

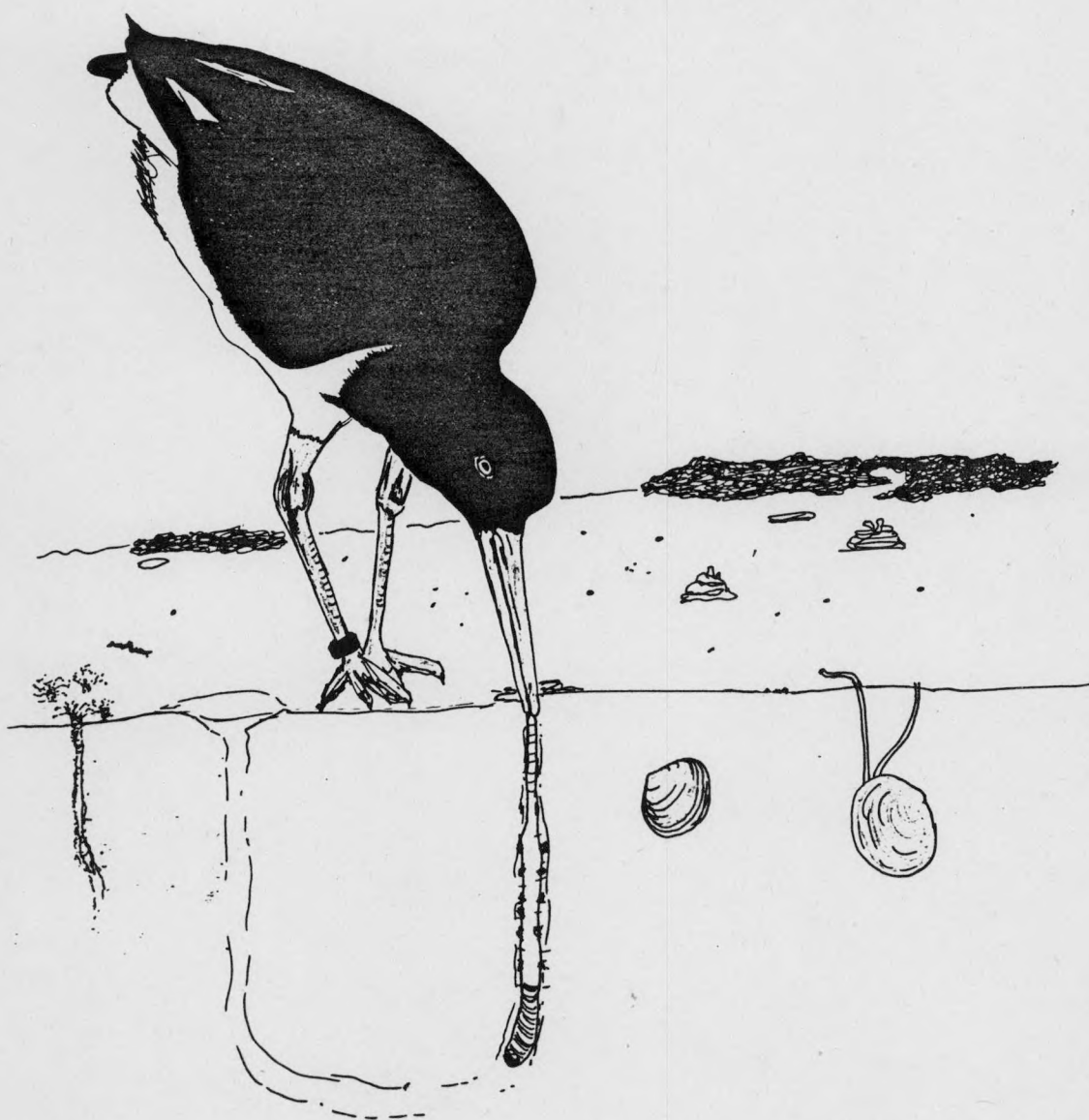
RIJKSUNIVERSITEIT GENT

FACULTEIT DER WETENSCHAPPEN
LABORATORIUM VOOR OECOLOGIE DER DIEREN,
ZOOGEOGRAFIE EN NATUURBEHOUD

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institut für Meeresbiologie und Fischerei
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15

RUIMTELIJKE DISTRIBUTIE VAN HET MACROZOOBENTHOS
OP DE SLIKKEN VAN VIANEN
FUNDAMENTELE EN PRAKTISCHE BESCHOUWINGEN

J. DEREU EN P. MEIRE



PROJECT VOGEL (RIJKSWATERSTAAT)
VERSLAG N° 1, DECEMBER 1985

18978

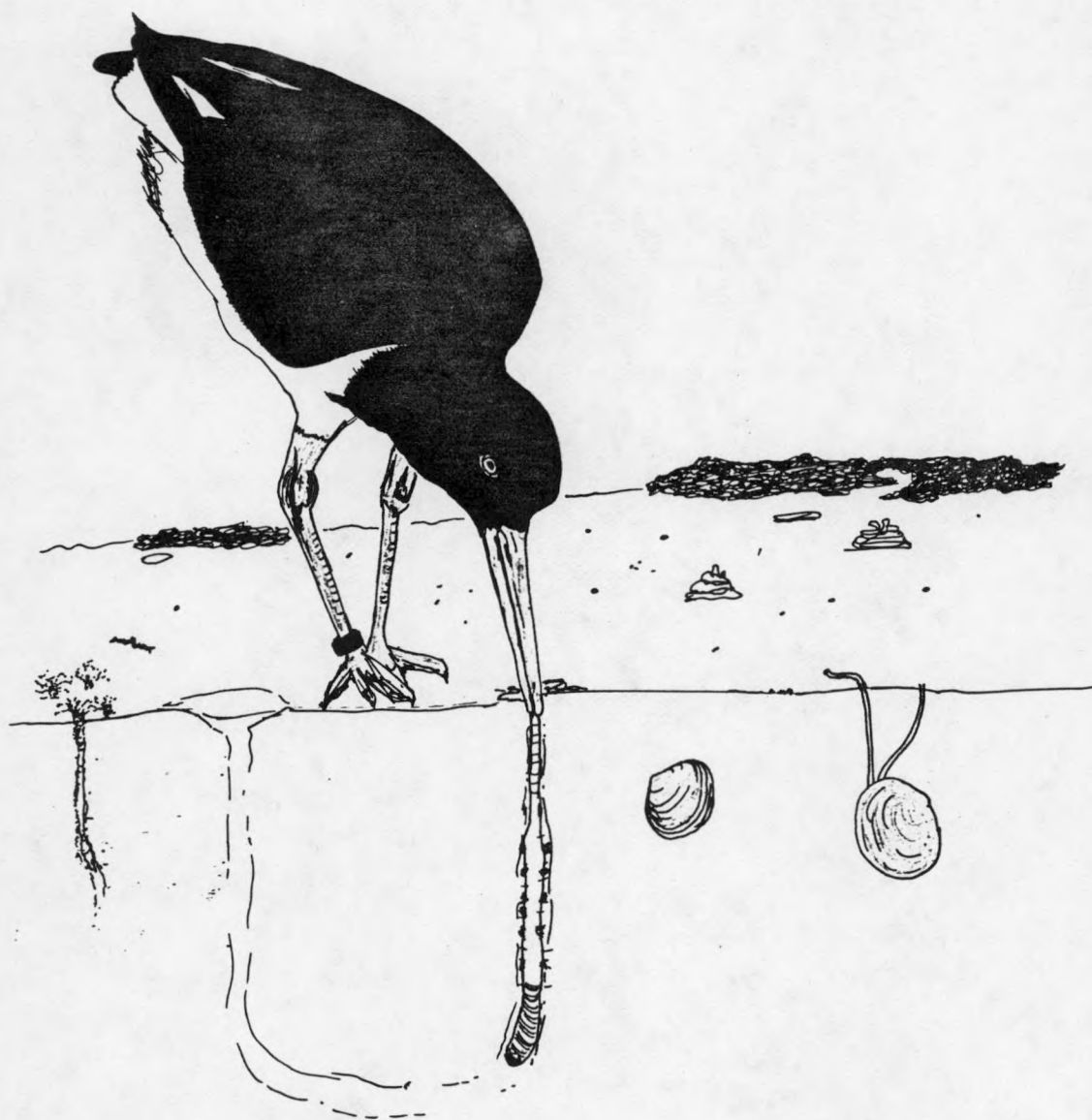
Instituut voor Zeevatenrakenlijk onderzoek
Instituut voor de Wetenschappelijke Onderzoek
Prinses Louisastraat 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15

RIJKSUNIVERSITEIT GENT

FACULTEIT DER WETENSCHAPPEN
LABORATORIUM VOOR OECOLOGIE DER DIEREN,
ZOOGEOGRAFIE EN NATUURBEHOUD

RUIMTELIJKE DISTRIBUTIE VAN HET MACROZOOBENTHOS
OP DE SLIKKEN VAN VIANEN
FUNDAMENTELE EN PRAKTISCHE BESCHOUWINGEN

J. DEREU EN P. MEIRE



PROJECT VOGEL (RIJKSWATERSTAAT
VERSLAG N° 1, DECEMBER 1985

INHOUD

| | |
|---|-------|
| A. INHOUD | p. 1 |
| B. SAMENVATTING | p. 2 |
| C. VERSLAG | |
| 1. Inleiding | p. 3 |
| 2. Meten van aggregatie | p. 4 |
| a. De V/m ratio | p. 5 |
| b. k van de Negatief binomiale distributie | p. 6 |
| c. Indices van Lloyd | p. 8 |
| d. De exponent b uit de Taylor Power Law | p. 8 |
| 3. Materiaal en methodes | |
| 1. Staalname | p. 10 |
| 2. Verwerking der stalen | p. 11 |
| 3. Gesimuleerde staalname | p. 12 |
| 4. Mathematische verwerking | p. 12 |
| 5. Opstellen van een staalnameprogramma | p. 12 |
| a. Soortenspectrum | p. 13 |
| b. Densiteit | p. 13 |
| 4. Resultaten | |
| 1. De V/m ratio | p. 14 |
| a. Benthos | p. 14 |
| b. Simulatie | p. 16 |
| 2. De index k van de Negatief binomiale distributie | p. 17 |
| 3. Mean crowding en Patchiness | p. 18 |
| 4. De exponent b uit de Taylor Power Law | p. 20 |
| a. Benthos | p. 20 |
| b. Simulatie | p. 22 |
| 5. Transformatie | p. 24 |
| 6. Nauwkeurigheid van een staalname | p. 27 |
| 7. Bespreking | p. 32 |
| D. LIJST DER FIGUREN | p. 36 |
| E. LIJST DER TABELLEN | p. 37 |
| F. LITERATUURLIJST | p. 38 |

SAMENVATTING

Macrozoöbenthosgegevens van twee onderzoeksjaren (1979-1982) op de slikken van Vianen (Oosterschelde) werden gebruikt om het ruimtelijk patroon van de belangrijkste soorten te beschrijven. Hiervoor werden vier verschillende methodes gebruikt : de V/m ratio, de index k van de Negatief Binomiale Distributie, de indices van Lloyd en de exponent b van de Taylor Power Law.

Uit dit onderzoek blijkt dat de meeste soorten een geaggregeerd verspreidingspatroon hebben. Uitzonderingen zijn de bivalve mollusk Scrobicularia plana en de polychaeten Nephtys hombergii, Scoloplos armiger en Arenicola marina.

Vergelijking van de verschillende methodes laat ons besluiten dat de Taylor Power Law de meest geschikte methode is. De V/m ratio is, mits een voldoende aantal verschillende densiteiten beschouwd worden, ook betrouwbaar. Zowel k als de indices van Lloyd zijn voor dit onderzoek niet bruikbaar. Daarenboven blijkt uit literatuurgegevens dat k als aggregatie-index onbetrouwbaar is.

Met de formule opgesteld door RUESINK & KOGAN (1975) kunnen we bovendien een idee vormen over het aantal te nemen stalen bij bepaalde densiteiten voor het verkrijgen van een bepaalde accuraatheid. Gezien deze formule gebaseerd is op de Taylor Power Law, die een goede methode is om onze gegevens te beschrijven, is ze hier algemeen bruikbaar.

RUIMTELIJKE DISTRIBUTIE VAN HET MACROZOOBENTHOS OP DE SLIKKEN VAN VIANEN
FUNDAMENTELE EN PRAKTISCHE BESCHOUWINGEN

1. INLEIDING

Bij het bemonsteren van een populatie worden we frequent geconfronteerd met een zeer grote variabiliteit in densiteit tussen de stalen van eenzelfde gebied. De oorzaak hiervan ligt in het verspreidingspatroon van de organismen. Immers, de dieren zijn fysische objecten die een plaats innemen in de ruimte, die dus op zijn beurt kan beschouwd worden als een "resource" of bron. Het gebruik ervan geeft aanleiding tot het ruimtelijk patroon van een populatie, wat kan beschouwd worden als een fundamenteel populatiekenmerk (HEIP, 1975).

Ruimtelijke verspreiding van een populatie is steeds de resultante van twee tegengestelde ecologische krachten: enerzijds is er het zoeken naar maximale leefruimte waardoor de individuen zich verspreiden, en anderzijds en terzelfdertijd is er het zoeken naar de beste omgeving waardoor organismen zich aggregeren.

