

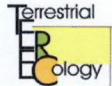
STUDIE OVER DE IMPACT VAN STRANDSUPPLETIE OP HET ECOSYSTEEM - FASE 3 -

Eindrapport - oktober 2007

Speybroeck, J., D. Bonte, D. De Groote,
S. Denayer, J.-P. Maelfait, S. Provoost,
K. Sabbe, V. Vandomme, W. Vercruysse,
M. Vincx & S. Degraer

Studie uitgevoerd in opdracht van het Vlaams ministerie van
Mobiliteit en Openbare Werken, Agentschap voor Maritieme
Dienstverlening en Kust, Afdeling Kust (Dossier nr. 205.223)

128681



VIZ (VZW)
VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE
FLANDERS MARINE INSTITUTE
Oostende - Belgium

“Studie over de impact van zandsuppleties op het ecosysteem – fase 3”

Dossiernummer 205.223

eindrapport

juni 2007

Jeroen Speybroeck
Dr Dries Bonte
Davy De Groote
Sara Denayer
Prof Dr Jean-Pierre Maelfait
Sam Provoost
Prof Dr Koen Sabbe
Viki Vandomme
Ward Vercausse
Prof Dr Magda Vincx
Dr Steven Degraer

In opdracht van
VLAAMS MINISTERIE VAN MOBILITEIT EN OPENBARE WERKEN
AGENTSCHAP VOOR MARITIEME DIENSTVERLENING EN KUST
AFDELING KUST

VIZ (vzw)

VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE

FLANDERS MARINE INSTITUTE

Oostende - Belgium

COÖRDINATIE

Prof Dr Magda Vincx & Dr Steven Degraer
Universiteit Gent, Vakgroep Biologie, Sectie Mariene Biologie
Krijgslaan 281 - gebouw S8, 9000 Gent

<http://www.marinebiology.ugent.be/>
magda.vincx@UGent.be
steven.degraer@UGent.be

PROJECTPARTNERS

Dr Dries Bonte, Prof Dr Jean-Pierre Maelfait & Viki Vandomme
Universiteit Gent, Vakgroep Biologie, Onderzoekseenheid Terrestrische Ecologie (TEREC)
K.L. Ledeganckstraat 25, 9000 Gent

<http://www.ecology.ugent.be/terec/>
dries.bonte@UGent.be
jean-pierre.maelfait@UGent.be
viki.vandomme@ugent.be

Prof Dr Jean-Pierre Maelfait, Sam Provoost, Ward Vercauteren & Davy De Groot
Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek
Kliniekstraat 25, 1070 Brussel

<http://www.inbo.be/>
jean-pierre.maelfait@inbo.be
sam.provoost@inbo.be

Prof Dr Koen Sabbe & Sara Denayer
Universiteit Gent, Vakgroep Biologie, Sectie Mariene Biologie
Krijgslaan 281 - gebouw S8, 9000 Gent

<http://www.pae.ugent.be/>
koen.sabbe@ugent.be
sara.denayer@UGent.be

Jeroen Speybroeck & Dr Steven Degraer
Universiteit Gent, Vakgroep Biologie, Sectie Mariene Biologie
Krijgslaan 281 - gebouw S8, 9000 Gent

<http://www.marinebiology.ugent.be/>
jeroen.speybroeck@UGent.be
steven.degraer@UGent.be

Inhoudstafel	5
Niet-technische samenvatting	9
Samenvatting	13
Summary	16

<i>Bathyporeia pilosa</i> en <i>B. sarsi</i>
--

Ten geleide	20
Levensgeschiedenis, populatiedynamica en zonatie	21
1. Inleiding	21
2. Doelstelling	22
3. Materiaal en methoden	22
3.1 Staalnameperiode en -locaties	22
3.2 Staalnamemethode	23
3.3 Laboratoriumprocedures	25
3.4 Analyse van de gegevens	26
4. Resultaten	27
4.1 Fysische gegevens	27
Sedimentologie	27
Profiel	28
Morfodynamiek	29
4.2 Biologische gegevens	30
Abundantie en biomassa	30
Levenscyclus, demografie, reproductie en rekrutering	31
Mean annual biomass, secundaire productie en P/B-ratio	33
Zonatie	33
Mediane korrelgrootte	35
5. Discussie	36
Abundantie en biomassa	36
Levenscyclus, demografie, reproductie en rekrutering	37
Groei en mortaliteit	38
Secundaire productie	39
Habitat (1) – zonatie in functie van de hoogte	39
Habitat (2) – breedte van de bezette verticale zone	40
Habitat (3) – mediane korrelgrootte	40
6. Referenties	41
Dispersiecapaciteit <i>Bathyporeia pilosa</i>	44
Experimenteel onderzoek naar habitatvereisten	45
1. Inleiding	45
2. Doelstelling	46
3. Materiaal en methoden	46
4. Resultaten	47
4.1 Sedimentpreferentie	47
4.2 Sedimenttolerantie	51
5. Discussie	51
Beide soorten vertonen dezelfde sedimentpreferenties	52
De bezette korrelgrootterange wordt niet beïnvloed door wederzijds vermijden	52
<i>Bathyporeia pilosa</i> is toleranter t.a.v. korrelgrootte-extremen dan <i>B. sarsi</i>	53
Ecologische conclusies	53
6. Referenties	53
Strandsuppleties en de intertidale <i>Bathyporeia</i> -soorten	56

Erratum "Studie over de impact van zandsuppleties op het ecosysteem – fase 2"

59

Microfytobenthos

1.	Inleiding	61
2.	Materiaal en methoden	61
2.1	Staalname	61
2.2	Pigment extractie en pigment analyse	62
2.3	Dispersie en aanrijkingsexperiment	63
2.4	Belang van microfytobenthos als voedselbron voor <i>Bathyporeia</i> spp.	64
3.	Resultaten	64
3.1	Totale microfytobenthosbiomassa en samenstelling	64
3.2	Chlorofyl a concentratie van het water	66
3.3	Invloed van ecologische variabelen op de MFB biomassa	67
3.4	Kolonisatie-experiment	70
3.5	Microfytobenthos als voedselbron voor <i>Bathyporeia</i> spp.	71
4.	Discussie	72
4.1	Totale microfytobenthosbiomassa en de invloed van ecologische variabelen	72
4.1.1	Totale MFB biomassa in vergelijking met andere locaties en vroegere studies	72
4.1.2	Samenstelling van de MFB biomassa	72
4.1.3	Temporele en ruimtelijke dynamiek van MFB biomassa	72
4.2	Kolonisatie-experiment	73
4.3	MFB als voedselbron	73
5.	Bijsturingvoorstellen zandsuppletie	73
6.	Voorstel voor fase IV	74
7.	Referenties	74

Terrestrische arthropoden

Probleem- en doelstelling	77
Modelorganisme: <i>Talitrus saltator</i> (Montagu, 1808)	77
Experimenten	79
I. Differentiële mortaliteit naargelang dikte, korrelgrootte en vochtgehalte opgebracht zand	79
II. <i>Talitrus saltator</i> als facilitator voor andere arthropoden	79
Resultaten	80
I. Differentiële mortaliteit	80
II. <i>Talitrus saltator</i> als facilitator voor andere arthropoden	82
Conclusies en voorstellen voor bijsturing zandsuppleties	83
Referenties	84

Vaatplanten

1.	Inleiding	88
2.	Methodiek	89
2.1	Detailkartering van aandachtsoorten	89
2.2	Kiemingsexperiment	89
1.	Vernalisatie ('stratification')	90
2.	Zoutwaterbehandeling	90
3.	Bedekking met zand	90
2.3	Zeewater-drijfexperiment	90
3.	Resultaten	91
3.1	Detailkartering	91
3.2	Experimenten	103

	1.	Algemeen	103
	2.	Vernalisatie en zeewaterbehandeling	104
	3.	Zandbedekking	104
	4.	Drijfvermogen	106
4.		Discussie	108
	4.1	Ecologie van de hoogstrandvegetatie	108
		1. Fytosociologie	108
		2. Klimaat	108
		3. Zout	109
		4. Water en nutriënten	110
		5. Drijfkracht van de zaden	111
		6. Begraving onder zand	112
		7. Fenologie	113
	4.2	Strandsuppletie	114
		Referenties	115

Niet-technische samenvatting

In deze niet-technische samenvatting worden de bevindingen van elk van de deelonderzoeken samengevat, waarna de adviezen in functie van strandsuppletie voor elk van de geselecteerde modelsoorten met elkaar worden geconfronteerd.

INTERGETIJDENZONE: *BATHYPOREIA PILOSA* EN *B. SARSI*

Bathyporeia pilosa en *B. sarsi* zijn twee vlokreeftjes die heel algemeen zijn in de bovenste helft van de intergetijdenzone. Ze vormen samen met de borstelworm *Scolelepis squamata* dé kensoorten van de bovenste helft van de intergetijdenzone. Hierbij neemt *B. pilosa* een positie ter hoogte van de hoogwaterlijn in, terwijl *B. sarsi* net daaronder tot ongeveer het midden intertidaal wordt gevonden. De dichtheden van de beide soorten zijn maximaal in de lente; dit als gevolg van de recruteringsperiode welke maximaal is in oktober en februari. Wat betreft de korrelgroottepreferentie vermijden beide soorten fijn (63-125 µm) en grof (> 500 µm) zand, terwijl ze geen duidelijke voorkeur vertonen voor alle tussenliggende korrelgroottes. Verder worden ook hoge concentraties aan slib gemeden en verkiezen ze lage concentraties aan slib of de afwezigheid van slib (*B. pilosa*). Ondanks deze brede preferentie van sedimenttype, blijkt de overleving maximaal in het sedimenttype dat het dichtst dit van een natuurlijk zandstrand benadert (255-350 µm). Op basis van deze kennis en de geanticipeerde beperkte dispersiecapaciteit van de beide soorten worden de volgende suggesties voor strandopspuiting gedaan: (1) enkel in het geval van een trage strandopspuiting, waarbij beperkte hoeveelheden zand met tussenpozen worden opgespoten, kan gedeeltelijke overleving optreden, (2) opspuitingen met een sediment van het type natuurlijk strandzand, zal de herkolonisatie maximaliseren, (3) een gefaseerde opspuiting, waarbij op te spuiten stukken strand worden afgewisseld met ongemeed gelaten stukken strand, zal de herkolonisatie van het strand bespoedigen, (4) een vooroeveropspuiting (en mogelijk ook een backshore suppletie) zal een minimale impact op de beide soorten hebben, gezien hun positie in de intergetijdenzone en (5) een suppletie tijdens de zomermaanden zal een snel herstel tijdens de herfst en wintermaanden toelaten (cf. recruteringspiek).

INTERGETIJDENZONE: MICROFYTOBENTHOS

Bodembewonende micro-algen (microfytobenthos) maken deel uit van de basis van het strandvoedselweb, en zijn dus een belangrijke voorwaarde voor de aanwezigheid van benthische dieren. Ze komen het sterkst tot ontwikkeling tijdens de zomer, en dan vooral in het laag- tot midden intertidaal in fijn zandige sedimenten (125-250 µm mediane korrelgrootte). Kolonisatie-experimenten duiden op een snelle (< 2 dagen) herkolonisatie van steriele sedimenten. Momenteel is het echter niet mogelijk om het effect van afstand op herkolonisatie in te schatten (m.a.w. hoe lang duurt het om een uitgestrekte zandsuppletie te herkoloniseren?).

Op basis van de bekomen gegevens kunnen, wat betreft het microfytobenthos, de volgende aanbevelingen geformuleerd worden: (1) vermijd sterke herprofilering van het strand (minder laag- en midden intertidaal = minder microfytobenthos); (2) de zandsuppletie wordt het best uitgevoerd tijdens de winter; (3) vermijd het gebruik van sterk grofkorrelig zand (> 400 µm mediaan); (4) gebruik de techniek van 'backshore nourishment' (suppletie op hoog intertidaal met geleidelijke, natuurlijke ophoging van laag- en middenintertidaal).

DROOGSTRANDZONE: STRANDVLO *TALITRUS SALTATOR*

De strandvlo, die nog altijd wijdverbreid voorkomt langs onze stranden, is samen met andere organismen (een aantal soorten vliegen en kevers) in grote mate verantwoordelijk voor de afbraak van wieren en ander organisch materiaal dat op de hoogwaterlijn verzameld ligt. Zoals we via laboratoriumexperimenten konden vaststellen is het dier in staat zich te bevrijden uit begravingen met zand tot 50 cm dik. Een geleidelijke suppletie is daarom aan te raden. Mits die afdeklaag niet al te droog is geldt dit zowel voor grof- als voor fijnkorrelig zand. Voor droog zand geldt een lagere overleving voor grof zand. Blijkbaar beschikt het dier over voldoende verplaatsingsmogelijkheden om van zodra er ergens wieren in voldoende hoeveelheid op het strand voorkomen die te gaan bevolken. Bij het uitvoeren van zandsuppleties zal het daarom vooral zaak zijn de strook kust die gesuppleerd wordt niet te groot te nemen en/of gefaseerd uit te voeren zodat herkolonisatie nog vlot kan gebeuren.

Om de aanwezigheid van dit dier te garanderen en zo processen van spontane duinvorming te laten doorgaan (en daarmee natuurlijke kustverdediging), is het dus vooral belangrijk dat aangespoelde wieren voldoende lang in voldoende hoeveelheid blijven liggen. Dit is alleen te verwachten bij een profiel dat na ophoging zo dicht mogelijk bij de helling van het natuurlijke profiel aansluit en als de hoogwaterlijn selectief, dus niet machinaal gereinigd worden.

DROOGSTRANDZONE: VAATPLANTEN

Het droog strand vormt een heel bijzondere en extreme omgeving voor bloeiende planten. Slechts weinig plantensoorten zijn in de loop van de evolutie aangepast aan de dynamiek van zee en stuivend zand die er heersen. Verder zijn ook de met zout beladen wind en de aangespoelde zeewierpakketten specifieke kenmerken van dit milieu. In deze bijdrage werd getracht een beeld te krijgen van het voorkomen van de belangrijkste plantensoorten van het hoogstrand met als doel het effect van ingrepen op het strand beter te begrijpen.

De gedetailleerde kartering van de soorten gebruik makend van GPS, toont dat het voorkomen van de planten zeer onstandvastig is. Uit het literatuuronderzoek en de experimenten leren we hoe de soorten dit mobiele bestaan in een extreem milieu kunnen overleven. De planten zijn vooreerst zoutverdragend. Hiervoor maken ze dankbaar gebruik van de stikstof die voortkomt uit de ontbinding van de wierpakketten op het strand. Verder kunnen de planten en hun zaden een zekere begraving onder het zand goed overleven. Ten slotte blijken de zaden over een goed drijfvermogen te beschikken en kunnen ze nog ontkiemen na een verblijf in zeewater. Deze laatste eigenschappen zijn essentieel om op nieuwe geschikte groeiplaatsen terecht te kunnen komen via de zee.

Als algemene richtlijn stellen we dat zandsuppleties het hoogstrand zoveel mogelijk dienen te ontzien. Het is aangewezen om enkel de natte delen van het strand kunstmatig te voeden en het zandtransport naar het droog strand en finaal de duinen spontaan te laten verlopen onder invloed van de heersende dynamiek van zee en wind. In strandzones met hoge recreatiedruk ten slotte, biedt de aanplant van (milieuvriendelijke) rijshouthagen vestigingsmogelijkheden voor hoogstrandvegetaties.

ADVIES IN FUNCTIE VAN STRANDSUPPLETIE: INTEGRATIE

Wanneer nu de verschillende adviezen in functie van strandsuppletie naast elkaar worden gelegd (tabel i), valt voor de meeste aspecten van een strandsuppletie de gelijkgezindheid op: voor alle ecosysteemcomponenten geldt de positieve invloed van zowel een gefaseerde opspuiting, als het gebruik van een natuurlijk zandstrandsedimenttype en het streven naar een strandprofiel dat het oorspronkelijk, natuurlijke profiel benadert.

Tabel i. Samenvatting van de adviezen naar strandsuppletie toe in functie van het optimaal behoud en/of herstel van de geselecteerde ecosysteemcomponenten.

	<i>Bathyporeia</i> spp.	Microfytobenthos	Strandvlo	Vaatplanten
Suppletiestrategie	Backshore/ vooroever	Backshore	Profiel/ vooroever	Profiel/ vooroever
Gefaseerde opspuiting	Gefaseerd		Gefaseerd	
Opspuitingssnelheid	Traag		Traag	
Suppletiezandtype	Natuurlijk	Natuurlijk	Natuurlijk	
Profiel		Natuurlijk	Natuurlijk	
Timing	Zomer	Winter		
Andere				Rijshouthagen

Toch valt onmiddellijk ook de scheiding op tussen enerzijds de fauna en flora van de intergetijdenzone en deze van de droogstrandzone wanneer we voorstellen doen in functie van de suppletiestrategie. Voor wat betreft de intergetijden flora en fauna is profielsuppletie ongewenst, terwijl net deze suppletie optimale mogelijkheden biedt voor de droogsstrandgemeenschappen. Gebaseerd op de hier bestudeerde ecosysteemcomponenten lijkt een vooroeversuppletie voor alle geschikt. Uiteraard zal een dergelijk strategie schade veroorzaken aan de fauna en flora van de vooroever, maar – afgaande op de beschikbare informatie over het bodemleven voor deze zone – lijkt de schade door

vooroeversuppletie (1) niet dramatisch (cf. beperkte waarde van de vooroever) en (2) snel herstelbaar (cf. hoge connectiviteit in de subtidale zone). Een verdere evaluatie van het effect van vooroeversuppletie op de flora en fauna van de vooroever strekt tot aanbeveling.

Het moment van opspuiten vormt een tweede discrepantie tussen de ecosysteemcomponenten, zowel winter als zomeropspuitingen worden geadviseerd. Hier bestaat geen éénduidig alternatief en kan best de lokale waarde van het op te spuiten strand voor elk van de ecosysteemcomponenten worden ingeschat, zodat die timing, die de minste schadelijke gevolgen teweeg zal brengen, kan worden geselecteerd.

Als extra wordt hier gewezen op de positieve invloed van rijshouthagen op vaatplanten.

Samenvatting

De levensgeschiedenis, populatiedynamica en zonatiepatronen van de nauw verwante vlokreeftjes *Bathyporeia pilosa* and *Bathyporeia sarsi* (Crustacea: Amphipoda: Pontoporeiidae), die samen talrijk voorkomen op Belgische stranden, werden bestudeerd door middel van een maandelijkse bemonstering van oktober 2003 tot oktober 2004 langsheen acht *cross-shore* transecten. Abundantie, biomassa end P/B-ratio van *B. pilosa* waren tien keer hoger in westelijke transecten dan in oostelijk, terwijl de waarden voor *B. sarsi* minder sterk verschilden. Terwijl geen duidelijke temporele variatie in abundantie en biomassa van *B. pilosa* werd waargenomen, waren aantallen en biomassa van *B. sarsi* grootst in de lente en het laagste in de herfst en de winter. Levensduur werd voor beide soorten op negen maanden geschat. Beide soorten vertoonden continue reproductie en twee rekruteringspieken (oktober en februari). Fecunditeit en sex-ratio vertoonden sterk parallele variatie in de tijd voor beide soorten. *Bathyporeia pilosa* kan hogere abundanties, biomassa en productie bereiken. Piekaantallen van *B. pilosa* werden gevonden op 436 ± 25 SD cm boven GLLWS, terwijl deze voor *B. sarsi* op 357 ± 40 SD cm boven GLLWS lagen, corresponderend met een afstand van 40 à 62 m *cross-shore*. Ruimtelijke variatie, gerelateerd aan hoogteligging maar ook mediane korrelgrootte, werd waargenomen met betrekking tot de hoogte van de piekdensiteit van *B. pilosa*, terwijl *B. sarsi* significante temporele variatie vertoonde, waarbij piekaantallen hogerop gevonden werden in de zomer.

Verder werd getracht de dispersiecapaciteit van beide soorten door middel van een vangst-hervangstexperiment te onderzoeken. Na vangst en kleuring van honderden dieren werd echter geen enkel individu teruggevangen en faalde het experiment. Opties voor verder onderzoek naar dispersie worden gesuggereerd en de daarmee gepaard gaande problemen worden aangehaald.

Tenslotte werd de rol van sediment en competitie onderzocht ter verklaring van waargenomen zonatiepatronen van beide amfipoden en werden sedimentpreferenties en toleranties experimenteel onderzocht. Preferenties werden allotoop en syntoop onderzocht om inzicht te verwerven inzake wederzijds vermijden (als benadering voor interspecifieke competitie). Korrelgrootselectie vertoont geen verschillen tussen beide soorten. Beide soorten mijden zeer fijn (63-125 µm) en grof (>500 µm) zand. De potentiële nichebreedte inzake korrelgrootte, zoals vastgesteld in onze experimenten, was groter dan de bezette waargenomen breedte *in situ*. Ook selectie tussen verschillende gehalten aan fijn materiaal vertoonde geen verschillen tussen de soorten, terwijl de hoogste abundantie aan *B. pilosa* koos voor 5% fijn materiaal en *B. sarsi*'s hoogste aantallen gevonden werden in sediment zonder fijn materiaal. De sterfte in één sedimenttype was hoger bij *B. sarsi* en beide soorten vertoonden lage mortaliteit in het sediment dat best het strandzand benaderde (255-350 µm). Preferenties van beide soorten zijn dus sterk vergelijkbaar, maar de toleranties niet.

In een conclusief luik worden de onderzoeksresultaten voor *Bathyporeia* spp. geconfronteerd met de impact van strandsuppleties en milderende maatregelen worden voorgesteld.

De fototrofe eencelligen (microalgen) van het microfytobenthos (MFB) zijn de belangrijkste primaire producenten in sub- en intertidale sedimenten. Samen met de bacteriën vormt deze ecosysteemcomponent de basis van het voedselweb (incl. macrobenthos) op het strand. MFB excreteert extracellulaire polymere stoffen (EPS) die (binnen bepaalde grenzen van sedimentdynamiek) een stabiliserende invloed uitoefenen op het sediment.

De doelstellingen (partim MFB) van het huidige zandsuppletieproject zijn (a) een seizoenale monitoring van MFB samenstelling en biomassa van drie transecten (hoog □ laag intertidaal) met contrasterende sedimentsamenstelling (fijn □ grofkorrelig). Deze monitoring heeft tot doel de invloed van hoogteligging in het intergetijdengebied, hydrodynamiek / sedimentsamenstelling, organische stof, water gehalte en nutriënten op de samenstelling en biomassa van het MFB langs de Belgische kust na te gaan; (b) kolonisatie- experimenten uit te voeren om na te gaan hoe snel de kolonisatie van 'nieuwe' substraten door MFB verloopt; en (c) het belang van MFB als voedselbron voor *Bathyporeia* spp., een dominant macrobenthos genus, te onderzoeken.

Gedurende de onderzoeksperiode varieerde de MFB biomassa (chl a) in de onderzochte transecten van 0 tot 25 mg chl a /m². Deze waarden zijn typisch voor strandsedimenten. De samenstelling van het MFB wordt vooral bepaald door diatomeeën en in mindere mate dinoflagellaten, en sporadisch ook Euglenophyta. Microscopische analyses toonden aan dat episcammische diatomeeën praktisch verwaarloosbaar waren wat betreft biomassa in vergelijking met vrijlevende functionele groepen (epipelische en interstitiële / surf-zone diatomeeën).

Er is een uitgesproken seizoenaal effect op MFB biomassa ontwikkeling. De hoogste waarden worden gemeten in de zomer en de laagste chl a-waarden komen voor in de winter. Een cruciale factor voor de ontwikkeling van MFB biofilms is de hoogteligging. In het hoog-intertidaal zijn de biomassa's in alle seizoenen steeds laag (waarschijnlijk wegens uitdroging). In de zomer bevindt de biomassapijk zich in het laag-intertidaal; in de herfst (en in mindere mate ook lente) zijn de piekbiomassa's terug te vinden in het midden intertidaal, waarschijnlijk omdat licht limiterend is in het laag-intertidaal.

Korrelgrootte blijkt minder belangrijk te zijn voor de biomassa ontwikkeling van het MFB. Er is wel een significant positief verband gevonden werd tussen chl a en fijn zand (125 μm -250 μm). MFB biomassa was steeds laag bij mediane korrelgroottes > 400 μm .

Kolonisatie van het steriele zand treedt snel op (reeds na 2 dagen). Vooral epipelische maar ook tychoplanktonische en interstitiële / surf-zone vormen werden waargenomen. De diversiteit stijgt bovendien relatief snel wat wijst op een potentieel relatief snel herstel van de natuurlijke gemeenschappen.

MFB vormt een belangrijke voedselbron voor *Bathyporeia* spp. Herstel van MFB na zandsuppleties is dus cruciaal voor het herstel van sleutel macrobenthos soorten.

Gezien de snelle kolonisatie zullen effecten van zandsuppleties op het MFB niet drastisch zijn, alhoewel het belang van afstand tot bronpopulaties (in het geval van uitgestrekte suppleties) momenteel nog onbekend is. Wel cruciaal is dat het strandprofiel niet drastisch veranderd wordt: verlies aan totaal oppervlak aan midden en laag intertidaal zal de totale MFB biomassa sterk reduceren, wat zeker een impact zal hebben op het zoëbenthos. Daarnaast kunnen de effecten ook gereduceerd worden door (1) de suppletie in de winter uit te voeren; (2) geen grofkorrelig zand (mediaan > 400 μm) te gebruiken en/of (3) de techniek van 'backshore nourishment' toe te passen.

Omdat zandstranden gekenmerkt worden door een zeer lage primaire productie, zijn de daar voorkomende organismen zeer sterk afhankelijk van dood organisch materiaal (plantaardig of dierlijk) dat door de getijden op het strand wordt afgezet. Strandvlooien (Talitridae, Amphipoda, Crustacea) zijn, samen met de larven van specifieke Diptera soorten, de belangrijkste groep van primaire afbrekers van het aangespoeld organische materiaal ter hoogte van de vloedlijn. De op onze stranden voorkomende vertegenwoordiger van de groep is *Talitrus saltator*. Talitridae hebben vermoedelijk ook een positieve invloed op de ontwikkeling van de andere groepen macro-arthropoden die in latere stadia meehelpen aan de afbraak van de wieren. Omdat voor onze soort strandvlo verwacht kan worden dat ze sterk beïnvloed zal worden door zandsuppleties, werd ze als modelorganisme gebruikt om de effecten van begraving door gesuppleerd zand in te schatten door in een laboratoriumexperiment de relatie na te gaan tussen de dikte en de aard van een laag aangebracht zand en de mortaliteit van *T. saltator*. Ook werd via een veldexperiment geprobeerd het belang te evalueren van voorafgaande afbraak van aangespoelde wieren door *T. saltator* voor de kolonisatie van die wierpakketten door andere taxa.

Via laboratoriumexperimenten bepaalden we de mortaliteit van strandvlooien naargelang de laagdikte, de korrelgrootte en het vochtgehalte van het opgebrachte zand. Dit gebeurde door strandvlooien te begraven onder respectievelijk droog of nat, fijn of grof zand met een hoogte variërend tussen 5, 10, 20, 30 en 50 cm. Via een veldexperiment (uitgevoerd in het voorjaar en het najaar) gingen we na of de aanvankelijke aanwezigheid van *T. saltator* de kolonisatie door andere groepen geleedpotigen die in wierpakketten kunnen voorkomen al dan niet faciliteert. Daarvoor werden 60 bloempotten, gevuld met zand met daar bovenop een laagje bruinwieren (die vooraf minstens tien dagen ingevroren waren, dus zonder levende geleedpotigen erin), in paren ingegraven in de aanspoelzone van het strand van de Baai van Heist. In één pot van ieder paar werden 40 strandvlooien ingebracht. Dan werden alle potten bedekt door een gaas zodat geen (andere) geleedpotigen konden binnendringen. Na 10 dagen werd het gaas weggehaald. Na 20 dagen werden 10 paren potten naar het labo gebracht. De wieren werden uit de potten gehaald en onderzocht op aanwezige macrofauna. De adulte exemplaren werden gedetermineerd en de juvenielen opgekweekt tot adult en dan gedetermineerd. Op het einde (na in totaal 30 dagen) werden de overige 20 paren potten binnen gehaald en werd dezelfde procedure herhaald. Voor het voorjaarsexperiment werd ook de mate van wierdegradatie bepaald voor beide behandelingen. Determinatie gebeurde afhankelijk van de taxa tot op familie-, genus- of soortniveau.

Bij de laboratoriumexperimenten stelden we vast dat een diepe begraving met grofkorrelig zand de overlevingskans van *T. saltator* sterk verlaagt. Begraven met droog zand verlaagt sterk de totale overleving, onafhankelijk van de laagdikte en korrelgrootte ervan: de gemiddelde overleving is vijf maal lager dan in het geval van waterverzadigd en -oververzadigd zand. Bij begraving met fijn zand verlaagt de relatieve overleving van jonge dieren bij suppletie met waterverzadigde en oververzadigde sedimenten.

Bij het veldexperiment stelden we vast dat de initiële aanwezigheid van *T. saltator* de verdere successie door arthropoden zowel in het voor- als het najaar beïnvloedt. Het effect is echter duidelijk afhankelijk van de insectengroepen die gebruik maken van aanspoelsel. Op korte termijn blijkt *T. saltator* een faciliterende werking te hebben op predatorische, fungifage en detritivore kevers. Specifieke vliegen daarentegen (allemaal levend van rottend wierafval) ondervinden geen tot een negatief effect van de initiële afbraak van wierpakketten.

Uit het geheel van waarnemingen kunnen we besluiten dat het herstel na suppletie van zowel *T. saltator* als de ermee geassocieerde arthropodenfauna in eerste instantie afhankelijk zal zijn van het blijven liggen van wierpakketten na aanspoelen. Daarom zal een zacht hellend strandprofiel eerder dan de aard van de suppletie een randvoorwaarde zijn om het herstel van de strandgebonden terrestrische arthropodenfauna na suppletie mogelijk te maken.

In de bijdrage omtrent vaatplanten wordt de ecologie van hoogstrandvegetaties onder de loep genomen, gebruik makende van drie belangrijke informatiebronnen: een gedetailleerde kartering van soorten, experimenten met zaden en literatuur. De belangrijkste doelstelling was een beeld te krijgen van de populatiedynamiek van de belangrijkste soorten van het hoogstrand met als doel het effect van ingrepen op het strand op deze plantengemeenschap beter te begrijpen.

De detailkartering van 'aandachtsoorten' van het hoogstrand wijst op een behoorlijk stochastisch karakter van de populatiedynamiek. Het efemeer voorkomen van de standplaatsen op zich is daar niet vreemd aan maar ook het belang van een uitermate stochastisch proces als verbreiding door de zee of thalassochorie draagt hiertoe bij.

De opzet van de experimenten was vooral gericht op het nagaan van de effecten van zandbedekking en zeewaterbehandeling op de kieming van typische strandsoorten. Door het uitblijven van kieming bij 3 van de 5 gekozen soorten, zijn waarnemingen beperkt gebleven tot strandbiet en biestarwegras. De resultaten sluiten aan bij bevindingen uit de literatuur. Strandplanten zijn goed aangepast aan het specifieke en bijzonder dynamische hoogstrandmilieu door 1) zouttolerantie via een stikstof-afhankelijk mechanisme, 2) een relatief hoge tolerantie voor begraving, 3) een goed drijfvermogen van de zaden en 4) behoud van de kiemkracht na zoutwaterbehandeling.

Als algemene richtlijn stellen we dat zandsuppleties het hoogstrand zoveel mogelijk dienen te ontzien. Het is aangewezen om enkel de natte delen van het strand kunstmatig te voeden en het zandtransport naar het droog strand en finaal de duinen spontaan te laten verlopen onder invloed van de heersende dynamiek van zee en wind. In strandzones met hoge recreatiedruk ten slotte, biedt de aanplant van (milieuvriendelijke) rijshouthagen vestigingsmogelijkheden voor hoogstrandvegetaties.

Summary

Life history, population dynamics and zonation patterns of two closely related species of amphipods, *Bathyporeia pilosa* and *Bathyporeia sarsi* (Crustacea: Amphipoda: Pontoporeiidae), occurring in abundance together on Belgian beaches, were studied through monthly sampling from October 2003 until October 2004 along eight cross-shore transects. Abundance, biomass and P/B ratio of *B. pilosa* were ten times higher on western than on eastern transects, whereas values of *B. sarsi* showed less prominent differences. While no significant temporal variation in abundance and biomass were observed for *B. pilosa*, both numbers and biomass of *B. sarsi* peaked in spring and were lowest in autumn and winter. Adult life span was estimated at 9 months for both species. Both species displayed continuous reproduction and recruitment, with two peaks of the latter being visible in October and February. *Bathyporeia pilosa* was shown to be able to reach higher abundance and higher levels of biomass and production. Peak abundances of *B. pilosa* were found at 436 ± 25 SD cm above MLLWS, while those of *B. sarsi* were found at 357 ± 40 SD cm above MLLWS, corresponding to a 40 to 62 m cross-shore distance. Significant spatial variation, related to not only elevation but also median grain size, was found with regard to elevation of peak density for *B. pilosa*, whereas *B. sarsi* showed significant temporal variation with peak abundances being found higher up on the beach in summer. Furthermore, dispersal capacities of both species were investigated by means of a capture-recapture experiment. After capture and marking of several hundreds of individuals, not a single one was recaptured, thus the experiment failed. Options for further dispersal research are suggested and related problems noted.

