., 1948. Ökologische Untersuchungen über die Wattentierwelt im Elb-Ästuar. *Verh.Dt.Zoologen Kiel*: 350-359.
- Chapman, P.M. & R.O.Brinkhurst, 1981. Seasonal changes in interstitial salinities and seasonal movements of subtidal benthic invertebrates in the Fraser River estuary, B.C. *Estuar. coast. shelf Sci.* 12: 49-66.
- Chapman, P.M., M.A.Farrell & R.O.Brinkhurst, 1982. Relative tolerances of selected aquatic oligochaetes to individual pollutants and environmental factors. *Aquat. Tox.* 2: 47-67.
- Chatarpaul, L., J.B.Robinson & N.K.Kaushik, 1978. Role of oligochaete worms in nitrogen transformation in stream sediments, Abstracts, 26th Annual Meeting, N.Am.Benthological Society. Winnipeg, Manitoba.
- Cummins, K.W. & J.C.Wuycheck, 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt.int.Verein.theor.angew.Limnol.* 18: 158p.
- De Pauw, N., V.Lambert & A.Van Kenhove, 1992. Kunstmatige substraten voor biologische monitoring van grote rivieren en kanalen in Vlaanderen en Nederland. Studie in opdracht van de Vlaamse Milieumaatschappij: 57p.
- Dethier, K., 1997. Voedselécologie van de Wintertaling (*Anas crecca* L) op twee slikgebieden in de Zeeschelde: verkennende studie naar het foerageergedrag en de voedselbeschikbaarheid. Licentiaatsverhandeling Universiteit Gent: 79p.
- Diaz, R.J., 1980. Ecology of tidal freshwater and estuarine Tubificidae (Oligochaeta). In: R.O.Brinkhurst & D.G.Cook. Plenum Press, New York: 319-330.
- Diaz, R.J., 1989. Pollution and tidal benthic communities of the James River Estuary, Virginia. *Hydrobiologia* 180: 195-211.
- Diaz, R.J., 1994. Response of tidal freshwater macrobenthos to sediment disturbance. *Hydrobiologia*

- 278: 201-212.
- Drewes, C.D. & M.J.Zoran, 1989. Neurobehavioral specialisations for respiratory movements and rapid-escape from predators in posterior segments of the tubificid *Branchiura sowerbyi*. *Hydrobiologia* 180: 65-71.
- Dzwillo, M., 1966. Untersuchungen über die Zusammensetzung der Tubificidenfauna im Hamburger Hafen. *Abh. Verh. naturw. Ver. Hamburg (NF)* 11: 101-106.
- Finogenova, N.P. & T.M.Lobasheva, 1987. Growth of *Tubifex tubifex* Müller (Oligochaeta, Tubificidae) under various trophic conditions. *Int.Revue ges.Hydrobiol.* 72 (6): 709-726.
- Giere, O. & O.Pfannkuche, 1982. Biology and ecology of marine Oligochaeta: a review. *Oceanogr.Mar.Biol. Ann.Rev.* 20: 173-308.
- Goosen, N.K., P.van Rijswijk & U.Brockmann, 1995. Comparison of heterotrophic bacterial production rates in early spring in the turbid estuaries of the Scheldt and the Elbe. *Hydrobiologia* 311: 31-42.
- Gray, J.S., 1976. The fauna of the polluted Tees estuary. *Estuar.coast.mar.Sci* 4: 652-676.
- Hill, M.O., 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
- Hunter, J., 1981. Survival strategies of Tubificids in the Thames and other estuaries. In N.V.Jones & W.J.Wolff (eds), *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*. Plenum Press, New York: 53-63.
- Kaster, J.L., 1989. Observations of predator-prey interaction on dispersal of an oligochaete prey, *Limnodrilus hoffmeisteri*. *Hydrobiologia* 180: 191-193.
- Konietzko, B. 1953. Notes sur les Oligochètes de Belgique. I. Eaux saumâtres du Bas-Escaut. *Med.Kon.Belg.Inst.Natuurwetenschappen* 29 (43): 14p.
- Lang, C., 1984. Eutrophication of Lakes Léman and Neuchâtel (Switzerland) indicated by oligochaete communities. *Hydrobiologia* 115: 131-138.
- Lang, C., 1989. Effects of small-scale sedimentary patchiness on the distribution of tubificid and lumbricid worms in Lake Geneva. *Freshwater Biology* 21: 477-481.
- Lotufo, G.R. & J.W.Fleeger, 1996. Toxicity of sediment-associated pyrene and phenanthrene to *Limnodrilus hoffmeisteri* (Oligochaete: Tubificidae). *Envir.Toxicol. and Chemistry* 15 (9): 1508-1516.
- Maes, J., 1997. Vis in de Zeeschelde: terug van weggeweest. *Schelde nieuwsbrief* 12: 1-3.
- McCall, P.L. & J.B.Fisher, 1979. Effects of tubificid Oligochaetes on physical & chemical properties of Lake Erie sediments. In R.O.Brinkhurst & D.G.Cook (eds), *Aquatic oligochaete biology*. Plenum Press, New York, London: 253-317.
- McLusky, D.S., S.C. Hull & M.Elliott, 1993. Variations in the intertidal and subtidal macrofauna and sediments along a salinity gradient in the upper Forth estuary. *Neth.J.Aq.Ecol.* 27 (2-4): 101-110.
- Meire, P., M.Hoffmann & T.Ysebaert (red), 1995. De Schelde: een stroom natuurtalent. Instituut voor Natuurbehoud, Hasselt, rapport 95.10:32p.