Reeds vanaf het begin van de studie van benthische distributiepatronen werden de drie natuurlijk mogelijke basispatronen duidelijk : de uniforme, de toevallige en de geaggregeerde dispersietoestand. In een uniform verdeelde populatie bewaren de individuen een zekere afstand tot elkaar. Dit kan voorkomen in relatief dense populaties en kan een gevolg zijn van intraspecifieke competitie. Een toevallig verspreidingspatroon ontstaat wanneer de kans dat een individu een bepaald deel van de ruimte inneemt overal gelijk is en de aanwezigheid van dat individu de positie van andere individuen niet beïnvloed. De geaggregeerde verspreiding is het meest algemeen en kan (eventueel) verklaard worden door de heterogeniteit van de omgeving, predatiedruk en het reproductief gedrag.

KOSLER (1968) besloot uit zijn onderzoek dat de geaggregeerde dispersietoestand kenmerkend is voor macrobenthos van het eulitoraal. Alleen bivalve mollusken hebben, volgens deze auteur, door hun lage densiteit weinig neiging tot aggregatie. HOLME (1950) vond eveneens alleen een uniform verspreidingspatroon bij de bivalve mollusk Tellina tenuis. Ook GAGE & GEEKIE (1973), HEIP (1975) en ELLIOT (1977) constateerden een duidelijk aggregatiepatroon bij mariene

benthosorganismen. DOWNING (1978) vond aggregatie bij alle door hem bestudeerde zoetwaterbenthosorganismen, behalve bij Isopoden, Trichoptera, Hirudinea en Chaborinae.

Het onderzoek van het ruimtelijk patroon van een populatie is van fundamenteel belang omdat het enerzijds een populatieparameter is en anderzijds van belang bij predator-prooi studies. De stabiliteit van beide populaties wordt meestal verhoogd naarmate de prooipopulatie meer geaggregeerd is (HASSELL, 1981). Het onderzoek is echter ook van praktisch belang bij het plannen van een staalname.

In dit eerste rapport willen we een overzicht geven van de belangrijkste methoden om aggregatie te meten en deze daarna te toetsen aan macrozoobenthosgegevens afkomstig van de slikken van Vianen. Dit wordt dan verder uitgewerkt om de accuraatheid van de staalname en de optimale staalinspanning te bekomen.

2.METEN VAN AGGREGATIE

Aggregatie kan bepaald worden door middel van aggregatie-indices. Ze vallen uiteen in 2 groepen. De eerste groep omvat indices die moeten afgeleid worden uit metingen van de onderlinge afstand der individuen. Deze methode, alhoewel de meest nauwkeurige, is onbruikbaar voor benthosorganismen. De tweede groep omvat die indices die moeten afgeleid worden uit schattingen van random genomen steekproeven.

De ideale dispersieindex zou moeten voldoen aan volgende voorwaarden (ELLIOT, 1977) :

1. Er moeten continue waarden bestaan over een range gaande van maximale homogeniteit (gelijke aantallen in alle stalen) over de toevallige verspreiding ($s^2 = \bar{x}$) naar maximale aggregatie (alle individuen in één staal).
2. De index mag niet beïnvloed worden door staalgrootte, het aantal stalen, het staalgemiddelde en de densiteit.
3. Hij moet gemakkelijk te berekenen zijn vanuit grote aantallen gegevens.
4. Hij moet ook de mogelijkheid bieden verschillende stalen te testen op significantie.

Volgende indices worden vaak gebruikt om het ruimtelijk patroon van een populatie te beschrijven.

a) De V/m ratio

De V/m ratio is een eenvoudige doch vrij ruwe methode. V staat voor variantie en m voor gemiddelde. Met de ratio kan een eerste indruk verkregen worden over het type verspreidingspatroon van een populatie. Deze test is gebaseerd op de identieke waarde van variantie en gemiddelde van de Poisson-distributie, die het toevallig verspreidingspatroon van een populatie het best beschrijft.

Is de ratio niet significant verschillend van één, dan heeft de populatie een toevallig verspreidingspatroon. Controleren of V/m significant verschilt van 1 is mogelijk doordat $(n-1) \cdot V/m$ verdeeld is zoals X^2 voor $(n-1)$ vrijheidsgraden (PIELOU, 1969). Is de ratio significant kleiner of groter dan één, dan verwachten we respectievelijk een uniforme distributie, het best beschreven met de Positief Binomiale distributie, of een geaggregeerd verspreidingspatroon wat we kunnen fitten aan de Negatief Binomiale distributie.

Op de verhouding variantie tot gemiddelde werden een groot aantal variaties voorgesteld. Voorbeelden zijn :

$$\frac{s^2}{\bar{x}}, \frac{s^2(n-1)}{\bar{x}}, \frac{s^2}{\bar{x}-1}, \frac{s}{\bar{x}}, \frac{100 \sqrt{s^2 - \bar{x}}}{\bar{x}}, \frac{(s^2/\bar{x}) - 1}{\sum X - 1} \quad (1)$$

waarin s = standaarddeviatie

n = aantal stalen

$\sum X$ = som alle dieren in een reeks stalen

Het grote nadeel van de V/m ratio's is de sterke dichtheitsafhankelijkheid. PIELOU (1969) toonde aan dat de ratio lineair daalt met dalende dichtheid. Dit kan als volgt aangetoond worden (HEIP, 1975).

Wanneer de populatie in overeenstemming met de negatief binomiale verdeling verspreid is, wordt de variantie gegeven door :

$$V = m^2/k + m \quad (2)$$

met k een parameter van de Negatief Binomiale distributie
of

$$V/m = m/k + 1 \quad (3)$$

Deze vergelijking toont dat er een lineair verband is tussen V/m en m .

b) k van de negatief binomiale distributie

Om de geaggregeerde populatie te beschrijven, is de negatief binomiale distributie vaak een goed model. De parameters van deze distributie zijn het rekenkundig gemiddelde \bar{x} en een positieve exponent k. \bar{x} en k worden geschat uit de gevonden frequentiedistributie. De index k wordt frequent gebruikt als aggregatieindex. Lage waarden voor k betekenen een hoge graad van aggregatie.

Voor de bepaling van k bestaan verschillende methodes :

1° Methode 1

$$k_1 = \frac{\bar{x}^2}{s^2 - \bar{x}} \quad (4)$$

Deze methode is voor 90 % getrouwbaar voor

- kleine waarden van \bar{x} als $k/x > 6$
- grote waarden van \bar{x} als $k > 13$
- middelgrote waarden van \bar{x} als $(k + \bar{x})(k + 2)/\bar{x} > 15$

2° Methode 2 : bepaling van k uit de verhouding der nullen

k_2 wordt geschat door die waarde van k te bepalen waarvoor :

$$k_2 \log (1 + \bar{x}/k) = \log(n/f_0) \quad (5)$$

waarin n = aantal stalen

f_0 = aantal stalen zonder individuen

Deze methode is betrouwbaar als tenminste een derde der stalen leeg zijn.

3° "Maximum-likelihood" methode

De maximum-likelihood methode is de meest nauwkeurige, doch vrij omslachtig.

$$\sum_x (A_x/k + x) - n \ln (1 + x/k) = 0 \quad (6)$$

met $A_x = f_{x+1} + f_{x+2} + \dots =$ aantal eenheden met meer dan x individuen

Verschillende waarden van k worden geprobeerd tot de vergelijking in evenwicht is.

4° Berekenen van een gemeenschappelijke k (k_c)

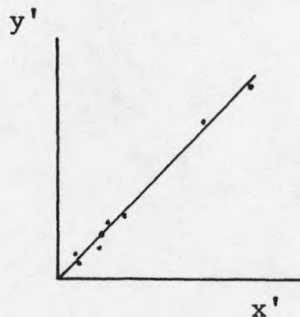
Een gemeenschappelijke k (k_c) kan geschat worden voor een reeks van distributies. Deze kan berekend worden als er geen verband bestaat tussen gemiddelde (\bar{x} of $\log \bar{x}$) en $1/k$. Of hieraan voldaan is wordt best eerst getest vooraleer men de uitgebreide berekening van k_c begint.

Uit de waargenomen gemiddelden en varianties worden voor elk van de distributies twee nieuwe parameters berekend :

$$x' = \bar{x}^2 - s^2/N$$

$$y' = s^2 - \bar{x}$$

Uit de helling van de regressielijn kan men k_c bepalen.



$$\frac{1}{k_c} = \frac{y'}{x'}$$

Als tot het bestaan van een gemeenschappelijke k wordt besloten, betekent dit dat de regressielijn van x' t.o.v. y' waarvan $1/k_c$ de richtingscoëfficiënt is door de oorsprong gaat. De variantie rond de regressielijn is testbaar met X^2 .

c) De indices van Lloyd (1967)

In een geaggregeerde populatie is het niet de gemiddelde dichtheid, maar de "mean crowding" die biologisch gezien het meest informatie weergeeft. Mean crowding, of de gemiddelde omringingsgraad van de individuen door soortgenoten is dus een maat voor de intensiteit van mogelijke interacties tussen de individuen.

De index \bar{m}^* wordt volgens LLOYD (1967) berekend uit het gemiddeld aantal individuen dat per individu in een kwadraat voorkomt. Hierbij is \bar{m}^* de mean crowding voor de populatie.

$$\bar{m}^* = m + (V/m - 1) \quad (8)$$

De "patchiness"-index wordt gedefinieerd als \bar{m}^*/m of de verhouding van mean crowding tot gemiddelde. Patchiness is een eigenschap van een ruimtelijk patroon en is onafhankelijk van de dichtheid. PIELOU (1969) toonde een functioneel verband aan tussen de parameter k van de negatief binomiale distributie en de \bar{m}^*/m index.

$$\bar{m}^*/m = 1 + 1/k \quad (9)$$

$$k = \frac{1}{\bar{m}^*/m - 1}$$

d) De exponent b uit de Taylor Power Law

De ruimtelijke distributie van een populatie is over een bepaalde tijd bekeken een onstabiel aspect van een dynamisch systeem. Slechts uiterst zelden wordt dezelfde situatie herhaald in opeenvolgende generaties. Daarom zijn frequentiedistributies in zekere zin minder geschikt om een ruimtelijk patroon te beschrijven, tenzij dezelfde situatie telkens terugkomt bij dezelfde dichtheid.

TAYLOR (1961) beschreef een verband tussen de variantie V , gemiddelde m en de exponent b van de vorm :

$$V = a m^b \quad (10)$$

of

$$\log V = \log a + b \log m \quad (11)$$

Deze formule is sindsdien bekend als de Taylor Power Law. Deze uitdrukking werd oorspronkelijk gebruikt door BLISS (1941) als een methode om data te transformeren. De exponent b is een maat voor aggregatie en kan continu variëren van 0 voor een homogeen verspreidingspatroon over 1 voor een toevallig naar ∞ voor een maximaal geaggregeerde situatie. Aggregatie wordt aangenomen als b significant groter is dan 1 ($b \pm \text{C.I.} > 1$). Verschillende soorten distributies kunnen zo beschreven worden met slechts één mathematische uitdrukking.

Deze maat voor aggregatie heeft het grote voordeel dat de dichtheitsafhankelijkheid, die bij de andere methodes storend werkt, wordt ingecalculeerd. De exponent b is dus geschikt om aggregatie van organismen tussen verschillende gebieden en over verschillende tijdstippen te vergelijken. Daarenboven wordt de beperking van het fitten aan één of andere distributie opgeheven.

Het enige nadeel is dat deze index slechts kan berekend worden op basis van een groot aantal gegevens doordat er verschillende schattingen van varianties en gemiddelden nodig zijn om de regressie te bepalen, waaruit b dan kan berekend worden.

3. MATERIAAL EN METHODES

1. Staalname

Op de slikken van Vianen (fig 3.1) werden in 1979 door P. MEIRE 15 permanente quadrataten (verder afgekort als PQ's) uitgezet. De grootte der PQ's varieert tusen 0,5 en 1,5 ha., afhankelijk van de homogeniteit van het gebied. Uit praktische overwegingen, i.v.m. het vogelonderzoek (zichtbaarheid vanaf de dijk) werd later besloten meer en andere PQ's te plaatsen. Een overzicht van alle bemonsterde PQ's en de situering ervan op de slikken wordt weergegeven in figuur 3.1.