Finally, to address their role in promoting and/or maintaining observed cross-shore segregation of the co-occurring amphipods *Bathyporeia pilosa* and *B. sarsi*, sediment preferences and tolerances were investigated through lab experiments. Preferences were investigated in both allotopic and syntopic conditions, in order to investigate possible avoidance (as a proxy for interspecific competition). Selection of grain size showed no significant differences between the species, nor did the presence of the other species affect the selection. Both species avoided the finest (63-125 μ m) and coarsest (>500 μ m) grain sizes. Potential niche width with regard to grain size, as established from our experiments, was larger than the occupied width, as observed from field data. Selection of level of fines did not show any difference between species or condition (allo- vs. syntopy) either, while the highest abundance of *B. pilosa* occurred in 5% fines, whereas that of *B. sarsi* occurred in the absence of fines. Mortality of animals forced to survive in a single given sediment, was significantly higher in *B. sarsi* and both species had significantly lower mortality levels at a grain size best resembling natural beach sediment (255-350 μ m). Thus, whereas preferences of both species are largely comparable, tolerances are not. Conclusively, no clear evidence to explain observed interspecific competition could be found, disallowing full explanation of observed segregation. Other possibly determining factors should be investigated to understand cross-shore segregation, as observed in these closely related yet coexisting species of sandy beach macrofauna.

Conclusively, our *Bathyporeia* research output is confronted with the issue of the ecological impact of beach nourishment and mitigative measures are proposed.

Phototrophic unicells (microalgae) of the microphytobenthos (MPB) are the most important primary producers in sub- and intertidal sediments. Together with bacteria they form the basis of the food webs (incl. macrobenthos) of beaches. MPB excretes extracellular polymeric substances (EPS) that, within certain limits of sediment dynamics, can exert a stabilising influence on the sediments.

The aims (partim MPB) of the present project were to (1) perform a seasonal monitoring of MPB composition and biomass along three transects (high \square low intertidal) with contrasting sediment composition. The aim of this monitoring campaign is to assess the influence of elevation in the intertidal zone, hydrodynamics / sediment composition / organic matter, water content and nutrients on the composition and biomass of the MPB of the Belgian coast; (2) perform colonisation experiments to establish how quickly 'new' substrates are colonized by MPB; and (c) examine the importance of MPB as a food source for *Bathyporeia* spp., a key macrobenthic genus.

During the study period, MPB biomass (chl a) ranged between 0 - 25 mg chl a /m². These values are typical for sandy beaches. MPB mainly consists of diatoms, to a lesser degree also dinoflagellates, and sporadically also euglenophytes. Microscopic analyses showed that the contribution of epipsammic diatoms to MPB biomass was negligible in comparison with freefloating functional groups (epipellic and interstitial / surf-zone diatoms).

There is a pronounced seasonal effect on MPB biomass development. Highest values were measured in summer; lowest values are found in winter. Elevation appears to be a crucial factor for the

development of MPB biofilms. In the higher intertidal zone, biomass is low in all seasons (probably due to desiccation). In summer, biomass peaks in the lower intertidal, while in spring (and to a lesser degree also autumn) biomass peaks in the middle intertidal zone, probably because light is limiting in the lower intertidal. Grain size appears to be less important; we did, however, find a significant relationship between biomass and the amount of fine sand (125 µm-250µm). Biomass was always low at median grain size values > 400 µm.

Colonisation of sterile sand is rapid (already after 2 days). Especially epipellic but also tycho planktonic and interstitial / surf-zone diatoms were observed. Diversity increases rapidly which suggests that recovery of natural communities after suppletion could be rapid.

MPB is an important food source for *Bathyporeia* spp. Recovery of MPB after suppletion will therefore be crucial for recovery of this key macrobenthic group.

Given the rapid colonisation the effects of suppletion on MPB will not be drastic, although the importance of distance from source MPB populations (in the case of extensive suppletions) remains an unknown factor. It is crucial however that the beach profile is not altered drastically: loss of total surface area in the lower and middle intertidal will result in reduction in total MPB biomass, which will certainly affect the zoobenthos. In addition, the effects of suppletions can be reduced by (1) carrying out the suppletion in winter; (2) not using sand with high grain sizes (median grain size > 400 µm) and/or (3) use the 'backshore nourishment' technique.

Because sandy beaches have very low primary production, the heterotrophic organisms occurring in this habitat highly depend on dead organic material deposited by the tides. Sand fleas (Talitridae, Amphipoda, Crustacea) are, together with the larvae of particular dipteran species, the primary decomposers of the organic material deposited on the beach line. *Talitrus saltator* is the sand flea occurring on the Belgian beaches. Talitrids are assumed to have a positive influence on the colonisation of dead deposited material by other groups of organisms, which also having wrack as a primary food source. Because *Talitrus saltator* can be expected to be strongly influenced by beach nourishment, we used it as model organism to assess the relation between the thickness and quality of the supplied sand layer on one hand and the mortality of that species by means of a laboratory experiment on the other. In a field experiment, we ascertained the importance of an initial breakdown of dead algae by *Talitrus saltator* prior to further colonisation of this food source by other arthropod taxa.

In the laboratory we determined the mortality of beach fleas for different thicknesses, grain sizes and water contents of the sand layer. In order to do so, beach fleas were buried under a layer of fine or coarse, wet or dry sand at depths of 5, 10, 20, 30 and 50 cm. The field experiment to test whether *T. saltator* facilitates the colonisation of other arthropods, was carried out in spring and autumn. Sixty vials with a 30 cm diameter and a depth of 30 cm were filled with sand. On top of it, a layer of brown algae (which were kept frozen for ten days to kill all arthropod occupants) were buried in pairs along the Baai van Heist beach. In one vial of each pair, 40 beach fleas were added. All vials were covered by gauze to avoid other arthropods to colonize the algae. After 10 days, the gauze covers were removed. After 20 days, 10 pairs of vials were brought into the lab. The algae were sorted for arthropods. The adults were identified and the juveniles were raised till adult size and then identified. At the end, the same procedure was repeated after 30 days for the remaining 20 pairs. For the spring samples, the degree of algae breakdown was estimated. Depending on the taxon, identification was done to the species, genus or family level.

In the laboratory experiments, we observed that deep burial with coarse sand causes a very high mortality. Dry sand strongly lowers the total survival, independently of the thickness and mean grain size of the sand layer. The mean survival is five times lower than with water-saturated or oversaturated sand.

From the field experiments, we could deduce that, as well in spring as in autumn, the initial presence of *T. saltator* influences the further succession of the algae. The effect depends, however, on the particular group of colonisers. On short term, *T. saltator* appears to facilitate the occurrence and abundance of predatory, fungivorous and detritivorous beetles. Flies adapted to rotting algae are not or negatively influenced by the initial presence of the beach flea.

From the whole of our observations, we can conclude that the recovery of beach flea and other arthropod populations after beach nourishment will primarily depend on the permanent occurrence of dead algae in the drift line. Therefore, obtaining a beach profile with a gentle slope will be of much more importance than the thickness and the quality of the supplied sand during nourishment.

This contribution focuses on the ecology of strandline vegetation. Three main sources of information are used: a detailed mapping of 'target species', experiments and literature. The main goal was to

investigate the population dynamics of the most important plant species of strandlines aiming at a better understanding of the effects of beach works on this plant community.

The mapping of strandline 'target species' reveals a rather stochastic image of population dynamics. Main contributions to this characteristic are the ephemeral appearance of the habitat (drift line deposits) and the importance dispersal by sea (thalassochory); a generally stochastic process.

The experiments aimed at investigation of the effects of sand burial and seawater treatment on the germination of characteristic strandline species. Because 3 out of 5 species hardly germinated, observations could only be made for sea beet (*Beta vulgaris* subsp. *maritima*) and sand couch grass (*Elymus athericus* subsp. *boreoatlanticus*). The results are generally in accordance to literature findings. Strandline plant species are adapted to the specific and dynamic beach environment due to 1) salt tolerance by means of a nitrogen stimulated mechanism, 2) a relatively high sand burial tolerance, 3) proper floatability of the seeds and 4) the ability to germinate after seawater treatment.

As a general rule we suggest that beach nourishment on the dry beach should be avoided as much as possible. It would be appropriate to restrict nourishment to the wet beach and allow sand transport to dry beach and finally dunes by means of the natural marine and aeolian geomorphodynamical processes. Finally, on beaches with high recreational pressure, planting of (environmentally friendly) brushwood hedges can facilitate the development of strandline vegetation.

Bathyporeia pilosa en *Bathyporeia sarsi*
(vlokreeftjes)

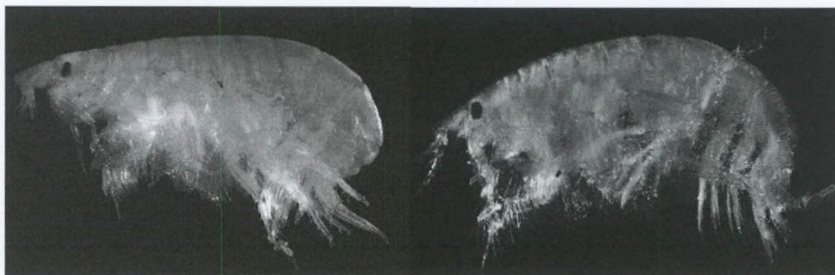
Ten geleide

De onderzoeksresultaten omtrent de intertidale vlokreeftjes *Bathyporeia pilosa* en *B. sarsi* werd opgevat in drie onderdelen, in overeenstemming met de contractueel vastgelegde taken: (1) een populatiestudie op basis van een maandelijkse staalname langsheen acht intertidale transecten (Taak 1.1), (2) een verkennend onderzoek naar de dispersiecapaciteiten van *Bathyporeia pilosa* (Taak 1.2) en (3) experimenteel onderzoek naar habitatpreferenties en -toleranties van *Bathyporeia* spp. (Taak 1.3). Met betrekking tot deze vlokreeftjes werd tenslotte een vierde onderdeel toegevoegd waarin de bekomen resultaten worden aangewend in functie van de impact van strandsuppletie (Taak 5.1). Het eerste en het derde onderdeel werden hier weergegeven zoals ze (weliswaar in het Engels) werden (derde deel) of zullen worden (eerste deel) ingediend voor publicatie in A1-tijdschriften. Deze teksten kunnen dat ook als op zichzelf staande onderzoeksresultaten worden gelezen. Het aanwenden van de resultaten en het interpreteren en duiden van de suppletie-gerelateerde relevantie ervan wordt geleverd in het vierde onderdeel. Voor Taak 1.4 wordt verwezen naar het partim omtrent microfytobenthos (MFB).

Levensgeschiedenis, populatiedynamica en zonatie van *Bathyporeia* spp.

in voorbereiding voor publicatie in een A1-tijdschrift onder de voorlopige titel
"In situ study of the autecology of two closely related, co-occurring sandy beach amphipods"

1. Inleiding



Figuur 1.1 *Bathyporeia sarsi* (links) en *B. pilosa* - © Hans Hillewaert

Bathyporeia pilosa en *B. sarsi* zijn algemene vlokreeftjes op de stranden van de oostelijke Atlantische Oceaan van Noorwegen tot Frankrijk (Golf van Biskaje), terwijl *B. sarsi* zelfs tot in het zuiden van Portugal wordt aangetroffen (Marques & Bellan-Santini, 1991). *Bathyporeia pilosa* wordt gevonden in de bovenste delen van het intergetijdengebied op beschutte stranden, tussen GHWS en het midtj niveau (Fish & Preece, 1970a); in de retentiezone en de hogere delen van de resurgentiezone, maar niet in de saturatiezone (Salvat, 1962, 1964). De soort ontbreekt op sterk geëxposeerde stranden (Vader, 1965), maar wordt in estuaria en brakwateromstandigheden ook subtidaal aangetroffen (Lindström, 1855; Dahl, 1944; Vader, 1966; Persson, 1982; Köhn & Gosselck, 1989). Langs open kusten is *Bathyporeia sarsi* een strict intertidale soort (Toulmond, 1964; Vader, 1965), waar ze gevonden wordt tussen GHWD en GLWS (Toulmond, 1964). In sommige estuaria echter, werd de soort ook onder de laagwaterlijn aangetroffen (Vader, 1965, 1966). Op Belgische stranden is *B. pilosa* een soort van het 'drogend zand' (rond GHWD), terwijl *B. sarsi* iets lager voorkomt (Degraer *et al.*, 2003). Beide zijn abundant aan te treffen in België en vaak komen ze samen op een zelfde strand voor, waar ze dichtheden tot 10.000 ind/m² of meer kunnen bereiken (Degraer *et al.*, 2003). Deze hoge aantallen vlokreeftjes zijn van hoog functioneel belang als voedselbron voor steltlopers (voornamelijk Drieteenstrandloper (*Calidris alba*) end surfzonevissen (Lasiak, 1983; Nicolaisen & Kannevorf, 1983; Gibson & Robb, 1996) zoals juveniele Schol (*Pleuronectes platessa*) (Beyst *et al.*, 2002) en zandspieringsoorten zoals *Ammodytes tobianus* (Persson, 1982). Beide *Bathyporeia* soorten zouden zich voeden met epipsammische voedselitems (= vastgehecht op zandkorrels) en hun monddelen zouden daar speciaal aan aangepast zijn (Nicolaisen & Kannevorf, 1969). Diatomeeën (en meer specifiek soorten van het genus *Cocconeis*) zouden een belangrijk onderdeel van hun diet uitmaken (Sundbäck & Persson, 1981).

Terwijl *Bathyporeia pilosa* vrij intensief bestudeerd werd (Vader, 1965, 1966; Nicolaisen & Kannevorf 1969, 1983; Fish & Preece, 1970a, 1970b; Preece, 1970, 1971a, 1971b; Fish, 1975; Khayrallah & Jones, 1980a, 1980b; Sundbäck & Persson, 1981; Persson, 1982; Mettam, 1989; Köhn & Sammour, 1990), is er veel minder geweten omtrent de ecologie van *B. sarsi* (Vader, 1965, 1966; Nicolaisen & Kannevorf 1969, 1983; Bamber, 1993). Verschillende studies onderzochten *B. pilosa* en een derde soort, *B. pelagica* (Fish & Preece, 1970a, 1970b; Preece, 1971a; Fish, 1975). Tot op zekere hoogte kan *Bathyporeia sarsi* als ecologisch intermediair beschouwd worden tussen *B. pilosa* en *B. pelagica* inzake onder meer *cross-shore* distributie en substraatvoorkeuren (Vader, 1965, 1966). Slechts sporadisch werd hun syntoop voorkomen op stranden onderzocht (Vader, 1965, 1966; Nicolaisen & Kannevorf, 1969, 1983). Daarom voerden we een gecombineerde ecologisch studie uit op *B. pilosa* en *B. sarsi*, om hun levensgeschiedenis, populatiedynamica en zonatiepatronen te onderzoeken in de unieke omstandigheden van interspecifieke ecologische segregatie in syntopie. Bovendien warden biomassa en secundaire productie van deze sleutelsoorten voor de eerste maal berekend.

2. Doelstelling

De natuurlijke populatiekenmerken van de abundantie zandstrand-vlokreeftjes *Bathyporeia pilosa* en *B. sarsi* dienen bestudeerd te worden om ecologische bijsturing van zandsuppleties mogelijk te maken.

Onderzoeksvragen kunnen beantwoord worden via twee onderzoeksluiken: een studie van de natuurlijke populatiedynamica van deze soort op Belgische stranden en experimenteel onderzoek naar de habitatpreferenties en -toleranties.

Acute mortaliteit werd niet onderzocht. In eerste instantie leek het zinvol na te gaan of deze mortaliteit door begraving zou kunnen gereduceerd worden door het gefaseerd toevoegen van dunnere zandlagen in plaats van het eenmalig aangebracht zandpakket van 1,5-2 m, zoals gangbaar. Feit blijft echter dat de organismen doorheen het zandpakket heen moeten kunnen graven én geschikte habitatcondities moeten aantreffen, eens ze aan het oppervlak komen. Waar het eerste nog eventueel mogelijk zou kunnen zijn, is het tweede vrijwel uitgesloten. Beide onderzochte vlokreeftjes leven namelijk in het hoger intertidaal. Na suppletie zal de hoogwaterlijn (en het volledige intertidale stuk van het strand) dermate zeewaarts opgeschoven zijn, dat de nieuw geschapen zone waar de wormen zouden willen zitten, op een voor de dieren onmogelijk overbrugbare afstand ligt. Meer nog, de wormen bevinden zich op het nieuwe droog strand en zullen sterven.

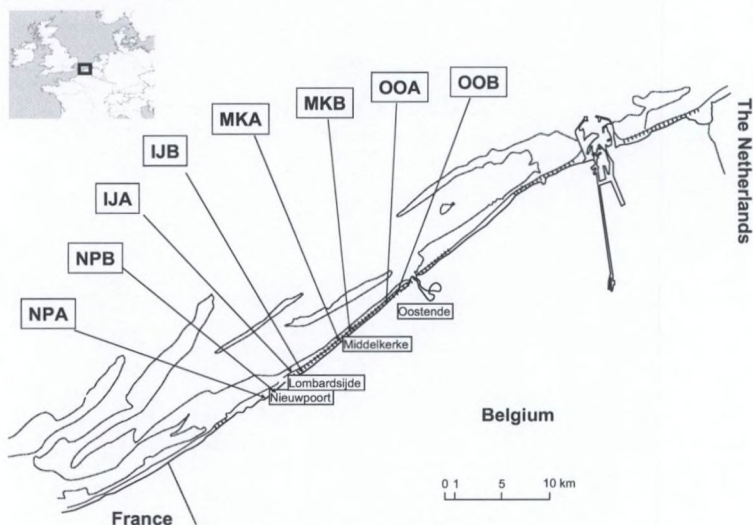
De dispersiecapaciteit zal (zoals overeengekomen op de tussentijdse vergadering van ZS-2) pas onderzocht worden wanneer daadwerkelijk strandsuppletie wordt uitgevoerd.

3. Materiaal en methoden

De onderzocht populaties stammen uit de zelfde bemonsteringscampagne als deze van *Scolecopsis squamata* (zie rapport fase 2; Speybroeck *et al.*, in voorbereiding). Methodologie is dus verregaand identiek.

3.1 STAALNAMEPERIODE EN -LOCATIES

Van oktober 2003 tot en met oktober 2004 werden maandelijks acht transecten dwars op de waterlijn van hoog- tot laagwater bemonsterd. Enkel in januari 2004 vond geen staalname plaats. De transecten bevonden zich telkens per twee op de stranden van Nieuwpoort-Bad (NP), Lombardsijde (t.h.v. het Vlaams natuurreservaat "de Ijzermouning") (IJ), Middelkerke-Bad (MK) en Oostende-Bad (OO) (Fig. 3.1). Al deze stranden kunnen meer dan waarschijnlijk tot het ultra-dissipatieve strandtype gerekend worden (Degraer *et al.*, 2003).



Figuur 3.1 Situering van de staalnamelocaties

In twee gevallen werd een deel van de data buiten beschouwing gelaten. In Oostende-Bad vond van april tot en met juni 2004 een 'noodsuppletie' plaats. Deze suppletie strekte zich uit over het strandgedeelte dat het dichtst bij het westerstaketsel van de Oostendse haven gelegen is (sectienummers 112-117). Hierdoor werd één van beide te Oostende bemonsterde transecten opgespoten, het transect "OOB", gelegen in sectie 112. Daar sectie 112 pas laatst aan de beurt kwam bij de suppletiewerken, werd de gewijzigde strandmorfologie (profiel) pas vanaf de juli-staalname duidelijk. In de analyse van de biologische data werden de stalen van juli 2004 en later buiten beschouwing gelaten en, indien nodig, werd het transect volledig uit de analyse weg gelaten. Bovendien werd door een onvoorziene laag niveau van hoogtij de staalname in september 2004 te laag op het strand aangevat. Hierdoor werden de populaties van *B. pilosa* onvolledig bemonsterd en werd september buiten beschouwing gelaten voor deze soort.

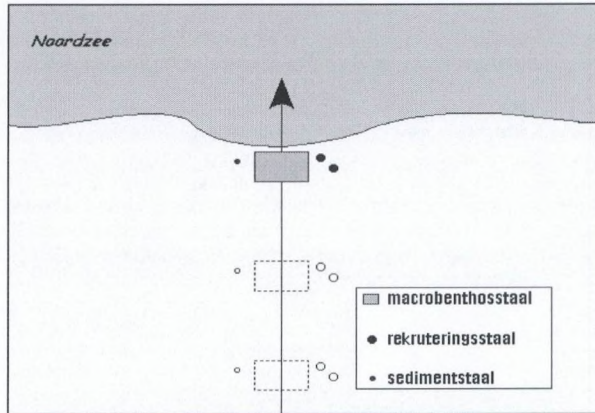
3.2 STAALNAMEMETHODE

STAALNAME

Tijdens iedere maandelijkse staalnamecampagne werd langsheen twee transecten op elk van de vier sites tussen het tijdstip van hoog- en laagwater elke 30 minuten een staal van het macrobenthos en enkele geselecteerde omgevingsvariabelen verzameld. Langsheen ieder transect werden zo minimum 12 stalen genomen.

Vier types stalen werden verzameld (Fig 3.2.):

- (1) Macrobenthosstalen werden verzameld aan de hand van een metalen kader met een oppervlakte van 0,1016m². Net boven de swashzone werd dit kader in het zand geduwd tot op een diepte van 15 cm, met de lengteas evenwijdig aan de waterlijn, en werd aan de hand van een spade in een minimaal aantal scheppen uitgegraven, om beschadiging van organismen zoveel mogelijk te beperken. De stalen werden ter plaatse overgebracht in een rechthoekige zeef met gebogen zeefoppervlak en een maaswijdte van 1 mm. Het zeven gebeurde in de zee en het gezeefd materiaal werd aan de hand van een lepel in plasticen potten overgebracht. De zeef werd uitgespoeld met behulp van een spuitfles gevuld met zeewater, dat vooraf gezeefd werd doorheen een ronde zeef met maaswijdte van 1 mm of kleiner. De stalen werden gefixeerd in een pH-neutrale oplossing van 8% formaldehyde en zeewater.
- (2) Sedimentstalen werden verzameld aan de hand van een plexiglazen steekbuis met een diameter van 3,6 cm. Deze steekbuis werd net boven de swashzone, en dus ter hoogte van de macrobenthosstaalnameplaats, tot op een diepte van 10 cm in het zand gestoken. Het sediment in de steekbuis werd overgebracht in een potje van 180 ml, dat vervolgens gesloten en gelabeld werd.
- (3) Rekruteringsstalen, voor bemonstering van juveniele organismen die potentieel actief door de zeef met een maaswijdte van 1 mm kunnen ontsnappen, werden verzameld aan de hand van een plexiglazen steekbuis met een diameter van 6,4 cm. De steekbuis werd net boven de swashzone tot op een diepte van 15 cm in het zand gestoken. Het sediment in de steekbuis werd integraal en ongezeefd gestockeerd. Deze handeling werd onmiddellijk op dezelfde hoogte en in de nabijge omgeving van de eerste rekruteringsstaalname herhaald en het sediment van deze tweede rekruteringsstaal werd toegevoegd aan het sediment van de eerste staal, in hetzelfde recipiënt. De stalen werden gefixeerd in pH-neutrale oplossing van 8% formaldehyde en zeewater.
- (4) Ter hoogte van het eerste, het zevende en het veertiende station van elk transect werd een waterstaal, ter bepaling van opgelost particulier materiaal (SPM), genomen. Hiertoe werd in de swashzone bij een waterdiepte van ca. 0,5 m een pot van 1 liter gevuld met zeewater.

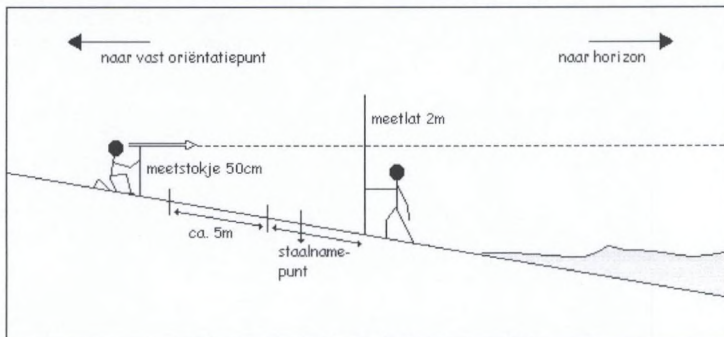


Figuur 3.2 Schematische voorstelling van de wijze van staalname

In het kader van dit onderzoek zullen enkel de eerste twee soorten stalen aan bod komen.

STRANDPROFIEL EN HOOGTE

Het intertidaal profiel van de transecten werd ingemeten ten opzichte van een vast punt (Fig 3.3). De horizontale afstand van het eerste staalnamepunt (hoogwater) tot het vast punt werd bepaald aan de hand van een meetlint. Vervolgens werd dit meetlint in het verder verloop van de staalnamecampagne uitgerold langsheen de daaropvolgende staalnamepunten en werd zo de afstand tussen deze punten gemeten. Bovendien werd vanaf het eerste station, langsheen het meetlint, elke vijf meter, alsook ter hoogte van elk station, een hoogtemeting uitgevoerd. Hiertoe maakte men gebruik van een meetlat van 2 m en een stokje van 50 cm. De meetlat werd door een eerste persoon op het punt geplaatst waarvan de hoogteligging gekend wil zijn; het stokje werd door een tweede persoon op de grond geplaatst, aanvankelijk op het vast punt. Er werd door de tweede persoon, met ooghoogte ter hoogte van het bovenste uiteinde van het stokje (dus 50 cm boven de grond), naar de horizon en de meetlat gekeken en gevraagd aan de eerste persoon diens vinger langsheen de lat tot op het niveau van de horizon te verplaatsen, waarna door de eerste persoon de meting werd afgelezen en het getal werd genoteerd. Wanneer de hoogte van de top van het stokje boven de lengte van de lat uitstak, werd het stokje langsheen het meetlint naar een lager gelegen punt verhuisd en werd de hoogte van het laatste meetpunt zowel ten opzichte van het vorige als ten opzichte van het nieuwe punt gemeten. Deze eenvoudige en goedkope methode werd vergeleken met theodolietmetingen en goed bevonden.



Figuur 3.3 Schematische voorstelling profielmeting

3.3 LABORATORIUMPROCEDURES

VERWERKING VAN DE BIOLOGISCHE STALEN

In het laboratorium werden de gezeefde macrobenthosstalen tien maal gedecanteerd over een zeef met een maaswijdte van 1 mm om zo de geselecteerde hoogstrandsorten, waaronder beide *Bathyporeia* soorten, te extraheren. Omwille van hun laag soortelijk gewicht werden individuen van deze soorten namelijk via decantatie doeltreffend van het sediment gescheiden. Voorafgaand testen toonde aan dat door middel van deze methode de bestudeerde organismen met (vrijwel) 100% efficiëntie uit de stalen werden gehaald (pers. obs.). Vervolgens werd de zeef uitgespoeld in een fotobak en werden de organismen uitgepikt en verzameld in buisjes met een 4% formaldehyde-oplossing.

Het onderscheid tussen beide soorten werd gemaakt met behulp van d'Udekem d'Acoz (2004). Van alle dieren werd de lichaamslengte als een lijn op papier opgetekend aan de hand van een binoculaire microscoop met tekenspiegel (50 maal vergroot). Deze tekeningen werden ingescand en de lijnen werden digitaal gemeten met het software programma ImageJ 1.32e (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA). Totale lichaamslengte werd gemeten zoals door Persson (1982): van het basale segment van de eerste antenna of antennule (= pseudorostrum) tot het eind van het telson. Fish & Preece (1970a) en Mettam (1989) verkozen te meten tot slechts aan de stekel op het vierde pleonsegment. Hoewel onze keuze vergelijking met bepaalde studie mogelijk licht bemoeilijkt, geniet een meting van het volledige lichaam onze voorkeur.

Individen warden geteld en onderscheiden als mannetjes, wijfjes en juvenielen volgens Watkin (1938). Embryo's, indien aanwezig in het marsupium (broedbuidel) van het wijfje werden geteld om de fecunditeit te bepalen.

Uit stalen van maart 2004 en september 2004 werden telkens random 50 onbeschadigde individuen verzameld ten behoeve van het opstellen van de breedte-biomassaregressie.

Om de biomassa en dus het asvrij droog gewicht (AFDW) van de 100 (voor de regressie-analyse) geselecteerde individuen te bepalen, werden deze eerst gedroogd. Hiertoe werden de organismen in een vooraf gemoffeld (2h bij 550°C) aluminium schuifje gelegd en elk schuifje werd vervolgens in een glazen petrischaaltje overgebracht. Dit schuifje werd met halfopen deksel gedurende vier uur in een droogoven geplaatst, bij een temperatuur van 110°C. Na het drogen werden de petrischaaltjes volledig gesloten en in een exsiccator gestapeld, opdat de schuifjes, schuifjes en organismen in een vochtvrije ruimte konden afkoelen. Na afkoeling werd elk schuifje, met daarin telkens één gedroogd individu, gewogen met een microbalans ter bepaling van het droog gewicht (DW). Na het wegen werden de schuifjes in porseleinen schuifjes overgebracht en deze werden gedurende twee uur in een moffeloven geplaatst, bij een temperatuur van 550°C, waardoor de organismen werden verbrand. Voor de afkoeling werden de schuifjes met schuifjes weer in een exsiccator geplaatst. De schuifjes met het as werden gewogen op een microbalans ter bepaling van het asgewicht (AW). Het verschil tussen DW en AW leverde het AFDW op.

Met behulp van deze AFDW-bepalingen en de opgestelde lengte-biomassaregressie (zie 3.1.4) konden vervolgens voor alle organismen uit alle stalen biomassagegevens berekend worden op basis van de lengtemeting (totale lichaamslengte). Deze meting werd dan ook op alle individuen uitgevoerd.

VERWERKING VAN DE STALEN TER BEPALING VAN OMGEVINGSVARIABLEN

Na drogen van de sedimentstalen, werd de korrelgrootteverdeling van het sediment (< 1 mm) m.b.v. een Coulter LS Particle Size Analyzer geanalyseerd. Het percentage grind (> 1 mm; hoofdzakelijk schelpengruis) in het sediment werd gemeten door de bepaling van de verhouding van de massa groter dan 1 mm (fijn grind) en groter dan 2 mm (grof grind) ten opzichte van de totale massa van het sedimentstaal.

Het gehalte aan gesuspendeerd materiaal (SPM, g/l) werd bepaald door 1 liter zeewater (verzameld ter hoogte van het eerste, het laatste en het middelste staalnamepunt langsheen elk transect) te zeven over een GFC-filter. Deze filters werden, voordat ze gebruikt werden, gewogen op de microbalans. Na het zeven werden de filters samen met het op de filter achtergebleven materiaal, gedurende een halve dag gedroogd in een oven bij een temperatuur van 60°C en vervolgens gewogen met een microbalans. Het gewicht aan gesuspendeerd materiaal kon tenslotte berekend worden door het initiële gewicht van de filter af te trekken van het gewicht van de filter na filtratie en drogen. Het gehalte gesuspendeerd materiaal is een maat voor de turbiditeit van het zeewater. Hoge

concentraties aan slib in opspuitingszand kunnen een verhoging van de turbiditeit veroorzaken, hetgeen een negatieve invloed op de benthische fauna kan hebben (Saloman & Naughton, 1984; Gorzelany & Nelson, 1987; Rakocinski et al., 1996).

STRANDPROFIEL EN HOOGTE

De absolute hoogteligging van de staalnamepunten werd via het M2-reductiemodel (MDK-Afdeling Kust; beschikbaar via Vlaams Instituut voor de Zee – VLIZ, met dank aan Francisco 'Tjess' Hernandez) berekend. De vorm van het strandprofiel werd uitgetekend op basis van de zelf verrichte hoogtemetingen op het strand.

3.4 ANALYSE VAN DE GEGEVENS

Een lineaire regressie-analyse werd uitgevoerd met totale lichaamslengte als onafhankelijke variabele en het asvrij drooggewicht (AFDW) als afhankelijke variabele.

Na log transformatie van de biomassadata en testen van assumpties, werden lineaire regressie-analyses uitgevoerd. Met de bekomen vergelijkingen (*B. pilosa*: $R^2 = 0.863$; $p < 0.01$; $df = (1, 86)$; *B. sarsi*: $R^2 = 0.885$; $p < 0.01$; $df (1, 97)$) en na meting van de lichaamslengte van alle verzamelde individuen (10588 van *B. pilosa* en 3275 van *B. sarsi*) kon aldus AFDW berekend worden. Drie procent van de verzamelde dieren (495 individuen) waren te zwaar beschadigd om de soort te kunnen bepalen en/of de lichaamslengte te meten. Deze werden dan ook uit de data verwijderd.

Rekenkundige en grafische bewerkingen in verband met de lineaire regressie-analyse werden uitgevoerd aan de hand van het softwareprogramma STATISTICA 6.0 (Statsoft, Inc; 2001).

Er bleek geen regressie per seizoen nodig en de volledige verder biomassaberekeningen werden dus uitgevoerd met één regressievergelijking per soort op basis van de data van de twee geselecteerde maanden.

Op basis van de metingen werden maandelijks breedte-frequentiedistributies opgesteld. Deze werden per maand onderworpen aan een cohortanalyse (modal analysis: Bhattacharyya-methode (Bhattacharyya, 1967) en NORMSEP (Tomlinson, 1971)) met FiSAT 1.2.0 (FAO-ICLARM Fish Stock Assessment Tools), dewelke voor elke onderscheiden cohorte diens gemiddelde breedte (S3), de standaarddeviatie op dit gemiddelde en het theoretisch aantal individuen van deze cohorte berekent.