- Milbrink, G., 1980. Oligochaete communities in pollution biology. The European situation with special reference to lakes in Scandinavia. In R.O.Brinkhurst & D.G.Cook (eds), *Aquatic Oligochaete Biology*. Plenum Publ. Corp., N.Y., 433p.
- Muus, B.J., 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. - *Meddr.Danm.Fisk. -og Havunders* 5: 1-316.
- Palmer, M.F., 1968. Aspects of the respiratory physiology of *Tubifex tubifex* in relation to it's ecology. *J.Zool.Lond.* 154: 463-473.
- Pasteris, A., C.Bonacina & G.Bonomi, 1994. Observations on cohorts of *Tubifex tubifex* cultured at different food levels, using cellulose substrate. *Hydrobiologia* 278: 315-320.
- Pfannkuche, O., 1977. *Ökologische und systematische Untersuchungen an naidomorphen Oligochaeten brackiger und limnischer Biotope*. PhD thesis University Hamburg: 138p.
- Rofritz, D.J., 1977. Oligochaetes as a winter food source for the Old Squaw. *J.Wildl.Mgmt* 41: 590-591.
- Schuchardt, B., U.Haesloop & M.Schirmer, 1993. The tidal freshwater reach of th Weser estuary: riverine or estuarine ? *Neth.J.Aq.Ecol.* 27 (2-4): 215-226.
- Schwank, P., 1982. Turbellaria, Oligochaeta and Archiannelida from Breitenbach and other highland streams in Eastern Hesse. III. The taxocoenoses of Turbellaria and Oligochaeta in running waters - a synecological classification. *Arch.Hydrobiol./Suppl.* 62: 191-253 (in German with English summary).
- Storeid, S., 1994. Oligochaete response to changes in water flow in the Dokka Delta, Lake Randsfjorden (Norway), caused by hydroelectric power development. *Hydrobiologia* 278: 243-249.
- Smit, H., H.C.Reinhold-Dudok van Heel & S.M.Wiersma, 1995. Sublittoral macrozoobenthic assemblages in the enclosed sediment polluted Rhine-Meuse Delta; their relationship to environmental conditions. *Neth.J.Aq.Ecol.*
- StatSoft, Inc., 1995. *STATISTICA for Windows , Statistics II, 2nd edition*. 5405p.
- Van Zoest, R. & G.T.M.Van Eck, 1993. Behaviour of selected PCBs, PAHs and Y-HCH in the Scheldt estuary, S.W.Netherlands. *Neth.J.Aq.Ecol.* 27 (2-4): 288-300.
- Verdonschot, P., 1981. Some notes on the ecology of aquatic oligochaetes in the Delta Region of the Netherlands. *Arch.Hydrobiol.* 92 (1): 53-70.
- Verdonschot, P.F.M & C.J.F.Ter Braak, 1994. An experimental manipulation of oligochaete communities in mesocosms treated with chlorpyrifos or nutrient additions: multivariate analyses with Monte Carlo permutation tests. *Hydrobiologia* 278: 251-266.
- Wagner, G., 1968. Zur Beziehung zwischen der Besiedlungsdichte von Tubificiden und dem Nahrungsangebot im Sediment. *Int.Revue ges.Hydrobiol.* 53: 715-721.
- Warnes, J.M., 1981. The impact of overwintering birds on the production ecology of estuarine benthic invertebrates. University of Stirling PhD thesis: 177p.
- Wolff, W.J., 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Zoologische Verhandelingen* 126: 3-242.

- Yaroskhenko, M.F., O.I.Val'kovskaya & V.Kh.Chokyrian, 1980. Fresh-water Oligochaeta and their importance as food for fish. In G.M.Belyaev et al. (eds), Aquatic Oligochaete Worms: taxonomy, ecology & faunistic studies in the USSR. Amerind Publishing Co.Pvt Ltd, New Delhi, Bombay, Calcutta, New York:191-196.
- Ysebaert, T., P.Meire, D.Maes & J.Buijs, 1993. The benthic macrofauna along the estuarine gradient of the Schelde estuary. Neth J Aq Ecol. 27(4): 327-341.
- Zwarts, L., 1976. Density-related processes in feeding dispersion and feeding activity of Teal (*Anas crecca*). Ardea 64: 192-209.
- Zwolsman, J.J.G. & G.T.M. Van Eck, 1993. Dissolved and particulate trace metal geochemistry in the Scheldt estuary, S.W.Netherlands (water column and sediments).Neth.J.Aq.Ecol. 27 (2-4): 280-287.