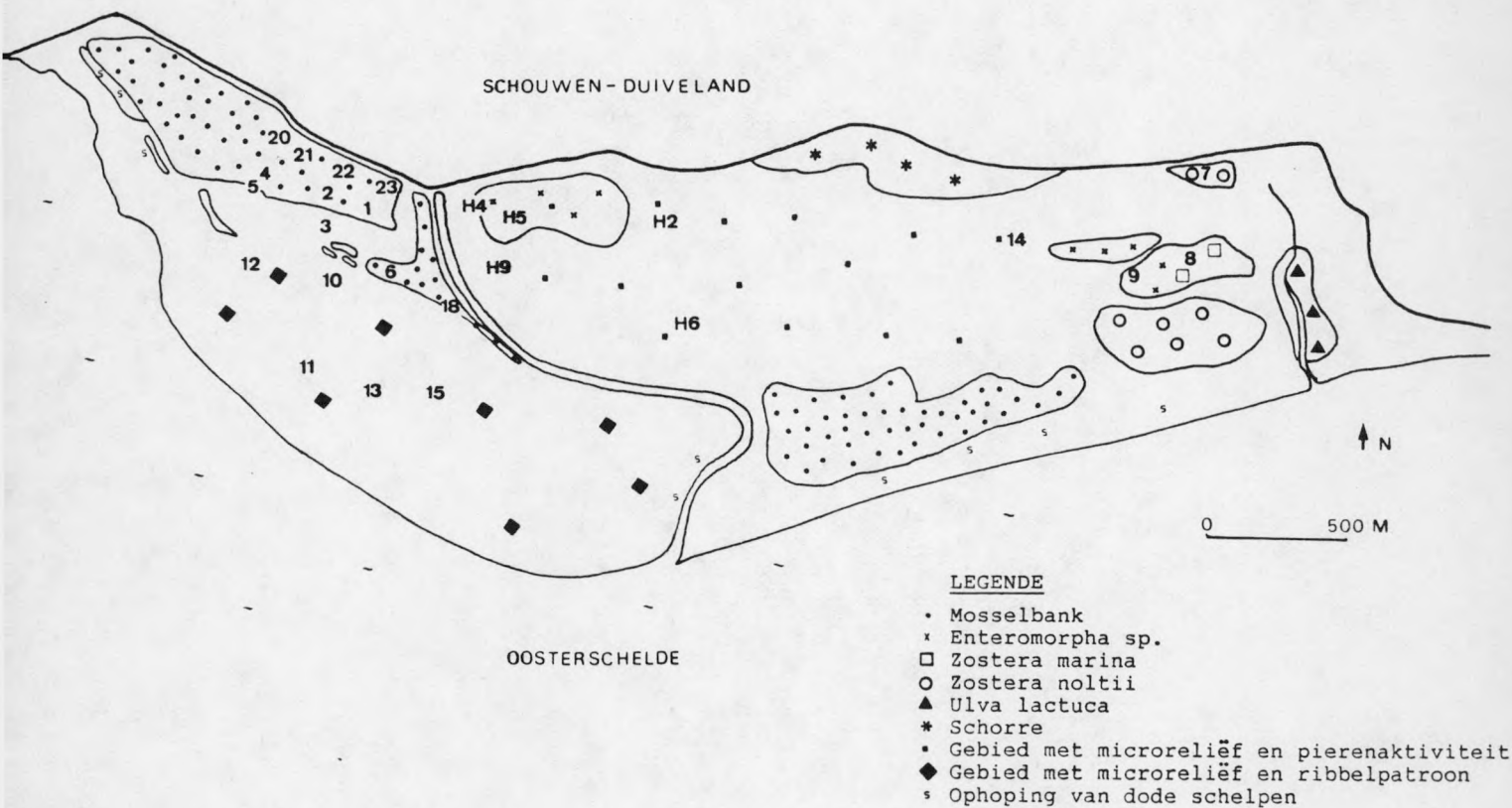


Fig. 3.1 : Slikken van Vianen

De hier behandelde stalen dateren van de najaarsbemonsteringen (september) van 1979 en 1982. De stalen werden genomen in de bovenvermelde PQ's met een ronde wadbuis van 15 cm. diameter (opp. 176,6 cm²) tot op een diepte van 30 à 40 cm., afhankelijk van de aard van het sediment. Elk staal werd in een plastic zak aan wal gebracht en gefixeerd met 40 % neutrale formol. Op een zeef met ronde openingen van 1 mm² werd alles uitgespoeld met behulp van een tuin- of brandslang en het residu wordt bewaard op 7 % neutrale formol. Een overzicht der verwerkte stalen is gegeven in tabel 3.1.

| PQ | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
|----|---|---|----|---|----|----|---|---|----|----|----|----|
| 79 | 5 | 5 | 20 | 5 | 19 | 28 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |
| 82 | - | - | 5 | - | 5 | 5 | - | - | 5 | 5 | 5 | 5 |

| PQ | 14 | 15 | 18 | 20 | 21 | 22 | 23 | H2 | H4 | H5 | H6 | H9 |
|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 79 | 5 | 19 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 82 | - | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 |

Tabel 3.1 : Aantal verwerkte stalen

2. Verwerking der stalen

De stalen werden minstens 24 uur voor het uitzoeken gekleurd met Bengaals roze (2 gr. opgelost in 10 l. neutrale formol). Uitspoelen van het nog aanwezige sediment gebeurde op een zeef met mazen van 250 µ. Vervolgens werd het residu gedecanteerd in drie fracties : de grove schelpfractie, de fijne schelpfractie en het detritus. Deze fracties werden afzonderlijk uitgezocht in een witte trierbak onder een loupe voorzien van verlichting. Dit bleek een even nauwkeurige, doch veel efficiëntere methode dan triëren onder een binoculaire microscoop.

Alle individuen werden voor zover mogelijk tot op soort gedetermineerd en geteld.

3. Gesimuleerde staalname

Teneinde enkele statistische aspecten van een staalnameprogramma in detail te onderzoeken, werd een staalname op papier gesimuleerd. Hiervoor werd op karton, binnen een oppervlak van 105 x 75 cm., ieder dier door een punt voorgesteld. Vijf verschillende populaties werden gecreëerd met respectievelijk 100, 500, 1000, 5000 en 10000 stippen of respectievelijk densiteiten van 126, 630, 1268, 6307 en 12614 per m². De populaties werden bewust in een geaggregeerd patroon geschikt.

Per populatie werden random stalen genomen. Hiertoe werden willekeurig punten gezet, die het middelpunt vormden van een staal. Voor de verschillende staalgroottes, met diameter van 2, 4, 6, 8, 10 en 12 cm. werden telkens op die wijze en onafhankelijk van elkaar 10 stalen genomen.

De densiteiten, het aantal genomen stalen en het verspreidingspatroon werden zo gekozen opdat de gesimuleerde en de reële benthospopulaties vergelijkbaar zouden zijn.

4. Mathematische verwerking

Alle gegevens werden verwerkt op de mainframe-computer van het Centraal Digitaal Rekencentrum van de R.U.G. en dit aan de hand van het S.P.S.S. programmapakket (NIE et al., 1975). Voor detail hieromtrent verwijzen we naar MEIRE & DEREU (in voorbereiding).

De regressielijnen werden vergeleken aan de hand van een covariantieanalyse zoals beschreven in SNEDECOR & COCHRAN (1980 pp. 385-388).

De k-waarden werden berekend volgens de "maximum-likelihood" methode op een HP-9225 minicomputer.

5. Opstellen van een staalnameprogramma

De bedoeling van een staalname-programma is steeds een zo accuraat mogelijke schatting te bekomen met de geringste inspanning. Hierbij kunnen we zowel kwantitatief of kwalitatief gaan bemonsteren. Met kwalitatief onderzoek willen we een goed inzicht krijgen in het aanwezige soortenspectrum. Met kwantitatief onderzoek willen we een goede densiteitsschatting bekomen.

De staalgrootte, waarmee de oppervlakte van de staaleenheid bedoeld wordt, is een belangrijke veranderlijke bij het opstellen van een staalname-programma. Nochtans is dit meestal slechts een zeer klein oppervlak in vergelijking met het studiegebied zodat het aantal te nemen stalen minstens even belangrijk is, zeker met betrekking tot de statistische verwerking der gegevens.

a) Soortenspectrum

Om na te gaan hoeveel stalen er nodig zijn om een goede benadering te vinden van het aanwezige soortenspectrum is het steeds interessant een collectorcurve op te stellen.

Dit wordt verkregen door een aantal maal toevallig 1, 2, 3, ..., n stalen te selecteren en het gemiddeld aantal soorten te berekenen voor elk aantal stalen. Op deze gemiddelden wordt vervolgens een curve-fitting toegepast.

b) Densiteit

Goede densiteitsschattingen worden alleen verkregen aan de hand van een groot aantal stalen. Het aantal te nemen stalen is steeds een compromis tussen wat nodig is voor een "nauwkeurige" schatting en de hoeveelheid beschikbare arbeid. Door RUESINK & KOGAN (1975) werd een formule opgesteld om het aantal te nemen stalen te bepalen in functie van de accuraatheid :

$$N = (100/C)^2 t^2 a m^{(b-2)} \quad (12)$$

waarin N = aantal te nemen stalen

C = accuraatheid uitgedrukt als percentage van het gemiddelde

t = t-waarde voor een twee-zijdig waarschijnlijkheidsniveau voor n-1 vrijheidsgraden met n het aantal stalen waarop de regressie berekend werd.

m = gemiddelde

a en b = coëfficiënten van de Taylor Power Law

Een accuraatheid van 20 % betekent dat met een probabiliteit van 95 %, het waargenomen gemiddelde binnen 20 % van het werkelijk gemiddelde ligt.

Gezien deze vergelijking onafhankelijk is van de moederdistributie (die zit reeds ingecalculeerd als de Taylor Power Law) is ze algemeen bruikbaar als deze laatste de data kan beschrijven.

4. RESULTATEN

1. De V/m ratio

a) Benthos

Tabel 4.1 geeft een overzicht van de V/m waarden voor de belangrijkste soorten van alle bemonsterde plots in 1982. Gemiddelde (m) en variantie (V) werden telkens berekend over 5 stalen. Van alle soorten werd dan berekend in hoeveel plots de soort een significant geaggregeerd verspreidingspatroon heeft.

Lanice conchilega kwam in 1982, in tegenstelling met 1979, slechts sporadisch voor. Het gering aantal gevonden individuen geeft althans voor de studie van het ruimtelijk patroon een vertekend beeld zodat de soort in de hierna volgende bespreking buiten beschouwing gelaten word.

De minst geaggregeerde soorten zijn Scoloplos armiger, Arenicola marina, Scrobicularia plana, Nephtys hombergii en Anaitides maculata die respectievelijk in 6 %, 8 %, 9 %, 11 % en 14 % der plots geaggregeerd voorkomen. De sterkst geaggregeerde soorten zijn Tharyx marioni, Capitella capitata en Heteromastus filiformis die in respectievelijk 81 %, 72 % en 72 % der plots geaggregeerd voorkomen.

Een vergelijking van deze waarden met de gemiddelde densiteit der individuen over de verschillende plots toont onmiddelijk de densiteitsafhankelijkheid van deze index aan. Immers, die soorten die het frequentst geaggregeerd voorkomen hebben ook de hoogste gemiddelde densiteit; deze soorten met de laagste densiteit zijn ook in het minst aantal plots geaggregeerd. De densiteitsafhankelijkheid van de V/m ratio wordt nog eens geïllustreerd in fig 4.1 voor Anaitides maculata.