Om de productie te berekenen en te begrijpen werd de P/B-ratio (de verhouding van de productie tot de biomassa) berekend. Deze werd bekomen aan de hand van de Size Frequency Method (Hynes & Coleman, 1968; Hamilton, 1969; Benke, 1979). Bij deze methode wordt ervan uitgegaan dat de individuen een lineaire groei vertonen. Vooreerst wordt de eliminatie (= verlies aan massa) berekend. Hiertoe wordt het geometrisch gemiddelde (Krueger & Martin, 1980) van de gemiddelde biomassa van twee opeenvolgende grootteklassen vermenigvuldigd met het verschil van het gemiddeld aantal individuen in beide klassen:

$$E_{j,j+1} = (M_j + M_{j+1})^{0.5} * (N_j - N_{j+1})$$

met M_j en M_{j+1} = gemiddelde biomassa voor respectievelijk klasse j en $j+1$;
 N_j en N_{j+1} = gemiddeld aantal individuen in respectievelijk klasse j en $j+1$.

De eliminatie van de gemiddelde cohorte (gemiddelde cohorte omdat alle cohorten in de grootteklassen zijn opgenomen en de maximale levensduur nog niet in rekening is gebracht):

$$E_{gc} = \sum(E_{j,j+1}); j = (1, 2, 3, \dots, m)$$

Om uiteindelijk de eliminatie voor een populatie *Scolecopsis squamata* te bekomen, dienen de maximale levensduur en het aantal grootteklassen in rekening worden gebracht:

$$E = E_{ac} * m / A_{max}$$

met A_{max} = maximale levensduur; m = aantal grootteklassen.

In een *steady-state* situatie is eliminatie gelijk aan productie en de P/B-ratio wordt dan bekomen door het delen van de eliminatie door de overeenkomstige gemiddelde biomassa in de geobserveerde periode.

Vrouwelijke gonadenproductie, gerelateerd met de gonadenproducten vrijgesteld tussen tijdstip t en $t+1$ werd berekend met de formule van directe meting:

$$P_{g, ind, t \rightarrow t+1} = \sum N_{egg} * M_{egg}^{-1} (egg\ mass * ind^{-1} * time^{-1})$$

Door de verwarrende output van de cohorte-analysis werd geen von Bertalanffy groeicurve gefit, noch werd de mortaliteit (instantaneous mortality rate) berekend.

Vanwege zijn meer descriptieve dan voorspellende karakter (Short, 1999), werd de beach index (BI) (McLachlan & Dorvlo (2005) verkozen boven de meer conventionele omega en RTR parameters voor morfodynamische karakterisatie van stranden:

$$BI = \log (((-\log_2 (media\ grain\ size\ in\ \mu m) + 1) * tidal\ range) / slope).$$

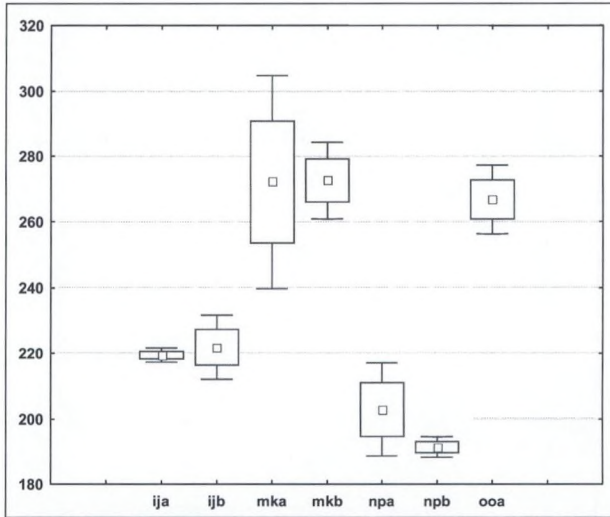
Vanwege de afhankelijkheid van de staalnames in tijd en ruimte, werden voornamelijk statistische tests voor afhankelijke data toegepast en uitgevoerd met STATISTICA 6.0 (Statsoft, Inc; 2001).

4. Resultaten

4.1 FYSISCHE GEGEVENS

SEDIMENTOLOGIE

De Friedman-test geeft significante verschillen aan in gemiddelde mediane korrelgrootte tussen de bemonsterde transecten ($p = 0.011$, coëff of concord = 0.89). Grafisch wordt snel duidelijk tussen welke transecten deze verschillen precies te vinden zijn (Fig. 4.2).



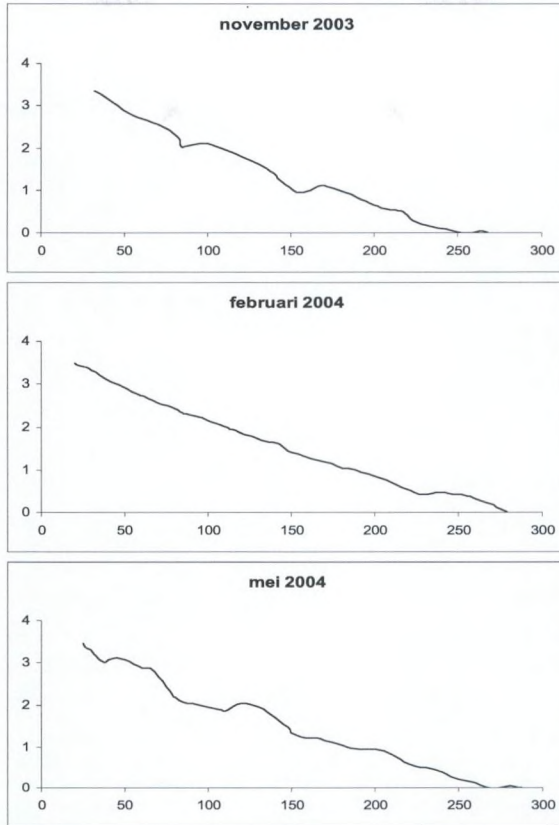
Figuur 4.1 Verschillen in mediane korrelgrootte tussen de transecten. X-as: transecten; Y-as: mediane korrelgrootte langs het transect (μm); □ = gemiddelde; Box = SE; Whisker = SD.

Duidelijke verschillen zijn waarneembaar tussen de drie meest oostelijke transecten (OOB werd buiten beschouwing gelaten wegens variable sedimentologie ten gevolge van de noodsuppletie) en de vier meest westelijk gelegen transecten. Verder is het sediment in Nieuwpoort duidelijk nog fijner dan dat aan de IJzermonding. Binnen een strand lijken er geen echt grote verschillen tussen de transecten waarneembaar.

Slibconcentratie van het sediment (fractie met korrelgrootte lager dan $63 \mu\text{m}$) was voor alle stalen laag (van $0,14 \pm 0,99 \text{ V\%}$ voor NPB tot $0,00 \pm 0,00 \text{ V\%}$ voor NPA en OOA). Variatie in slibconcentratie speelt hier dan ook geen of weinig rol in de eventuele transectvariatie in densiteiten van *Scolecipis squamata*.

PROFIEL

De strandhelling van de westelijke stranden (NP en IJ) gaat van 1,3 tot 1,5%, terwijl die van de oostelijke (OO en MK) iets hoger ligt: van 1,8 tot 2,0%. Terwijl de hellingsgraad (enigszins onverwachts) zo goed als constant bleef op de onderzochte stranden, kon op het strand van de IJzermonding een opmerkelijk evolutie in de vorm van het profiel worden waargenomen. Hierbij lijken de aanwezige zwinnegeulen een seizoensvormverandering te ondergaan (Fig. 4.3).



Figuur 4.2 Strandprofiel van transect B van de IJzermondig; X: afstand (m); Y: hoogte (m).

MORFODYNAMIEK

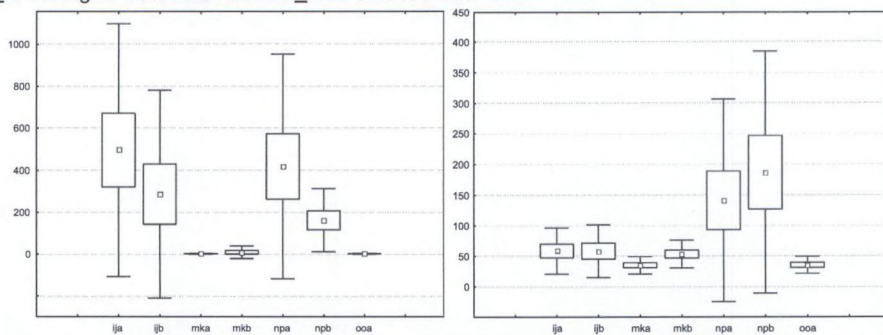
Bij gebrek aan gegevens omtrent golven, werd de recente Beach Index (BI) van McLachlan en Dorvlo (2005) berekend, ter wille van een morfodynamische karakterisatie van de transecten. De maximale springtijrange werd voor MK en OO op 4,5m gesteld en voor IJ en NP op 4,7m. De bekomen BI-waarden liggen voor NP en IJ tussen 2,9 en 3,0 en voor MK en OO tussen 2,7 en 2,8. BI-waarden gaan in McLachlan & Dorvlo (2005) van 0,77 tot 3,20 en waarden rond 3 wijzen op een dissipatieve karakter. De iets lagere waarden van MK en OO tonen aan dat deze iets meer naar intermediaire strandtypes neigen. Het opgespoten transect OOB had in oktober 2004 (nog) een BI van 0,73, wat wijst op een sterk reflectief karakter. Dit laatste staat in relatie met stranden met lage soortenrijkdom en lagere abundanties aan macrobenthos (Defeo & McLachlan, 2005).

4.2 BIOLOGISCHE GEGEVENS

ABUNDANTIE EN BIOMASSA

Laagertidale stations met nulwaarden werden weggelaten voor weergave van gemiddelden die slaan op de bezette *long-shore* strook van het strand.

Hoewel alle transecten initieel werden gekozen als goede replicaten van mekaar, toonde de analyse duidelijke ruimtelijke variatie. Wat betreft *B. pilosa* kan een scherp onderscheid gemaakt worden tussen de oostelijke en westelijke transecten. Westelijke transecten vertonen significant hogere abundanties (Friedman Chi Square (N = 11, df = 6) = 51,74 p < 0,01) (Fig. 3) en biomassawaarden (Friedman Chi Square (N = 11, df = 6) = 41,63 p < 0,01)). Terwijl westelijke abundantiewaarden boven 1000 ind/m² reiken, zijn de oostelijke waarden lager dan 100 ind/m² en zelfs lager dan 10 ind/m² voor de transecten MKA en OOA. *Bathyporeia pilosa*-biomassa bevestigt dit onderscheid, gaande van 3 ± 5 SD mg/m² voor MKA tot 714 ± 476 SD mg/m² voor IJA.



Figuur 4.3. Ruimtelijke variatie van de abundanties van *Bathyporeia pilosa* (links) en *B. sarsi* (ind/m²). Box: SE; whisker: SD

Ook *B. sarsi* vertoont significante ruimtelijke variatie voor abundantie (Friedman Chi Square (N = 9, df = 6) = 35,48; p < 0,01) en biomassa (Friedman Chi Square (N = 9, df = 6) = 25,19; p < 0,01). Het onderscheid tussen de transecten ligt echter anders. Voor deze soort vertonen enkel de Nieuwpoort-transecten hogere densiteiten (gemiddelden van meer dan 500 ind/m²), terwijl alle andere transecten middelmatige densiteiten van deze soort huisvesten (lager dan 400 ind/m² maar steeds hoger dan 100 ind/m²). Het verschil tussen de transecten is dus niet zo sterk als bij *B. pilosa* en alle transecten lijken leefbare populaties van *B. sarsi* te herbergen. Wanneer densiteiten van beide soorten worden vergeleken, kunnen we besluiten dat *B. pilosa* significant abundantier is langs de transecten IJA, IJB en NPA (Wilcoxon Matched Pairs Test: respectievelijk Z = 2,82 & p < 0,01; Z = 2,43 & p = 0,02; Z = 2,51; p = 0,01), terwijl *B. sarsi* talrijker is langs MKA, MKB en OOA (Wilcoxon Matched Pairs Test: respectievelijk Z = 3,06 & p < 0,01; Z = 2,12 & p = 0,03; Z = 3,06 & p < 0,01) en tenslotte beide soorten in vergelijkbare aantallen voorkomen langsheen het NPB transect (Wilcoxon Matched Pairs Test: Z = 0,40 & p < 0,69).

Waargenomen densiteitsmaxima zijn 8209 ind/m² voor *B. pilosa* (NPA in juli 2004) en 2205 ind/m² voor *B. sarsi* (NPB in mei 2004).

Terwijl geen significante temporele variatie werd waargenomen voor *B. pilosa* (abundantie: Friedman Chi Square (N = 3, df = 10) = 10,18 p = 0,42; biomassa: Friedman Chi Square (N = 3, df = 10) = 8,08 p = 0,21), piekten zowel abundantie (Fig. 4) als biomassa van *B. sarsi* in de lente en waren deze het laagst in herfst en winter (abundantie: Friedman Chi Square (N = 4, df = 11) = 21,80 p = 0,03; biomassa: Friedman Chi Square (N = 4, df = 11) = 11,87 p < 0,01).

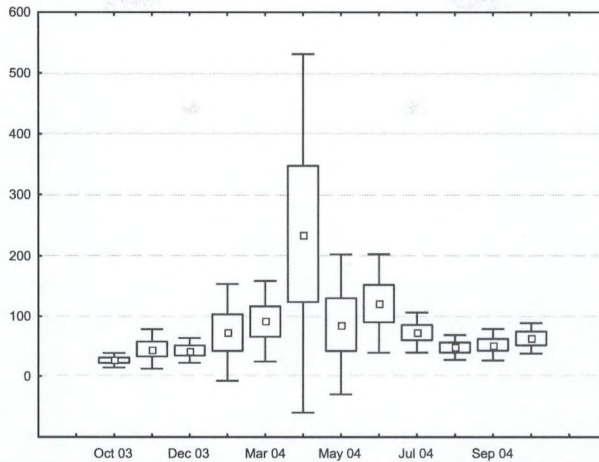


Figure 4.4. Temporele variatie van abundantie van *Bathyporeia sarsi* (ind/m²). Box: SE; whisker: SD

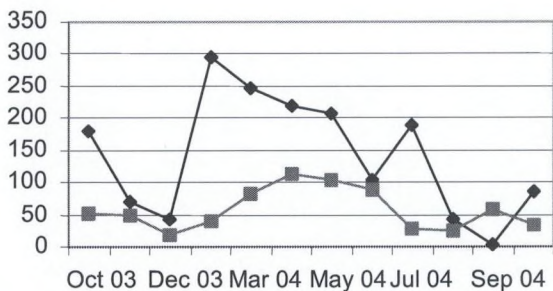
Tenslotte werden significante verschillen in lichaamsgrootte aangetroffen tussen beide soorten (Wilcoxon Matched Pairs Test: $Z = 2,90$ & $p < 0,01$), waarbij *B. sarsi* ($6,10 \pm 0,68$ SD mm) ongeveer 10% groter is dan *B. pilosa* ($5,45 \pm 0,73$ SD mm).

LEVENSCYCLUS, DEMOGRAFIE, REPRODUCTIE EN REKRUTERING

De cohorte-analyse van beide soorten leverde tegenstrijdige en verwarrende resultaten op, waardoor leeftijdsgroepen niet doorheen de tijd konden opgevolgd worden en continue reproductie lijkt gesuggereerd te worden. Een maximale adulte levensduur van negen maanden kon echter toch afgeleid worden via deels volgbare cohortes. Het verschijnen van nieuwe, kleine *B. pilosa* individuen, (= rekrutering) werden waargenomen in oktober, met een gemiddelde lengte van 3,11 mm in 2003 en van 3,86 mm in 2004. Een tweede rekruteringspiek werd waargenomen in februari, met individuen van 4,08 mm gemiddelde lengte. Tracing individual cohort life history from month to month proved to be very difficult, if not pointless. Door de aanwezigheid van continue reproductie en rekrutering, werd het traceren van cohortes van maand tot maand zeer moeilijk en vrijwel zinloos. Het versmelten en vervolgens opnieuw opsplitsen van groepen rekruten van dezelfde leeftijd werd zo bv. duidelijk in de oktober 2003 rekrutering. De februari 2003 rekruten kunnen iets makkelijker gevolgd worden: ze groeien van februari tot september-oktober. Naast de juveniele cohorte is er in februari 2004 een tweede cohorte aanwezig met gemiddelde lengte 5,98 mm. Deze cohorte stamt voornamelijk uit de rekrutering van oktober 2003 en zal de rekrutering van oktober 2004 veroorzaken, waarna de meeste dieren van deze cohorte afsterven.

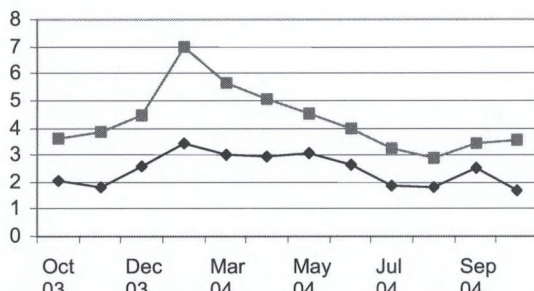
Ook *B. sarsi* vertoont een nieuwe cohorte in oktober (gemiddelde lengte: 4.22 mm in 2003; 4.52 mm in 2004) en ook kan er een tweede rekruteringspiek worden waargenomen in februari (gemiddelde lengte: 4.39 mm). Ook hier is het afleiden van temporele groeipatronen voor afzonderlijke cohortes niet mogelijk. De rekruten van oktober (2003) versmelten met een groep van grotere en oudere dieren in december. Net zoals bij *B. pilosa*, zijn de februari-rekruten iets makkelijker te volgen tijdens de daaropvolgende maanden, hoewel ook zij ononderscheidbaar zijn in juni and augustus.

Het aantal graviede, eierdragende wijfjes vertoonde twee pieken voor *B. pilosa*: een lentepiek in april and een kleinere piek in oktober. In beide Nieuwpoorttransecten was de herfstpiek echter minder duidelijk. De adulte lentecohorte die reproductieve piekactiviteit veroorzaakt, omvat individuen van gemiddeld 5.98 mm; deze van oktober 2004 zijn gemiddeld 5.05 mm, terwijl in oktober 2003 twee niet-juveniele cohorten aanwezig schijnen te zijn (gemiddeld 5.88 mm en 4.26 mm). Een ietwat anders patroon werd waargenomen voor *B. sarsi*: van februari af, neemt het aantal gravide wijfjes toe met een piek rond april-mei en dalend tot een minimum in augustus. Een vrij onbelangrijke piek werd waargenomen in september-oktober 2004. Het meer erratische totaalbeeld is te wijten aan ruimtelijke variatie tussen de transecten (Fig. 5).



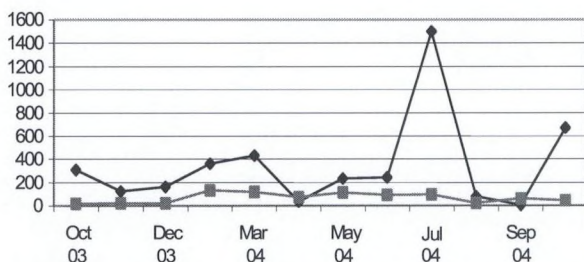
Figuur 4.5. Temporele variatie van total aantal graviede wijfjes; vierkanten: *B. sarsi*; ruiten: *B. pilosa*

Fecunditeitspatronen waren veel duidelijker (Fig. 6). *Bathyporeia sarsi* draagt ongeveer 1,75 keer meer eitjes mee dan *B. pilosa* (Wilcoxon Matched Pairs Test: $Z = 5,07$; $p < 0,01$), terwijl het gewicht van een individueel ei van *B. pilosa* ongeveer 1,8 keer zwaarder weegt dan een ei van *B. sarsi*. De totale meegedragen eimassa is dus vergelijkbaar voor beide soorten. Dit wordt bevestigd door de berekende waarden voor gonadenproductie (*B. pilosa*: $P_g = 0,73$ mg/ind*jaar; *B. sarsi*: $P_g = 0,71$ mg/ind*jaar). Fecunditeit vertoonde voor beide soorten een piek in februari 2004 en was het laagst in augustus 2004; dit laatste overeenstemmend met lage aantallen graviede wijfjes voor beide soorten. Beide soorten species vertoonden een –vrij triviale- correlatie tussen de lichaamsgrootte van het wijfje en de meegedragen eimassa (Spearman Rank Order Correlation: *B. pilosa*: $SR = 0,35$; $p < 0,01$; *B. sarsi*: $SR = 0,33$; $p < 0,01$).



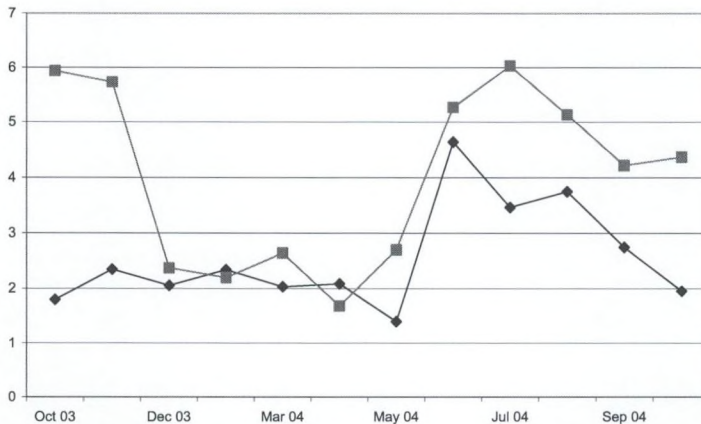
Figuur 4.6. Temporele variatie van fecunditeit (gemiddeld aantal eieren per wijfjes); vierkanten: *B. sarsi*; ruiten: *B. pilosa*

De aantallen van juvenielen, als te verwachten gecombineerd resultaat van het aantal graviede wijfjes en de fecunditeit, vertoont een februari-maart-piek voor beide soorten (Fig. 7). De grote piek in juli voor *B. pilosa* is te wijten aan dieren die enkel aanwezig waren op één van de bemonsterde transecten (NPA; 1143 ind.). Een derde piek voor deze soort was aanwezig in oktober 2004. Terwijl *B. sarsi* een plateau van hogere aantallen juvenielen vertoont van februari tot juli, vertoont *B. pilosa* dus drie pieken, grotendeels veroorzaakt door lokaal erg hoge aantallen aan juvenielen. De juveniele abundanties van beide soorten stemmen vrij goed overeen met de trends in aantallen aan graviede wijfjes.



Figuur 4.7. Temporele variatie van juveniele abundantie; vierkanten: *B. sarsi*; ruiten: *B. pilosa*

De sex-ratio vertoont voor beide soorten een vergelijkbare trend. Beide geven twee maal zo veel wijfjes als mannetjes aan van december 2003 tot mei 2004 (Fig. 8). Vanaf juni 2004 neemt de vrouwelijke dominantie verder toe tot verhoudingen van zes wijfjes per mannetje. Het enige verschil tussen beide soorten bevindt zich aan het begin van de staalnameperiode (oktober-november 2003), wanneer *B. sarsi* een ratio zoals tijdens de zomermaande vertoont (6x meer wijfjes), terwijl *B. pilosa* de typische winter-lente-verhouding vertoont (2x meer wijfjes).



Figuur 4.8. Sex ratio (# wijfjes / # mannetjes) over de tijd; vierkanten: *B. sarsi*; ruiten: *B. pilosa*

Besluitend, kunnen we stellen dat beide soorten continue reproductie en rekrutering vertonen, met twee rekruteringspieken (oktober en februari).

MEAN ANNUAL BIOMASS, SECONDAIRE PRODUCTIE EN P/B RATIO

Voor *B. pilosa* bereikten de *mean annual biomass* (MAB), secundaire productie en de afgeleide P/B ratio allen duidelijk hogere waarden langs de westelijke transecten (Tab. 1).

Tabel 4.1. *Mean annual biomass* (MAB; mg AFDW/m²), secundaire productie (P - Size Frequency Method; g * m⁻² * y⁻¹) en P/B-ratio (P/B; y⁻¹); NP = Nieuwpoort; IJ = IJzermonding; MK = Middelkerke; OO = Oostende

	NP			IJ			MK			OO		
	MAB	P	P/B	MAB	P	P/B	MAB	P	P/B	MAB	P	P/B
<i>B. pilosa</i>	2035	16040	7,88	1458	10165	6,97	9,13	28	3,08	3,10	1,84	0,59
<i>B. sarsi</i>	1005	7580	7,54	209	1245	5,95	496	3279	6,62	187	1260	6,74

P/B-ratio's varieerden met een factor 10 naar gelang de locatie. Ook voor *B. sarsi* kunnen de significante verschillen in abundantie min of meer herkend worden in de MAB-waarden. Somatische productie varieerde echter in dezelfde mate, waardoor de P/B-ratiowaarden voor alle stranden sterk vergelijkbaar zijn. Hoedanook wijzen de P/B-ratio's (samen met de abundantiedata) op de hoge relatieve productiviteit van de populaties van beide soorten op de Nieuwpoorttransecten.

ZONATIE

De zonatiepatronen van *Bathyporeia pilosa* warden enkel bestudeerd op basis van de westelijke transecten, omdat enkel daar aanzienlijke abundanties werden aangetroffen. Eerst wordt de hoogteligging van de maximale densiteit langsheen elk transect in elke staalnameperiode beschouwd. Ten tweede zullen we de breedte van de ingenomen verticale range onderzoeken. Piekdensiteiten van *B. pilosa* werden gevonden op 436 ± 25 SD cm boven GLLWS, terwijl deze van *B. sarsi* op 357 ± 40 SD cm boven GLLWS lagen. *Bathyporeia pilosa* werd significant hoger aangetroffen

dan *B. sarsi* (Wilcoxon Matched Pairs Test: $Z = 4.11$, $p < 0.01$). Dit verticale verschil van ongeveer 80 cm stemt overeen met een 40 tot 62 m *cross-shore*, afhankelijk van de strandhelling. Significante ruimtelijke verschillen werden waargenomen in de hoogteligging van de maximale densiteit van *B. pilosa* (Friedman Chi Square ($N = 10$, $df = 3$) = 14,39; $p < 0,01$) (Fig. 9 - links).

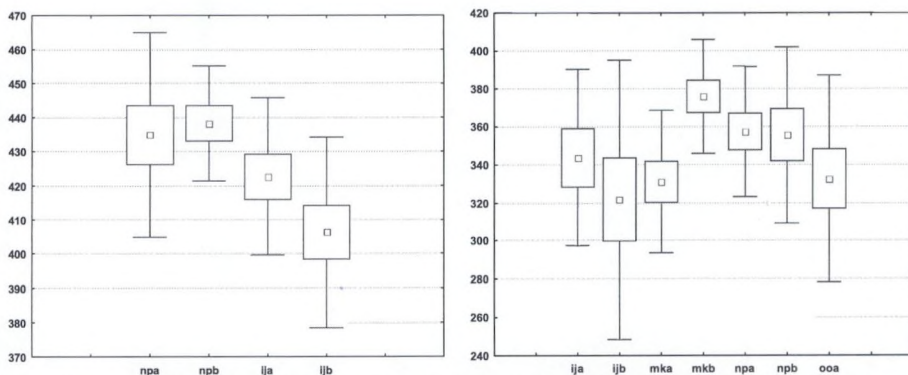
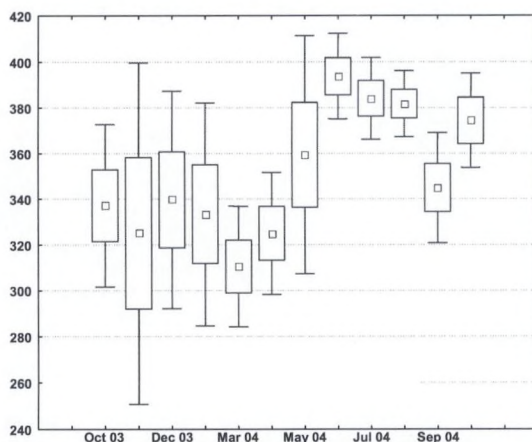


Figure 4.9. Ruimtelijke variatie van de hoogteligging van de piekabundantie van *Bathyporeia pilosa* (links) en *B. sarsi* (in cm). Box: SE; whisker: SD

Voor het bestuderen van de ruimtelijke variatie voor *B. sarsi* werden alle transecten behalve OOB in rekening gebracht (Fig. 9 - rechts). Verschillen waren significant op het 10%-niveau (Friedman Chi Square ($N = 8$, $df = 6$) = 11,78; $p = 0,07$), waarbij, net zoals voor *B. pilosa*, een trend tot hoger voorkomen van piekabundanties te Nieuwpoort dan aan de IJzermonding werd waargenomen, alsook een opmerkelijk verschil van 40 cm tussen beide –morfologische vrijwel identieke- transecten te Middelkerke.

Wederom enkel de westelijke transecten beschouwend, werd geen significante temporele variatie gevonden voor *B. pilosa* (Friedman Chi Square ($N = 3$, $df = 10$) = 14,01; $p = 0,17$). De piekdensiteiten bevonden zich echter hogerop van mei tot juli en het laagst van oktober tot februari. *Bathyporeia sarsi* vertoonde significante temporele (Friedman Chi Square ($N = 4$, $df = 11$) = 24,31; $p = 0,01$) waarbij de piekabundanties hogerop werden aangetroffen in de zomer (Fig. 10).



Figuur 4.10. Temporele variatie van de hoogteligging van de piekabundantie van *Bathyporeia sarsi* (in cm). Box: SE; whisker: SD

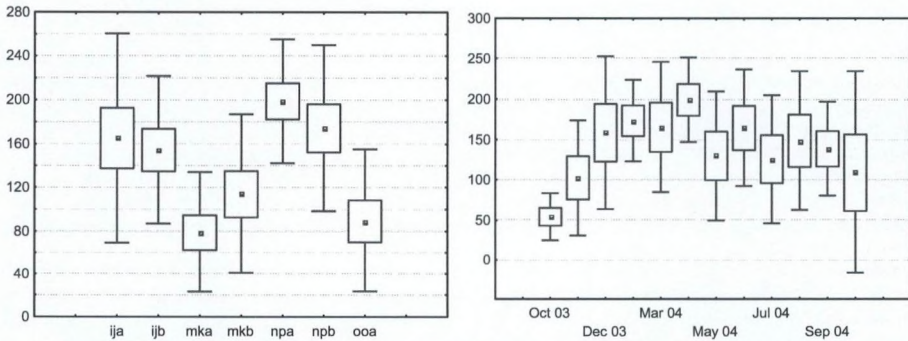
Er werden geen intraspecifieke verschillen gevonden in de hoogteligging van de modale densiteit: noch tussen juvenielen en adulten (Wilcoxon Matched Pairs Test: *B. pilosa*: $Z = 1.069$, $p = 0.29$; *B.*

sarsi $Z = 0.1825$, $p = 0.86$), noch tussen wijfjes en mannetjes (Wilcoxon Matched Pairs Test: *B. pilosa*: $Z = 0.700$, $p = 0.48$; *B. sarsi* $Z = 0.1778$, $p = 0.86$).

Wanneer we beide soorten vergelijken (enkel westelijke transecten in acht nemend), is het duidelijk dat *B. sarsi* en bredere verticale zone bezet dan *B. pilosa* (Wilcoxon Matched Pairs Test: $Z = 3.38$, $p < 0.001$). Dit verschil bedraagt ongeveer 70 cm verticale afstand, corresponderend met ongeveer 35-54 m *cross-shore*.

Wijfjes van beide soorten bewonen een significante bredere zone dan de mannetjes (*B. pilosa*: Wilcoxon Matched Pairs test: $Z = 2.52$, $p = 0.01$; *B. sarsi*: Wilcoxon Matched Pairs Test: $Z = 2.37$, $p = 0.02$). Hierbij is het opmerkelijk dat voor beide soorten de range van de wijfjes ca. 30 cm breder is dan (15-23 m *cross-shore*). Adulten van *B. pilosa* bezetten een iets bredere zone dan juvenielen (Wilcoxon Matched Pairs test: $Z = 2.02$, $p = 0.04$) met een verschil van 10 cm verticale afstand. Voor *B. sarsi* was dit significant op het 10%-niveau (Wilcoxon Matched Pairs Test: $Z = 1.85$, $p = 0.06$), corresponderend met ca. 20 cm verschil in verticale range.

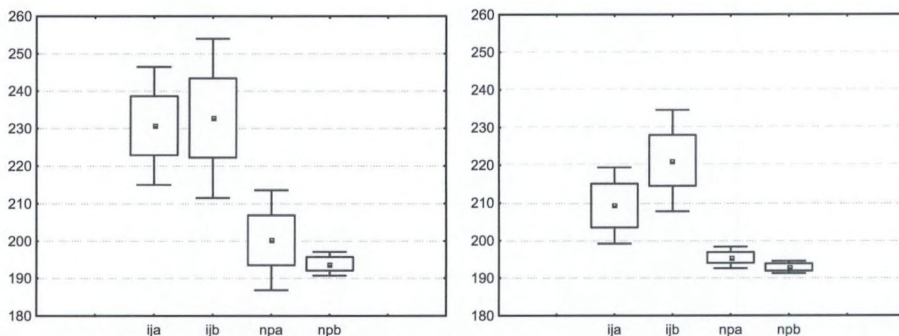
Wanneer alle transecten in dit opzicht worden vergeleken voor *B. sarsi*, bleek de verticale range significante breder op de westelijke transecten (Friedman Chi Square ($N = 12$, $df = 6$) = 30,02; $p < 0,01$) (Fig. 11 – links) en werd de breedste zone bezet in April, terwijl de waarden voor herfst en winter lager zijn (Friedman Chi Square ($N = 7$, $df = 11$) = 20,06; $p = 0,04$) (Fig. 11 – rechts). Voor *B. pilosa* waren, mede door het beschikbaar zijn van slechts 4 vergelijkbare transecten, dergelijke verschillen niet waarneembaar (spatial: Friedman Chi Square ($N = 11$, $df = 3$) = 2,74, $p = 0,43$; temporal: Friedman Chi Square ($N = 4$, $df = 10$) = 4,76; $p = 0,91$).