Lijst figuren en tabellen

Figuren:

- Fig. 1.* Het Zeeschelde studiegebied met de afbakening van de tien ecosysteemmodel compartimenten (9-19), de staalname transecten (ooooo) en de vier secties FF, F, B, BB (zie Materiaal en methoden).
- Fig. 2.* Relatief aandeel in de abundantie van oligochaeten en andere taxa in vier secties en zes diepte zones in de Zeeschelde bij een ruimtelijke campagne in september/oktober 1996.
- Fig. 3.* Abundantie van oligochaeten langsheen de saliniteitsgradient van de Zeeschelde. Gemiddelde densiteiten per compartiment worden gegeven. Densiteiten < 10,000 ind.m⁻² worden weergegeven met: o; losse individuen met: *
- Fig. 4.* Totale densiteit oligochaeten, weergegeven als gemiddeld aantal/m² per compartiment, in de Zeeschelde.
- Fig. 5.* Totale biomassa oligochaeten, weergegeven als gemiddeld aantal g. ADW.m⁻² per compartiment, in de Zeeschelde.
- Fig. 6.* Cumulatieve densiteiten van verschillende soorten oligochaeten in relatie tot saliniteit, zuurstof condities en diepte. Strata met onvoldoende exemplaren of niet bemonsterd binnen de sectie zijn weggelaten. Voor meer uitleg secties FF/F/B/BB en dieptezones 1-6 cfr. Materiaal en methoden.
- Fig. 7.* Relatief aandeel van juvenielen, immatuuren, adulten en reproducerende oligochaeten in populaties Zeeschelde in september/oktober 1996, weergegeven per compartiment.
- Fig. 8.* Mate van bezetting van staarten oligochaeten met epizoïsche ciliaten (Vorticellidae) uitgedrukt per sectie (FF,F,B,BB) en per fractie (250 µm, 1 mm).
- Fig. 9.* De mate van staartregeneratie bij oligochaeten in de tien compartimenten van de Zeeschelde en dit voor de 250µm- en de 1mm fractie afzonderlijk.
- Fig. 10.* Verticale distributie van oligochaeten in bodem 'Ballooi-slik' in september 1996, opgedeeld in reproductieve stadia en soorten (*Limnodrilus* & *T. tubifex*). Een indicatie van het voorkomen van cocons is eveneens weergegeven.
- Fig. 11.* Seizoenaal patroon voorkomen oligochaeten op maandelijks bemonsterd punt 'Ballooi-slik'. Voor de periode januari 1996-januari 1997 werd een onderscheid gemaakt tussen de 250 µm- en de 1 mm fractie. De strenge vorstperiode van eind december 1996 tot half januari 1997 werd met een pijl aangeduid.

Tabellen:

Tabel 1. Sedimentkarakteristieken van de stations per dieptestratum zoals bemonsterd tijdens de ruimtelijke campagne "benthos" in september/oktober 1996 (opgesplitst in het zoete deel = tot en met Rupelmonding, en het brakke). Mkgr: mediane korrelgrootte; Slib%: volume% < 38 µm; OC: % tot. organische C.

Tabel 2. Karakteristieken van het Zeeschelde studiegebied opgedeeld in de tien OMES-compartimenten (compartiment 9 aan Belgisch-Nederlandse grens, compartiment 19 tot Melle), bemonsterd in september/oktober 1996. Data van saliniteit, O₂ verzadiging en BOD zijn afgeleid van de maandelijkse meetcampagnes op de Zeeschelde, periode december 1995 - november 1996. Maxima en minima zijn hoogste, respectievelijk laagst gemeten maandwaarden in de genoemde periode.

Tabel 3: Dichtheden (N.m⁻²) benthos in de Zeeschelde in sept/oktober 1996. De twee fracties (250 µm en 1 mm) zijn apart en gesommeerd weergegeven en gemiddeld per compartiment en per dieptezone. *Zie Materiaal en methoden.*

Tabel 4: Biomassa (g ADW.m⁻²) benthos in de Zeeschelde in sept/oktober 1996. De twee fracties (250 µm en 1 mm) zijn apart en gesommeerd weergegeven en gemiddeld per compartiment en per dieptezone. *Zie Materiaal en methoden.*

Tabel 5. Gemiddelde soortensamenstelling, totale densiteit en biomassa van oligochaeten per station in de tien Zeeschelde compartimenten in september/oktober 1996. Soorten: Lh=*L.hoffmeisteri*, Lc=*L.claparèdeianus*; Lu=*L.udekemianus*; Lp=*L.profundicola*; Tt=*T.tubifex*, Hc=*H.costata*; Th=*T.heterochaetus*, Pl=*P.litoralis*; Dd=*D.digitata*; En=Enchytraeidae sp.; Pb=*P.bavaricus*; Sf=*S.ferox*.

Tabel 6. Samenvattende tabel met resultaten van een multiple regressie van densiteiten, totale biomassa, totaal aantal soorten N₀ en relatief belang van adulten, t.o.v. een selectie van omgevingsvariabelen; enkel de significante gestandaardiseerde regressie coëfficiënten zijn weergegeven; voor de overall coëfficiënt of determinatie (R²_{adj}): * p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001.