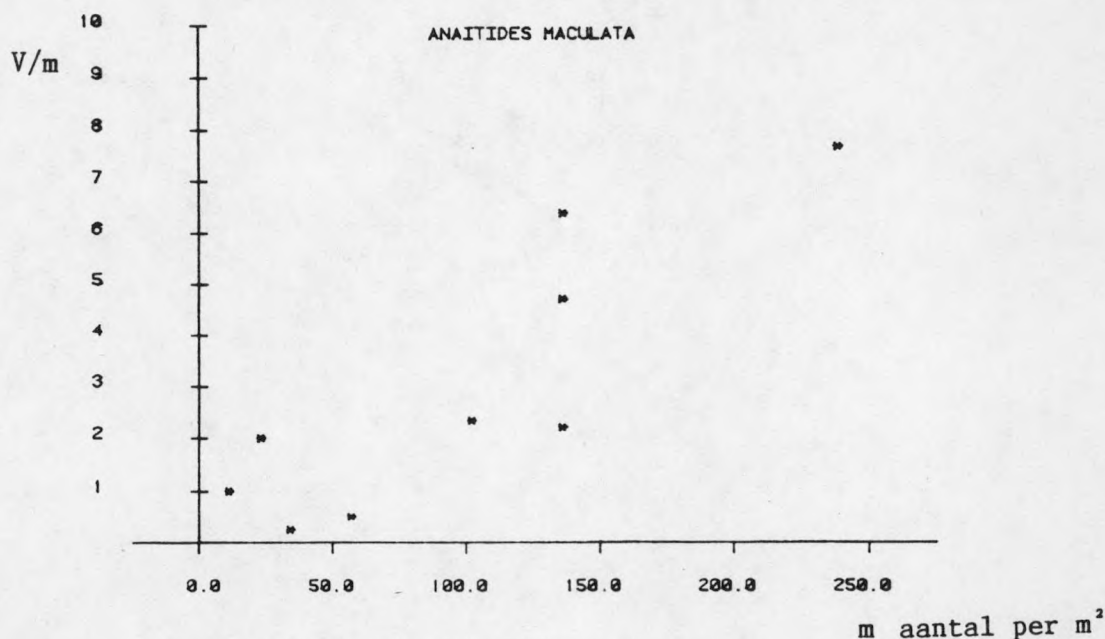


Fig. 4.1 : Verband tussen V/m en m

| SOORT | 3 | 5 | 6 | 10 | 11 | 12 | 13 | 15 | 18 | 20 | 21 | 22 | 23 | H2 | H4 | H5 | H6 | H9 |
|---------------------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|----------|----------|--------|---------|
| Littorina littorea | 12,00 * | - | 1,42 | 3,00 | - | - | 1,00 | 1,00 | - | 4,31 * | 8,93 * | 43,55 * | 1,75 | 1,33 | 3,88 * | 1,33 | 1,33 | 2,00 |
| Cerastoderma edule | 0,87 | 2,59 * | 44,06 * | 1,92 | 2,00 | 0,75 | 1,00 | 1,00 | 2,06 | 1,42 | 1,78 | 1,00 | - | 1,58 | 0,68 | 1,30 | 3,55 * | 7,02 * |
| Scrobicularia plana | - | 1,50 | 1,50 | 1,00 | 1,33 | - | - | - | 0,57 | 6,00 * | 2,00 | 0,75 | 1,00 | - | 1,84 | 1,71 | - | 0,81 |
| Macoma balthica | 1,41 | 2,14 | 1,32 | 3,02 * | 0,75 | 1,00 | 0,75 | - | 2,02 | 0,25 | 2,17 | 0,75 | 2,25 | 0,52 | 1,05 | 5,06 * | 1,50 | 3,06* |
| Anaitides maculata | 2,20 | 1,00 | 2,00 | 0,50 | 6,38 * | - | 1,00 | - | 2,00 | 1,00 | 2,00 | 2,00 | - | 0,25 | 7,67 * | 2,33 | - | 4,71* |
| Lanice conchilega | - | - | 1,50 | 1,00 | - | 1,00 | - | - | - | - | 1,00 | - | 1,00 | - | 1,00 | - | - | - |
| Nereis diversicolor | - | 0,50 | 1,00 | 1,00 | 0,88 | - | 1,00 | - | 1,00 | 1,50 | 2,21 | 7,75 * | 5,38 * | 5,09 * | 3,96 * | 5,50 * | - | 0,61 |
| Nephtys hombergii | 0,19 | 0,23 | 1,44 | 2,55 * | 2,13 | 1,78 | 0,28 | 1,50 | 0,50 | 1,00 | 3,00 * | 1,45 | 0,50 | 0,88 | 0,50 | 1,00 | 0,17 | 0,57 |
| Scoloplos armiger | 1,22 | 2,25 | 1,00 | 1,22 | 4,67 * | 1,44 | 2,31 | 1,00 | 0,25 | 1,00 | - | 2,00 | 0,75 | 1,15 | 0,25 | 0,75 | 0,39 | 0,39 |
| Pygospio elegans | 1,68 | 3,17 * | 2,23 | 0,56 | 3,07 * | 2,13 | 4,50 | 1,00 | 6,73* | 2,82 * | 2,75 * | 10,61 * | 3,29 * | 2,25 | 1,45 | 6,61 * | 0,75 | 0,50 |
| Tharyx marioni | 1,18 | 23,02 * | 8,54 * | 5,64 * | 16,62 * | 2,36 | 5,75 * | - | 15,63 * | 13,45 * | 59,94 * | 18,94 * | 18,94 * | - | 115,80 * | 155,62 * | 1,00 | 47,84 * |
| Capitella capitata | 2,86 * | 2,75 * | 12,21 * | 16,20 * | 13,58 * | 4,94 * | 3,37 * | 22,12 * | 6,00 * | 7,77 * | 11,01 * | 1,57 | 5,07 * | 1,00 | 0,83 | 1,47 | 2,00 | 3,00 * |
| Heteromastus filif. | 2,69 * | 8,22 * | 34,85 * | 2,86 * | 2,71 * | 8,63 * | 2,00 | 0,75 | 3,02 * | 16,56 * | 7,81 * | 14,58 * | 5,03 * | 2,00 | 6,09 * | 2,23 | 1,00 | 11,87 * |
| Arenicola marina | 0,75 | 0,75 | 3,00 * | - | - | 1,00 | - | 0,88 | - | 2,00 | - | 0,17 | 0,75 | 0,75 | 1,44 | 0,50 | 1,00 | 1,50 |

Tabel 4.1 : De V/m ratio's voor alle bemonsterde PQ's van 1982
 * significant groter dan 1 ($p < 0,05$)

b) Simulatie

Tabel 4.2 toont de waarden der V/m ratios voor de verschillende staalgroottes voor de vijf verschillende populaties. Alleen bij de kleinste staalgrootte en bij de minst dense populaties (100 en 500) kan de randomhypothese niet verworpen worden. Ook uit deze simulatie blijkt de dichtheitsafhankelijkheid van de V/m ratio (Fig. 4.2).

| diameter | densiteiten | | | | |
|----------|-------------|---------|---------|---------|----------|
| | 100 | 500 | 1000 | 5000 | 10000 |
| 2 cm | 1,00 | 0,89 | 1,93 * | 9,90 * | 7,19 * |
| 4 cm | 3,00 * | 1,19 | 19,27 * | 9,32 * | 10,85 * |
| 6 cm | 7,00 * | 6,68 * | 9,14 * | 13,24 * | 39,42 * |
| 8 cm | 2,56 * | 12,85 * | 2,59 * | 42,53 * | 158,56 * |
| 10 cm | 3,60 * | 4,48 * | 24,29 * | 30,06 * | 34,82 * |
| 12 cm | 2,67 * | 11,01 * | 23,65 * | 51,81 * | 129,50 * |

Tabel 4.2 : V/m ratios voor 6 verschillende staalgroottes bij 5 verschillende populaties (* : significant > 1)

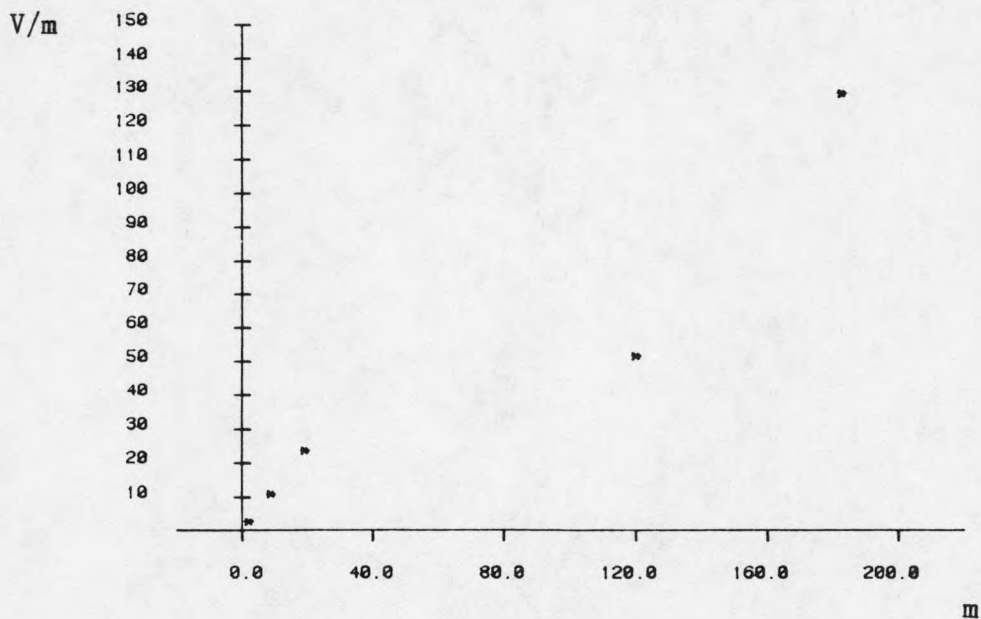


Fig. 4.2 : Verband tussen V/m en m (simulatie)

2. De index k van de NBD

De belangrijkste voorwaarde opdat k interpreteerbaar zou zijn, is dat de NBD de gegevens kan beschrijven. Om de waargenomen frequentiedistributie te testen aan de theoretische distributie gebruiken we de X^2 -test. Deze heeft echter 2 beperkingen :

- omdat de theoretische frequenties groter dan 5 moeten zijn voor het uitvoeren van een X^2 -test, is het vaak noodzakelijk de gegevens samen te voegen in klassen. Hierdoor daalt het aantal vrijheidsgraden sterk.
- het volledig staartgedeelte van de distributie, die kenmerkend is voor de NBD wordt hierdoor samengevoegd in 1 of 2 klassen.

Deze index werd berekend voor de gegevens van 4 PQ's bemonsterd in september 1979 waarvoor minstens 20 stalen verwerkt zijn. Een overzicht van de k-waarden berekend volgens de maximum likelihood methode wordt gegeven in tabel 4.3.

| SOORT | PQ | | | | b ± C.I. |
|-------------------------|------|-------|--------|------|-------------|
| | 6 | 5 | 3 | 15 | |
| Littorina littorea | 0,51 | 0,17 | 0,08 | - | 1,87 ± 0,21 |
| Cerastoderma edule | 0,59 | 6,11 | 549,60 | * | 1,34 ± 0,18 |
| Scrobicularia plana | 3,81 | 0,54 | - | - | 1,24 ± 0,27 |
| Macoma balthica | 1,81 | 1,80 | 549,58 | * | 1,47 ± 0,18 |
| Anaitides maculata | 0,91 | 1,19 | 2,20 | * | 1,49 ± 0,27 |
| Lanice conchilega | 0,46 | 0,37 | * | - | 1,53 ± 0,21 |
| Nereis diversicolor | * | 0,71 | / | - | 1,55 ± 0,24 |
| Nephtys hombergii | * | 56,90 | * | 31,0 | 1,00 ± 0,40 |
| Scoloplos armiger | 0,82 | / | 18,75 | 2,15 | 1,32 ± 0,40 |
| Pygospio elegans | 0,79 | / | * | * | 1,40 ± 0,25 |
| Tharyx marioni | 0,88 | * | - | - | 1,72 ± 0,12 |
| Capitella capitata | 0,82 | / | 0,54 | 0,19 | 1,72 ± 0,20 |
| Heteromastus filiformis | 4,44 | 1,84 | 3,00 | - | 1,45 ± 0,12 |
| Arenicola marina | - | - | - | - | 1,18 ± 0,33 |

Tabel 4.3 : k-(voor 4 PQ's van 1979) en b-waarden (alle gegevens samen)

- : geen waarde

/ : NBD fit niet

* : k niet interpreteerbaar (df 0 of negatief)

In de meeste gevallen is de negatief binomiale een goede distributie om deze data te beschrijven. Slecht in 4 gevallen was er een significant verschil. In 12 gevallen echter was de interpretatie van k niet toegelaten door het aantal vrijheidsgraden nul of negatief werd. Het fitten van de waargenomen distributie aan de theoretische was bijgevolg onmogelijk. Hierdoor werd het aantal interpreteerbare k -waarden sterk gereduceerd.

Slechts bij enkele soorten, nl. Littorina littorea, Anaitides maculata, Capitella capitata en Heteromastus filiformis was er overeenstemming tussen de k -waarden van de verschillende plots. Capitella capitata en Littorina littorea blijken sterkst geaggregeerd gevolgd door Anaitides maculata en Heteromastus filiformis. De k -waarden voor Nephtys hombergii zijn beiden groot, wat een toevallig verspreidingspatroon doet vermoeden.

De densiteitsafhankelijkheid van k is duidelijk bij Cerastoderma edule, Macoma balthica en Anaitides maculata. Hoe kleiner de densiteit, hoe groter k of hoe geringer de aggregatie. Bij Littorina littorea en Capitella capitata krijgen we echter een tegenovergestelde densiteitsafhankelijkheid. In de andere gevallen is er geen of is het verband veel minder duidelijk. Een duidelijke correlatie tussen de k -waarden en densiteit kon dan ook niet aangetoond worden.

3. Indices van Lloyd (Mean crowding en patchiness)

Voor de belangrijkste soorten werden, zoals voor de k -waarden, de indices van Lloyd berekend voor die PQ's van 1979 waarvoor minstens 20 stalen verwerkt zijn. Mean crowding is functie van de densiteit wat ook duidelijk blijkt uit tabel 4.4. De hoogste mean crowding waarden vinden we terug bij Capitella capitata, Heteromastus filiformis en Lanice conchilega. De laagste waarden zijn voor Nephtys hombergii, Arenicola marina en Nereis diversicolor.