Figuur 4.11. Ruimtelijke (links) en temporele variatie) van de breedte van de verticaal bezette range voor *Bathyporeia sarsi* (cm). Box: SE; whisker: SD

MEDIANE KORRELGROOTTE

Mediane korrelgrootte werd bekeken ter hoogte van de stations met maximale densiteit langsheen elk transect. Om betrouwbare vergelijking van soorten te betrachten, werden opnieuw enkel de vier meest westelijke transecten beschouwd. *Bathyporeia pilosa* vertoonde net geen 5%-significante verschillen tussen de transecten (Friedman Chi Square ($N = 3$, $df = 3$) = 7,40, $p = 0,06$), terwijl significante verschillen voor *B. sarsi* wel werden gevonden langsheen die zelfde transecten (Friedman Chi Square ($N = 3$, $df = 3$) = 8,20, $p = 0,04$) (Fig. 12). Significante temporele variatie was afwezig voor beide soorten (alle $p > 0,05$).



Figuur 4.12. Ruimtelijke variatie van de mediane korrelgrootte ter hoogte van de stations met piekdensiteiten van *Bathyporeia pilosa* (links) en *B. sarsi* (μm). Box: SE; whisker: SD

5. Discussie

ABUNDANTIE EN BIOMASSA

Waar beide soorten samen voorkwamen in aanzienlijke aantallen (i.e. waar ook *B. pilosa* leeft), lagen de densiteiten van *B. sarsi* duidelijk lager dan deze van *B. pilosa*. Ingegraven in het zand bij laagtij, lijkt *B. pilosa* een *patchy* distributie te vertonen (Khayrallah & Jones, 1980b; Persson, 1982; Nicolaisen & Kannevorf, 1983). Vergelijking van aangetroffen dichtheden met deze gevonden door andere auteurs (Vader, 1965, 1966; Salvat, 1967; Persson, 1982; Bamber, 1993) geven aan dat de waargenomen verschillen kunnen te wijten zijn aan verschillen in habitatcondities, voornamelijk gerelateerd aan getijdenhoogteverschil, sedimentkarakteristieken en hellingsgraad. Algemeen dienden deze bevindingen beschouwd te worden met inachtnaam van hun temporele (slechts 1 jaar) en ruimtelijke (slechts 7 bruikbare transecten) beperkingen.

De aanwezigheid van sterke ruimtelijke variatie in de abundantie van *B. pilosa* en diens afwezigheid voor *B. sarsi* zouden kunnen te wijten zijn aan kleinschalige verschillen in morfodynamische toestand van de verschillende transecten. De bemonsterde oostelijke transecten zijn ietwat minder dissipatief dan de westelijke (zie ook steilere helling, grover sediment). Dit kan aansluiten bij welgekende verbanden tussen soortenrijkdom en morfodynamiek (e.g. Defeo & McLachlan, 2005) maar dergelijke beoordeling is niet mogelijk met onze data. *Bathyporeia sarsi* werd in vergelijkbare aantallen gevonden langsheen alle transecten. Beide soorten lijken hun hoogste aantallen te bereiken op beide Nieuwpoorttransecten. Andere transecten, zoals bv. die van het strand aan de IJzermonding, zijn mogelijk minder geschikt door een wat steilere helling, grover sediment en sterkere seizoensale variatie in de strandmorfologie. *Bathyporeia sarsi* lijkt in staat te leven in de omstandigheden in diens hoogtezone op de oostelijke transecten, in tegenstelling tot *B. pilosa*. Vader (1965) stelde dat *B. sarsi* ietwat grover zand verkiest of, beter, tolereert dan *B. pilosa*, maar beide werden aangetroffen in zowel fijnere als grovere sedimenten. *Bathyporeia pilosa* werd getypeerd als een soort die fijne zanden verkiest met zekere concentraties aan fijn materiaal (Vader, 1965, 1966). Concentraties van fijn materiaal waren duidelijk lager langsheen de oostelijke transecten, hoewel laag langsheen alle transecten. Op kleinere schaal kunnen de condities voor beide soorten echter verschillen, vermits zij op verschillende strandhoogtes hun optimum bereiken.

Voor beide soorten lopen biomassatrends parallel met deze in abundanties, met een gelijkaardig onderscheid tussen westelijke en oostelijke transecten. Totale biomassa van *B. pilosa* langsheen transect MKB is echter vergelijkbaar met deze langsheen transect IJB, terwijl MKB abundantie duidelijk lager was dan langs IJB. Temporele variatie was niet significant, hoewel november en december hogere waarden vertoonden en dus hogere voedselbeschikbaarheid voor predatoren. Deze hogere waarden zijn mogelijk gerelateerd aan de aanwezigheid van een hoger aantal cohortes: juvenielen van de herfstrekruteringspiek, adulten geboren in de lente en overlevenden van de in de lente reproducerende populatie, waarbij voornamelijk de beide laatste groepen hoge biomassawaarden kunnen veroorzaken. Op grond van deze interpretatie kan een vergelijkbaar verschijnsel verwacht worden net voor de zomer (mei-juni). In vergelijking met de daarop volgende

maand juli, is dit inderdaad het geval. In juli dealt de totale biomassa door mortaliteit van grotere individuen, i.e. ouderdieren van de vroegste rekruteringspiek. Opmerkelijk bij het vergelijken van beide soorten is het contrast tussen de patronen in abundantie versus biomassa. Langsheen alle westelijke transecten gaat de abundantie van *B. pilosa* van vergelijkbaar met tot 10 keer hoger dan *B. sarsi*, terwijl de *B. sarsi*-biomassa een relatief aandeel beslaat dat 5 tot 10 keer hoger ligt. Predatoren van *Bathyporeia* op zandstranden kunnen dus kiezen tussen meer abundante, kleinere en grotere maar scharsere prooidieren. Hogere individuele biomassa van *B. sarsi* lijkt enkel te wijten aan hogere adulte grootte, aangezien de biomassatoename met de groei vergelijkbaar lijkt tussen beide soorten en zelfs iets hoger ligt voor *B. pilosa*. Significante temporele variatie in abundantie ontbrak voor *B. pilosa* maar was aanwezig voor *B. sarsi*. Significant hogere aantallen van *B. sarsi*, zoals waargenomen in lente en vroege zomer, zijn echter mogelijk te wijten aan willekeurige aggregatie van individuen. Anderzijds werden in het verleden reeds vergelijkbare schommelingen waargenomen voor *B. pilosa* (Persson, 1982; Nicolaisen & Kannevorff, 1983). Fincham (1971) bracht lage aantallen in herfst en winter in verband met mortaliteit. Maranhão *et al.* (2001) onderzochten *Echinogammarus marinus* en toonden de rol van watertemperatuur en saliniteit aan bij seizoensale veranderingen in abundantie, waarbij hogere temperatuur en saliniteit lagere densiteiten betekende. Hogere temperatuur kan uitdroging en mortaliteit tijdens laagtij in de zomermaanden bevorderen, hoewel in deze Portugese studie wintertemperaturen wellicht minder fysiologische stress betekenen dan in België. Hoge densiteiten in het voorjaar zijn wellicht te wijten aan succesvolle voortplanting in de lente en vervolgens stijgende temperaturen, die voortplanting en embryonale ontwikkeling bevorderen.

LEVENSZYCLUS, DEMOGRAFIE, REPRODUCTIE EN REKRUTERING

Verwarrende resultaten van de cohorte-analyse bemoeilijkten het ontraffelen van de levensgeschiedenis van de *Bathyporeia*-soorten. Cohortes konden vaak niet onderscheiden worden door de aanwezigheid van continue reproductie (cf. Fish & Preece, 1970a). Toch konden twee reproductiepieken (zie relatieve abundantie graviede wijfjes, sterk ondersteund door trends in fecunditeit en juveniele abundantie) worden waargenomen. De pieken in het aantal graviede wijfjes (*B. pilosa*: februari en oktober; *B. sarsi*: april en september) stemmen vrij goed overeen met eerder onderzoek (Salvat, 1967; Fish & Preece, 1970a). Deze resultaten kunnen samengevat worden als een brede lentepiek en een soms minder duidelijke herfstpiek. Het tijdstip van deze pieken kan licht verschillen tussen de transecten, eventueel in verband met kleine verschillen in microklimaat en voedselbeschikbaarheid. Lagere reproductieve activiteit tijdens zomer en winter is wellicht indirect te wijten aan verhoogde mortaliteit van wijfjes na de voortplanting, zoals aangegeven door daling in de absolute en relatieve abundanties van wijfjes (cf. resp. gravied wijfjes abundantie en sex-ratio). In contrast met Fish (1975) werd slechts één piek in de abundantie van mannetjes waargenomen (in oktober voor *B. pilosa*; in april voor *B. sarsi*). Voor beide soorten valt deze samen met, in plaats van vooraf te gaan aan, een piek in abundantie van graviede wijfjes. Dit kan echter te wijten zijn aan het feit dat een maandelijks staalnamefrequentie te laag is om deze *time lag* waar te nemen. Mettam (1989) vond eveneens een vrouwelijk gedomineerde sex-ratio maar observeerde een quasi evenwicht tijdens de voornaamste reproductiepiek. Dit is niet het geval in onze data, waar mannelijke abundantie maximal is in mei, maar nog steeds slechts 50% bereikt van de vrouwelijke abundantie. Van juni tot het einde van de zomer werden 5-6 keer meer wijfjes aangetroffen dan mannetjes. Mettam (1989) vermoedde dat dit te wijten is aan tragere groei en kortere levensduur van mannetjes, alsook moeilijkheden in het bepalen van het geslacht van juvenielen. Watkin (1939) wist deze verschillen aan de staalnamemethode, waarbij het uitgraven andere resultaten geeft dan het verzamelen van dieren met een steeknet. Het uitgraven van stalen, zoals wij deden, zou echter best de ware populatie moeten weerspiegelen. Net zoals de sex-ratio, vertoonde ook de fecunditeit (aantal embryo's per wijfje) en sterk vergelijkbare trend voor beide soorten, met een piek in februari en –minder duidelijk– in de herfst (september in *B. pilosa*; oktober in *B. sarsi*). De lagere fecunditeit van *B. pilosa* vertoont minder duidelijke pieken, met een vrijwel continue verhoogde fecunditeit van februari tot maart en een additionele piek in september. Verhoogde fecunditeit in de lente werd ook gevonden door Fish (1975), met hierna lagere waarden ten gevolge van verhoogde adulte mortaliteit. Maranhão *et al.* (2001) schreven lagere fecunditeit toe aan lagere temperaturen en saliniteiten ten gevolge van neerslag. Lagere fecunditeit in deze omstandigheden en in een welbepaalde periode van het jaar zouden de individuele ontwikkeling moeten bevorderen. Dit zou ook het geval kunnen zijn in herfst en vroege winter voor Belgische *B. pilosa*-populaties. Echter, verhoogde fecunditeit werd reeds waargenomen in februari. Dit kan te wijten

zijn aan de milde winter van 2003-2004. De waargenomen correlatie tussen fecunditeit en lichaamsgrootte van het wijfje, tenslotte, werd voorheen aangetroffen bij verschillende andere soorten vlokreeftjes (Fish, 1975).

Verschillen in de fecunditeit van *B. pilosa* en *B. sarsi* wijzen op twee verschillende voortplantingsstrategieën (cf. Maranhão *et al.*, 2001). *Bathyporeia pilosa* heeft minder maar grotere, dooierrijkere embryo's, waardoor elke embryo een hogere kans op overleven heeft. Dit moet gezien worden als een respons op een meer stressrijke omgeving in de hogere delen van het intergetijdengebied. De bovenste delen van de intergetijdenezone worden gekenmerkt door sterke schommelingen in temperatuur, saliniteit en watergehalte van het sediment. De gegevens van de gonadenproductie geeft aan dat de energiekost van beide strategieën voor het wijfje vergelijkbaar zijn. Continue rekrutering treedt op maar rekrutering is laag tussen de pieken in. Fish (1975) vermeldt een rekrutegrootte van ongeveer 1.5 mm. Los van verschillen in meetmethodiek, liet de aangewende zeefmaaswijdte het weerhouden van dieren van dergelijke grootte mogelijk niet toe. Bovendien is het mogelijk dat bij maandelijks staalname een nieuwe rekruteringspiek slechts bemonsterd wordt na meer dan drie groeiweken. In onze volledige dataset hebben we echter nooit dergelijke kleine dieren aangetroffen (kleinste individu: 1.977 mm). Als gecombineerd resultaat van de waargenomen patronen in de abundantie van gravied wijfjes en de fecunditeit, konden twee rekruteringspieken worden waargenomen. Deze werden waargenomen als het verschijnen van nieuwe juveniele cohortes in de cohorte-analyse. Twee pieken werden waargenomen voor *B. pilosa* (februari en oktober) en drie voor *B. sarsi* (maart, juli, oktober). Opmerkelijk is dat de pieken in juveniele abundantie niet lijken overeen te stemmen met deze in de abundantie van de graviede wijfjes (met pieken in maart, juli en oktober die mogelijk Salvats (1967) lente- en zomerpieken bevestigen). Een "lente + herfst"-scenario zoals bij waargenomen voor *B. pilosa* lijkt echter het meest plausibel en wordt bevestigd door de fecunditeitsdata en de cohorte-analyse (met nieuwe juveniele cohortes in februari en oktober). Een bivoltiene levenscyclus is dus waarneembaar, met een brede lentepiek in reproductieve activiteit en rekrutering en een tweede, duidelijk kleinere, piek in de herfst die enigszins kan variëren inzake amplitude en timing tussen locaties.

Tenslotte vereisen enkele interessante verschillen tussen lente versus herfst en 2003 versus 2004 enige discussie. Wijfjes van *B. pilosa* zijn groter in de lente dan in de herfst, wat voorheen werd toegeschreven aan een verschil in groeiperiode (Fish & Preece, 1970a). Individuen geboren in februari hebben echter 6-7 maanden om te groeien alvorens zich voort te planten, net zoals de overwinterende dieren geboren in de herfst. De reproductiepiek in de lente duurt echter vrij lang (tot mei), waardoor late rekruten weinig tijd rest om te groeien. Dit zou een lagere gemiddelde adulte grootte kunnen verklaren.

Juveniele van februari zijn groter dan die van oktober. Door het ontbreken van januaridata kan geen precieze schatting van de timing van de rekrutering gegeven worden, waardoor de echtheid en relevantie van dit schijnbaar onderscheid niet getest kunnen worden.

Graviede wijfjes van *B. pilosa* waren heel wat minder abundant in oktober 2004 dan in oktober 2003, terwijl het omgekeerd werd waargenomen voor de juvenielen. De rekruteringspiek kan echter opgetreden zijn net vóór de 2004-bemonstering, wanneer rekruten al frequenter het marsupium hebben verlaten en waardoor dan minder gravied wijfjes en meer juveniele in de stalen kunnen worden aangetroffen. Hogere gemiddelde grootte van juvenielen van oktober 2004 versus deze van oktober 2003 moet toegeschreven worden aan de kracht van de cohorte-analyse. In 2004 konden niet zoals in 2003 twee cohortes van kleine dieren worden afgebakend, resulterend in in grote cohorte met intermediaire gemiddelde lichaamslengte en dus bestaande uit grotere dieren dan de cohorte met de kleinste individuen uit 2003. Deze jaar-tot-jaar variatie in juveniele abundantie lijkt belangrijke verschillen in de output van de cohorte-analyse toe te laten.

GROEI EN MORTALITEIT

Een groeicurve kon door de verwarrende resultaten van de cohorte-analyse niet opgesteld worden. De grootte van de groei van de adulte cohorte, als waargenomen van een maand tot de daarop volgende, suggereert echter quasi-lineaire groei in de onderzochte populaties van *Bathyporeia pilosa*. In de juveniele cohortes van deze soort lijken continue reproductie en rekrutering, samen met aanzienlijke juveniele mortaliteit, aan de basis te liggen van sterke maandelijks oscillaties inzake gemiddelde lichaamslengte per cohorte. Hierdoor kan de groei van jongere dieren niet ingeschat worden. Er werd geen aanwijzing gevonden voor de aanwezigheid van een groeistop. Het bestuderen van de groei was zelfs nog moeilijker voor *B. sarsi*, aangezien de cohorte-analyse nog minder duidelijke resultaten opleverde. Lineaire groei lijkt echter opnieuw aanwezig.

Er lijkt geen indicatie voor verschillen in groeisnelheid tussen beide soorten, zoals af te leiden uit de vergelijkbare hellingsgraad van de berekende regressievergelijkingen (*B. pilosa*: 0.2687; *B. sarsi*: 0.2616). Gezien hun vergelijkbare levensduur en aangezien *B. sarsi* groter wordt dan *B. pilosa* en meer, kleinere, dooierarmere eieren en te verwachten kleinere rekruten produceert, zou echter verwacht kunnen worden dat *B. sarsi* sneller zou groeien. Dit wordt eventueel ook bevorderd door de minder stressvolle habitatomstandigheden lager op het strand, waar *B. sarsi* zijn maxima bereikt. Onze data geven echter weer dat de *B. sarsi* juvenielen van februari en oktober gemiddeld 1 mm groter zijn dan die van *B. pilosa*. Deze verwarrende vaststelling moet beschouwd worden met inachtnaam van het *snapshot*-karakter van maandelijks bemonsteren. Het is mogelijk dat frequenter bemonsteren en zeven over een fijnere maaswijdte onze hypothese van een hogere groeisnelheid bij *B. sarsi* zou bevestigen.

Ook mortaliteit kon niet gekwantificeerd worden, gezien kleine variaties van maand tot maand niet hoeven te wijten te zijn aan mortaliteit maar veroorzaakt kunnen worden door incidentele aggregaties van individuen (Defeo & McLachlan, 2005). Het verdwijnen van volledige adulte cohortes lijkt echt op mortaliteit te wijzen. De beschreven bivoltiene levenscyclus van beide soorten, met 2 generaties per jaar (zoals ook waargenomen door Salvat, 1967; Fish & Preece, 1970a), verklaard twee pieken in adulte mortaliteit, waarneembaar als het verdwijnen van adulte cohortes in februari maar ook in juli. *Bathyporeia pilosa* is een stresstolerante soort, resistent tegen diverse vormen van omgevingsstress (Mettam, 1989), terwijl de tolerantie van *B. sarsi* kan verondersteld worden lager te zijn (Vader, 1965; zie experimenten habitatvereisten). Nicolaisen & Kannevorf (1983) vermeldden een discrete episode van hoge sterfte in een Deense populatie tijdens het voortplantingsseizoen van mei tot september, naar alle waarschijnlijkheid optredend onder zowel adults als juvenielen. Wintersterfte tot maart en zomersterfte lijken minstens de aanwezigheid van twee generaties te bevestigen.

SECONDAIRE PRODUCTIE

De P/B-ratio's per strand tonen voor *Bathyporeia pilosa* waarden op de oostelijke stranden die de helft zijn van deze op de westelijke (zie Tab. 1). Om het belang van de populaties van de bestudeerde stranden voor hogere trofische niveaus in te schatten, dient totale biomassa te worden bekeken alsook o.m. verstoringsgraad voor stellopers als potentiële predatoren. Voor deze soort werden lage abundanties en P/B-ratio's waargenomen op de oostelijke stranden. De hogere P/B-ratio's op de westelijke stranden zijn vergelijkbaar met waarden bekomen door Maranhão *et al.* (2001) voor *Echinogammarus marinus*, gaande van 4.14 tot 6.56. Daarentegen waren de P/B-ratio's van *B. sarsi* sterk vergelijkbaar voor alle stranden. Intertidale *B. pilosa* populaties kunnen dus, indien aanwezig, een hoog abundante voedselbron vormen voor predatoren die zich kunnen handhaven in het hoger intertidaal gebied. Daarnaast vormt ook *B. sarsi* een behoorlijke abundante voedselbron die echter breder verspreid is en een deel van het intergetijdengebied bezet dat mogelijk makkelijker bereikbaar is voor ondergedoken predatoren. *Bathyporeia* P/B-ratio's bleken in het algemeen een stuk hoger te liggen dan deze van de borstelworm *Scolelepis squamata* (2,40 / jaar) waarmee ze samen voorkomen (Speybroeck *et al.*, ingediend).

HABITAT (1) – ZONATIE IN FUNCTIE VAN DE HOOGTE

Bathyporeia pilosa werd steeds hoger op het strand aangetroffen dan *B. sarsi*, zoals eerder vastgesteld (Salvat, 1962, 1964; Degraer *et al.*, 2003). Piekaantallen van *B. pilosa* werden steeds boven 4 m boven GLLWS waargenomen, terwijl dat voor *Bathyporeia sarsi* tussen 3 en 4 m boven GLLWS was. Onze resultaten tonen verschillen in optimumhoogte aan, zonder strikte, overlap scheiding van beide soorten te betekenen. Lage aantallen van beide soorten kunnen in een zelfde staal worden waargenomen waardoor de gezamenlijke *Bathyporeia*-zonatiepatronen een bimodale vorm vertonen. We namen geen intraspecifieke segregatie op basis van sexe nog leeftijd waar, net zoals Nicolaisen & Kannevorf (1983).

Verschillen in de hoogteligging van de piekaantallen van *B. pilosa* werden waargenomen tussen de transecten. Het is onduidelijk of de hoog variabele strandmorfologie van het strand aan de IJzermonding wijziging in het microhabitat kan veroorzaken die de aanwezigheid van *B. pilosa* en/of *B. sarsi* zouden beïnvloeden, zoals gesuggereerd door Khayrallah & Jones (1980b) voor *B. pilosa*. We namen geen significante seizoenale migratie waar voor *B. pilosa*, terwijl tegenstrijdige resultaten uit het verleden voorhanden zijn (Salvat, 1967; Fish & Preece, 1970a; Persson, 1982). Dit kan waarschijnlijk verklaard worden door het type habitat type, vermits Fish & Preece (1970a) een

estuariene populatie bestudeerd en Persson (1982) in de Baltische Zee werkte. Temperatuur, lichtintensiteit en daglengte kunnen migratie in gang zetten, waardoor vergelijkingen tussen studies bemoeilijkt worden. Onze intertidale zandstrandpopulatie lijkt zich meer zeewaarts te bevinden vanaf het einde van de zomer tot november. Fish & Preece (1970a) vonden de door hun bestudeerde populatie meer zeewaarts vanaf april tot oktober, waarbij de dieren hogerop aangetroffen worden 's winters. Verschillen in klimaat en hydrologie zouden dit kunnen verklaren. Uitdroging van het sediment en de dieren (voornamelijk 's zomers) zou minder sterk kunnen zijn op Belgische stranden, terwijl bevroering in de winter de dieren zou kunnen aanzetten om te verhuizen naar zones die langere tijd onder water staan, gebufferd qua temperatuur en minder onderhevig aan stormen en zware neerslag. Bovendien werden op stranden met zwinnegeulen hoge aantallen van beide soorten waargenomen in deze geulen, die gedurende de hele getijdencyclus water blijven bevatten (pers. obs.). Dit zou zowel zee- als landwaartse, of beter 'geulwaartse', migratie in de herfst kunnen veroorzaken. Anderzijds vertoonde *Bathyporeia sarsi* een duidelijk zeewaartse shift van dieren van januari tot maart, gelijkaardig met resultaten van Nicolaisen & Kanneworff (1983) in de Baltische Zee en met wat Persson (1982) beschreef voor *B. pilosa*. Ook voor deze soort werd geen zeewaartse migratie vastgesteld in de zomer en de populatie bevindt zich zelfs hogerop in de zomer. Het ontbreken van intraspecifieke segregatie bij beide soorten is in tegenstelling tot de grootte-segregatie van de syntoep levende *Scolelepis squamata* (Speybroeck *et al.*, ingediend).

HABITAT (2) – BREEDTE VAN DE BEZETTE VERTICALE ZONE

Bathyporeia sarsi bezet een bredere *cross-shore* zone dan *B. pilosa*. Door onvolledige kennis van de eerste soort is het verklaren hiervan moeilijk. Kleine ruimtelijk verschillen kunnen waargenomen worden voor *B. pilosa* (Nieuwpoort versus IJzermonding). *Bathyporeia sarsi* vertoont meer erratische en moeilijk te verklaren variatie in ruimte en tijd, wellicht voornamelijk te wijten aan lokale fluctuaties. De zonebreedte staat vermoedelijk in verband met de abundantie op een welbepaald transect en zo zodoende de iets smallere range van *B. pilosa* op het IJzermondingstrand kunnen verklaren. Waargenomen verschillen tussen de oostelijke en westelijke transecten voor *B. sarsi* zouden kunnen te wijten zijn aan de vastgestelde verschillen in mediane korrelgrootte en strandhelling, die hardere leefomstandigheden veroorzaken op de oostelijke stranden, resulterend in lagere abundanties en een smallere bezette zone. Temporele variatie werd niet waargenomen, hoewel in oktober 2004 de zone bezet door *B. pilosa* breder is dan in oktober 2003. Dit kan te wijten zijn aan jaar-tot-jaar variatie in temperatuur, golfenergie, voedselaanbod en/of *patchiness*. Opmerkelijk is dat wijfjes van beide soorten een bredere zone bezetten dan mannetjes. Dit stemt overeen met de experimentele resultaten van Preece (1970, 1971a) voor *B. pilosa*, die hoger stresstolerantie van wijfjes aantoonde inzake extremen van temperatuur en saliniteit, ookal zouden deze bevindingen kunnen belemmerd geweest zijn door een kortere levensduur van de mannetjes. Voor *B. sarsi* zijn, naast de resultaten van ons onderzoek naar de habitatvereisten van deze soort, geen intraspecifieke verschillen inzake stresstolerantie gekend. Verder was de zone ook breder voor adulten (voornamelijk wijfjes, zoals vermeld) dan voor juvenielen. Analyse met combinatie van sexe en leeftijd was niet mogelijk omdat aldus te lage aantallen per categorie overbleven. Tenslotte is het interessant aan te stippen dat de soort die de breedste zone bezet (*B. sarsi*) het minst indicatie voor intraspecifieke segregatie binnen deze zone vertoont.

HABITAT (3) – MEDIANE KORRELGROOTTE

Verschillen tussen beide soorten in mediane korrelgrootte in stations waar piekaantallen worden waargenomen, waren aanwezig, alsook significante ruimtelijke verschillen. Deze waarnemingen kunnen niet losgekoppeld worden van de hoogteverschillen tussen deze piekenabundantiestations. Enerzijds zal een soort die in een lager gelegen zone leeft uiteraard in fijner zand leven. Anderzijds komen beide soorten lager voor op het IJzermondingstrand dan in Nieuwpoort. Het is mogelijk dat ze hogerop kunnen leven door het fijnere zand te Nieuwpoort. Intertidale zonatie moet dus gerelateerd worden aan hoogte én andere habitatkenmerken. Waargenomen niet significante seizoenale schommelingen in korrelgroottepreferentie op het strand zijn meer dan waarschijnlijk een indirect effect van seizoenale migratie veroorzaakt door klimaat en hydrologie. Hoogteligging en korrelgrootte zijn andermaal nauw verbonden. Om veralgemeenbare verbanden tussen abundantie en korrelgrootte te detecteren, is het bemonsteren van een (veel) groter aantal transects op specifieke hoogtes aangewezen. Dit viel buiten de doelstelling van deze studie

en een experimentele benadering inzake korrelgroottepreferenties van beide soorten werd gevolgd in het volgende hoofdstuk. Het zand aangetroffen op de onderzochte stranden vielen duidelijk binnen de vermelde tolerantiegrenzen van beide soorten, hoewel Vader (1965) stelde dat *B. sarsi* iets grover zand verkiest dan *B. pilosa* en toleranter zou zijn inzake korrelgrootte. Dit laatste kan eventueel in verband staan met de lage aantallen van *B. pilosa* op de oostelijke stranden maar uitgebreid bemonsteren van oostelijke en westelijke stranden moet dit bevestigen.

6. Referenties

- Bamber, R.N. (1993). Changes in the infauna of a sandy beach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 172: 93-107.
- Beyst, B.; Vanaverbeke, J.; Vincx, M. & Mees, J. (2002). Tidal and diurnal periodicity in macrocrustaceans and demersal fish of an exposed sandy beach with special emphasis on juvenile plaice *Pleuronectes platessa*. *Marine Ecology Progress Series* 225: 263-274.
- Bhattacharya, C.G. (1967). A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* 23: 115-135.
- Dahl, E. (1944). Smärre undersökningar över Öresund. 10. the Swedish Water Malacostraca. *Kungliga Fysiografiska Sällskapet Lund Förhanlingar* 14 (9): 1-17.
- Defeo, O. & McLachlan, A. (2005). Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series* 295: 1-20.
- Degraer, S.; Volckaert, A. & Vincx, M. (2003). Macrobenthic zonation patterns along a morphodynamical continuum of macrotidal, low tide bar/rip and ultra-dissipative sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56 (3-4): 459-468.
- d'Udekem d'Acoz C. (2004). The genus *Bathyporeia* Lindström, 1855, in western Europe (Crustacea: Amphipoda: Pontoporeiidae). *Zoologische Verhandelingen* 348; 162 pp.
- Fincham, A.A. (1971). Ecology and population studies of some intertidal and sublittoral sand-dwelling amphipods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 51: 471-488.
- Fish, J.D. (1975). Development, hatching and brood size in *Bathyporeia pilosa* en *B. pelagica* (Crustacea: Amphipoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 55: 357-368.
- Fish, J.D. & Preece, G.D. (1970a). The annual reproductive patterns of *Bathyporeia pilosa* and *Bathyporeia pelagica* (Crustacea: Amphipoda). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 50: 475-488.
- Fish, J.D. & Preece, G.D. (1970b). The ecophysiological complex of *Bathyporeia pilosa* and *B. pelagica* (Crustacea: Amphipoda). 1. Respiration rates. *Marine Biology* 5: 22-28.
- Gayanilo, F.C. Jr.; Sparee P.; Pauly, D. (1996). The FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (FISAT) User's Guide. FAO Computerized Information Series (Fisheries). No. 8. Rome, FAO, 126 p.
- Gibson, R.N; Robb, L. (1996). Piscine predation on juvenile fishes on a Scottish sandy beach. *Journal of Fish Biology* 49: 120-138.
- Hasselblad, V. (1966). Estimation of parameters for mixture of normal distributions. *Technometrics* 8: 431-444.
- Hynes, H.B.N. & Coleman, M.J. (1968). A simple method of assessing the annual production of stream benthos. *Limnology and Oceanography* 13: 569-573.

- Khayrallah, N.H. & Jones, A.M. (1980a). The ecology of *Bathyporeia pilosa* (Amphipoda: Haustoriidae) in the Tay Estuary. 1. Factors influencing the distribution on Tayport and Tentsmuir beaches. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh 78 B: 109-119.
- Khayrallah, N.H. & Jones, A.M. (1980b). The ecology of *Bathyporeia pilosa* (Amphipoda: Haustoriidae) in the Tay Estuary. 2. Factors affecting the micro-distribution. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh 78 B: 121-130.
- Köhn, J. & Gosselck, F. (1989). Bestimmungsschlüssel der Malacostraken der Ostsee. Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin 65 (1): 3-114.
- Köhn, J. & Sasmour, M. (1990). Lebensgeschichte und Produktion von *Bathyporeia* Lindström, 1855 (Amphipoda, Haustoriidae) in der westlichen Ostsee. Zoologischer Anzeiger 224 (3 / 4): 165-174.
- Lasiak, T.A. (1983). The impact of surf-zone fish communities on faunal assemblages associated with sandy beaches. In: McLachlan, A. & Erasmus, T. (eds.). Sandy beaches as ecosystems. Dr W. Junk Publishers, The Hague, 757p.; 501-506.
- Lindström, G. (1855). Bidrag till kännedomen om Östersjöns invertebra-fauna. Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. Stockholm 12 (2): 49-73.
- Maranhão, P.; Bengala, N.; Pardal, M. & Marques, J.C. (2001). The influence of environmental factors on the population dynamics, reproductive biology and productivity of *Echinogammarus marinus* Leach (Amphipoda, Gammaridae) in the Mondego estuary (Portugal). Acta Oecologica 22: 139-152.
- Marques, J.C.; Bellan-Santini, D. (1991). Gammaridea and Caprellidea (Crustacea – Amphipoda) of the Portuguese south-western continental shelf: taxonomy and distributional ecology. Bijdragen tot Dierkunde 61(2): 65-87.
- McLachlan, A. & Dorvlo, A. (2005). Global patterns in sandy beach macrobenthic communities. Journal of Coastal Research 21 (4): 674-687.
- Mettam, C. (1989). The life cycle of *Bathyporeia pilosa* Lindström (Amphipoda) in a stressful, low salinity environment. Topics in Marine Biology. Ros, J.D. (ed.) Scientia Marina 53 (2-3): 543-550.
- Nicolaisen, W.; Kannevorff, E. (1969). On the burrowing and feeding habits of the amphipods *Bathyporeia pilosa* Lindström and *Bathyporeia sarsi* Watkin Ophelia 6: 231-250.
- Nicolaisen, W.; Kannevorff, E. (1983). Annual variations in vertical distribution and density of *Bathyporeia pilosa* Lindström and *Bathyporeia sarsi* Watkin at Julebaek (North-Sealand, Denmark). Ophelia 22 (2): 237-251.
- Persson, L.-E. (1982). Seasonal migration of *Bathyporeia pilosa* Lindström in the southern Baltic. Ophelia 21: 205-213.
- Preece, G.S. (1970). Salinity and survival in *Bathyporeia pilosa* Lindström and *B. pelagica* (Bate) Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 5: 234-245.
- Preece, G.S. (1971a). The ecophysiological complex of *Bathyporeia pilosa* and *B. pelagica* (Crustacea: Amphipoda). 2. Effects of exposure. Marine Biology 11: 28-34.
- Preece, G.S. (1971b). The swimming rhythm of *Bathyporeia pilosa* (Crustacea: Amphipoda) Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 51: 777-791.
- Salvat, B. (1962). Faune des sédiments meubles intertidaux du Bassin d'Arachon. Systématique et Ecologie. Cahiers de Biologie Marine 28: 207-223.