Tabel 4.5 geeft een overzicht van de patchiness voor dezelfde soorten. Waarden groter dan 1 betekenen dat de populatie een geaggregeerd verspreidingspatroon heeft. Voor geen enkele soort is de index significant groter dan 1 over de 4 beschouwde plots. Alleen in PQ 6 en 5, de plots met de hoogste densiteiten, toont de index geaggregeerde dispersiepatronen aan. Hieruit blijkt dat de patchiness-index niet volledig onafhankelijk is van de densiteit.

| SOORT | 6 | 5 | 3 | 15 |
|-------------------------|-----------------|----------------|--------------|---------------|
| Littorina littorea | 44,36 ± 30,84 | 19,64 ± 24,69 | | |
| Cerastoderma edule | 11,93 ± 9,19 | 8,89 ± 3,07 | 1,06 ± 0,84 | |
| Scrobicularia plana | 1,29 ± 0,93 | 4,84 ± 5,89 | | |
| Macoma balthica | 15,24 ± 5,81 | 14,48 ± 6,96 | 1,06 ± 0,84 | |
| Anaitides maculata | 49,91 ± 27,13 | 18,42 ± 10,52 | 2,76 ± 1,84 | |
| Nereis diversicolor | 0,33 ± 0,71 | 2,63 ± 3,19 | 1,00 ± 0,72 | |
| Nephtys hombergii | 0,25 ± 0,47 | 1,66 ± 0,95 | 0,46 ± 0,19 | 1,21 ± 0,92 |
| Scoloplos armiger | 13,19 ± 8,89 | 20,48 ± 13,47 | 13,70 ± 2,57 | 4,48 ± 2,66 |
| Pygospio elegans | 3,91 ± 2,74 | 11,94 ± 15,49 | 1,94 ± 3,70 | |
| Tharyx marioni | 2,49 ± 2,47 | 0,67 ± 0,95 | | |
| Capitella capitata | 225,29 ± 112,71 | 99,34 ± 104,62 | 4,35 ± 5,49 | 10,06 ± 15,29 |
| Heteromastus filiformis | 121,98 ± 25,33 | 62,03 ± 32,05 | 4,40 ± 2,27 | |
| Arenicola marina | 1,41 ± 2,01 | 0,39 ± 0,65 | 0,73 ± 0,90 | |
| Lanice conchilega | 50,26 ± 27,18 | 39,66 ± 33,45 | | |

Tabel 4.4 : Mean crowding-waarden ± C.I.

| SOORT | 6 | 5 | 3 | 15 |
|-------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| Littorina littorea | 2,56 ± 1,31 | 4,54 ± 4,18 | | |
| Cerastoderma edule | 2,65 ± 1,55 | 1,23 ± 0,27 | 1,07 ± 0,68 | |
| Scrobicularia plana | 1,27 ± 0,70 | 3,28 ± 3,15 | | |
| Macoma balthica | 1,49 ± 0,37 | 1,52 ± 0,49 | 1,06 ± 0,68 | |
| Anaitides maculata | 2,05 ± 0,80 | 1,74 ± 0,69 | 1,45 ± 0,73 | |
| Nereis diversicolor | 1,34 ± 2,66 | 2,63 ± 2,57 | 0,95 ± 0,56 | |
| Nephtys hombergii | 0,77 ± 1,37 | 1,05 ± 0,45 | 0,42 ± 0,14 | 1,09 ± 0,67 |
| Scoloplos armiger | 2,31 ± 1,15 | 1,96 ± 0,92 | 1,06 ± 0,09 | 1,44 ± 0,56 |
| Pygospio elegans | 1,95 ± 1,05 | 4,35 ± 4,38 | 4,86 ± 7,71 | |
| Tharyx marioni | 2,49 ± 2,00 | 1,28 ± 1,58 | | |
| Capitella capitata | 1,92 ± 0,67 | 3,53 ± 2,79 | 3,47 ± 3,48 | 5,62 ± 6,65 |
| Heteromastus filiformis | 1,21 ± 0,13 | 1,69 ± 0,59 | 1,37 ± 0,50 | |
| Arenicola marina | 3,04 ± 3,68 | 0,90 ± 1,62 | 1,22 ± 1,31 | |
| Lanice conchilega | 2,01 ± 0,77 | 2,60 ± 1,61 | | |

Tabel 4.5 : Patchiness-waarden ± C.I.

4. De exponent b uit de Taylor Power Law

a) Benthos

Volgens Taylor (1961) is de b-waarde van de Taylor Power Law onafhankelijk van de densiteit en is het een goede methode voor het meten van aggregatie voor alle taxa, staalnamemethodes en ruimtelijke schalen. Van alle soorten die zowel in 1979 als in 1982 in voldoende kwadraten aangetroffen werden, is de b-waarde berekend en vergeleken.

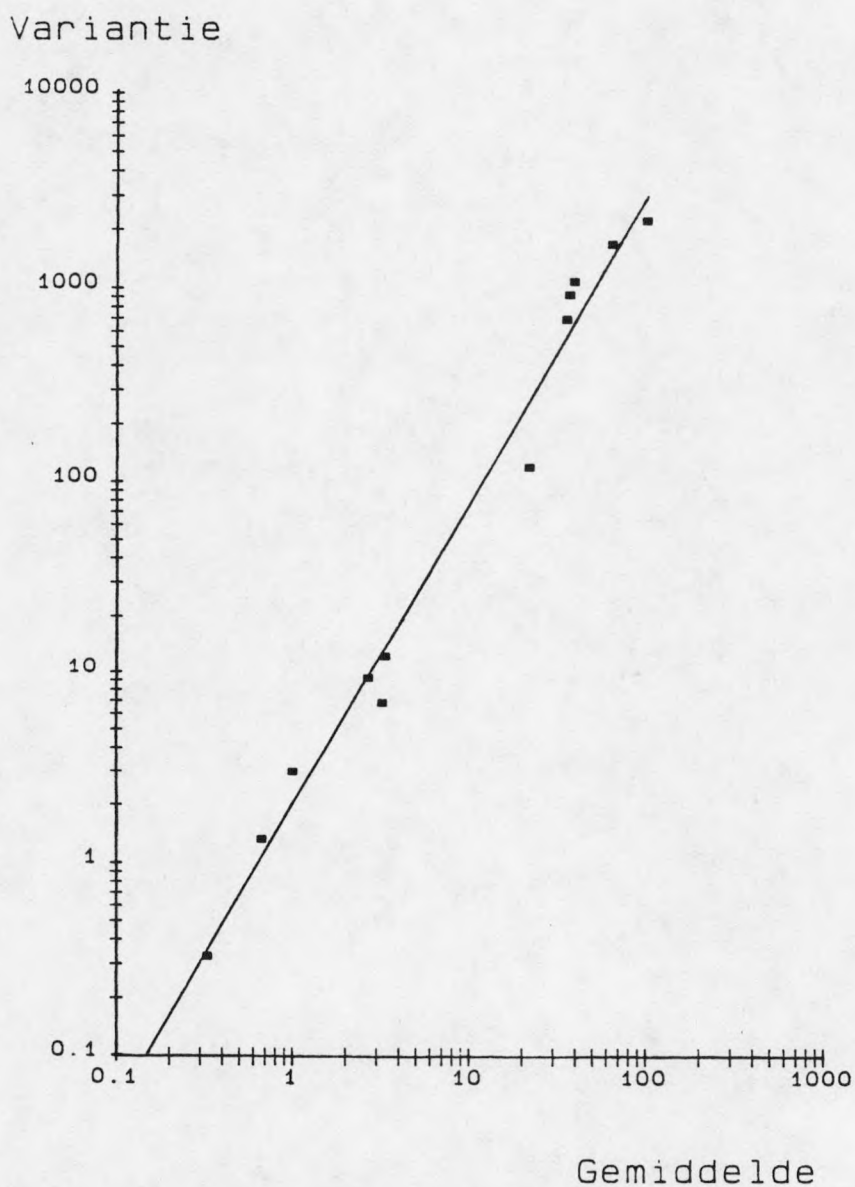


Fig. 4.3 : Regressie log V op log m voor Heteromastus filiformis

De b-waarden van de Taylor Power Law werden berekend uit de lineaire regressie van $\log V$ (variantie) op $\log m$ (gemiddelde) (fig 4.3). Beide regressies werden per soort vergeleken met een ANCOVA. Alle gegevens zijn samengevat in tabel 4.6. Gezien slechts uitzonderlijk de "elevation" of het intercept met de Y-as verschilt tussen beide regressies werd een gemeenschappelijke b-waarde berekend. Een verdeling der b-waarden is gegeven in fig 4.4.

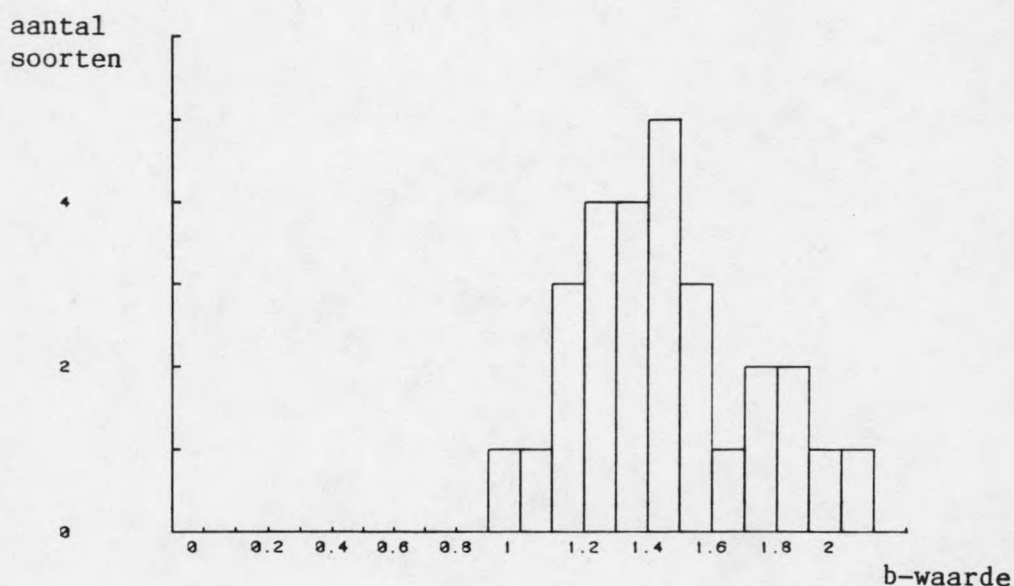


Fig. 4.4 : Verdeling der b-waarden

| SOORT | res. var. | slope | elevation | b |
|-------------------------|-----------|--------|-----------|-------------|
| Littorina littorea | 1,89 | 0,99 | 0 | 1,87 ± 0,21 |
| Cerastoderma edule | 0,45 | 0,01 | 0,01 | 1,34 ± 0,18 |
| Scrobicularia plana | 0,90 | 0,24 | 0,01 | 1,24 ± 0,27 |
| Macoma balthica | 0,46 | 1,80 | 6,65 * | 1,47 ± 0,18 |
| Anaitides maculata | 1,26 | 0,01 | 0,32 | 1,49 ± 0,27 |
| Lanice conchilega | 72,25 * | 4,63 * | 6,18 * | 1,53 ± 0,21 |
| Nereis diversicolor | 0,24 | 0,68 | 0,34 | 1,55 ± 0,24 |
| Nephtys hombergii | 0,51 | 0,34 | 0,12 | 1,00 ± 0,40 |
| Scoloplos armiger | 1,63 | 0,01 | 1,09 | 1,31 ± 0,40 |
| Pygospio elegans | 0,76 | 1,07 | 1,14 | 1,40 ± 0,25 |
| Tharyx marioni | 0,63 | 3,60 | 0,01 | 1,72 ± 0,12 |
| Capitella capitata | 1,13 | 1,43 | 3,52 | 1,72 ± 0,20 |
| Heteromastus filiformis | 0,39 | 0,81 | 0,70 | 1,45 ± 0,12 |
| Arenicola marina | 0,27 | 0,97 | 0,01 | 1,18 ± 0,33 |

Tabel 4.6 : ANCOVA, vergelijking '79 - '82

* : significant verschil ($p < 0,05$)

Alleen de regressies van Lanice conchilega blijken significant te verschillen tussen beide jaren. De soort kwam in 1982, zoals reeds eerder vermeld nog slechts sporadisch voor. Het berekenen van de regressie van 1982 dient dan ook met de nodige voorzichtigheid geïnterpreteerd te worden. Bij de verdere bespreking wordt deze soort buiten beschouwing gelaten.

De meeste soorten blijken significant geaggregeerd ($b \pm CI > 1$) voor te komen. Van Scrobicularia plana, Nephtys hombergii, Scoloplos armiger en Arenicola marina kan de random hypothese niet verworpen worden. De sterkst geaggregeerde soorten zijn Littorina littorea, Tharyx marioni en Capitella capitata. De b-waarden blijken zeer weinig te verschillen tussen de vergeleken jaren.

b) Simulatie

De parameter a wordt hoofdzakelijk bepaald door de staalgrootte (SOUTHWOOD, 1966; ELLIOT, 1977). Met het benthosonderzoek kon dit niet nagegaan worden. Daarom werd een staalname gesimuleerd (zie Mat. en Meth.) met verschillende staalgroottes.