Salvat, B. (1964). Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris 259:1576-1579.

Salvat, B. (1967). La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaïdés, Isopodes et Amphipodes), éthologie, bionomie, et cycle biologique. Mémoires du Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris (A) 45: 1-275.

Short, A.D. (1999) Handbook of Beach and Shore Morphodynamics. Wiley and Sons, London, 392 pp.

Speybroeck, J.; Alsteens, L.; Vincx, M.; Degraer, S. (submitted). Understanding the life of a sandy beach polychaete of functional importance – *Scolelepis squamata* (Polychaeta: Spionidae) on Belgian sandy beaches (northeastern Atlantic, North Sea). Estuarine and Coastal Shelf Science

Speybroeck, J.; Pedde, A.; Vincx, M.; Degraer, S. (in preparation). Habitat preferences and tolerances in two co-occurring sandy beach amphipods – role of substrate and competition

Sundbäck, K. & Persson, L.E. (1981). The effect of microbenthic grazing by an amphipod, *Bathyporeia pilosa*, Lindström. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 5: 573-575.

Tomlinson, P.K. (1971). NORMSEP: normal distribution separation. In: Abramson, N.J. (ed.). Computer programs for fish stock assessment. FAO Fisheries Technical Papers 101.

Toulmond, A. (1964). Les Amphipodes des faciès sableux intertidaux de Roscoff. Aperçus faunistiques et écologiques. Cahiers de Biologie Marine 5 (3): 319-342.

Vader, W. (1965). Intertidal distribution of haustoriid amphipods in The Netherlands. Proceedings of the Fifth Marine Biological Symposium, Göteborg 1965. Botanica Gothoburgensia 3: 233-246.

Vader, W. (1966). Een overzicht van de zandbewonende Amphipoden uit het Oosterschelde gebied. Het Zeepaard 26 (5): 102-124.

Watkin, E.E. (1938). A revision of the amphipod genus *Bathyporeia* Lindström. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 23: 211-236.

Watkin, E.E. (1939). The pelagic phase in the life history of the amphipod genus *Bathyporeia*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 23: 467-481.

Dispersiecapaciteit van *Bathyporeia pilosa*

OPZET

In dit onderdeel werd getracht de *long-shore* dispersie van *Bathyporeia pilosa* te kwantificeren. De *by-catch* van *Eurydice pulchra* (en evt. enkele *E. affinis*) en *B. sarsi* kon net zozeer in acht genomen worden. Een veldexperiment werd uitgevoerd eind september 2006. Hierbij werden bij springtij zoveel mogelijk dieren met een steeknet verzameld. Tien personen en (dus) tien steeknetten (maaswijdte: 1 mm) werden ingezet op het strand van Raversijde in een strook tussen twee strandhoofden (ca. 330 m ononderbroken strand tussen beide). Vóór hoogwater werd het vangen gestart en dit werd gestopt ongeveer twee uur na hoogwater, toen de vangst slechts weinig extra dieren opleverde, aangezien het aftrekkende water de door de soort bezette zone had verlaten. Zodoende werden verschillende honderden dieren verzameld. Deze werden meegenomen naar het labo en daar gekleurd met het fysiologisch quasi onschadelijke neutraal rood (0,05 g/l). Deze kleuring was voorafgaand aan het experiment getest, met betrekking tot de onderscheidbaarheid van de gekleurde dieren en hun overleving 48 uur na kleuring. De dieren werden gekleurd vrijgelaten op de door hen abundant bezette lange strook die werd afgeschept door een andere persoon. Het loslaatpunt viel in het midden van de middelste strook van 10 m, waardoor aan weerszijden van dit punt 45 m (= 4 x 10 m + de helft van de middelste strook) werd behandeld. Hierbij werd verwacht dat een deel van de gekleurde dieren zich actief of passief minimaal zouden verplaatst hebben langs weerszijden van het loslaatpunt, met eventueel een dominante richting met betrekking tot de *long-shore* getijdenstroming. Dit zou dan resulteren in een (al dan niet scheve) klokvormige *long-shore* distributie van frequentie (Y = percentage van hervangst) in functie van afstand (X = in meters ten opzichte van het loslaatpunt, i.c. als discrete klassen met een breedte van 10 m) na hervangst.

RESULTAAT

De hervangst liet net zoals de eerste vangst toe grote aantallen dieren te vangen, echter niet één gekleurd individu werd teruggevangen.

DISCUSSIE

Gezien de hoge arbeidsinspanning geleverd met deze methode, lijkt een geverintensifieerde herhaling van het experiment moeilijk haalbaar en weinig zinvol. Het niet terugvangen na het (hier gekozen) minimaal tijdsinterval wijst erop dat (1) de gevangen aantallen een zeer klein percentage uitmaken van de aanwezige populatie (cf. Degraer *et al.*, 2003) en dat (2) de hervangst uitstellen de kans op hervangst enkel nog meer zal doen afnemen.

Zonder praktische beperkingen in rekening te nemen, kan het opspuiten van een strandstrook geflankeerd door hoge abundanties aan *Bathyporeia* en gevolgd door een fijnschalige monitoring van de kolonisatie van deze strook (van zijn randen naar zijn centrum) gesuggereerd worden.

Een labo-experiment zou ook de natuurlijk door deze dieren aflegbare afstand (actief zwemmend en/of passief met een artificieel aangelegde waterverplaatsing die de getijdenstroming zou moeten imiteren) kunnen onderzoeken maar het vertalen van dergelijke resultaten naar veldomstandigheden lijkt niet eenvoudig.

Ook moleculaire technieken worden aangewend om dispersie te kwantificeren, zij het echter voornamelijk in een evolutionair perspectief en niet in een kortetermijncontext zoals herstel na suppletie. Toch zou een analyse van verschillende Belgische populaties bestaande dispersiebarrières eventueel aan te het licht kunnen brengen.

REFERENTIE

Degraer, S., Volckaert, A.; Vinckx, M., 2003. Macrobenthic zonation patterns along a morphodynamical continuum of macrotidal, low tide bar/rip and ultra-dissipative sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56, p. 459-468.

Experimenteel onderzoek naar habitatvereisten van *Bathyporeia* spp.

ingediend ter publicatie in *Marine Ecology Progress Series* onder de titel
"Competition and sediment-related responses explaining segregated zonation of two closely related, co-occurring
key species on sandy beaches?"

1. Inleiding

Cross-shore zonatiepatronen van macrobenthische soorten en gemeenschappen worden veelal gerelateerd aan sedimentkarakteristieken, strandmorfodynamiek, hellingsgraad, golfenergie, getijdhoogteverschil en verwante habitatparameters (e.g. McLachlan & Jaramillo, 1995; McLachlan *et al.*, 1996; Degraer *et al.*, 2003; Veloso *et al.*, 2003; Ramalho Fernandes & Soares-Gomes, 2006). Biologische interacties en competitie in het bijzonder worden meestal beschouwd als van ondergeschikt structurerend belang in het fysisch gedomineerde zandstrandecosysteem, waardoor deze interacties ook weinig belang zouden hebben voor het verklaren van zonatiepatronen (McLachlan, 1983, 1996, 2001; Jaramillo & McLachlan, 1993). Dit is in tegenstelling tot rotskusten en intergetijdeplaten, waar meer gunstige benthische habitats beschikbaar zijn en competitie kan hier een belangrijke rol spelen in het bepalen van gemeenschapsstructuur en zonatiepatronen (e.g. Underwood & Denley, 1984; Reise, 1985; Wilson, 1991; Williams *et al.*, 2004). Onder meer omgevingsstress wordt vermeld als beperkende factor voor competitieve interacties en als katalysator voor het syntype samenleven van soorten (e.g. Wiens, 1977). Voor meer dissipatieve stranden werd echter gesteld dat hier competitie een grotere rol zou kunnen spelen dan op reflectieve stranden (Defeo & McLachlan, 2005). Slechts weinig studies hebben de rol van biologische interacties op zandstranden onderzocht (Croker & Hatfield, 1980; Defeo *et al.*, 1997; Dugan *et al.*, 2004). Voor zover ons bekend spitste slechts één zich toe op genusgenoten (Defeo *et al.*, 1997), wat een blik laat werpen op nichesegregatie op het kleinste taxonomisch niveau, samen met de mogelijkheid om de experimenteel vastgestelde potentiële niche te vergelijken met de in het veld waargenomen gerealiseerde niche. Gezien het evidente belang van substraatkenmerken voor gravende infauna, richten we onze aandacht op dit onderdeel van de benthische habitat en diens verband met de ecologische niche van de benthische fauna. Vlot ingraven en efficiënte ademhaling lijken de meest belangrijke vereisten voor de overleving van soorten in een bepaald sedimenttype. Hoewel werd gesteld dat het experimenteel onderzoeken van de rol van competitie door middel van sedimentresponsen (preferenties en toleranties) een te indirect perspectief zou zijn (Dugan *et al.*, 2004), heeft eerder onderzoek de verdienste ervan geduid (Defeo *et al.*, 1997).

We gebruikten twee samen voorkomende en nauw verwante zandstrandamfipoden van dissipatieve Belgische stranden om waargenomen *cross-shore* zonatie- en segregatiepatronen te verklaren, met nadruk op mogelijk interspecifiek wederzijds vermijden (als benadering voor competitieve interacties die dit vermijden kunnen veroorzaken) en het belang van het zandig substraat, om aldus verschillen te ontrafelen in aspecten van hun ecologische niche (zoals gedefinieerd door Hutchinson, 1957). *Bathyporeia pilosa* en *B. sarsi* zijn wijdverbreide en abundantie vlokreeftjes van Noordoost-Atlantische stranden (d'Udekem d'Acoz, 2004). Op deze stranden wordt *Bathyporeia pilosa* gevonden in het hoger gelegen delen van de intertidale zone van beschutte stranden, tussen GHWS en midtijniveau (Fish & Preece, 1970), terwijl *B. sarsi* tussen GHWD en GLWS wordt gevonden (Toulmond, 1964; Nicolaisen & Kannevorff, 1983). De opmerkelijk *cross-shore* ruimtelijke segregatie en het mogelijk wederzijds mijden waar ze samen voorkomen werd vooralsnog voor deze nauw verwante en morfologisch sterk gelijkend soorten niet verklaard. Naast het voor de hand liggende verschil in de periode van onder water staan in beide soort-specifieke zones, zijn interspecifieke competitie – ruimtelijke partitie veroorzakend en/of in stand houdend – en een soort-specifieke respons ten aanzien van sedimentverschillen mogelijk van belang. Bovendien worden *Bathyporeia* soorten verondersteld zich te voeden met epipsammisch microfyto-benthos (Sundbäck & Persson, 1981). Dat zou hun afhankelijk ten opzichte van sediment met bepaalde specifieke eigenschappen kunnen versterken. Dit type van sedimentafhankelijkheid was niet aan de orde in eerdere onderzoek, voornamelijk gewijd aan dieren die zich filterend voedend of met gesuspendeerd materiaal (Croker & Hatfield, 1980; Dugan *et al.*, 2004) of carnivoor en/of aaseters zijn (Defeo *et al.*, 1997).

2. Doelstelling

Drie hypothesen zullen getest worden: (1) verschillen in sedimentvoorkeuren (i.c. korrelgrootte en gehalte aan fijn materiaal) tussen beide soorten bestaan en houden verband met *in situ* sediment; (2) één of beide soorten mijden de aanwezigheid van de andere soort, waargenomen als gewijzigde sedimentpreferentie in syntopie voor één of beide soorten; (3) verschillen in sedimenttolerantie bestaan, waarbij de tolerantere soort hardere omstandigheden kan verdragen. Het statistisch testen van deze hypothesen werd uitgevoerd om vergelijkingen te maken tussen (1) sedimentpreferenties (korrelgrootte en fijn materiaal) en -toleranties (korrelgrootte) van beide soorten en (2) sedimentpreferenties in allotopie versus in syntopie voor elke soort.

3. Materiaal en methoden

Dieren voor gebruik in de experimenten werden verzameld op de stranden van De Panne en Raversijde. Verzamelen van de dieren werd op twee opportunistische manieren gedaan: *long-shore* slepen met een steeknet (1mm maaswijdte) op relevante tijdstippen ten opzichte van hoogtij en zeven van uitgegraven strandsediment (eveneens 1mm maaswijdte). De beste vangstresultaten met het net werden bekomen buiten de wintermaanden tijdens eb en bij springtij zoals bevestigd door eerder onderzoek (Watkin, 1939; Preece, 1971b). *Bathyporeia pilosa* werd meestal het makkelijkst gevangen op ongeveer 1u30 na hoogtij, terwijl *B. sarsi* meestal gevonden werd rond 2u30 na hoogtij. Vlotte indentificatie van levende individuen was mogelijk door de kleur van de hepatopancreasblindzakken, die groen zijn bij *B. sarsi* en bruin bij *B. pilosa* (Nicolaisen & Kannevorf, 1983). Stockvoorraden van levende dieren werden van luchttoevoer voorzien maar behalve hetgeen in aangeboden strandsediment (enkele centimeters dik) aanwezig was, werd geen extra voedselbron voorzien. Alle experimenten werden uitgevoerd tussen oktober 2005 en april 2006 bij een temperatuur van $14 \pm$ SD 2 °C en in het donker, aangezien licht inhiberend zou werken op de zwemactiviteit (Watkin, 1939) en dus vlotte sedimentselectie (preferentie-experiment). Deze negatieve fototaxis werd in verband gebracht met predatie (Fincham, 1970).

Sedimentpreferenties en -toleranties van beide soorten werden onderzocht in zowel allotopie als syntopie condities.

3.1 SEDIMENTPREFERENTIE

Sedimentpreferentie werd nagegaan met betrekking tot (1) mediane korrelgrootte van het zand en (2) de concentratie aan fijn materiaal in zowel allotopie als syntopie. Voor beide experimenten werden zeven verschillende sedimenttypes bereid voor selectie door de dieren, i.e. (1) zeven verschillende korrelgroottes en (2) zeven verschillende gehalten aan fijn materiaal.

Voor de eerste set van zeven sedimenten werd strandzand verzameld te Raversijde en aan de Vosseslag. Dit zand werd gedecanteerd om organisch materiaal te verwijderen en vervolgens gezeefd over een toren van zeven zeven met maaswijdten van 63 µm, 125 µm, 180 µm, 250 µm, 355 µm, 500 µm and 1000 µm. Omdat het *in situ* verzamelde strandzand te lage gehalten aan zeer grof en zeer fijn zand bevatte, werden aanvullende sediment bekomen van industriële leveranciers.

Tabel 3.1 Sedimenttypes van het experiment omtrent korrelgroottepreferentie.

zeefklassegrenzen (µm)	mediane korrelgrootte (µm)
63-125	124
125-180	154
180-250	242
250-355	342
355-500	478
500-1000	733
1000-2000	1338

Voor de tweede set van sedimenttypes werd strandzand (mediaan: 221 µm) verzameld op het strand van Raversijde, waar beide soorten abundant voorkomen. Dit zand werd gedecanteerd om organisch materiaal te verwijderen. Fijn materiaal werd als keramisch kleipoeder (mediaan: 5.780 µm) gemengd

met dit zand en zeven concentraties werden bekomen, met 0%, 1%, 3%, 5%, 10%, 25%, 50% van het sedimentvolume bestaande uit fijn materiaal.

Beide preferentie-experimenten (korrelgrootte en concentratie fijn materiaal) werden uitgevoerd in ronde aquaria (diameter: 50 cm) die door zeven inox tussenschotten werden opgedeeld in zeven taartstukken, met een verschillend sedimenttype in elk stuk. Sedimentdiepte was 4 cm, net zoals de diepte van de bovenstaande zeewaterlaag. De experimenten werden gestart bij laagtijdstippen na verwijderen van de tussenschotten en de dieren werden *ad random* vrij gelaten in de aquaria. Beider experimenten werden vijf keer herhaald, waarbij elke replica drie aquaria bevatte: twee met telkens 100 individuen van elke soort erin (allotopie) en een derde met 50 individuen van beide soorten tesamen (syntopy) met een resulterende densiteit van 509 ind m² in elk aquarium. Na 24 uur, overeenstemmende met twee zwemcycli (Watkin, 1939), werde het experiment stopgezet en werden de dieren uit het sediment geëxtraheerd, geïdentificeerd (met d'Udekem d'Acoz, 2004) en geteld. Sedimentpreferentie in allotope condities werd geanalyseerd met log-lineaire analyse van frequentietabellen, met abundantie als afhankelijke variabele en sedimenttype en replica als onafhankelijken. Vergelijkingen tussen de soorten en tussen condities (allotoop vs. syntoop) werden uitgevoerd met twee-wegsANOVA-analyses, inclusief assumptietests en boogsinusdatatransformatie.

3.2 SEDIMENTTOLERANTIE

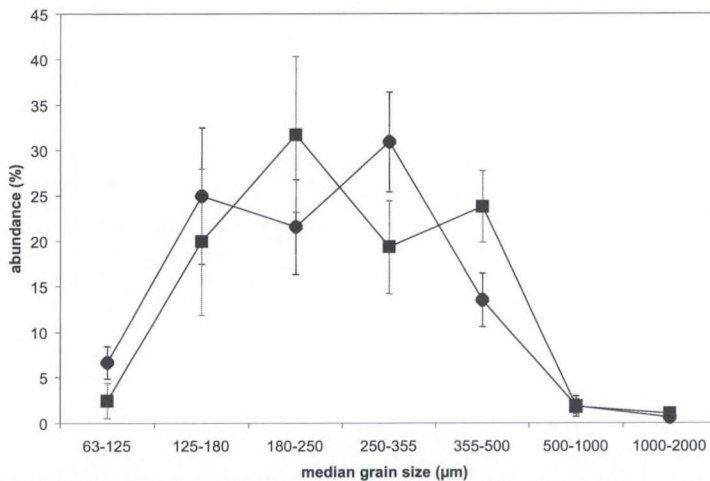
Verplicht overleven in een bepaald sedimenttype en de daarop volgende mortaliteit werden benut om de sedimenttolerantie in allotope condities na te gaan. Drie van de zeven sedimenttypes uit het korreselectie-experiment werden opnieuw gebruikt: beide uitersten (63-125 µm en 1000-2000 µm) en het *in situ* sediment benaderende 250-355 µm sediment. Petriplaten (diepte: 2.3 cm; diameter: 14 cm) werden voor de helft met sediment gevuld en voor de helft met zeewater. Twintig individuen (~ 1299 ind m²) werden vrijgelaten in elke plaat en na een week werd het aantal overlevenden geteld. Dode dieren werden vaak bovenop het sediment aangetroffen maar ook soms ingegraven. Voor elke soort werden drie replicaten uitgevoerd. Sediment-effect voor elke soort afzonderlijk werd geanalyseerd met een-wegsANOVA, terwijl twee-wegsANOVA werd gebruikt voor vergelijking tussen de soorten (onafhankelijke variabelen: soort en sedimenttype).

4. Resultaten

4.1 SEDIMENTPREFERENTIE

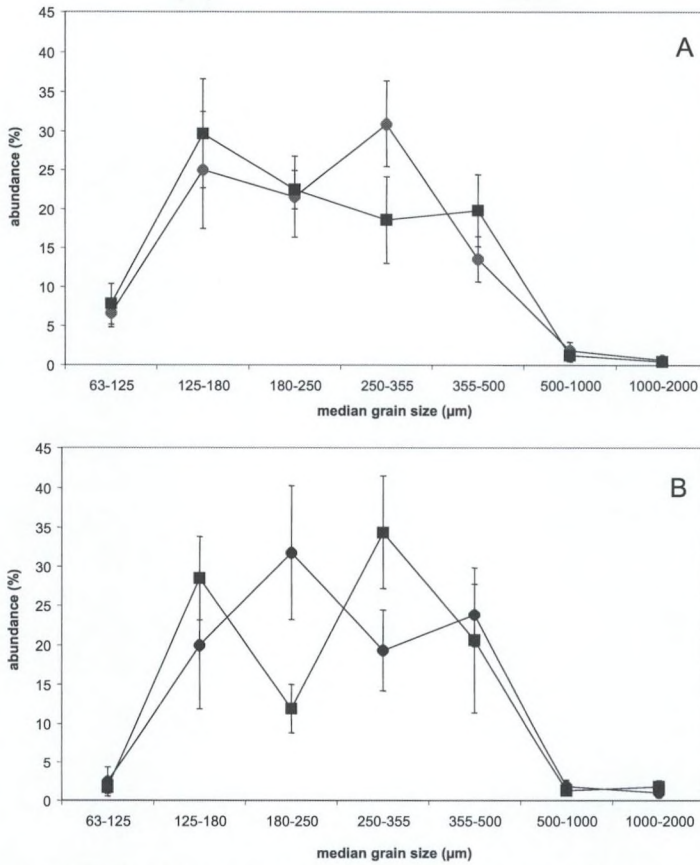
KORRELGROOTTE

Er werden geen significante verschillen tussen de soorten inzake allotrope korrelgroottevoorkeur gevonden (ANOVA: df = 6; F = 1.43; p = 0.22). Elke soort afzonderlijk vertoonde wel significante preferentie (log-lineaire analyse: *B. pilosa*: df = 6; chi-sqr= 331.73; p < 0.001; *B. sarsi*: df = 6; chi-sqr= 371.78; p < 0.001). Extreme sedimenttypes werden gemeden en een preferentieplateau werd waargenomen i.p.v. de nauwe preferentie van één welbepaalde type (Fig. 1).



Figuur 4.1 *Bathyporeia sarsi* en *B. pilosa*. Korrelgrootteselectie in allotrope conditie; vierkanten = *B. sarsi*; cirkels = *B. pilosa*; foutenvlaggen zijn standaardfouten

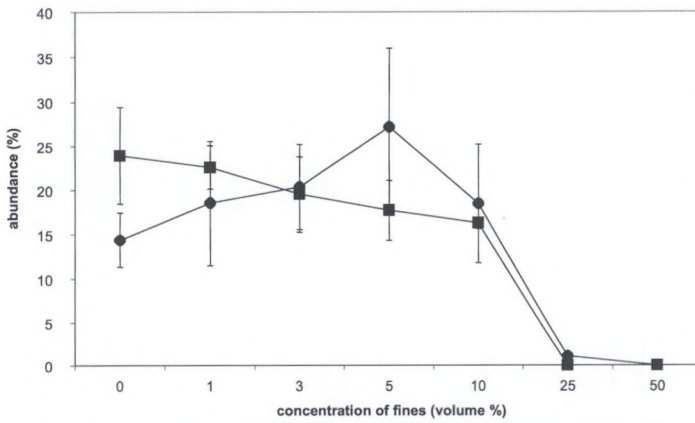
De aanwezigheid van de andere soort had geen significant effect op de selectie van geen van beide soorten (two-way ANOVA: *B. pilosa*: df = 1; F = 0.00; p = 0.99; *B. sarsi*: df = 1; F = 0.00; p = 0.97) (Fig. 2).



Figuur 4.2 *Bathyporeia sarsi* en *B. pilosa*. Korrelgrootteselectie van *B. pilosa* (A) en *B. sarsi* (B) in allotope (cirkels) en syntope (vierkanten) conditie; foutenvlaggen zijn standaardfouten.

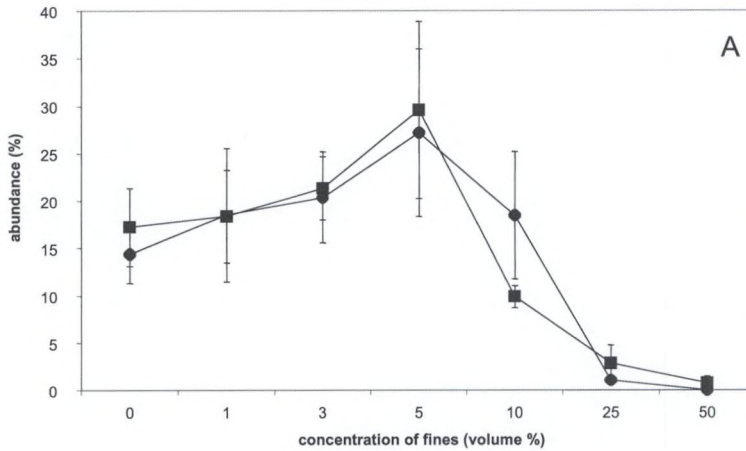
FIJN MATERIAAL

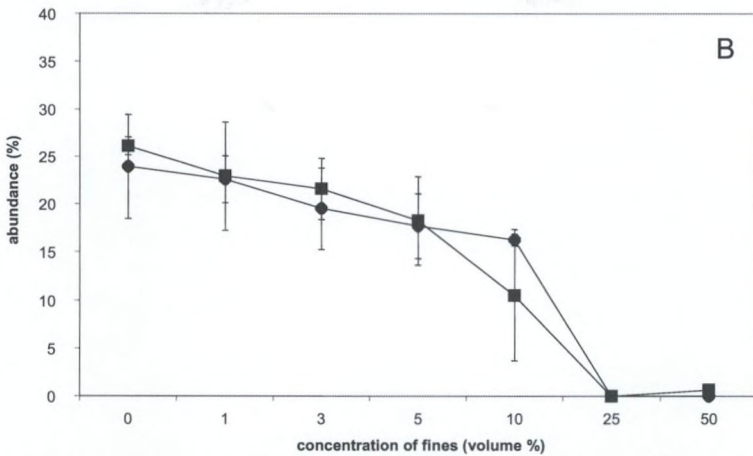
Opnieuw ontbraken soort-gebonden verschillen in allotope korrelgroottepreferentie (ANOVA: $df = 6$; $F = 1.17$; $p = 0.35$), terwijl elke soort wel een significant preferentie vertoonde (log-lineaire analyse *B. pilosa*: $df = 6$; $\chi^2 = 186.73$; $p < 0.001$; *B. sarsi*: $df = 6$; $\chi^2 = 173.72$; $p < 0.001$) (Fig. 3). Beide soorten mijden duidelijk de hogere gehalten aan fijn materiaal (25% and 50%). De hoogste aantallen van *B. pilosa* worden gevonden in de 5%-mengeling, terwijl de meeste *B. sarsi* het sediment zonder fijn materiaal verkiezen.



Figuur 4.3 *Bathyporeia sarsi* en *B. pilosa*. Selectie voor concentratie aan fijn materiaal in allotope conditie ; vierkanten = *B. sarsi*; cirkels = *B. pilosa* ; foutenvlaggen zijn standaardfouten.

De aanwezigheid van de andere soort had ook hier geen significant effect op de selectie door de ene soort (ANOVA: *B. pilosa*: $df = 1$; $F = 0.04$; $p = 0.99$; *B. sarsi*: $df = 1$; $F = 0.00$; $p = 0.97$) (Fig. 4).



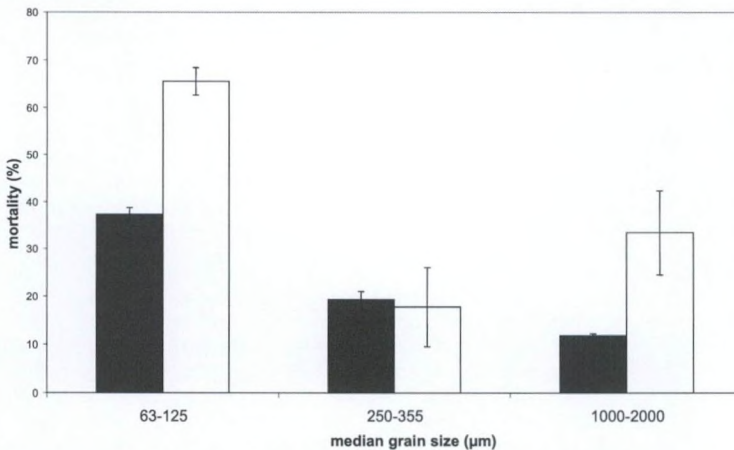


Figuur 4.4 *Bathyporeia sarsi* en *B. pilosa*. Selectie van gehalte aan fijn materiaal door *B. pilosa* (A) en *B. sarsi* (B) in allotope (cirkels) en syntope (vierkanten) conditie; foutenvlaggen zijn standaardfouten.

4.2 SEDIMENTTOLERANTIE

De mortaliteit na één week was significant hoger voor *B. sarsi* dan voor *B. pilosa* (ANOVA: $df = 1$; $F = 10.34$; $p = 0.007$) en een significant effect van korrelgrootte werd waargenomen (ANOVA: $df = 2$; $F = 19.56$; $p < 0.001$) dat soort-afhankelijk is (interactie-effect van de ANOVA: $df = 2$; $F = 4.03$; $p = 0.046$) (Fig. 5).

Beide soorten vertoonden de hoogste mortaliteit in the 63-125 μm sediment en lage mortaliteit in het 250-355 μm sediment.



Figuur 4.5 *Bathyporeia sarsi* en *B. pilosa*. Mortaliteit als inverse indicator voor korrelgroottetolerantie van *B. pilosa* (zwarte balken) en *B. sarsi* (witte balken); foutenvlaggen zijn standaardfouten.

5. Discussie

De in de doelstelling geopperde hypothesen veronderstellen dat het waargenomen patroon van *cross-shore* segregatie tussen beide soorten het gecombineerd effect zijn van het feit dat (1) *B. sarsi* een sterkere competitor is die *B. pilosa* verhindert voor te komen op lagere intertidale hoogten en (2) *B.*

pilosa de nabijheid van *B. sarsi* mijdt maar een groter tolerantie ten aanzien van omgevingsstress bezit bv. extremere korrelgrootten en kortere periode onder water (gelinkt met uitdroging, mogelijke saliniteitsdalingen en temperatuurschoks). Onze resultaten bevestigen delen van deze theorie maar lijken andere delen ervan tegen te spreken.

BEIDE SOORTEN VERTONEN DEZELFDE SEDIMENTPREFERENTIES

De waargenomen korrelgrootselectie stemt voor beide soorten vrij goed overeen met het *in situ* sediment. Het mijden van de finest korrelgroottes (63-125 µm) en hogere gehalten aan fijn materiaal (>25%) kan in verband gebracht worden met ademhaling (Nicolaisen & Kannevorf, 1969) door het blokkeren van de kieuwen. Sediment met grovere korrel heeft grotere interstitiële ruimten en betere zuurstofpenetratie. Te grove sedimenten (>500 µm) belemmeren echter het graven (Nicolaisen & Kannevorf, 1969). Het belang van permeabiliteit en zuurstof werd reeds eerder benadrukt (Khayrallah & Jones, 1980).

Veldgegevens geven aan dat *B. pilosa* leeft in fijn tot medium zand (Vader, 1965: 70% sediment <210 µm; Khayrallah en Jones, 1980: 125-250 µm; Persson, 1982: 125-250 µm; Nicolaisen & Kannevorf, 1983: 150-220 µm). Specimens van *Bathyporeia pilosa* in onze experimenten waren afkomstig van *in situ* sediment met een mediane korrelgrootte van 180-217 µm (Elliott *et al.*, 1996). Onze experimenteel vastgestelde preferenties zijn breder dan wat veldgegevens suggereren, wijzend op een verschil tussen potentiële en *in situ* gerealiseerde niche. Onze resultaten wijzen erop dat beide soorten, voor wat betreft korrelgrootte, de volledige intertidale zone zouden moeten kunnen bezetten. Op het strand wordt echter interspecifieke segregatie waargenomen. Voorheen werd dit toegeschreven aan de erg hoge aantallen van *B. pilosa* die *B. sarsi* verhinderen de hoger gelegen delen van het strand te koloniseren (Vader, 1965). Deze beschrijving kan de waargenomen patronen echter in het beste geval slechts gedeeltelijk verklaren. Gesteld dat *B. pilosa* inderdaad competitie tussen beide soorten zou domineren, dan lijkt minstens een verklaring van de ondergrens van de zonatie van deze soort aangewezen. Bovendien wordt *B. sarsi* niet aangetroffen in deze hogere intertidale zone op stranden waar *B. pilosa* ontbreekt. Niet-significante verschillen tussen beide soorten situeren de hoogste aantallen van *B. pilosa* bij 5% fijn materiaal, in tegenstelling tot 0% voor *B. sarsi*, worden gedeeltelijk bevestigd door eerder onderzoek (Vader, 1965: maximum 5-10% fijn materiaal).

Met betrekking tot onze eerste hypothese, moeten we stellen dat significante verschillen tussen beide soorten niet konden waargenomen worden, waardoor verder verklaren van zonatiepatronen aan de hand van substraatpreferenties niet mogelijk is.

DE BEZETTE KORRELGROOTTERANGE WORDT NIET BEÏNVLOED DOOR WEDERZIJDIG VERMIJDEN

Voor wat betreft onze tweede hypothese, veroorzaakte de aanwezigheid van de andere soort geen significante selectieverandering bij de andere. Wederzijds mijden werd dus niet waargenomen en zo ook werd dus geen bewijs voor mogelijke interspecifieke competitie gevonden. Dit is in tegenstelling tot vergelijkbaar onderzoek uit Uruguay door Defeo *et al.* (1997) met twee eveneens nauwverwante, *cross-shore* gescheiden soorten (de intertidale isopoden *Excirrolana braziliensis* en *E. armata*). In dat onderzoek werden preferenties en toleranties eveneens onderzocht in allotopie en syntopie maar slechts met twee sedimenttypes (fijn en grof zand). Deze studie alsook het waargenomen zonatiepatronen van beide *Bathyporeia*-soorten, suggereren ruimtelijke partitie ter minimalisatie van competitie, zoals reeds gesuggereerd door andere auteurs (Croker, 1967; Croker & Hatfield, 1980; Dugan *et al.*, 2004). Onze data leveren echter geen bewijs voor competitie. Andere habitatparameters (naast korrelgrootte en gehalte aan fijn materiaal) en andere mechanismen (naast interspecifieke competitie) zijn waarschijnlijk van belang om de waargenomen segregatie te verklaren. De dichtheid waarin de dieren in het experiment gebracht worden en de omvang van de experimentele setup zijn ook van belang, aangezien een hoger dichtheid interspecifieke competitie versterkt en dus identificeerbaar kan maken (Defeo *et al.*, 1997). Terzijde lijkt het ons dat dit nog meer relevant en/of problematisch is wanneer men werkt met predatoren die een hoge graad van kannibalisme vertonen, zoals *Excirrolana*-isopoden of hun Noordoost-Atlantische tegenhangers van het genus *Eurydice*.

BATHYPOREIA PILOSA IS TOLERANTER T.A.V. KORRELGROOTTE-EXTREMEN DAN B. SARSI

Inzake onze derde en laatste hypothese, was de preferentie voor intermediaire korrelgrootten duidelijk voor beide soorten. Belangrijker is echter dat *B. pilosa* toleranter bleek ten aanzien van korrelgrootte-extremen dan *B. sarsi*, waarmee deze hypothese wordt bevestigd. Hoewel tolerantievergelijking tussen beide soorten vooralsnog ontbrak, kunnen we gerust stellen dat *B. pilosa* een hoge stresstolerantie heeft. Dit werd reeds aangetoond in vergelijking met een derde soort, *B. pelagica* (Preece, 1970, 1971a). De waargenomen lagere tolerantie van *B. sarsi* zou kunnen toegeschreven worden aan de algemene labo-omstandigheden, eerder dan gerelateerd aan korrelgrootte. De vergelijkbare mortaliteit van beide soorten in het intermediaire sedimenttype spreekt dit echter tegen, waardoor het waargenomen verschil terecht aan de onderzochte variabele kan gekoppeld worden. Uit het confronteren van de resultaten uit de preferentie- en tolerantie-experimenten kan besloten worden dat beide soorten grove sedimenten mijden indien mogelijk, terwijl enkel *B. sarsi* negatief invloed ondervindt van te grof zand. Beide soorten mijden fijn zand en indien onvermijdbaar, is *B. sarsi* opnieuw de meest gevoelige soort. Dit lijkt echter in contrast met de waargenomen quasi afwezigheid van *B. pilosa* op een reeks Belgische stranden waar enkel *B. sarsi* wordt aangetroffen (cf. populatiestudie).

ECOLOGISCHE CONCLUSIES

Teruggrijpend naar de (Engelstalige) title van dit onderzoeksonderdeel, stellen we dat ons onderzoek significante tolerantieverschillen tussen beide soorten heeft aangetoond, terwijl de sedimentpreferenties vergelijkbaar waren en wederzijds mijden (als benadering voor interspecifieke competitie) niet kon aangetoond worden. Beide soorten lijken een vrij brede voorkeur voor fijn tot medium zand te vertonen, wat grotendeels overeenstemt met veldgegevens, en deze voorkeurlijkt niet in staat de waargenomen *cross-shore* segregatie te verklaren. Het verklaren van zonatiepatronen en hun instandhouding in relatie tot mijden en/of competitie, blijft evenzeer onmogelijk. Beide soorten worden vaak in lage aantallen samen aangetroffen (op micro-schaal = binnen een tiende van een vierkante meter) maar een competitie-gerelateerde verklaring kan (nog) niet geleverd worden. Onze tolerantiegegevens lijken wel fysiologische beperking van *B. sarsi* te suggereren. Waaronder *B. pilosa* echter niet tot lager op het strand voorkomt, blijft onduidelijk, net zoals de reden waarom beide soorten niet lager voorkomen in de intergetijdenzone. Volgens ons leverden deze soorten een ideale *test case* voor de ecologische zandstrandtheorie inzake biologische interacties en zonatie-verklarende factoren op soortniveau. Dit onderzoek heeft ons begrip van deze elementen geïnitieerd maar aanvullend onderzoek is aangewezen. Een alomvattende, meer diepgaande beschouwing van dit tweesoorten-systeem (aangezien andere macrofauna veronderstelt wordt weinig invloed te hebben op *Bathyporeia*-zonatie) die zowel experimenteel werk als veldstudie behelst en de schaal- en dichtheidsaspecten van biologische interacties in rekening brengt, wordt voorgesteld. Langetermijnstudie *in situ* dienen de temporele variabiliteit van de waargenomen segregatie in een circumtidaal maar voornamelijk seizoenaal perspectief te plaatsen, terwijl experimenteel werk een breder gamma aan kwantificerende variabelen voor mogelijke competitie zou kunnen omvatten (e.g. overleving, reproductie, ingraafsnelheid, ...).

6. Referenties

- Crocker, R.A.; Hatfield, E.B., 1980. Space partitioning and interactions in an intertidal sand-burrowing amphipod guild. *Marine Biology*, 61, p. 79-88.
- Crocker, R.A., 1967. Niche diversity in five sympatric species of intertidal amphipods (Crustacea: Haustoriidae). *Ecological Monographs*, 49, p. 746-751.
- d'Udekem d'Acoz C. (2004). The genus *Bathyporeia* Lindström, 1855, in western Europe (Crustacea: Amphipoda: Pontoporeiidae). *Zoologische Verhandlungen* 348; 162 pp.

Defeo, O., Brazeiro, A.; de Alava, A.; Riestra, G. 1997. Is sandy beach macrofauna only physically controlled? Role of substrate and competition in isopods. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 45, p. 453-462.

Defeo, O.; McLachlan, A. (2005). Patterns processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series* 295: 1-20.

Degraer, S., Volckaert, A.; Vinckx, M., 2003. Macrobenthic zonation patterns along a morphodynamical continuum of macrotidal, low tide bar/rip and ultra-dissipative sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56, p. 459-468.

Dugan, J.; Jaramillo, E.; Hubbard, D.M.; Contreras, H.; Duarte, C. (2004). Competitive interactions in macroinfaunal animals of exposed sandy beaches. *Oecologia* 139: 630-640.

Elliott, B. ; Degraer, S. ; Burse, M. ; Vincx, M. 1996. Intertidal zonation of macroinfauna on a dissipative, sandy beach at de Panne (Belgium): A pilot study. *Biologisch jaarboek Dodonaea*, 64, p. 92-108.

Fernandes, R.S.R.; Soares-Gomes, A. (2006). Community structure of macrobenthos in two tropical sandy beaches with different morphodynamic features, Rio de Janeiro, Brazil. *Marine Ecology* 27(2): 160-169.

Fincham, A.A. (1970). Amphipods in the surf plankton. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 50: 177-198.

Fish, J.D.; Preece, G.D. (1970). The ecophysiological complex of *Bathyporeia pilosa* and *B. pelagica* (Crustacea: Amphipoda). I. Respiration rates. *Marine Biology* 5(1):22-28.

Hutchinson, R.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor. Symp. Quant. Biol.* 22: 415-427.

Jaramillo, E. & A. McLachlan (1993). Community and population responses of the macroinfauna to physical factors over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 37: 615-624.

Khayrallah, N.H.; Jones, A.M., 1980. The ecology of *Bathyporeia pilosa* (Amphipoda: Haustoriidae) in the Tay Estuary. II. Factors affecting the micro-distribution. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 78 (B), p. 121-130.

McLachlan, A. (1983). Sandy beach ecology - A review. In: McLachlan, A.; Erasmus, T. (eds.). *Sandy beaches as ecosystems*. Dr W. Junk Publishers, The Hague, 757p.; 321-380.

McLachlan, A. (1996). Physical factors in benthic ecology: effects of changing sand particle size on beach fauna. *MEPS* 131:205-217.

McLachlan, A. (2001). Coastal Beach Ecosystems. *Encyclopedia of Biodiversity* 1, Academic Press: 741-751.

McLachlan, A.; De Ruyck, A.; Hacking, N. (1996). Community structure on sandy beaches: patterns of richness and zonation in relation to tide range and latitude. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 451-467.

McLachlan, A.; Jaramillo, E. (1995). Zonation on sandy beaches. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 33: 305-335.

Nicolaisen, W.; Kannevorff, E., 1969. On the burrowing and feeding habits of the Amphipods *Bathyporeia pilosa* Lindström and *Bathyporeia sarsi* Watkin. *Ophelia*, 6, p. 231-250.

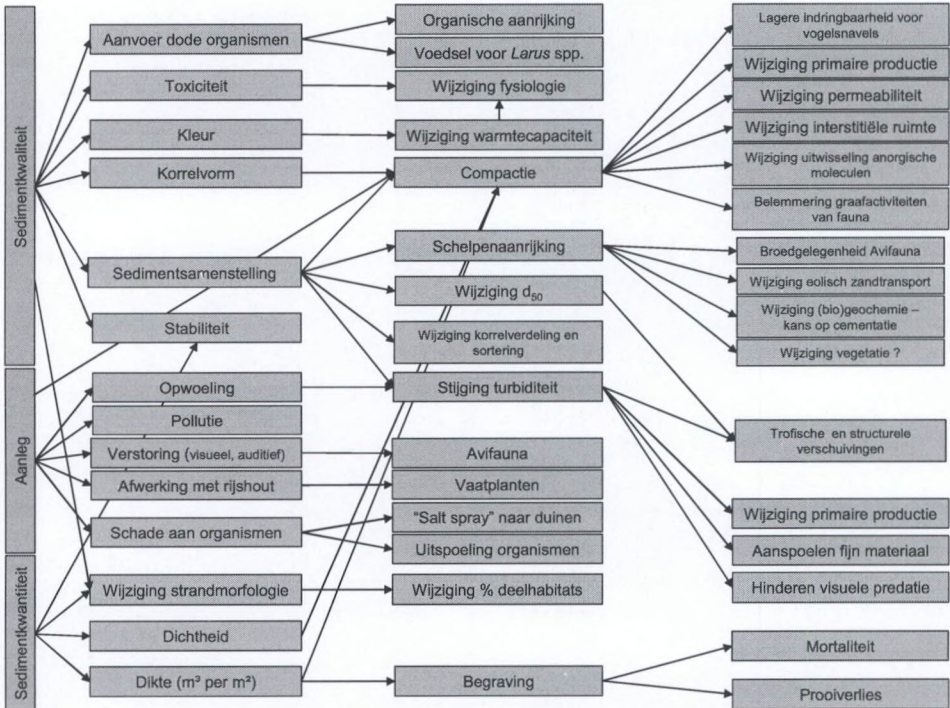
Nicolaisen, W.; Kannevorff, E., 1983. Annual variations in vertical distribution and density of *Bathyporeia pilosa* Lindström and *Bathyporeia sarsi* Watkin at Julebæk (North-Sealand, Denmark). *Ophelia*, 22 (2), p. 237-351.

Persson, L.-E., 1982. Seasonal migration of *Bathyporeia pilosa* Lindström in the southern Baltic. *Ophelia*, 21(2), p. 205-213.

- Preece, G.S. (1970). Salinity and survival in *Bathyporeia pilosa* Lindström and *B. pelagica* (Bate) Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 5: 234-245.
- Preece, G.S. (1971a). The ecophysiological complex of *Bathyporeia pilosa* and *B. pelagica* (Crustacea: Amphipoda). 2. Effects of exposure. Marine Biology 11: 28-34.
- Preece, G.S. (1971b). The swimming rhythm of *Bathyporeia pilosa* (Crustacea: Amphipoda) Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 51: 777-791.
- Reise, K. (1985). Tidal flat ecology – an experimental approach to species interactions. Ecological Studies volume 54. 191 pp. Springer Verlag Berlin Heidelberg New York Tokyo. ISBN 3-540-15447-7 / 0-387-15447-7.
- Speybroeck, J.; Van Tomme, J.; Vincx, M.; Degraer, S. (in prep.). In situ study of the autecology of two closely related, co-occurring sandy beach amphipods.
- Sundbäck, K.; Persson, L.-E. (1981). The effect of microbenthic grazing by an amphipod, *Bathyporeia pilosa*, Lindström. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 5: 573-575.
- Toulmond, A. (1964). Les Amphipodes des faciès sableux intertidaux de Roscoff. Aperçus faunistiques et écologiques. Cahiers de Biologie Marine 5 (3): 319-342.
- Underwood, A.J.; Denley, E.J. (1984). Paradigms, explanations and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. In: Strong, D.R.; Simberloff, D.; Thistle, A.B. (eds.) Ecological communities: conceptual issues and evidence. Princeton University Press, Princeton, N.J., pp. 151-180.
- Vader, W.J.M., 1965. Intertidal distribution of Haustoriid Amphipods in the Netherlands. Botanica Gothoburgensia, 2, p. 233-246.
- Veloso, V.G.; Caetano, C.H.S.; Cardoso, R.S. (2003). Composition, structure and zonation of intertidal macroinfauna in relation to physical factors in microtidal sandy beaches in Rio de Janeiro state, Brazil. Scientia Marina 67(4): 393-402.
- Watkin, E.E. (1939). The pelagic phase in the life history of the amphipod genus *Bathyporeia*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 23: 467-481.
- Wiens, J.A. (1977). On competition and variable environments. American Scientist 65: 590-597.
- Williams, I.D.; van der Meer, J.; Dekker, R.; Beukema, J.J.; Holmes, S.P. (2004). Exploring interactions among intertidal macrozoobenthos of the Dutch Wadden Sea using population growth models. Journal of Sea Research 52: 307-319.
- Wilson H.W. (1991). Competition and predation in marine soft-sediment communities. Annual Reviews of Ecology and Systematics 21: 221-241.

Strandsuppleties en de intertidale *Bathyporeia*-soorten

Uit Speybroeck *et al.* (2004, 2006) kunnen we een reeks aan aspecten van een strandsuppletie lichten die relevant lijken voor het behoud van leefbare intertidale Belgische *Bathyporeia*-populaties.



Figuur 1. Geïntegreerd netwerk van de verschillende ecologische effecten van zandsuppleties (Speybroeck *et al.*, 2004).

Geënt op Figuur 1, laat dit ons toe een reeks effecten op de bestudeerde vlokreeftjes te voorspellen en aan te duiden hoe deze op basis van onze resultaten kunnen vermeden of verminderd worden. Hierbij richten we ons op drie processen: (1) de initiële mortaliteit na suppletie, (2) het bereiken van het opgespoten strand door de *Bathyporeia*-soorten en (3) het herkoloniseren van het opgespoten strand. Als besluit worden (4) de praktische aspecten van suppleties overlopen.

OVERLEVEN VAN DE SUPPLETIE

Mortaliteit van *Bathyporeia pilosa* en *B. sarsi* wordt geschat totaal te zijn bij de gangbare praktijk van opspuiting (profiel suppletie met dikte van 1,5-2 m) (Menn *et al.*, 2003). Naast begraving van de dieren, zal verder de hoogwaterlijn sterk zeewaarts opschuiven, waardoor de voordien intertidale hoogstrandzone verandert in droog strand en dus totaal ongeschikt wordt voor deze mariene organismen. Een trage, gefaseerde opspuiting zou enige overleving kunnen toelaten maar is meer dan waarschijnlijk werk-technisch onrealistisch.

BEREIKEN VAN HET OPGESPOTEN STRAND

Of een organisme een opgespoten strand kan bereiken, hangt af van de dispersiecapaciteiten van de soort, de grootte van het opspuitingsproject (in longitudinale, *long-shore* afstand) en de al dan niet aanwezigheid van obstakels. In tegenstelling tot de polychaet *Scolecopsis squamata*, beschikken beide

Bathyporeia-soorten, zoals de meeste vlokreeftjes, niet over een pelagische levensstadium. Terwijl de polychaet door middel van een pelagische larven via passieve dispersie, meedrijvend met de getijdenstromingen, vrij snel nieuwe strandzones kan bereiken en, indien geschikt, koloniseren, speelt de volledige levenscyclus van beide vlokreeftjes zich in het sediment af en hangt dispersie zo goed als volledig van adulte dieren af. Deze amfipoden bezitten namelijk een broedbuidel (marsupium) waar de embryonale ontwikkeling zich volledig in voltrekt; de juvenielen verlaten dit marsupium na het verlaten van het ei en zijn op dat moment miniatuurkopiën van de ouderdieren. Ons experiment dat poogde een initieel idee te bekomen over de mobiliteit van adulte *Bathyporeia*'s, faalde dus precieze, gekwantificeerde uitspraken zijn niet mogelijk. Toch lijkt het aangewezen hier het voorzichtigheidsprincipe te behartigen. Daarom stellen we voor dat waar mogelijk suppleties worden opgebroken in op te spuiten stroken die alterneren met afwisselende ongemoeid gelaten stroken. Zo wordt de grootte van het project vanuit ecologisch oogpunt drastisch verminderd en kunnen de opgespoten delen veel sneller bereikt worden dan wanneer de dieren vanaf de rand van een opgespoten strand een grote afstand moeten overbruggen alvorens de gehele strook opnieuw te bevolken. Tenslotte vermelden we dat obstakels in het *long-shore* transport van water en zand dat optreedt dankzij de getijdenstromingen, ook de door dispersie overbrugbare afstand kunnen verminderen. We denken hierbij voornamelijk aan artificiële constructies zoals havens maar eventueel ook strandhoofden.

HERKOLONISEREN VAN HET OPGESPOTEN STRAND

Gesteld dat de dieren een pas opgespoten strand kunnen bereiken, dan zal het succes van de herkolonisatie afhangen van de mate waarin de bekomen potentiële habitat afwijkt van de voorkeuren en toleranties van de organismen. In de praktijk kan men best nastreven de oorspronkelijke habitat zo veel mogelijk te heraanleggen, zij het dan een stuk verder zeewaarts, zeker wanneer zoals in dit geval een pelagisch levensstadium ontbreekt. Hierbij zijn de substraateigenschappen en de strandmorfologie van groot belang.

Substraateigenschappen houden verband met enkele belangrijke habitatvereisten: waterretentie, doorgraafbaarheid en zuurstofopneembaarheid. Deze aspecten hangen nauw samen met de door ons onderzochte substraateigenschappen, zijnde mediane korrelgrootte en gehalte aan fijn materiaal. Dit onderzoek wees uit dat beide soorten een brede range van sedimentpreferentie vertonen inzake korrelgrootte, maar het fijnste (63-125µm) en het grofste (>500µm) zand vermijden, indien mogelijk. Wanneer ze echter geen keuze gelaten wordt (cf. opgespoten strand), blijkt *B. sarsi* sneller het loodje te leggen dan *B. pilosa*. Anderzijds ontbreekt *B. pilosa* van een aantal stranden waar *B. sarsi* abundant(er) is. Dit laatste zou kunnen te wijten zijn aan grotere menselijke verstoring in *B. pilosa*'s hoogstrandzone, aangezien geen natuurlijke verschillen kunnen aangeduid worden behalve een mogelijk iets hogere korrelgrootte op stranden zonder *B. pilosa*. Los van een klein verschil in topvoorkeur ten aanzien van het gehalte aan fijn materiaal, dient suppletie met sedimenten met gehalten aan fijn materiaal hoger dan 10 V% te worden vermeden.

Strandmorfologie staat in functie van de substraateigenschappen en de sediment-sorterende hydrodynamiek (golven- en getijdenwerking). De impact van variatie in strandmorfologie hebben we niet rechtstreeks onderzocht. De vaststelling dat de in het veld waargenomen mediane korrelgrootte overheen stations met hoge abundantie aan één van beide soorten minder brede tolerantie laat vermoeden dan wat uit onze labo-experimenten blijkt, kan te wijten zijn aan hellingsgraad en verstoringsfrequentie van het strandprofiel.

BIJSTURING VAN DE SUPPLETIEPRAKTIJK IN FUNCTIE VAN INTERTIDALE *BATHYPOREIA*-SOORTEN

Hieronder volgen de uit onze resultaten sprekende voorkeuren voor behoud van leefbare *Bathyporeia*-populaties inzake praktische aspecten van suppleties.

Opspuitingswijze

Vooroeversuppletie zorgt ervoor dat de bedekking van de zone bezet door deze dieren geleidelijk en minder drastisch gebeurt dan bij profielsuppletie maar ook droogstrandsuppletie. Hierdoor kunnen de dieren zich geleidelijk aanpassen aan het veranderde strand eerder dan dat ze een acute drastische begraving ondergaan.

Indien mogelijk, moet de voorkeur uitgaan naar een reeks kleinere suppleties met onopgespoten tussenstroken, eerder dan naar één grote opspuiting. De populaties van de onopgespoten tussenstroken kunnen een versnelde herkolonisatie veroorzaken in de opgespoten gedeelten.

Timing van suppletiewerken

Gezien een hoofdpijk in reproductieve activiteiten in het vroege voorjaar (in onze data in februari) en een kleinere piek in de herfst (oktober), worden deze kwetsbare periodes best vermeden voor suppletie. Grote suppletieprojecten kunnen best zo veel mogelijk gespreid worden in de tijd (hetzij door traag opspuiten, hetzij door onderverdelen in kleinere opspuitingepisodes) opdat ook de impact gespreid zou worden en minder drastisch zou zijn.

Kenmerken van het suppletiezand

De mediane korrelgrootte moet zeker tussen de 125 en 500 μm liggen en best tussen 180 en 355 μm . Het gehalte aan fijn materiaal mag maximaal 10 V% bedragen. Het gehalte aan schelpengruis en ander (zeer) grof materiaal is best minimaal.

Profilering en habitatbehoud

Om de originele habitat zo goed mogelijk te reconstrueren, wordt best het oorspronkelijke profiel heraangelegd. Algemeen herbergen zwak hellende stranden met fijn zand een rijkere benthische fauna. Wijzigingen in deze geest zouden dus zelfs kunnen toelaten dat het opgespoten strand rijker wordt dan het originele strand. Zwinnen op een strand betekenen bovendien een extra, rijke habitat en dienen dus te worden behouden. Eigen waarnemingen geven aan dat *Bathyporeia*-soorten erg talrijk kunnen zijn in deze geulen, vooral 's winters. Strandhoofden en andere harde constructies zijn artificiële substraten langs onze kust en hebben geen belang voor het handhaven van *Bathyporeia*-populaties. Toch dient vermeld dat ze een fauna en flora herbergen die in het naburige zandstrand ontbreken. Wanneer een suppletie strandhoofden onder het zand doet verdwijnen, gaan deze fauna en flora volledig verloren. Dit geldt niet alleen voor sessiele organismen maar ook voor hogere trofische niveaus zoals vogels die zich voeden of rusten op de strandhoofden.

Verder ...

Pollutie en elke vorm van toxiciteit die in het mariene milieu kan doordringen moet tijdens de aanleg vermeden worden.

REFERENTIES

- Menn, I.; Junghans, C. & Reise, K. (2003). Buried alive: effects of beach nourishment on the infauna of an erosive shore in the North Sea. *Senckenbergiana maritima* 32(1/2): 125-145.
- Speybroeck, J.; Bonte, D.; Courtens, W.; Gheschiere, T.; Grootaert, P.; Maelfait, J.-P.; Mathys, M.; Provoost, S.; Sabbe, K.; Stienen, E.; Van Lancker, V.; Vincx, M.; Degraer, S. (2004). Studie over de impact van zandsuppleties op het ecosysteem. Eindrapport fase 1 - dossiernr. 202.165.
- Speybroeck, J.; Bonte, D.; Courtens, W.; Gheschiere, T.; Grootaert, P.; Maelfait, J.-P.; Mathys, M.; Provoost, S.; Sabbe, K.; Stienen, E.W.M.; Van Lancker, V.; Vincx, M.; Degraer, S. (2006). Beach nourishment: an ecologically sound coastal defence alternative? A review. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16(4): 419-435.

Erratum eindrapport "Studie over de impact van zandsuppleties op het ecosysteem – fase 2"

Onderstaande tekst dient ter vervanging van het onderdeel "Productie" onder 4.1.3 van het deel over *Scolecopsis squamata*. Door een berekeningsfout werd de productie sterk overschat.

MEAN ANNUAL BIOMASS, SECONDAIRE PRODUCTIE EN P/B-RATIO

De waargenomen P/B-ratio van 1,76 / jaar (gemiddelde van SFM- en MSGR-methodes) en die uit eerder onderzoek (2,1-2,5 / jaar in Mooij, 1982; 2,7 / jaar in Souza & Borzone, 2000; 2,03 / jaar in Bayed *et al.*, 2006), is gemiddeld tot vrij laag in vergelijking met andere polychaeten en andere soorten van de familie Spionidae (e.g. Heip & Herman, 1979; Méndez *et al.*, 1997; Abrantes *et al.*, 1999; Thompson & Schaffner, 2001; García-Arberas & Rallo, 2002, 2004; Kevrekidis, 2005; zie ook compilatie van 16 spionidensoorten in Souza & Borzone (2000)) (Tab. X).

Tabel X. Voorbeelden van P/B-ratio van polychaeten.

Familie	Soort	P/B-ratio (/ jaar)	Auteur
Spionidae	<i>Scolecopsis squamata</i>	1,76 (average)	dit onderzoek
Spionidae	<i>Scolecopsis squamata</i>	2,03	Bayed <i>et al.</i> (2006)
Spionidae	<i>Scolecopsis squamata</i>	2,7 (average)	Souza & Borzone (2000)
Spionidae	<i>Streblospio benedicti</i>	4,46	García-Arberas & Rallo (2004)
Spionidae	<i>Streblospio shrubsolii</i>	2,14 and 2,23	Kevrekidis (2005)
Spionidae	16 soorten, compilatie Souza & Borzone (2000)	1-12,9	meerdere (zie Souza & Borzone, 2000)
Nereididae	<i>Nereis (Hediste) diversicolor</i>	2,5	Heip & Herman (1979)
Nereididae	<i>Nereis (Hediste) diversicolor</i>	1,97	García-Arberas & Rallo (2002)
Nereididae	<i>Nereis (Hediste) diversicolor</i>	4,4-7,9	Abrantes <i>et al.</i> (1999)
Capitellidae	<i>Capitella capitata</i>	23,7 and 36,7	Méndez <i>et al.</i> (1997)
Chaetopteridae	<i>Chaetopterus cf. variopedatus</i>	1,0-3,5	Thompson & Schaffner (2001)

Gezien de onherbergzame aard van de zandstrandhabitat, zou een hogere secundaire productie en turnover alsook een kortere levensduur kunnen verwacht worden. Hoewel het niet duidelijk wordt onderschreven door data (i.e. vergelijkbare mediane korrelgrootte, hellingsgraad en morfodynamiek), is het mogelijk dat Belgische stranden een meer geschikte habitat bieden dan bv. die van Brazilië (Souza & Borzone, 2000), waarbij die laatste hogere secundaire productie en kortere levensduur vertonen (P/B-ratio, als gemiddelde van SFM en MSGR = 2,7; levensduur = 6 maanden, in contrast met 1,76 en 1,8 bij ons). We vermelden nog dat het gebruik van een andere biomassa bepalingstechniek de objectieve vergelijkbaarheid van resultaten kan belemmeren (4 uur bij 110°C en 2 uur bij 550°C (AFDW) in deze studie; 24 uur bij 80°C in Bayed *et al.* (2006) (DW); 6 uur bij 500°C in Souza & Borzone (2000)).

Microfytobenthos

1. Inleiding

De fototrofe eencelligen (microalgen) van het microfyto benthos zijn de belangrijkste primaire producenten in sub- en intertidale sedimenten (Underwood & Paterson, 1993 a). Het is een belangrijke voedselbron voor tal van heterotrofen (Miller et al, 1996). Samen met de bacteriën vormt deze ecosysteemcomponent de basis van het voedselweb op het strand. Door excretie van extracellulaire polymere stoffen (EPS) kunnen deze microalgen aan voortbeweging doen en aldus (binnen bepaalde grenzen van sedimentdynamiek) een stabiliserende invloed uitoefenen op het sediment (Underwood & Paterson, 1993 a). Deze voortbeweging manifesteert zich als een verticale migratie in de bovenste mm's van het sediment waarbij ze zich overdag aan het oppervlak bevinden en bij vloed of 's nachts in de diepere lagen van het sediment.

Herstel van litorale ecosystemen na zandsuppletie zal in belangrijke mate afhangen van het herstel van het microfyto benthos, en met name van de snelheid daarvan, en mogelijke veranderingen in biomassa en samenstelling geïnduceerd door de aard van de suppletie. Met dit projectvoorstel beogen we de nodige informatie te verzamelen om de effecten van zandsuppleties op het MFB, en via deze component op het litorale ecosysteem, in te schatten. De belangrijkste lacunes in onze huidige kennis betreffen (1) de invloed van de hoogteligging in het intergetijdengebied, de hydrodynamiek, de sedimentsamenstelling, en de turbiditeit van de waterkolom (lichtbeschikbaarheid) op de samenstelling en biomassa van het MFB langs de Belgische kust. Zandsuppleties beïnvloeden alle bovenvermelde factoren, op verschillende ruimtelijke en temporele schalen; (2) dispersie van MFB. Herkolonisatie van opgespoten substraten zal waarschijnlijk vooral via de waterkolom plaatsgrijpen. Het is echter niet gekend of er verschillen in dispersiecapaciteit bestaan tussen de verschillende functionele groepen en/of taxa, en of er seizoensale variatie optreedt in de dispersie van MFB; en (3) het belang van specifieke functionele groepen en/of taxa als voedsel voor macrobenthos en andere grazers.

De concrete doelstellingen van het partim microfyto benthos zijn (a) een seizoensale monitoring (vier seizoenen) van MFB samenstelling (functionele groepen en dominante taxa) en biomassa van drie transecten (hoog → laag intertidaal) met contrasterende sedimentsamenstelling (fijn → grofkorrelig) teneinde de concrete impact van de onder (1) vermelde factoren na te gaan (**taak 4.1**); (b) gerichte experimenten *najaar 2006, Baai van Heist, gesteriliseerde sedimenten in recipiënten op palen*) om na te gaan hoe snel de kolonisatie van 'nieuwe' substraten door MFB verloopt, en wat de invloed van substraattype en hoogteligging is op de kolonisatie van MFB (**taak 4.2**); en (c) begrazingsexperimenten (i.s.m. de Sectie Mariene Biologie; zie eerder "zoöbenthos") om na te gaan hoe belangrijk MFB is als voedselbron voor *Bathyporeia* spp., een dominante macrobenthos soort (**taak 1.4**).

2. Materiaal en methoden

2.1 STAALNAME

Het sediment werd bemonsterd met behulp van 'contact cores'. De cores hebben een diameter van 25 mm en zijn 2mm diep. De core wordt op het sediment geplaatst en het reservoir dat zich bovenaan bevindt, wordt gevuld met vloeibare stikstof. Hierdoor bevriest de bovenste 2 mm van het sediment en kan de bemonstering accuraat en vlot verlopen. Per staalname punt werden 4 cores gepoold (totaal volume sediment: 3.92 cm³). De stalen worden in het veld in vloeibare stikstof bewaard in aluminium potjes en in het labo gestockeerd bij -80°C tot analyse.

De Panne, Zwinbosjes en Baai van Heist werden bemonsterd. De locaties komen overeen met deze van het BEST project (Tabel 1, zie ook Speybroeck et al. 2004) en werden gekozen op basis van sedimentsamenstelling (zo groot mogelijke variatie in mediane korrelgrootte).

	NB	OL
ZW	51° 21. 7	3° 19. 6
BvH	51° 20. 65	3° 14. 25
DP	51° 5. 75	2° 33. 88

Tabel 1 ZW: Zwinnebosjes, DP: De Panne, BvH: Baai van Heist OL: oosterlengte NB: noorderbreedte

Per strand werden tussen 7 tot 11 punten bemonsterd langsheen een transect dwars op het strand (hoog- naar laagwaterlijn). De eerste staalname gebeurt bij hoog water, de laatste bij laag water; tussenin werd er om de 30 of 45 minuten bemonsterd. Aan de hand van de tijdstippen van bemonstering en de coördinaten werden vervolgens de waterstanden berekend (Vlaams Instituut van de Zee, VLIZ). Deze waterstanden (in cm t.o.v. GLLWS - gemiddelde laag laag waterstand) geven de hoogte op het strand weer waar de staalnames gebeurden.