De b-waarden berekend voor elke staalgrootte worden weergegeven in tabel 4.7. Slechts voor de tweede staalgrootte, met diameter van 4 cm., kan de randomhypothese niet verworpen worden.

| diameter | $b \pm C.I.$ |
|----------|-----------------|
| 2 | $1,59 \pm 0,16$ |
| 4 | $1,51 \pm 0,65$ |
| 6 | $1,36 \pm 0,29$ |
| 8 | $1,75 \pm 0,67$ |
| 10 | $1,52 \pm 0,32$ |
| 12 | $1,78 \pm 0,21$ |

Tabel 4.7 : b-waarden voor de 6 verschillende staalgroottes van de simulatie

De verkregen regressielijnen voor de zes verschillende staalgroottes werden onderling vergeleken met een ANCOVA. De resultaten zijn weergegeven in tabel 4.8. Slechts éénmaal blijkt de "slope" of de b-waarde significant te verschillen (6 - 12). In geen enkel geval blijkt de "elevation" of het intercept met de Y-as (coëfficiënt a) significant te verschillen. Nochtans verschilt het oppervlak tussen de grootste en de kleinste core (2 - 12) met een factor 35. De invloed van de staalgrootte op a moet dus eerder gering zijn.

| staaloppervlak | res. var. | slope | elevation |
|----------------|-----------|--------|-----------|
| 2 - 4 | 0,08 | 0,08 | 0,38 |
| 2 - 6 | 0,37 | 2,88 | 2,30 |
| 2 - 8 | 0,05 | 0,29 | 0,01 |
| 2 - 10 | 0,24 | 0,21 | 0,03 |
| 2 - 12 | 0,03 | 3,15 | 0,43 |
| 4 - 6 | 4,36 | 0,29 | 0,18 |
| 4 - 8 | 0,61 | 0,35 | 0,06 |
| 4 - 10 | 2,88 | 0,01 | 0,22 |
| 4 - 12 | 7,38 | 1,02 | 0,25 |
| 6 - 8 | 0,14 | 1,50 | 0,01 |
| 6 - 10 | 0,66 | 0,79 | 0,72 |
| 6 - 12 | 1,69 | 8,50 * | 0,04 |
| 8 - 10 | 4,75 | 0,54 | 0,42 |
| 8 - 12 | 12,17 * | 0,01 | 0,11 |
| 10 - 12 | 2,56 | 2,73 | 0,85 |

Tabel 4.8 : ANCOVA-waarden voor de simulatie

* : significant verschil ($p < 0,05$)

5. TRANSFORMATIE

De frequentiedistributies van de densiteiten van enkele belangrijke soorten zijn weergegeven in fig 5.1. Hieruit blijkt duidelijk dat deze gegevens niet normaal verdeeld zijn, de belangrijkste voorwaarde opdat we parametrische testen mogen uitvoeren. Daarom is het wenselijk de gegevens te transformeren. Zeer veel methodes zijn hiervoor beschikbaar, en de beste hangt gedeeltelijk af van de verdeling der gegevens zelf.

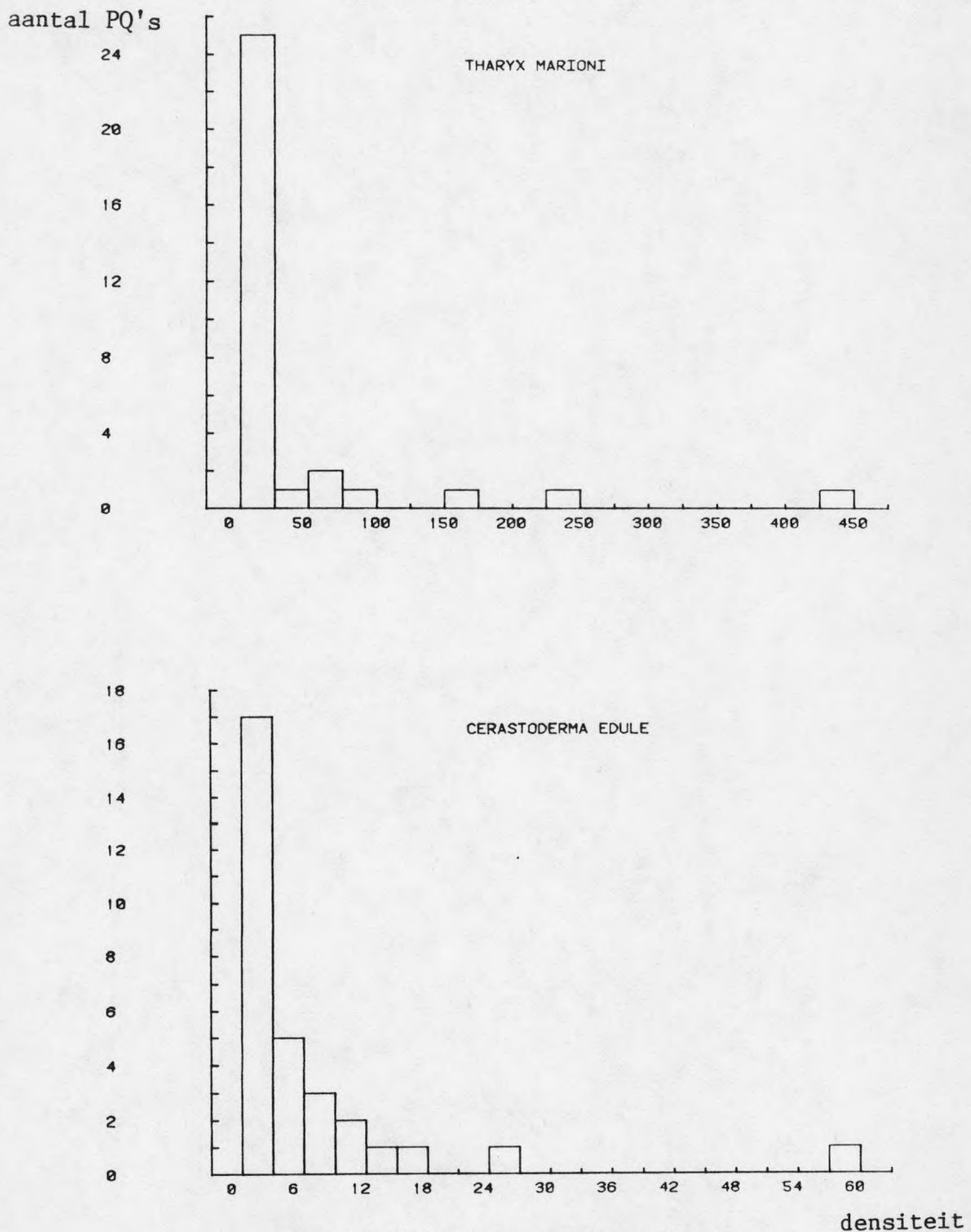


Fig. 5.1 : Frequentiedistributies

Wanneer de Taylor Power Law echter een goed model is om de gegevens te beschrijven, kunnen die op volgende wijze getransformeerd worden (TAYLOR, 1965).

$$y = x^{1-b/2} \quad (13)$$

waarin y = de getransformeerde waarde

x = de originele waarde

b = de exponent uit de Taylor Power Law

Is $b = 1$ dan gebruiken we de vierkantsworteltransformatie; is $b = 2$ dan wordt de log-transformatie aanbevolen (TAYLOR, 1965).

Voor de belangrijkste soorten werden de gegevens getransformeerd op vier verschillende manieren

$$y = x^{1-b/2}$$

$$y = x^{0,25} \quad (14)$$

$$y = x^{0,5} \quad (15)$$

$$y = \log(x + 1) \quad (16)$$

Met een Kolmogorov-Smirnov test werden de bekomen getransformeerde gegevens vergeleken met de normale distributie. Een overzicht wordt gegeven in tabel 5.1.

| SOORT | b | $y=x^{1-b/2}$ | $y=x^{0,25}$ | $y=x^{0,5}$ | $y=\log(x+1)$ |
|-------------------------|-------------|---------------|--------------|-------------|---------------|
| Littorina littorea | 1,87 ± 0,21 | 0,357 ** | 0,143 | 0,182 | 0,151 |
| Cerastoderma edule | 1,34 ± 0,18 | 0,116 | 0,084 | 0,169 | 0,076 |
| Scrobicularia plana | 1,24 ± 0,27 | 0,266 | 0,303 * | 0,246 | 0,305 * |
| Macoma balthica | 1,47 ± 0,18 | 0,133 | 0,102 | 0,181 | 0,094 |
| Anaitides maculata | 1,49 ± 0,18 | 0,162 | 0,156 | 0,164 | 0,154 |
| Lanice conchilega | 1,53 ± 0,21 | 0,351 ** | 0,347 ** | 0,333 ** | 0,352 ** |
| Nereis diversicolor | 1,55 ± 0,24 | 0,150 | 0,135 | 0,165 | 0,148 |
| Nephtys hombergii | 1,00 ± 0,40 | 0,081 | 0,079 | 0,081 | 0,104 |
| Scoloplos armiger | 1,31 ± 0,40 | 0,115 | 0,083 | 0,155 | 0,090 |
| Pygospio elegans | 1,40 ± 0,25 | 0,094 | 0,088 | 0,124 | 0,118 |
| Tharyx marioni | 1,72 ± 0,12 | 0,114 | 0,093 | 0,227 | 0,088 |
| Capitella capitata | 1,72 ± 0,20 | 0,094 | 0,103 | 0,176 | 0,129 |
| Heteromastus filiformis | 1,45 ± 0,12 | 0,132 | 0,135 | 0,151 | 0,164 |
| Arenicola marina | 1,18 ± 0,33 | 0,164 | 0,183 | 0,180 | 0,103 |

Tabel 5.1 : Kolmogorov-Smirnov waarden voor de verschillende transformaties

* : significant verschil ($p < 0,05$)

** : sterk significant verschil ($p < 0,01$)

Hoe kleiner de waarden, hoe beter de geobserveerde frequentiedistributie aanleunt bij de theoretische. Uit onze gegevens blijkt duidelijk dat de vierdemachtsworteltransformatie de beste normaliserende resultaten geeft; nl. in 5 van de 14 soorten. In 7 van de 14 soorten is het de op één na beste waarde. Slechts voor 2 soorten, Capitella capitata en Heteromastus filiformis geeft de transformatie voorgesteld door TAYLOR de beste resultaten.

DOWNING (1979) toonde aan dat de vierdemachtsworteltransformatie de variantie in alle gevallen stabiliseerde en dit in tegenstelling met de vierkantswortel- en de log-transformatie aanbevolen door ELLIOT (1977).

Indien b significant verschilt van 1,5 dan wordt beter de exacte b -waarde gebruikt (DOWNING, 1979). Alleen voor Capitella capitata kan dit ook hier aangetoond worden. Nochtans bij Littorina littorea, Nephtys hombergii en Tharyx marioni waar de b -waarde telkens significant verschilt van 1,5 worden hiermee telkens minder goede resultaten bekomen.

6.NAUWKEURIGHEID VAN EEN STAALNAME

1. Soortenspectrum

De collectorcurven werden voor elk PQ (sept. 79) berekend, en de best passende kromme voor de gegevens werd bepaald. Die was telkens van de vorm :

$$y = x/a + bx \quad (17)$$

De fitting was zeer goed (r^2 steeds groter dan 0,98). Deze krommen zijn weergegeven in fig 6.1. Het knikpunt van de kromme ligt ongeveer bij 5 stalen, wat impliceert dat 5 stalen reeds voldoende zijn om het grootste deel van het soortenspectrum te bemonsteren. Bij 10 stalen wordt reeds meer dan 95 % der soorten aangetroffen.