De drie strandzones werden elk seizoen bemonsterd (Tabel 2).

	Zwinnebosjes	Baai van Heist	De Panne
zomer	5/07/2006	5/07/2006	5/07/2006
herfst	16/10/2006	18/10/2006	17/10/2006
winter	12/02/2007	13/02/2007	15/02/2007
lente	25/04/2007	26/04/2007	27/04/2007

Tabel 2: Data van de staalnames

Naast de contact cores werden ook per station temperatuur en saliniteit gemeten. Er werden oppervlakesedimenten verzameld voor microscopisch onderzoek en voor de bepaling van de korrelgrootte, organische stof gehalte en watergehalte van het sediment. Voor de korrelgrootte werd gebruik gemaakt van de Mastersizer 2000 (Malvern instruments). Op basis van lichtdiffractie worden de verschillende korrelgroottes in een staal gemeten. Voor het watergehalte en de organische stof bepaling wordt een deel van het zandstaal gewogen (± 20 g) en in de oven geplaatst gedurende één nacht bij 105°C. Daarna worden de stalen opnieuw gewogen en het verschil met het initiële gewicht wordt gemaakt. Voor de organische stof bepaling gaan diezelfde stalen weer in de oven maar nu bij 550 °C en gedurende 6h zodat er verassing optreedt. De stalen worden nogmaals gewogen en het verschil wordt gemaakt met het gewicht van het staal na de 105 °C behandeling. Dit verschil geeft de organische stof van het staal weer. De waterkolom werd bemonsterd om de pigmentconcentratie en -samenstelling van het zeewater te bepalen. Afhankelijk van de troebelheid van het water werd er van 120 ml (vrij helder) tot 45 ml (troebel) gefilterd. Deze filters werden in het veld in de vloeibare stikstof bewaard en het labo bij -80 °C ingevroren tot de HPLC analyse.

2.2 PIGMENT EXTRACTIE EN PIGMENT ANALYSE

Pigmentanalyses werden uitgevoerd om (1) de totale microfytobenthosbiomassa (= hoeveelheid chlorofyl a) te bepalen en (2) de bijdrage van de verschillende groepen micro-algen tot de totale biomassa te bepalen aan de hand van de pigmentsamenstelling van de stalen (chlorofyl b, peridinine, fucoxanthine, diadinoxanthine, diatoxanthine, alloxanthine, luteine, zeaxanthine, e.a.).

Het sediment werd eerst gevriesdroogd. Daarna werden de pigmenten geëxtraheerd met 5 ml 90% aceton (oplosmiddel) en 1 min gesoniceerd zodat de cellen kapot gaan en de pigmenten in oplossing worden gebracht. Het extract werd gefilterd (0.2 μ m) en geanalyseerd aan de hand van High Performance Liquid Chromatography (HPLC) volgens de methode van Wright et al. (1991). De verschillende pigmenten vertonen pieken; het oppervlak onder deze pieken is recht evenredig met de concentratie van het pigment in het extract. Voor de verschillende pigmenten werd vooraf een calibratie uitgevoerd met standaardoplossingen.

Alle abiotische en biotische variabelen werden log (x+1) getransformeerd voor de analyses [Pearson correlaties, lineaire (multipole) regressie].

2.3 DISPERSIE EN AANRIJKINGSEXPERIMENT

Om na te gaan hoe snel benthische microalgen een zandsuppletie kunnen koloniseren werd een experiment opgesteld in de Baai van Heist. In dit experiment werd nagegaan hoe snel microfyto benthos gesteriliseerd zand (geplaatst in sedimentvallen – zie verder) koloniseert, welke organismen hierbij betrokken zijn, en wat de invloed is van de locatie langsheen de intergetijdengradiënt (en dus overstromingsduur) op deze kolonisatie. Elke val bestaat uit een J-vormige PVC buis waarbij de lengte van het ratio lengte lange been t.o.v. diameter ongeveer 15 bedraagt. Deze waarde werd door (Blomqvist et al, 1981) bepaald als de meest gunstige om turbulentie (en dus resuspensie) binnenin de val te beperken. In- en uitstroomopeningen van de vallen werden afgesloten met filters (instroom 300 µm, de compartimenten met het steriele zand werden aan de uiteinden afgesloten met 200 µm en de uitstroomopening met een 30 µm filter) teneinde uitspoelen van het zand te verhinderen maar kolonisatie door microalgen toe te laten. Op die manier kunnen de autotrofe organismen, die door de mond van de buis naar binnen stromen, het steriele zand in de 3 compartimenten koloniseren. Boven het zand werd de pvc weggezaagd. Deze uitgezaagde opening werd afgeschermd met een plexibuis. Het pleximateriaal is lichtdoorlatend waardoor de autotrofen niet lichtgelimiteerd zijn.

Sedimentvallen werden geplaatst op 18/09/06. Met sjortouwen werden ze bevestigd aan de vierde paal in het midden van het intergetijdengebied. Buizen A en B werden geplaatst op 0.71 cm en buis C bevond zich op een hoogte 0.26 cm (verschil in immersieperiode ongeveer 1h30 min)(foto 1).



Foto 1 De onderste buis is C, de buis bovenaan vooraan is A en achteraan bovenaan is B.

Buis A werd bij iedere staalname voorzien van nieuw steriel zand teneinde de initiële kolonisationsnelheid herhaaldelijk te testen. Buizen B & C werden 3 keer bemonsterd. Zo werd de evolutie van de biofilm na 2, 4 en 9 dagen nagegaan.

Op 29/09/06 werd de derde en laatste staalname uitgevoerd. Per buis werden 2 substalen genomen (300 µL). Bij het ene substaal werd f/2 medium toegevoegd en bij het andere steriel zeewater. De 6 petriplaten met deze inhoud werden 6 dagen geïncubeerd in de cultuurkamer (19 °C). Het zeewater werd steriel gemaakt door het 15 min te autoclavieren.

NaNO ₃	75 mg/l	ZnSO ₄ .7H ₂ O	0,022 mg/l
NaH ₂ PO ₄ .H ₂ O	5 mg/l	CoCl ₂ .6H ₂ O	0,01 mg/l
Na ₂ .EDTA	15-30 mg/l	MnCl ₂ .4H ₂ O	0,18 mg/l
Na ₂ .EDTA	4,36 mg/l	Thiamin.HCl	0,1 mg/l
FeCl ₃ .6H ₂ O	3,15mg/l	Biotin	0,5 mg/l
CuSO ₄ .5H ₂ O	0,01mg/l	B ₁₂	0,5 mg/l

Tabel 3: nutriëntensamenstelling f/2 (Guillard 1975)

Deze aanrijking is nodig omdat bij de initiële kolonisatie de celaantallen nog erg laag zijn en het dus onmogelijk is om hun aanwezigheid rechtstreeks vast te stellen aan de hand van lichtmicroscopie. Dankzij de aanrijking neemt de biomassa van de zeldzame kolonistoren toe en kan nagegaan worden welke organismen aanwezig zijn.

2.4 BELANG VAN MICROFYTOBENTHOS ALS VOEDSELBRON VOOR *BATHYPOREIA SPP.*

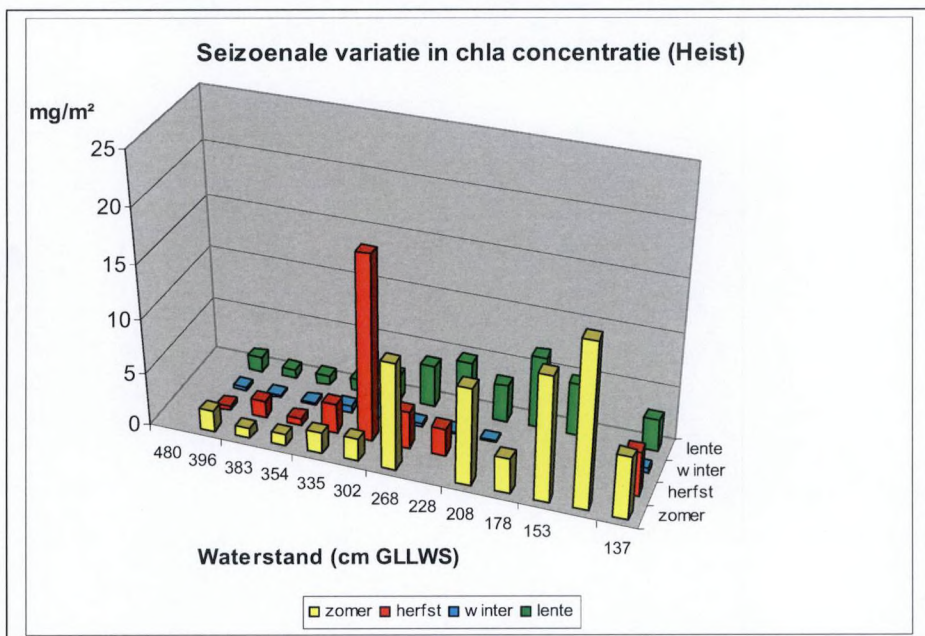
De vlokreeftjes *Bathyporeia pilosa* en *B. sarsi* werden geselecteerd als zoëbenthos teneinde het belang van microfytobenthos als voedselbron voor zoëbenthos na te gaan werden. Hiertoe werden (1) maaginhouden van vlokreeftjes aan de hand van lichtmicroscopie bestudeerd en (2) werd een pigmentanalyse uitgevoerd op de maaginhoud van de vlokreeftjes (zie 2.2 voor protocol).

3. Resultaten

3.1 TOTALE MICROFYTOBENTHOSBIOMASSA EN SAMENSTELLING

Fig 1 toont het seizoenale verloop van de microfytobenthos biomassa (chl a) per strandzone en langs een hoogtegradiënt (hoog- naar laagwater). De biomassa varieert van 0 tot 25 mg chl a /m². Op 7 juli (zomer) werd de hoogste waarde (24,8 mg/m²) in De Panne opgemeten bij de laagwaterlijn (GLLWS 154 cm). De laagste waarde (0,072 mg/m²) kwam eveneens voor bij de laagwaterlijn op 12 februari (winter) in de Baai van Heist (GLLWS 212 cm).

De piek in zomerbiomassa bevindt zich in de drie transecten in het laag-intertidaal. In de herfst (en in mindere mate ook de lente) zijn de piekbiomassa's terug te vinden in het midden intertidaal. In de winter zijn de gemiddelde biomassa's zeer laag (op de drie transecten kleiner dan 1 mg/m²).



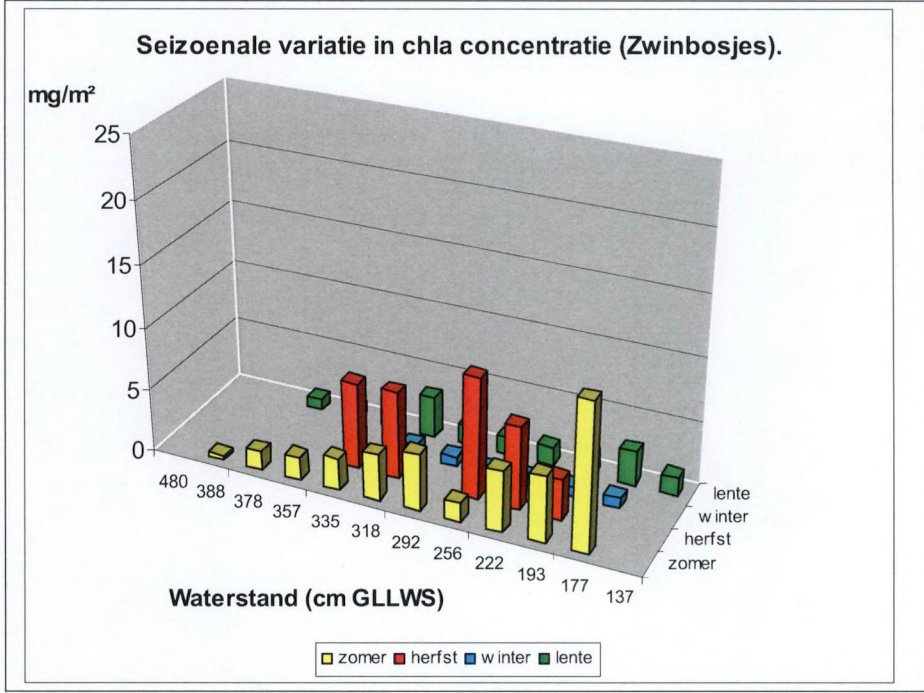
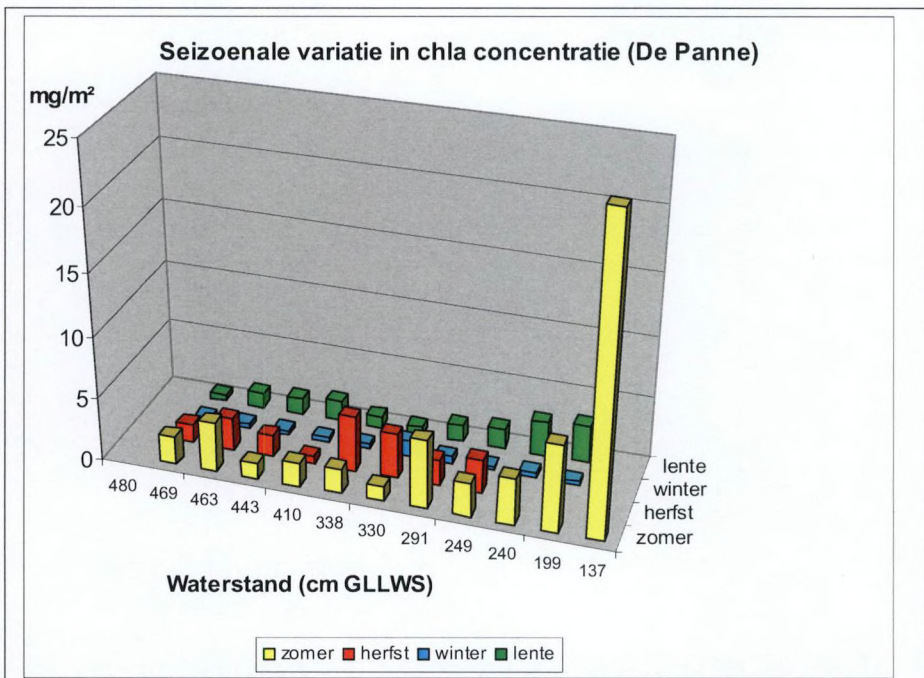


Fig 1. Microfytobenthos-biomassa (mg chl a/m²) gedurende de 4 seizoenen per strand en langsheen de hoogtegradiënt. Indien geen blokje weergegeven is werd op dat punt geen staal genomen.

In Tabel 5 worden de concentraties aan peridinine (merkerpigment voor dinoflagellaten), chlorofyl b (merkerpigment voor groenwieren en Euglenophyta) en fucoxanthine (merkerpigment voor o.m. diatomeeën) weergegeven. In de winter werd geen spoor teruggevonden van peridinine en chlorofyl b. Enkel fucoxanthine werd aangetroffen in geringe hoeveelheden. Pieken (maxima) in peridinine en chlorofyl b vindt men in de lente in Heist en de Zwinbosjes. Fucoxanthine en chlorofyl a hebben sterk gelijklopende minima (winter) en maxima (zomer) in alle transecten (zie ook Fig. 2). Zeaxanthine, een merkerpigment voor o.m. Cyanobacteriën, werd niet aangetroffen in de stalen.

	chl a	chl a	chl a	perid	perid	perid	chl b	chl b	chl b	fuco	fuco	fuco	
	MAX	min	gemid.	MAX	min	gemid.	MAX	min	gemid.	MAX	min	gemid.	
BH	zomer	15,31	0,90	5,75	0,23	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	4,80	0,25	1,42
	herfst	17,17	0,46	4,10	0,31	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	4,64	0,13	1,08
	winter	1,40	0,07	0,44	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,46	0,13
	lente	6,80	0,80	3,05	0,80	0,00	0,19	1,38	0,00	0,29	1,98	0,28	0,78
DP	zomer	24,85	1,19	5,15	0,08	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	4,80	0,32	1,18
	herfst	4,48	0,58	2,44	0,14	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	1,18	0,11	0,69
	winter	1,26	0,29	0,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,33	0,09	0,14
	lente	3,09	0,50	1,51	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,82	0,17	0,43
ZW	zomer	11,76	0,31	3,71	0,10	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	4,11	0,11	1,06
	herfst	9,53	3,17	6,59	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,60	0,90	1,78
	winter	1,00	0,50	0,74	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,28	0,00	0,18
	lente	3,30	0,89	1,77	0,72	0,00	0,07	1,45	0,00	0,15	1,33	0,00	0,60

Tabel 5: Maxima (MAX), minima (min) en gemiddelden (gemid.) van de pigmenten chlorofyl a (chl a), peridinine (perid.), chlorofyl b (chl b) en fucoxanthine (fuco) in mg/m².

In bijlage werd een lijst opgenomen met de verschillende genera aangetroffen a.h.v. microscopie.

3.2 CHLOROFYL A CONCENTRATIE VAN HET WATER

In de Zwinbosjes werd de hoogste chl a waarde gemeten bij hoog water (21.2 mg/L) in de lentestalen. Ook in de Panne en Heist is er dan een chl a piek (resp. 16,05 en 10,05 mg/L). Deze waarden liggen drie tot vier keer hoger dan in de zomer. Dit is te wijten aan een bloei van *Phaeocystis* (kolonievormende schuimalg, Prymnesiophyceae). In de herfst en de winter zijn de waarden zeer laag (<1 mg/L) behalve in De Panne waar in de herfst voor 2.6 mg/L hoog water werd gemeten en voor laag water 5.0 mg/L. Er lijkt geen eenduidige trend te zijn in de chl a waarden van hoog vs laag water.



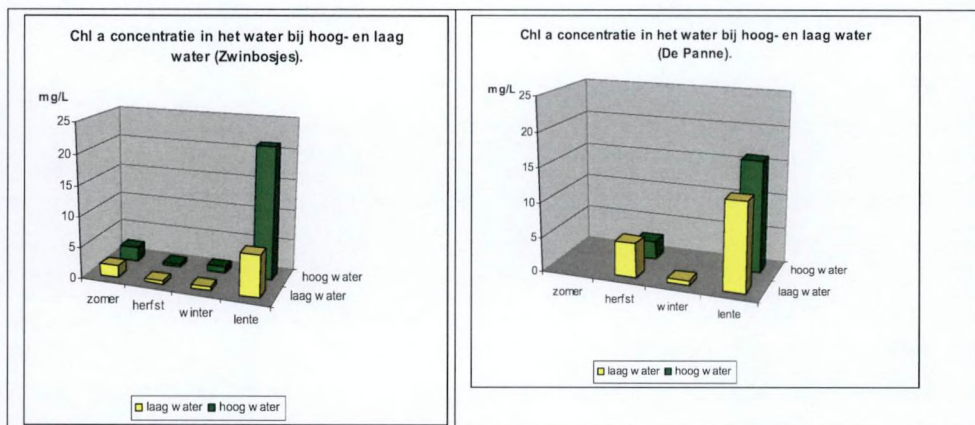


Fig. 2: chl a concentratie van het water op de verschillende locaties bij hoog en laagwater.

3.3 INVLOED VAN ECOLOGISCHE VARIABLEN OP DE MFB BIOMASSA

Een samenvatting van de gemeten milieuv variabelen is weergegeven in Tabel 6. Organische stof gehalten zijn het hoogst in de Zwinbosjes met 0.92 % in de zomer. De Panne heeft de laagste waarden in organische stof (0.52-0.56). Alle stranden worden gekenmerkt door een grote mediane korrelgrootte; aan de drie stranden worden de hoogste waarden gevonden in de lente.

		water	org st	temp.	med. kor.	hoogte- bereik
BH	zomer	15,82	0,63	23,02	263,91	391-147
	herfst	13,76	0,59	15,79	281,56	413-201
	winter	14,01	0,59	7,66	282,96	375-212
	lente	13,43	0,56	17,30	296,26	403-159
DP	zomer	19,60	0,56	23,27	202,89	461-154
	herfst	15,79	0,57	14,78	208,40	458-170
	winter	16,01	0,54	7,59	185,87	479-233
	lente	14,92	0,52	18,95	217,53	476-192
ZW	zomer	14,89	0,92	22,60	480,86	388-145
	herfst	16,03	0,49	16,40	382,07	345-164
	winter	15,45	0,50	7,67	402,76	352-220
	lente	18,40	0,81	18,45	521,34	392-137

Tabel 6: Seizoensgemiddelden van abiotische variabelen water (%), organische stof (org. st.) (%), mediane korrelgrootte (med. kor.) en hoogtebereik (cm GLLWS)

De jaargemiddelden (Tabel 7) geven aan dat de Baai van Heist gemiddeld de hoogste biomassa aan MFB herbergt en De Panne de laagste MFB biomassa. De grootste korrelgrootte treft men aan in de Zwinbosjes; het fijnste zand vindt men in De Panne. Organische stof is het hoogst in de Zwinbosjes en het laagst in De Panne. Gemiddeld waren de peridinine en chlorofyl b waarden het hoogst in de Baai van Heist. Er werd geen chl b aangetroffen in De Panne.

	chl a	perid	chl b	fuco	water	org st	temp.	med.kor.
BH	3,3350001	0,0682372	0,0717813	0,8519898	14,254	0,593	15,942	281,174
DP	2,3920815	0,0124196	0	0,6101617	16,580	0,548	16,148	203,672
ZW	3,2050342	0,0262617	0,036315	0,9071226	16,194	0,681	16,279	446,757

Tabel 7: Jaargemiddelden van de biotische en abiotische variabelen (voor eenheden zie tabellen 5 & 6)

De MFB biomassa (chl a) is positief gecorreleerd (Tabel 8) met temperatuur (correlatie coëfficiënt 0.58) en seizoen (0.59), en negatief met hoogteligging (-0.54). Chl a is sterk positief gecorreleerd met de pigmenten fucoxanthine (0.91) en, zij het in mindere mate, peridinine (0.30), merkerpigmenten voor respectievelijk diatomeeën en dinoflagelaten. De verschillende merkerpigmenten werden geregressieerd op chl a teneinde de contributie van de verschillende algengroepen tot de totale MFB biomassa na te gaan (zie Tabel 8). Fucoxanthine verklaart het grootste deel van de variatie in chl a (ong. 93 %, $\text{chl a} = -0,24 + 4,09 \text{ chl a} + 2,14 \text{ chl b} - 2,65 \text{ peridinine}$, zie tabel 8) en vertoont een uitgesproken lineaire relatie met chl a (Fig.2). Diatomeeën zijn dus uitgesproken dominant in de MFB assemblages langs de Belgische kust. Een kleine fractie wordt verklaard door chl b en peridinine. Dit correspondeert met vertegenwoordigers van de Euglenophyten en de Dinophyten die plaatselijk aanwezig zijn.

Chlorofyl b en peridinine zijn positief gecorreleerd (0.42). Peridinine is ook positief gecorreleerd met organische stof. De organische stof is het hoogst in de Zwinbosjes (zie tabel 6 & 7) waar ook peridinine wordt aangetroffen. Toch bevindt het maximum in peridinine zich in Heist. In De Panne wordt er helemaal geen peridinine aangetroffen en is de organische stof ook het laagste van de drie transecten.

	water	org. st.	temp.	sal.	hoogte	med. kor.	slib	peridin.	chl b	chl a	fuco.	seizoen
water	1,00	0,61	-0,06	0,03	0,05	0,48	0,05	-0,01	-0,06	-0,12	-0,14	-0,10
org. st.	0,61	1,00	0,09	-0,02	0,00	0,47	0,15	0,21	0,19	-0,09	-0,12	0,05
temp.	-0,06	0,09	1,00	-0,19	-0,23	0,14	0,06	0,14	0,06	0,58	0,50	0,84
sal.	0,03	-0,02	-0,19	1,00	-0,06	-0,05	-0,03	0,00	0,02	-0,11	-0,09	-0,28
hoogte	0,05	0,00	-0,23	-0,06	1,00	-0,02	-0,13	-0,19	0,00	-0,54	-0,48	-0,19
med. kor.	0,48	0,47	0,14	-0,05	-0,02	1,00	0,04	0,01	0,10	0,03	0,06	0,04
slib	0,05	0,15	0,06	-0,03	-0,13	0,04	1,00	0,08	-0,05	0,01	0,04	0,14
peridin.	-0,01	0,21	0,14	0,00	-0,19	0,01	0,08	1,00	0,42	0,30	0,30	0,02
chl b	-0,06	0,19	0,06	0,02	0,00	0,10	-0,05	0,42	1,00	0,07	-0,07	-0,09
chl a	-0,12	-0,09	0,58	-0,11	-0,54	0,03	0,01	0,30	0,07	1,00	0,91	0,59
fuco.	-0,14	-0,12	0,50	-0,09	-0,48	0,06	0,04	0,30	-0,07	0,91	1,00	0,51
seizoen	-0,10	0,05	0,84	-0,28	-0,19	0,04	0,14	0,02	-0,09	0,59	0,51	1,00

Tabel 8: Pearson correlatiematrix van verschillende abiotische [water (%), organische stof (org.st) (%), temperatuur (temp.) (°C), saliniteit (sal.) (‰), hoogte (cm GLLWS), mediane korrelgrootte (med. korrel), slib (%) en seizoen] en biotische factoren [pigmenten: fucoxanthine (fuco.), chlorofyl a (chl a), chlorofyl b (chl b), peridinine (peridin.); (mg/m²)]. In vetjes gedrukte coëfficiënten zijn significant bij p<0.05.

	Beta	Std.Err.	B	Std.Err.	t(99)	p-level
Intercept			-0,24494	0,103624	-2,36371	0,020046
fuoxa	1,006698	0,023359	4,09409	0,094996	43,09729	0,000000
chl b	0,131115	0,024561	2,14362	0,401548	5,33839	0,000001
peridinine	-0,096238	0,025680	-2,65621	0,708791	-3,74752	0,000300

	Step	Multiple	Multiple	R-square	F - to	p-level	Variables
fuoxa	1	0,968949	0,938863	0,938863	1551,015	0,000000	1
chl b	2	0,972966	0,946662	0,007799	14,622	0,000229	2
peridinine	3	0,976365	0,953288	0,006626	14,044	0,000300	3

Tabel 9. Multipelle regressie met chl a als afhankelijke variabele en fucoxanthine, chl b en peridinine als verklarende variabelen (R= 0,97636485 R²= 0,95328831 Adjusted R²= 0,95187281, F(3,99)=673,46 p<0,0000 Std.Error of estimate: 0,79215)

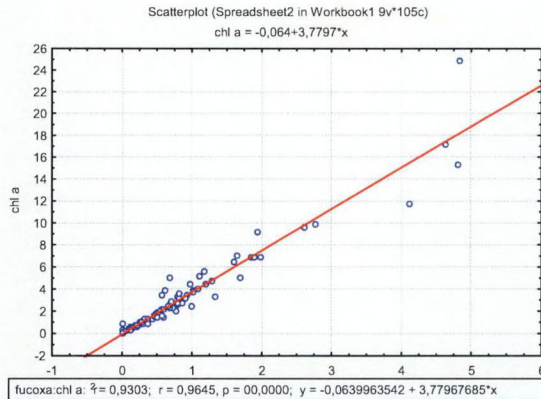


Fig 2. Lineaire regressie van chl a en fucoxanthine

Een opvallend resultaat is dat de biomassa niet significant gecorreleerd is met de mediane korrelgrootte. Op basis van andere studies van de Belgische kust (Speybroeck et al. 2004) zou verwacht kunnen worden dat de fijnzandige (125-250) sedimenten gekenmerkt zijn door hogere biomassa's. Lineaire regressie van chl a op mediane korrelgrootte is niet significant ($p > 0.05$) (fig 3.). Toch kan men een dalende trend vaststellen met de hoogste biomassa's (10-25 mg chl a/m²) bij mediane korrelgrootte tussen 180-300 μm en de laagste (<4 mg chl a/m²) bij mediane korrelgrootte > 400 μm diameter. De grote variatie bij mediane korrelgrootte tussen 180-300 μm is waarschijnlijk grotendeels te wijten aan variatie langsheen de intergetijdengradiënt en seizoenale verschillen.

Een multipele lineaire regressie (tabel 9) werd uitgevoerd om het effect van de abiotische variabelen op chl a (MFB biomassa) te achterhalen. Hierbij werden enkel de zomerstalen (periode met hoogste biomassa's) weerhouden om het effect van seizoen (correlatie coëfficiënt 0.59) te verwijderen. Uit deze analyse blijkt dat de hoogteligging de belangrijkste verklarende variabele om de variatie van chl a te verklaren (53%, $R^2 = 0.53$). De tweede significante verklarende variabele is zeer fijn zand (VFSA%), die 7.7 % ($R^2 = 0.77$) in de variatie van de MFB biomassa verklaart.

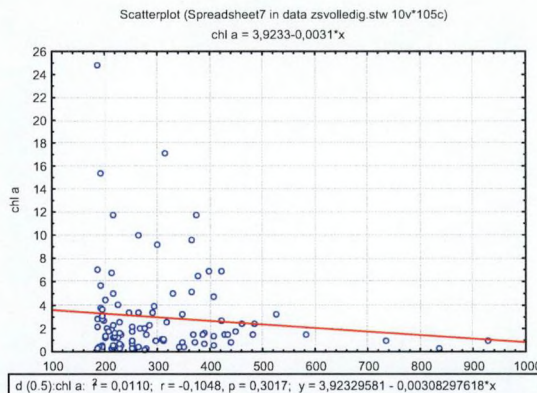


Fig 3. Lineaire regressie van chl a op mediane korrelgrootte.

	Beta	Std.Err.	B	Std.Err.	t(24)	p-level
Intercept			3,87483	0,628006	6,17005	0,000002
hoogte	-0,685061	0,129359	-1,35906	0,256629	-5,29582	0,000020
VFSA %	0,281452	0,129359	0,27733	0,127466	2,17575	0,039649

	Step	Multiple	Multiple	R-square	F - to	p-level	Variables
hoogte	1	0,728411	0,530582	0,530582	28,25745	0,000016	1
VFSA %	2	0,779691	0,607918	0,077336	4,73387	0,039649	2

Tabel 10. Multipele regressie van chl a op de abiotische variabelen (enkel zomerstalen). R= 0,77969109 R²= 0,60791819 Adjusted R²= 0,57524471, F(2,24)=18,606 p<,00001 Std. Error of estimate: 0,19964.

De nutriëntanalyses werden gefinaliseerd op het moment van het schrijven van het rapport. Een preliminaire analyse toonde aan dat er positieve, significante correlaties bestaan tussen nutriënten (ammonium, fosfaat, nitraat, nitriet en silicium) en organische stof, watergehalte en mediane korrelgrootte. Er werd geen significante correlatie gevonden met chl a (maat voor biomassa). Nitraat en nitriet zijn daarenboven positief gecorreleerd met slib (%).

3.4 KOLONISATIE-EXPERIMENT.

Het MFB afkomstig van buis B en C werd een biofilm bekeken van respectievelijk 2, 4 en 9 dagen oud. In buis A werd bij elke staalname nieuw steriel zand geplaatst. Daar werd 2 keer een biofilm van 2 dagen bekeken en de laatste was 5 dagen. Na de laatste staalname (grafiek dag 9) wordt het aanrijkingsexperiment aangevat. Op dag 15 (grafiek) zien we het resultaat van aanrijking met F2 medium in het labo.

Hoe ouder de biofilm in de buis, hoe meer genera er worden gevonden (C & B). Deze resultaten komen van een rudimentaire schatting. Bij toevoegen van F2 medium is er een stijging van biomassa waarbij er sneller meer verschillende genera worden geobserveerd. Een lijst van de genera bevindt zich in de bijlage.

De A-biofilm op dag 4 (2 dagen oud) heeft meer genera dan deze van 5 dagen oud. Bij het vergelijken van de genera gaat het om planktonische vormen (*Aulacoseira*, *Pleurosira*) in plaats van bentische levenswijzen.

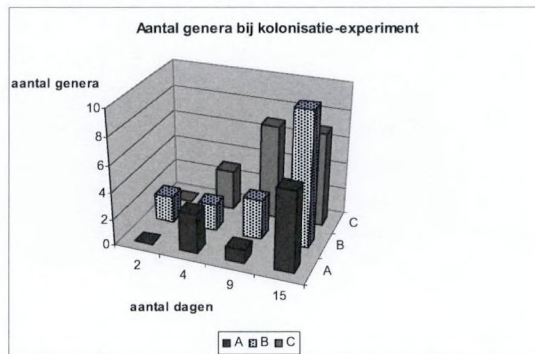


Fig. 4. Aantal dagen = ouderdom van de biofilm. Vanaf dag 9 tot 15 is er een aanrijkingsexperiment waarbij in het labo F2 medium werd toegevoegd.

Het experiment toont aan dat er een relatief snelle kolonisatie van bentische vormen mogelijk is via de waterkolom op het steriel zand. De aangetroffen soorten behoren vooral tot de epipelische genera *Gyrosigma*, *Diploneis* (o.m. *Diploneis littoralis*), *Nitzschia* (o.m. *Nitzschia longissima*), *Navicula* en *Amphora* (*Amphora arenaria*), interstitiële/surfzone genera *Attheya* (*Attheya armatus*) en *Asterionellopsis* en (tycho)planktonische vormen (*Rhizosolenia*, *Thalassionema*). Dit zijn allemaal vrijlevende vormen die doorgaans het grootste deel van de MFB vormen.