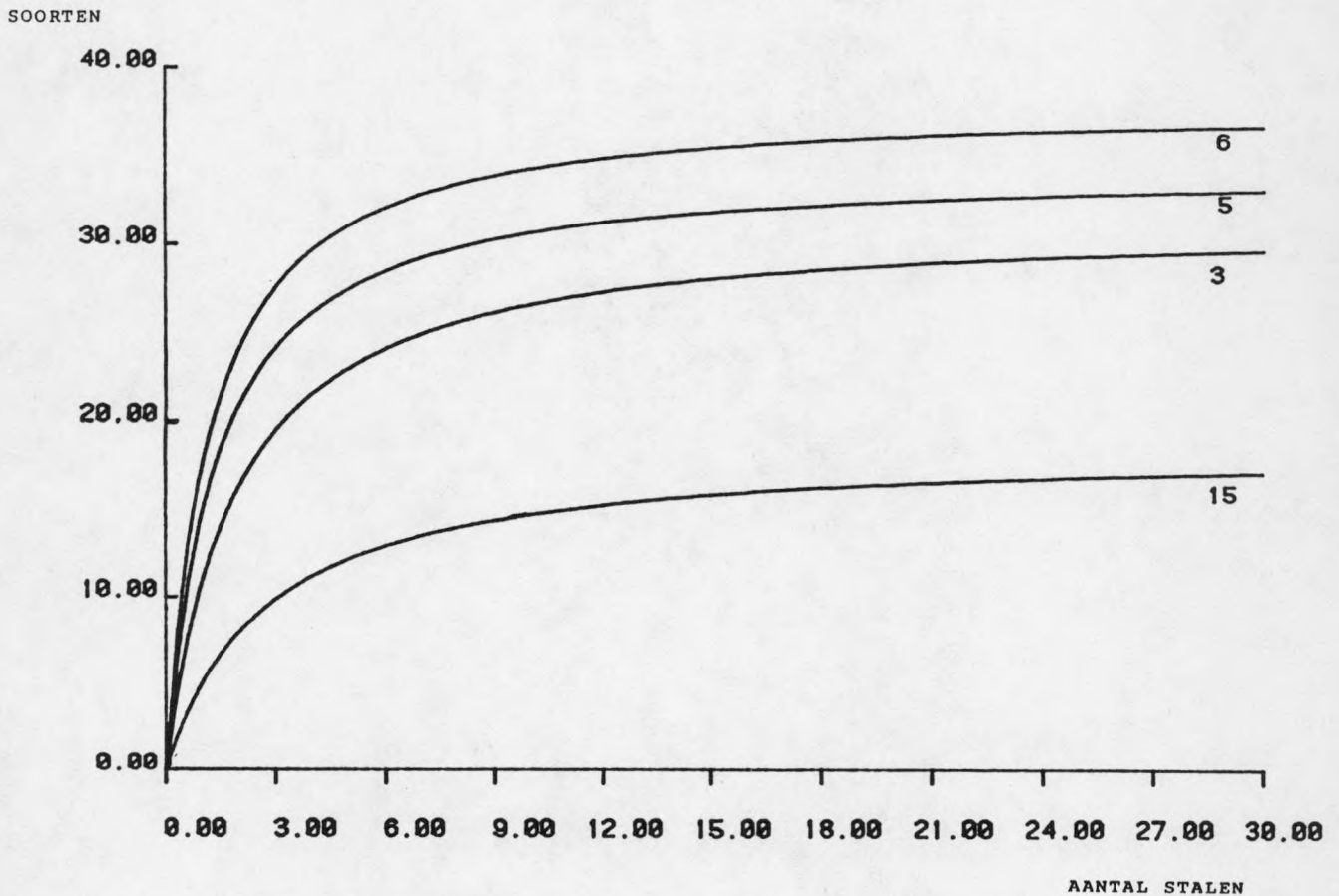


Fig. 6.1 : Collectorcurven

2. Densiteit

In tabel 6.1 is het aantal te nemen stalen weergegeven in functie van een accuraatheid van 50 % en met 95 % waarschijnlijkheid voor de hoogste en laagste waargenomen densiteiten voor de belangrijkste soorten. Hieruit blijkt duidelijk het effect van het gemiddeld aantal individuen per staal op de nauwkeurigheid (zie ook fig. 6.2). Voor de belangrijkste soorten en hoge densiteiten blijkt dat gemiddeld 6 stalen voldoende is om een accuraatheid van 50 % van het gemiddelde te bekomen.

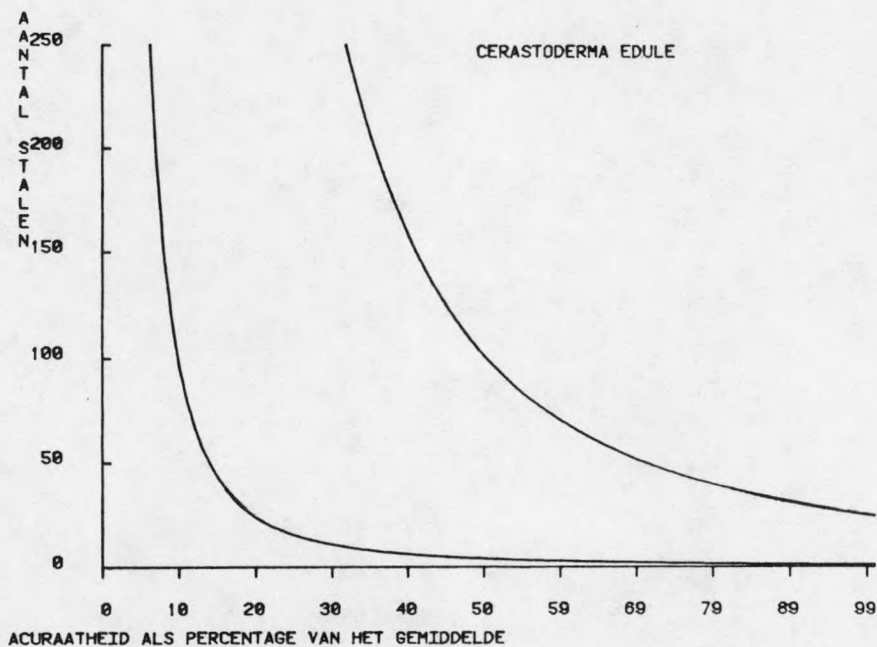
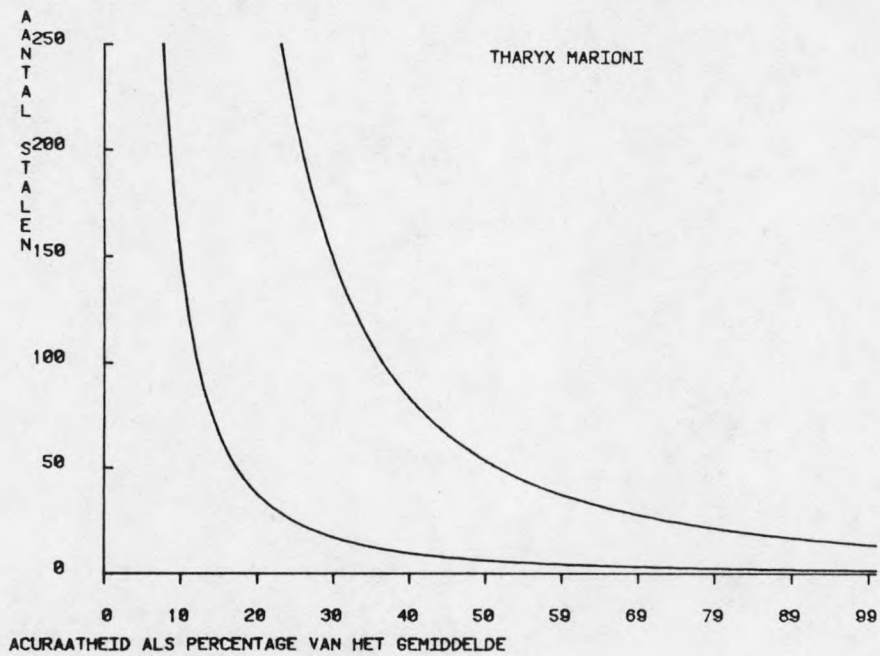


Fig. 6.2 : Accuraatheid van een staalname

| SOORT | laagste | hoogste |
|--------------------------------|---------|---------|
| <i>Littorina littorea</i> | > 100 | 23 |
| <i>Cerastoderma edule</i> | > 100 | 4 |
| <i>Scrobicularia plana</i> | 65 | 5 |
| <i>Macoma balthica</i> | 27 | 3 |
| <i>Anaitides maculata</i> | 62 | 7 |
| <i>Lanice conchilega</i> | 63 | 7 |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 43 | 4 |
| <i>Nephtys hombergii</i> | 67 | 2 |
| <i>Scoloplos armiger</i> | 39 | 3 |
| <i>Pygospio elegans</i> | 92 | 8 |
| <i>Tharyx marioni</i> | 52 | 6 |
| <i>Capitella capitata</i> | 47 | 8 |
| <i>Heteromastus filiformis</i> | > 100 | 3 |
| <i>Arenicola marina</i> | 60 | 2 |

Tabel 6.1 : Aantal te nemen stalen voor een accuraatheid van 50 % van het gemiddelde voor de laagste en hoogste waargenomen densiteit

Het feit dat het aantal stalen exponentieel stijgt voor een hogere accuraatheid kan ons een idee geven of een toename van het aantal te nemen en te verwerken stalen een voldoende toename in nauwkeurigheid met zich meebrengt om de extra inspanning te verantwoorden. Uit tabel 6.2 blijkt dat de accuraatheid van 5 naar 10 stalen aanzienlijk toeneemt (14,85 %). De gemiddelde toename in accuraatheid van 10 naar 15 stalen bedraagt slechts 7,3 % waaruit we menen te mogen besluiten dat 10 stalen per PQ ons een densiteitschatting geeft met een aanvaardbare foutenmarge. De gemiddelde accuraatheid uitgedrukt als percentage van het gemiddelde bij hoge densiteiten is dan 34 %.

| SOORT | 5 | 10 | 15 |
|--------------------------------|-----|----|----|
| <i>Littorina littorea</i> | 100 | 75 | 62 |
| <i>Cerastoderma edule</i> | 43 | 30 | 25 |
| <i>Scrobicularia plana</i> | 51 | 36 | 28 |
| <i>Macoma balthica</i> | 40 | 28 | 22 |
| <i>Anaitides maculata</i> | 59 | 42 | 34 |
| <i>Lanice conchilega</i> | 61 | 44 | 36 |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 45 | 32 | 26 |
| <i>Nephtys hombergii</i> | 36 | 26 | 21 |
| <i>Scoloplos armiger</i> | 40 | 28 | 23 |
| <i>Pygospio elegans</i> | 63 | 45 | 36 |
| <i>Tharyx marioni</i> | 54 | 38 | 31 |
| <i>Capitella capitata</i> | 64 | 45 | 37 |
| <i>Heteromastus filiformis</i> | 38 | 27 | 21 |
| <i>Arenicola marina</i> | 33 | 23 | 19 |

Tabel 6.2 : Accuraatheid uitgedrukt als een percentage van het gemiddelde voor 5, 10 en 15 stalen.

Niet alleen het aantal staaleenheden is belangrijk, doch ook het oppervlak van de staaleenheid. Uit gegevens van de simulatie blijkt dat de coëfficiënt a en de exponent b onafhankelijk zijn van het staaloppervlak. Dit laat ons toe om aan de hand van formule (12) (RUESINK & KOGAN) de accuraatheid te berekenen in functie van het staaloppervlak. Uiteraard moeten meer kleine staaleenheden genomen worden dan grote om dezelfde accuraatheid te bekomen. Tabel 6.3 geeft een overzicht van de toename van het aantal te nemen staaleenheden in functie van een kleiner staaloppervlak. Gemiddeld moeten 5 maal meer stalen genomen worden bij een staaloppervlak van 16 cm^2 (diameter 4,5 cm) dan bij een staaloppervlak van 176 cm^2 (diameter 15 cm). Het totale te bemonsteren oppervlak voor eenzelfde nauwkeurigheid is voor de kleinste eenheid ongeveer de helft. Bij het gedetailleerd uitzoeken is dit uiteraard een aanzienlijke tijdsbesparing.

| | |
|-------------------------|------|
| Littorina littorea | 1,4 |
| Cerastoderma edule | 4,9 |
| Scrobicularia plana | 6,2 |
| Macoma balthica | 3,6 |
| Anaitides maculata | 3,7 |
| Lanice conchilega | 2,6 |
| Nereis diversicolor | 2,8 |
| Nephtys hombergii | 11,5 |
| Scoloplos armiger | 3,7 |
| Pygospio elegans | 4,7 |
| Tharyx marioni | 2,0 |
| Capitella capitata | 1,9 |
| Heteromastus filiformis | 3,8 |
| Arenicola marina | 8,4 |

Tabel 6.3 : Toename van het aantal te nemen staaleenheden bij diameter 4,5 cm in vergelijking met een diameter van 15 cm voor eenzelfde accuraatheid.

De keuze van staaleenheid wordt bepaald door de grootte van de te bemonsteren individuen. De gemiddelde grootte der macrozoöbenthossoorten ligt ver uiteen (Amphipoden - mossels). Daarom kunnen we bij de staalname twee strategieën volgen :

- 1° één soort staaleenheid waarbij het volledige soortenspectrum met een voldoende nauwkeurigheid bemonsterd wordt.
- 2° verschillende soorten staaleenheden waarbij telkens een deel van het soortenspectrum bemonsterd wordt.

Gezien de grootte der individuen binnen één soort sterk variabel is, is het bij de tweede methode moeilijk een nauwkeurige densiteitsschatting te maken. Een deel van de populatie zal gedeeltelijk met de ene, gedeeltelijk met de andere methode bemonsterd worden, wat combinatie van deze gegevens onmogelijk maakt, zeker als beide stalen op een verschillende zeef gezeefd worden. Randeffecten zijn bovendien veel belangrijker bij 5 kleine buizen, dan bij één grote. Nochtans zijn geen kwantitatieve gegevens voorhanden om dit te staven.

De uiteindelijke inspanning, staalname en verwerking samen, zal zeer vergelijkbaar zijn. Interpretatiemoeilijkheden van de gegevens bij de tweede methode kan ons alleen doen besluiten te opteren voor één soort staaloppervlak, die bovendien nauwkeurige densiteitsschattingen van het volledig soortenspectrum toelaat.

7. BESPREKING

Onderzoek naar ruimtelijke patronen van macrozoöbenthos is eerder zeldzaam, zeker wat betreft het eulitoraal. KOSLER (1968) kwam tot het besluit dat van alle macrozoöbenthossoorten alleen bivalve mollusken, bij lage densiteiten, een random verspreidingspatroon hadden. Gelijkaardig macrozoöbenthos onderzoek gebeurde in het sublittoraal (GAGE en GEEKIE, 1971) en het bathyaal (JUMARS, 1975a,b en JUMARS et al., 1977). Voor het meiobenthos werden ruimtelijke patronen o.a. bestudeerd door HEIP (1975).

Verschillende methodes zijn voorhanden om ruimtelijke distributiepatronen te beschrijven. Nochtans zijn deze verschillende indices geen verschillende methodes om eenzelfde fenomeen te beschrijven, maar bepalen ze allemaal een ander aspect van het ruimtelijk patroon (ELLIOT, 1977).

DOWNING (1979) en TAYLOR (1978) vergeleken op basis van zeer grote aantallen gegevens de verschillende aggregatieindices. Zij kwamen beiden tot het besluit dat de exponent b uit de Taylor Power Law de meest constante en bijgevolg de beste index is.

In deze discussie worden enkel die soorten besproken die regelmatig in de stalen aangetroffen werden en dit in beide jaren (1979-1982). In tabel 7.1 is de vergelijking gemaakt tussen het percentage der V/m ratios dat aggregatie aangeeft en de b -waarden. Onmiddellijk valt de grote gelijkensis op. Voor de 4 minst geaggregeerde soorten, Scoloplos armiger, Arenicola marina, Scrobicularia plana en Nephtys hombergii die respectievelijk in slechts 6 %, 8 %, 9 % en 11 % der plots geaggregeerd voorkomen kan ook voor de b -waarden de random hypothese niet verworpen worden. Bij de sterkst geaggregeerde soorten is de consistentie tussen de V/m ratio en b niet zo groot. De drie sterkst geaggregeerde soorten volgens de V/m ratio zijn Tharyx marioni (81 %), Capitella capitata (72 %) en Heteromastus filiformis (72 %); anderzijds geeft de b -waarde naast Tharyx marioni en Capitella capitata, Littorina littorea als meest geaggregeerde soort ($b = 1,87 \pm 0,21$).

| SOORT | \bar{x} | V/m | $b \pm C.I.$ |
|-------------------------|-----------|------|-----------------|
| Littorina littorea | 164 | 43 % | 1,87 \pm 0,21 |
| Cerastoderma edule | 315 | 23 % | 1,34 \pm 0,18 |
| Scrobicularia plana | 99 | 9 % | 1,24 \pm 0,27 |
| Macoma balthica | 268 | 18 % | 1,47 \pm 0,18 |
| Anaitides maculata | 69 | 14 % | 1,49 \pm 0,27 |
| Nereis diversicolor | 292 | 36 % | 1,55 \pm 0,24 |
| Nephtys hombergii | 94 | 11 % | 1,00 \pm 0,40 |
| Scoloplos armiger | 87 | 6 % | 1,31 \pm 0,40 |
| Pygospio elegans | 163 | 50 % | 1,40 \pm 0,25 |
| Tharyx marioni | 3838 | 81 % | 1,72 \pm 0,12 |
| Capitella capitata | 350 | 72 % | 1,72 \pm 0,20 |
| Heteromastus filiformis | 973 | 72 % | 1,45 \pm 0,12 |
| Arenicola marina | 35 | 8 % | 1,18 \pm 0,33 |

Tabel 7.1 : Gemiddelde densiteit, percentage der V/m ratios groter dan één, en de b-waarde.

In dezelfde tabel is ook de gemiddelde densiteit over de verschillende plots berekend. Opnieuw krijgen we dezelfde rangorde. De soorten met de hoogste densiteit blijken sterkst geaggregeerd; deze met de laagste densiteit blijken het minst geaggregeerd. Ook ROSENBERG (1974) vond de sterkste aggregatie bij de meest dense populaties. Bij de studie van het ruimtelijke patroon van meiobenthos constateerde HEIP (1975) dezelfde densiteitsafhankelijkheid.

Met de V/m ratio komen we tot dezelfde conclusies als met de index b. Nochtans moeten we er de aandacht op vestigen dat de interpretatie van de V/m ratio steunt op een groot aantal verschillende densiteiten. Interpretaties van afzonderlijke V/m waarden geven alleen een idee van het verspreidingspatroon van een soort bij een welbepaalde densiteit en kan geenszins betrouwbare informatie verschaffen over het ruimtelijk patroon van de soort.

Analyses van frequentiedistributies worden vaak gebruikt om de ruimtelijke distributie van een populatie te beschrijven en te interpreteren. Vooral de negatief binomiale distributie, gebruik makend van de parameter k als aggregatieindex, is dikwijls een goed model. Indien k echter wil gebruikt worden als een specifieke populatieparameter dan moet in de eerste plaats de negatief binomiale fitten bij alle densiteiten en moet k bij deze densiteiten gelijk blijven. TAYLOR, WOIWOD & PERRY (1978) toonden aan dat bij sommige soorten voor de verschillende densiteiten een gemeenschappelijke k -waarde kon berekend worden, doch bij andere dan weer niet. Daarenboven is het groot aantal gegevens nodig voor het controleren van de betrouwbaarheid van de frequentiedistributie steeds een zware belemmering op het handig gebruik ervan.

HEIP (1975) toonde aan dat de k -waarden groter werden, wat een geringere aggregatie impliceert bij stijgende densiteit. Dit komt overeen met de hypothese dat bij hoge densiteiten de energievoorziening limiterend gaat werken zodat de organismen zich ruimtelijk meer evenredig gaan verdelen. Gezien het gering aantal betrouwbare k -waarden is het enigszins moeilijk een stelling in te nemen. Voor enkele soorten (Littorina littorea en Capitella capitata) neemt k toe met de densiteit, voor andere soorten constateren we dan net het tegenovergestelde (Cerastoderma edule en Macoma balthica).

TAYLOR, WOIWOD & PERRY (1979) toonden aan dat $1/k$ in de praktijk een onbetrouwbare aggregatieindex is. Er kunnen tussen $1/k$ en de densiteit positieve en negatieve lineaire regressies gevonden worden. Bij een grotere spreiding der densiteiten blijkt dat er geen lineair verband bestaat, wat een random distributie impliceert, waar de populatie feitelijk geaggregeerd is. Er blijkt geen enkel eenvoudig verband te bestaan tussen $1/k$ en gemiddelde densiteit. Daarenboven heeft $1/k$ dubbele waarden voor al die soorten waar de b -waarde van de Taylor Power Law tussen 1 en 2 ligt, wat het merendeel der soorten is.

Naast de onbetrouwbaarheid van k als aggregatie-index is het groot aantal waarnemingen nodig voor het fitten van de NBD (20 stalen per plot blijken nog onvoldoende) een zware hindernis.

De indices van Lloyd zijn eveneens niet gemakkelijk interpreteerbaar. Enerzijds zijn er de grote confidentie-intervallen, anderzijds is de index duidelijk nog densiteitsafhankelijk. Grosso modo komen we echter tot dezelfde resultaten. De sterkst geaggregeerde soort is hier Capitella capitata, de minst geaggregeerde soorten zijn Nephtys hombergii en Arenicola marina.

Daarentegen blijkt uit dit onderzoek dat de Taylor Power Law een goede methode is om de gegevens te beschrijven. Enerzijds valt het probleem om de gegevens te fitten aan één of andere frequentiedistributie weg, anderzijds wordt de densiteitsafhankelijkheid ingecalculeerd zodat vergelijking tussen verschillende soorten, verschillende gebieden en verschillende periodes mogelijk wordt. Covariantieanalyse van de regressies van 1979 en 1982 kon geen significant verschil aantonen zodat we mogen besluiten dat de aggregatie-index b een echte populatieparameter is. Bovendien kan op basis van de Taylor Power Law de accuraatheid van de gegevens onderzocht worden, wat zeer nuttig is bij de planning van staalnames. Als methode op de gegevens te transformeren, blijkt de vierdemachtswortel echter betere resultaten te geven.

LIJST DER FIGUREN

| | |
|--|-------|
| Fig. 3.1 : Slikken van Vianen - situering der PQ's | p. 10 |
| Fig. 4.1 : Densiteitsafhankelijkheid V/m ratio (<u>Anaitides maculata</u>) | p. 14 |
| Fig. 4.2 : Densiteitsafhankelijkheid V/m ratio (simulatie) | p. 16 |
| Fig. 4.3 : Lineaire regressie log V op log m (<u>Heteromastus filiformis</u>) | p. 20 |
| Fig. 4.4 : Verdeling der b-waarden | p. 21 |
| Fig. 5.1 : Frequentiedistributies voor <u>Cerastoderma edule</u> en <u>Tharyx marioni</u> | p. 24 |
| Fig. 6.1 : Collectorcurven | p. 27 |
| Fig. 6.2 : Accuraatheid van een staalname | p. 28 |

LIJST DER TABELLEN

| | |
|--|-------|
| Tabel 3.1 : Overzicht van de verwerkte stalen | p. 11 |
| Tabel 4.1 : De V/m waarden voor alle bemonsterde PQ's van 1982 | p. 15 |
| Tabel 4.2 : De V/m waarden voor de simulatie | p. 16 |
| Tabel 4.3 : De k-waarden voor de simulatie | p. 17 |
| Tabel 4.4 : Mean crowding | p. 19 |
| Tabel 4.5 : Patchiness | p. 19 |
| Tabel 4.6 : ANCOVA '79-'82 | p. 21 |
| Tabel 4.7 : b-waarden voor de simulatie | p. 22 |
| Tabel 4.8 : ANCOVA simulatie | p. 23 |
| Tabel 5.1 : Kolmogorov-Smirnov waarden voor de verschillende transformaties | p. 25 |
| Tabel 6.1 : Aantal te nemen stalen voor een accuraatheid van 50 % van het gemiddelde. | p. 29 |
| Tabel 6.2 : Accuraatheid uitgedrukt als een percentage van het gemiddelde voor 5, 10 en 15 stalen | p. 30 |
| Tabel 6.3 : Aantal te nemen stalen bij verschillende staaloppervlakten | p. 31 |
| Tabel 7.1 : Gemiddelde densiteit, $V/m > 1$, b-waarden | p. 33 |

LITERATUURLIJST

- BLISS, C.I., 1941. Statistical problems in estimating populations of Japanese beettle larvae. *Journal of Economic Entomology*, 34, 221-232
- DOWNING, J.A., 1979. Aggregation, transformation, and the design of benthos sampling programs. *J. Fish. Res. Board Can.* 36/1453-1463
- ELLIOT, J.M., 1977. Some methods for the Statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater Biological Association. Scientific publication No. 25*, 156 pp.
- GAGE, J. & A.D. GEEKIE, 1973. Community structure of the benthos in Scottish sea-lochs. II Spatial pattern. *Mar. Biol.*, Vol. 19, pp. 41-53
- HASSELL, M.P., 1981. Host-parasitoid models and biological control. In G.R. Conway (ed.), *The Management of Pest and Disease Problems. Int. Inst. Appl. Syst. Anal., Vienna. (In Press.)*
- HEIP, C., 1975. On the significance of aggregation in some benthic marine invertebrates. *Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp. 1975*, pp. 527-538. Harold Barnes Editor. Aberdeen University Press.
- HOLME, N.A., 1950. Population dispersion in Tellina tenuis da Costa. *J. mar. biol. Ass. U.K.* Vol. 29, pp. 267-280
- JUMARS, P.A., 1975 a. Methods for measurement of community structure in deep-sea benthos. *Mar. Biol.* 30 : 245-252
- JUMARS, P.A., 1975 b. Environmental grain and polychaete species diversity in a bathyal benthic community. *Mar. Biol.* 30 : 253-266
- JUMARS, P.A., D. THISTLE & M.L. JONES, 1977. Detecting two-dimensional spatial structure in biological data. *Oecologia* 28 : 109-123
- KOSLER, A., 1968. Distributional patterns of the eulitoral fauna near the isle of Hiddensee (Baltic Sea, Rugia). *Marine Biology* 1, 266-268
- LLOYD, M., 1967. Mean crowding. *J. Anim. Ecol.*, 36 : 1 - 30

- MEIRE, P., 1980. Inleidend onderzoek naar de voedseloecologie van enkele steltlopers (Aves-Charadriiformes) op de slikken van Vianen (Oosterschelde). Lic. verhandeling, RUG, 100 pp.
- MEIRE, P. & J.P.J. DEREU, 1986. Multivariate analyse van macrozoöbenthos (In prep.)
- NIE et al., 1975. Statistical Package for the social sciences. ed. by McGraw-Hill Book Company.
- PIELOU, E.C., 1969. An introduction to mathematical ecology. John Wiley, New York, 286 pp.
- ROSENBERG, R., 1974. Spatial dispersion of an estuarine benthic faunal community. J. exp. mar. Biol. Ecol., Vol. 15, pp. 69-80.
- RUESINK, W.G. & M. KOGAN, 1975. The quantitative basis of pest management : sampling and measuring. pp. 309-351. In R.L. Metcalf and W.H. Luckmann (eds.), Introduction to insect pest management. John Wiley and Sons, Inc. New York. 587 pp.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1966. Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Chapman and Hall, London. 391 pp.
- TAYLOR, L.R., 1961. Aggregation, variance and the mean. Nature, vol. 189, 732-735
- TAYLOR, L.R., 1965. A natural law for the spatial disposition of insects. Proc. XII Int. Cong. Ent. 396-397
- TAYLOR, L.R., I.P. WOIWOD & J.N. PERRY, 1978. The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. Journal of Animal Ecology, 47, 383-406
- TAYLOR, L.R., I.P. WOIWOD & J.N. PERRY, 1979. The negative binomial as a dynamic ecological model for aggregation, and the density dependence of k. Journal of Animal Ecology, 48, pp. 289-304