3.5 MFB ALS VOEDSELBRON VOOR *BATHYPOREIA* SPP.

Onderstaande figuur (Fig. 5) toont een output van een HPLC analyse van de maaginhoud van *Bathyporeia* sp. De onderste curve (bruin) geeft de verschillende pieken weer voor de pigmenten van het sediment waaruit de vlokreeftjes geïsoleerd werden. Deze curve vertoont een typisch spectrum voor een met marien MFB begroeid strandsediment (opvallende chl a en fucoxanthine pieken, wat duidt op een dominantie van diatomeeën). De bovenste curve (groen) geeft aan welke pigmenten en pigmentafbraakproducten er in de maaginhoud zaten. Chlorofylide a (derivaat van chl a afkomstig van beschadigde diatomeeën) en pyropheofytine a (typisch voor 'faecal pellets', dus pigmentafbraakproducten in uitwerpselen) zijn afbraakproducten van chlorofyl a en duiden bijgevolg op begrazing (Jeffrey & Mantoura, 1997). Pheophytine is indicatief voor detritus van fotosynthetische organismen.

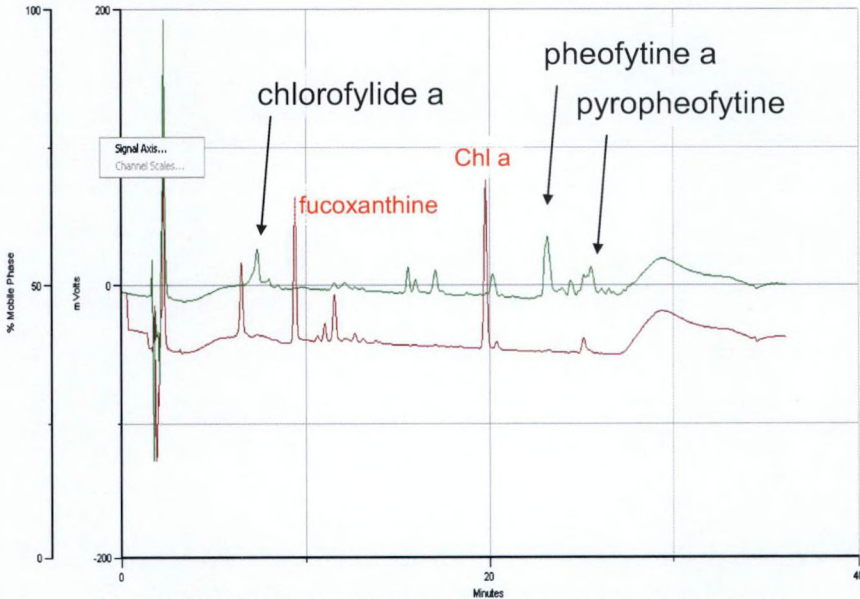


Fig. 5. HPLC spectrum voor sediment (onderste curve) en maaginhoud van *Bathyporeia* spp.

Microscopische analyse van maaginhouden van *Bathyporeia* spp. leverden geen resultaat op.

4. Discussie

4.1 TOTALE MICROFYTOBENTHOSBIOMASSA EN DE INVLOED VAN ECOLOGISCHE VARIABELEN

4.1.1 Totale MFB biomassa in vergelijking met andere locaties en vroegere studies.

Gedurende de onderzoeksperiode varieerde de MFB biomassa in de onderzochte transecten tussen 0 tot 25 mg chl a /m². Deze waarden zijn vergelijkbaar met de waarden in het BEST rapport (0 tot 19.5 mg chl a /m²) die werden opgemeten op 11 locaties langs de Belgische kust (waaronder de huidige bestudeerde transecten). Thornton et al. (2002) meet chl a waarden voor zandige sedimenten van ongeveer 18.8 ± 4.6 mg/m² chl a. Dit is veel lager dan in slibrijke sedimenten. In het nabijgelegen Schelde-estuarium bijvoorbeeld variëren de biomassa-waarden in intergetijdengebieden tussen 30-250 mg chl a /m² (Jong & Jonge, 1995). De gemeten waarden zijn dus typisch voor strandsedimenten.

4.1.2 Samenstelling van de MFB biomassa.

De MFB-biomassa bestaat vooral uit diatomeeën (MacIntyre, 1996) en in mindere mate dinoflagellaten, en sporadisch ook Euglenophyta. Meestal kwamen deze laatste twee groepen samen voor (Heist en Zwinbosjes in de lente). In De Panne werden geen Euglenophyten waargenomen. Microscopische analyses toonden aan dat epissammische diatomeeën praktisch verwaarloosbaar waren wat betreft biomassa in vergelijking met vrijlevende functionele groepen, epipelische (*Diploneis littoralis*, *Amphora arenaria*, *Gyrosigma* ..) en interstitiële en surf-zone diatomeeën (*Attheya armatus* en *Asterionellopsis glacialis*). Deze genera werden ook aangetroffen door Blondeel (1996). Een lijst van de gedurende dit project waargenomen genera is in bijlage opgenomen.

4.1.3 Temporele en ruimtelijke dynamiek van MFB biomassa.

Er is een uitgesproken seizoenaal effect in MFB biomassa ontwikkeling. De hoogste waarden worden gemeten in de zomer. Dit effect wordt vooral bepaald door meer optimale temperatuur en lichtomstandigheden gedurende deze maanden. Ook dit is een typische verschijnsel op zandstranden. In meer slibrijke sedimenten bereikt de MFB biomassa doorgaans een piek in het voorjaar (Sabbe, 1997). De laagste chl a-waarden komen voor in de winter (gemiddeld 0.55 mg/m² chl a).

Een tweede cruciale factor voor de ontwikkeling van MFB biofilms is de hoogteligging in het intertidaal, die een rechtstreekse invloed heeft op de duur van de emersieperiode en dus het lichtklimaat in de staalnamestations, zeker in turbiede kustgebieden zoals de Belgische Noordzeekust. Daarnaast zal de emersieperiode, afhankelijk van de weersomstandigheden (straling, temperatuur en neerslag), ook leiden tot sterke fluctuaties in saliniteit, temperatuur en watergehalte (Nienhuis, 1973; Blanchard & Guarini, 1999), wat eveneens een sterke invloed kan hebben op de biomassa-ontwikkeling van het MFB (Underwood & Kromkamp, 1999). In het hoog-intertidaal zijn de biomassa's in alle seizoenen steeds laag. Dit is hoogstwaarschijnlijk te wijten aan uitdroging en extreme temperatuur effecten (Asmus & Bauerfeld, 1994; Underwood & Kromkamp, 1999; Thornton et al, 2002). In de zomer bevindt de biomassapiek zich in het laag-intertidaal, waar uitdroging minimaal is. In de herfst (en in mindere mate ook lente) zijn de piekbiomassa's terug te vinden in het midden intertidaal. Dit kan een gevolg zijn van de verminderde lichtbeschikbaarheid (kortere dagen en lagere lichtintensiteiten) in het lager intertidaal (Underwood & Kromkamp, 1999).

De korrelgrootte blijkt zoals vermeld minder belangrijk te zijn voor de biomassa ontwikkeling van het MFB. Het is wel opvallend dat er nooit hoge biomassawaarden opgetekend werden bij mediane korrelgroottes > 400 µm, en dat er een significant positief verband gevonden werd tussen chl a en fijn zand (125 µm-250µm). Een gelijkaardige relatie werd gerapporteerd in het BEST-project (Speybroeck et al. 2004).

De chlorofyl a waarden in het water vertonen een ander patroon van minima en maxima dan deze van het MFB. Dit impliceert dat de dominante groepen in het fytoplankton en het fytoobenthos verschillend zijn (wat ook bevestigd werd door microscopische analyses).

4.2 KOLONISATIE-EXPERIMENT

Reeds na 2 dagen was er al kolonisatie op het steriele zand. Vooral epipelische vormen zoals *Navicula spp.*, *Amphora arenaria* en *Diploneis littoralis* maar ook tychoplanktonische vormen zoals *Rhizosolenia* en *Thalassionema* werden waargenomen. De diversiteit stijgt bovendien relatief snel wat wijst op een potentieel relatief snel herstel van onbegroeid zand (zandsuppleties). De grote onbekende in dit experiment blijft de kolonisatieafstand. De opstelling werd immers opgesteld in het intertidaal, zodat kolonisatie vanuit het onderliggend sediment een belangrijke rol kan gespeeld hebben.

4.3 MFB ALS VOEDSELBRON

De HPLC-analyses tonen duidelijk aan dat MFB een belangrijke voedselbron vormt voor *Bathyporeia* spp. Deze resultaten bevestigen de vroegere analyses van Nicolaisen & Kannevorf (1969), en tonen aan dat herstel van MFB na zandsuppleties cruciaal is voor het herstel van sleutel macrobenthos soorten van het strandecosysteem.

5. Bijsturingsvoorstellen zandsuppletie

Op basis van bovenstaande resultaten kunnen de volgende bijsturingsvoorstellen geformuleerd worden voor zandsuppleties, wat betreft het optimale herstel van MFB populaties na suppletie.

De hoogste biomassa's worden steeds gemeten in het laag en midden intertidaal (seizoensgebonden respectievelijk zomer & herfst-lente). De laagste biomassa's zijn aanwezig in het hoog intertidaal en gedurende de winter. Afzetting van het suppletiezand lijkt dus het meest aangewezen in de winter en op het hoger intertidaal. Sterke verhoging van het strand en/of verandering van profiel (zeker indien dit gepaard gaat met groot verlies aan totale oppervlak van het laag en midden intertidaal) maakt een groter deel van intertidaal ongeschikt voor MFB productie en dient, gezien het belang van MFB voor het aanwezige zoöbenthos (o.m. *Bathyporeia* spp.), vermeden te worden.

Microfytobenthos vertoont, zoals boven reeds vermeld, verticale migratiepatronen. De verticale migratie patronen zijn in eerste instantie hoogstwaarschijnlijk een gevolg van korte termijn veranderingen in fysische condities (getij, licht, temperatuur) eerder dan een seizoenaal effect patroon (Easley et al., 2005). Door deze migratie kan in principe mortaliteit door begraving gedeeltelijk voorkomen worden. Saburova & Polikarpov (2003) detecteerden in hun veldexperiment na 24h dat cellen die eerder begraven werden onder een laag van 4 cm steriel zand, terug aan het oppervlak verschenen. Dit blijft echter een beperkte afstand. Herkolonisatie zal dus vooral plaatsgrijpen door horizontaal transport vanuit niet opgehoogde zones. Onze kolonisatie-experimenten tonen aan dat herkolonisatie van steriele sedimenten via de waterkolom een vrij snel proces is, en dat na 1-2 weken reeds vrij diverse MFB gemeenschappen aanwezig kunnen zijn. De grote onbekende blijft echter de kolonisatie-afstand, zeker bij grootschalige suppleties. Een alternatief is om de zandsuppletie vooral te beperken tot het hoog-intertidaal, waarna het zand zich geleidelijk (o.i.v. de getijden- en windwerking), op natuurlijke wijze, kan verspreiden over de getijdenzone (zg. backshore nourishment, zie Speybroeck et al. 2006). Op deze wijze kunnen de reeds aanwezige MFB populaties zich handhaven. Herkolonisatie kan dan gebeuren deels door verticale migratie en deels door dispersie via de waterkolom (zie resultaten experiment).

Niettegenstaande het feit dat er tijdens de huidige studie geen duidelijke relatie waargenomen werd tussen MFB biomassa en mediane korrelgrootte, zijn er toch aanduidingen (uit de literatuur, e.g. Sabbe 1997, Speybroeck et al. 2007, en uit de huidige studie) dat MFB ontwikkeling sterk afneemt bij korrelgroottes $> 400 \mu\text{m}$, en dat er toch een positieve relatie is met fijnkorrelig sediment. Suppletiezand met een kleinere mediane korrelgrootte (125-250 μm) lijkt daarom het meest aangewezen. Daarnaast dient natuurlijk ook opgemerkt dat de relatie tussen korrelgrootte en MFB biomassa in eerste instantie de dynamiek van het sediment (en dus resuspensie) reflecteert. Gebruik van grofkorreliger suppletiezand in laag-dynamische gebieden zal dus waarschijnlijk geen sterk negatieve invloed hebben op het herstel van MFB populaties.

Samenvattend kan dus gesteld worden dat het effect van suppletiezand op het microfytobenthos niet erg uitgesproken zal zijn zolang het strandprofiel, en meer specifiek het totale oppervlak aan midden en laag intertidaal, niet sterk gemodificeerd wordt. Daarnaast kan het effect van zandsuppletie ook

geminimaliseerd worden door (1) de suppletie in de winter uit te voeren, (2) fijnkorrelig zand te gebruiken en/of (3) de techniek van 'backshore nourishment' toe te passen.

6. Voorstel voor fase IV

Onze resultaten duiden op een mogelijk interessante relatie tussen organische stof en het voorkomen van bepaalde groepen microalgen, zoals dinoflagellaten en mogelijk ook Euglenophyta. Beide groepen (maar vooral de laatste) veroorzaken een sterke groene verkleuring van het sediment wat als onaangenaam ervaren wordt door recreanten. Het is momenteel onduidelijk welke repercussies een shift in gemeenschapssamenstelling van het MFB zouden hebben grazers van het meio- en macrobenthos. De relatie tussen anorganische nutriënten (gecorrigeerd met organische stof) en MFB is minder duidelijk. Deze relaties kan dus relevant zijn voor zandsuppletie, wanneer organisch rijkere, subtidale sedimenten gebruikt worden. Het is mogelijk om experimenteel na te gaan wat de invloed van aanrijking met organische stof en/of anorganische nutriënten zouden hebben op de samenstelling en biomassa van het MFB.

Analyse van maaginhouden van geselecteerde macrobenthossoorten leveren interessante informatie maar kwantitatieve extrapolatie van resultaten naar veldsituatie blijven moeilijk. In situ labelingsstudies (met ^{13}C) zijn meer geïntegreerd en kwantitatiever en leveren een beter beeld van de totale doorstroom van autotroof gefixeerde C naar de hogere trofische niveaus.

Zoals boven reeds vermeld was het aan de hand van de huidige kolonisatieexperimenten onmogelijk om de effecten van de grootte van een suppletie te onderzoeken; het blijft m.a.w. onduidelijk hoe snel een kolonisatie zou verlopen wanneer delen van een suppletie op grote afstand (10^2 - 10^3 m's) van potentiële MFB bronpopulaties zouden liggen. Een effectieve monitoring van een zandsuppletie zou toelaten om dit te onderzoeken en bovenvermelde hypothesen betreffende de effecten van een suppletie te toetsen aan een reële situatie.

7. Referenties

- Asmus R. M. & Bauerfeind, E. (1994). The microphytobenthos of Königshafen - spatial and seasonal distribution on a sandy tidal flat. *Helgoländer Meeresunters.* 48: 257-276.
- B.E.ST eindrapport.(2002) Biologische Evaluatie van 11 strandzones langs de Vlaamse kust
- Blanchard, G. F. & , Guarini, J. M. (1999). Temperature effects on microphytobenthic productivity in temperate, intertidal mudflats. *Vie Milieu* 48: 271-284.
- Blondeel, A. (1996). Systematisch-ecologische studie van de intertidale benthische protistengemeenschappen van de Vlaamse kust. Unpublished MSc thesis, University of Gent.
- Easley, J.T., Hymel, S.N., Plante, J.C. (2005). Temporal patterns of benthic microalgal migration on a semi-protected beach. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 64: 486-496.
- Jeffrey, S.W, Mantoura, R.F.C., Wright, S.W. (Eds.) (1997). *Phytoplankton pigments in oceanography; guidelines to modern methods.* UNESCO Publishing, Paris.
- MacIntyre, H.L., Geider, R.J., Miller, D.C. (1996). Microphytobenthos: the ecological role of the 'secret garden' of un-vegetated, shallow-water marine habitats. I. distribution, abundance and primary production. *Estuaries* 19: 186-201.
- Miller, D.C., Geider, R.J., MacIntyre, H.L. (1996). Microphytobenthos: the ecological role of the 'secret garden' of un-vegetated, shallow water marine habitats. II Role in sediment stability and shallow-water food-webs. *Estuaries* 19: 202-212.
- Nicolaisen, W. & Kannevorf, E.(1969). On the burrowing and feeding habits of the amphipods *Bathyporeia pilosa* Lindström and *Bathyporeia sarsi* Watkin. *Ophelia* 6: 231-250.

Sabbe, K. (1997). Systematics and ecology of intertidal benthic diatoms of the Westerschelde estuary (The Netherlands). Unpublished PhD, Ugent.

Nienhuis, P. H. (1973). Saltmarsh and beach plain as a habitat for benthic algae. *Hydr. Bull.* 7: 15-24

Saburova, A.S. & Polikarpov, I.G. (2003). Diatom activity within soft sediments: behavioral and physiological processes. *Marine Ecology Progress Series* 251: 115-123.

Jeroen Speybroeck, Dries Bonte, Renaat Dasseville, Tom Gheskiere, Patrick Grootaert, Marie Lionard, Jean-Pierre Maelfait, Koen Sabbe, Eric W.M. Stienen, Koen Van den Broeck, Marc Van De Walle, Wouter Van Landuyt, Edward Vercruyssen, Wim Vyverman, Magda Vincx, Steven Degraer (2004). Biologische evaluatie van elf strandzones langs de Vlaamse Kust - B.E.ST. Eindrapport i.o.v. AMINAL – afdeling Natuur – cel Kustzonebeheer contractnummer AN.GKB/2002/nr.2

SPEYBROECK, J., BONTE, D., COURTENS, W., GHESKIERE, T., GROOTAERT, P., MAELFAIT, J.P., MATHYS, M., PROVOOST, S., SABBE, K., STIENEN, E. W. M., VAN LANCKER, V., VINCX, M., & DEGRAER, S. (2006) - Beach nourishment: an ecologically sound coastal defence alternative? A review. *Aquatic Conservation - Marine and Freshwater Ecosystems* 16 (4): 419-436.

Speybroeck, J., Bonte, D., Courtens, W., Gheskiere, T., Grootaert, P., Maelfait, J.-P., Provoost, S., Sabbe, K., Stienen, E.W.M., Van Lancker, V., Van Landuyt, W., Vincx, M. & Degraer, S. (2007). The Belgian sandy beach ecosystem – a review. *Marine Ecology – an evolutionary perspective*.

Thornton, D. C. O., Dong, L. F., Underwood, G. F. C. & Nedwell, D. B. (2002). Factors affecting microphytobenthic biomass, species composition and production in the Colne estuary (UK). *Aquat. Micr. Ecol.* 27: 285-300.

Underwood, G. J. C. & Kromkamp, J. (1999). Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. *Advances in Ecological Research* 29: 93-153.

Underwood, G.J.C. & Paterson, D.M. (1993a). Recovery of intertidal benthic diatoms from biocide treatment and associated sediment dynamics; journal of the marine associated Biological Marine Association of the United Kingdom 73: 25-45.

Terrestrische arthropoden

Probleem- en doelstelling

Zandstranden vormen een zeer dynamisch en stress-vol milieu, ten gevolge van sterke fysico-chemische interacties tussen de mariene en terrestrische omgeving waaraan slechts een beperkt aantal hoog gespecialiseerde organismen is aangepast (Defoe & McLachlan, 2005; Ketmaier et al., 2003). Omdat zandstranden gekenmerkt worden door een zeer lage primaire productie (Griffiths et al., 1981, 1983; Brown & McLachlan, 1990), zijn de daar voorkomende organismen zeer sterk afhankelijk van dood organisch materiaal (plantaardig of dierlijk) dat door de getijden op het strand wordt afgezet (Adin & Riera, 2003).

Strandvlooien (Talitridae, Amphipoda, Crustacea) zijn, samen met de larven van specifieke Diptera soorten, de belangrijkste groep van primaire afbrekers van het aangespoelde organische materiaal ter hoogte van de vloedlijn (Berg rard, 1989; Dugan, 2003; Jedrzejczak 2002;).

Talitridae zijn de eerste kolonisatoren van het aanspoelend en vooral van belang tijdens de eerste vijf dagen, waardoor er aangenomen wordt dat ze als sleutelsoort functioneren voor verdere biologische en landschapsontogenetische processen (Griffiths & Stenton-Dozey, 1981; Jedrzejczak, 2002; Provoost & Bonte 2004). De op onze stranden voorkomende vertegenwoordiger van de groep is de Strandvlo, *Talitrus saltator*. Deze organismen initi ren de afbraak van wierpakketten door de vorming van faeces en andere excretieproducten, die vervolgens door bacteri n verder worden afgebroken en gemineraliseerd. Hierbij fragmenteren ze het organische materiaal waardoor er meer ruimte gecre erd wordt voor microbi le afbraak. Deze afbraak levert de nutri nten op die van belang zijn voor de kieming en de vestiging van de eerste zandfixatoren (vn. *Cakile maritima*, *Salsola kali*, *Elytrigia juncea*), waardoor embryonale duinvorming aan de duinvoet mogelijk wordt en waarna minder halofiele plantensoorten (*Ammophila arenaria*) deze zandhoopjes kunnen koloniseren en stabiliseren. Dit natuurlijke proces brengt door duinvorming een natuurlijke zeewering teweeg.

Talitridae hebben mogelijks ook een positieve invloed op de ontwikkeling van de andere groepen macro-arthropoden die in latere stadia meehelpen aan de afbraak van de wieren. Hun aanwezigheid is van essentieel belang om een complete biodiversiteit te garanderen. We hebben dus goede redenen om aan te nemen dat *T. saltator* bijgevolg een sleutelsoort (sleutelsoort-concept: Simberloff, 1998) zal zijn in het proces van embryonale duinvorming omwille van haar betekenis in de flux van nutri nten vanuit de zee naar de duinen (Provoost & Bonte, 2004).

Om tot een gekwalificeerde ecologische bijsturing van het strandbeheer te kunnen komen is het noodzakelijk de processen, gekoppeld aan de schade en het herstel van het ecosysteem, te begrijpen en te kwantificeren (Speybroeck et al., 2006). Als eerste kolonisator zal *T. saltator* een veronderstelde invloed hebben op de kolonisatie en verdere successie (zowel snelheid als richting) van nieuwe aangespoelde wierpakketten. Omdat voor deze soort verwacht kan worden dat ze sterk be nvloed zal worden door zandsuppleties, werd ze als modelorganisme gebruikt om de effecten van de mate van begraving door gesupplieerd zand in te schatten door in een laboratoriumexperiment de relatie na te gaan tussen de dikte en de aard van een laag aangebracht zand en de mortaliteit van *T. saltator*. Ook werd via een veldexperiment geprobeerd het belang te evalueren van voorafgaande afbraak van aangespoelde wieren door *T. saltator* voor de kolonisatie van die wierpakketten door andere taxa.

Modelorganisme: *Talitrus saltator* (Montagu, 1808)

Talitrus saltator (Montagu, 1808) is een terrestrische amphipode (Talitridae, Amphipoda, Crustacea) die voornamelijk voorkomt op intertidale zandstranden langs de Atlantische en Mediterrane kusten van Europa, en algemeen leeft langs zandstranden waar voldoende hoeveelheden afgestorven macroalgen door de getijdenwerking worden afgezet (Lincoln, 1979). De soort kent namelijk een detrivore voedingswijze en speelt zo een belangrijke rol als primaire afbreker van aangespoeld plantaardig en dierlijk materiaal zoals bruinwieren (*Fucus* sp.) (Adin & Riera, 2003). Onder goede omstandigheden kunnen de Talitridae dan ook lokaal heel abundant zijn ter hoogte van de vloedlijn voornamelijk tijdens de eerste week na afzetting van vers organisch materiaal (Griffiths & Stenton-Dozey, 1981).



Ondanks de terrestrische levenswijze kent *T. saltator* een branchiale respiratie, waarbij de kieuwen staan ingeplant aan de basis (coxa) van de binnenzijde van de looppoten (pereopoden) (Maelfait, 1984) en zich bevinden binnen de ventrale kamer, die bij de wijfjes fungeert als marsupium of broedkamer (Lincoln, 1979; Morrit & Spicer, 1998). De waterstroom over de kieuwen wordt bevorderd door undulaties van de eerste drie paar aanhangsels van het pleon of abdomen (pleopoden). In tegenstelling tot andere terrestrische arthropoden hebben talitride amphipoden een permeabele cuticula, waarbij extra gasuitwisseling (en dus ook waterverlies) optreedt over het volledige lichaamsoppervlak (Maelfait, 1984). Hierdoor is *T. saltator* zeer gevoelig voor uitdroging, voornamelijk tijdens de dag, wanneer de luchtvochtigheid relatief laag is, minder tijdens de nacht. Anderzijds moet *T. saltator* omwille van zijn beperkte zwemcapaciteit, volledige inundatie tijdens hoog tij vermijden. Indien individuen occasioneel toch door getijden de zee worden ingesleurd en zich niet kunnen vastklampen aan drijvende substraten (bijvoorbeeld: wier, drijfhout), dienen ze zo snel mogelijk terug het land zien te bereiken. Dit gebeurt met behulp van undulaties van het telson, een postsegmentale plaat van het pleon, die breder is dan lang en aldus een gunstig propulsie-oppervlak vormt (Vogel, 1985). In hoeverre drijvende substraten gebruikt worden om andere stranden te koloniseren (passieve dispersie) is echter niet geweten, maar dit verschijnsel zou voornamelijk optreden tijdens zware stormen (Dahl, 1946; Bulnheim & Scholl, 1986). Aan onze kusten is dit echter heel uitzonderlijk. Een actieve terrestrische verspreiding langs de kustlijn gebeurt voornamelijk over korte afstanden, waarbij harde substraten (golfbrekers, dijken, rotskusten) en strandzones met een intensief recreatief gebruik (betreding en machinale strandruiming) derhalve belangrijke barrières zijn voor de distributie van de soort (Bulnheim & Scholl, 1986).

Als reactie op uitdroging en inundatie heeft *T. saltator* in de loop van de evolutie anatomische, fysiologische, maar vooral gedragsmatige adaptaties ontwikkeld. Zo hebben terrestrische amphipoden een relatief klein kieuwoppervlak (kleiner evaporatieoppervlak) in vergelijking met aquatische soorten (anatomische adaptatie) en vervult de ventrale kamer een belangrijke osmoregulatorische functie (fysiologische adaptatie) (Morrit & Spicer, 1998; Morrit & Richardson, 1998). Tenslotte kent *T. saltator* een endogeen gecontroleerde circadiaanse activiteit om de kans op uitdroging te reduceren en inundatie te vermijden. Hierbij graven adulten zich overdag in, in het sediment onder of iets boven het vloedmerk, tot op een variabele diepte afhankelijk van het heersende vochtigheidsgehalte (Bregazzi & Naylor, 1972; Williams, 1976 & 1983b). Na zonsondergang zijn de individuen aan de oppervlakte actief (activiteitspiek rond middernacht) ter hoogte van het vloedmerk of lager, waarbij ze zich tijdens laag tij voeden met het aangespoelde organische materiaal. Bij het opkomende tij zijn ze echter verplicht richting hoogstrand te migreren om inundatie te vermijden. Iets voor zonsopgang graven ze zich dan terug in boven de vloedlijn, om bij de volgende zonsondergang terug aan het oppervlak te foerageren. Juvenielen zijn nog niet in staat om zich in te graven en zijn daarom overdag zeer sterk afhankelijk van het vers aangespoelde organische materiaal (vochtigheidsgehalte ca. 85-90%) dat als refugium tegen uitdroging en predatoren fungeert (Williamson, 1951; Dugan et al., 2003). Bij sterke daling van het vochtigheidsgehalte in het sediment door intensieve zonnestraling, zal *T. saltator* zich uitgraven en zeewaarts migreren om zich vervolgens terug in te graven in meer vochtig sediment. Hierbij migreren de individuen volgens de "theoretical escape direction" (TED) die loodrecht staat ten opzichte van de waterlijn en met andere woorden de kortste weg is richting een meer gunstige en vochtige locatie om zich terug in te graven. Dit gedrag wordt "zonal recovery" genoemd (Scapini & Pardi, 1979; Borgioli et al., 1999). Deze oriëntatie is gebaseerd op zowel astronomische (stand van de zon en de maan) als niet-astronomische factoren (hellingsgraad van het strand, windrichting en visuele aspecten zoals de duingordel) (Williamson, 1951; Craig, 1973; Ugolini et al., 1986).

T. saltator is gonochoristisch en de reproductieperiode strekt zich uit tussen begin mei en eind augustus, zodat vanaf begin september de marsupia van de vrouwtjes leeg zijn. De copulatie treedt voornamelijk op tijdens de nachtelijke migratie wanneer het vrouwtje haar vervelling, voor het reproductieve instarstadium (instar 15; zie onder), heeft voltooid. Hierbij omknelt het mannetje zijn partner met het tweede antennepaar en de gnathopoden (eerste twee paar gedifferentieerde pereopoden) en ejaculeert vervolgens het sperma in het marsupium van het vrouwtje, waarin deze laatste ook haar eitjes afzet en uiteindelijk de bevruchting optreedt. De bodem van deze broedzak wordt gevormd door broedlamellen of oöstegieten, die ontspringen aan de basis van de binnenzijde van het tweede tot en met vijfde paar pereopoden. Wanneer de vrouwtjes de reproductieve leeftijd bereiken, zijn er op de buitenrand van de broedlamellen haren aanwezig die het vasthouden van de eieren bevorderen (Maelfait, 1984). Er worden gemiddeld 12-15 eieren afgezet per broedsel, afhankelijk van de grootte van het wijfje (Williams, 1978). Na de embryonale ontwikkeling en het uitsluipen uit het ei, verblijven de juvenielen nog enkele tijd in de broedzak vooraleer ze deze verlaten. De duur van deze incubatieperiode is sterk afhankelijk van de omgevingstemperatuur (Maelfait, 1984).

Experimenten

I. Differentiële mortaliteit naargelang dikte, korrelgrootte en vochtgehalte opgebracht zand

Strandvlooien voor het laboratoriumexperiment werden op het strand aan de IJzermondig (Nieuwpoort) en aan Platier d'Oye (Frankrijk) verzameld. In welke mate *T. saltator* bestand is tegen begraving werd in het laboratorium getest voor 2 types zandsubstraat: enerzijds fijn (natuurlijk) zand en anderzijds grof zand, dat gebruikt wordt voor suppletie. De *Strandvlooien* werden overgebracht naar cilinders met een diameter van 50 cm. Deze potten werden dan opgehoogd met zand tot respectievelijk 5, 10, 20, 30 en 50 cm. Het zand dat we hier voor gebruikten was droog fijn, droog grof, nat fijn en nat grof zand. Per combinatie zandtype/dikte begraving werden 3 replica's uitgezet. Bovenop het zand in de cilinders plaatsten we wieren en telkens drie ingegraven bodemvalletjes gevuld met zoutwater. Na drie dagen werden de aantallen strandvlooien geteld in de bodemvalletjes. Ook werden het aantal leedjes van de flagel van de eerste antenne per *Strandvlo* geteld om zo de grootte (de leeftijd) te bepalen van de individuen die de begraving overleefden (in vergelijking met referentiestaal) te bekomen.

II. *Talitrus saltator* als facilitator voor andere arthropoden

Wieren (*Fucus vesiculosus*) voor het experiment werden in een diepvriezer ondergebracht voor een periode van 5-10 dagen, zodat alle mogelijks aanwezige macro-invertebraten gedood werden. De wieren werden dan verdeeld over 60 potten met een diameter van 15 cm met onderaan gaten in om het overvloedige vocht te verwijderen.

Bovenaan iedere pot werd een laag wier (standaard gewicht van 150g) gelegd bovenop een zandbodem van 20 cm ($\frac{3}{4}$ van de hoogte van de pot) en dan bedekt door een 1 cm dikke laag zand tot 2 cm onder de bovenrand van de pot. Al deze potten werden afgedekt met gaas waardoor andere macrofauna geen kans kreeg om te koloniseren en zo de fragmentatie door *T. saltator* niet kon beïnvloeden.

Aan de helft van de potten werden veertig at random gevangen Amphipoda toegevoegd en de andere helft bleef vrij van Amphipoda. De potten werden op het strand (Baai van Heist) tussen vloedmerk en eerste duinenrij net onder het zandoppervlak ingegraven in oktober-november 2006 (najaar) en april-mei 2007 (voorjaar). Om de invloeden van (a)biotische factoren zoals lokale verschillen in arthropodenfauna, korrelgrootte van het sediment of helling van het strand of andere fysieke kenmerken van het milieu (beach morphodynamics) te minimaliseren worden de potten, met ongelijke behandeling, steeds paarsgewijs en parallel ingegraven.

Het gaas wordt na de eerste 10 dagen afgehaald van de ingegraven potten waardoor andere Talitridae en macrofauna toegang kregen tot de potten. Na 20 dagen worden van elke behandeling 20 potten opgehaald. De wieren werden uit de potten gehaald en onderzocht op aanwezige macrofauna. De adulten worden gedetermineerd en de juvenielen opgekweekt tot adult en dan gedetermineerd. Op het einde (na in totaal 30 dagen) werden de overige 20 paren potten voor macrofauna opgehaald en werd dezelfde procedure herhaald. Voor het voorjaarsexperiment werd ook de mate van wierdegradatie bepaald voor beide behandelingen. Determinatie gebeurde afhankelijk van de taxa tot op familie-, genusniveau of soortniveau. Er werd aandacht besteed aan de families die voor hun habitat en levenscyclus strikt gebonden zijn aan het aangespoeld organisch materiaal of de embryonale duintjes, zogenaamde vloedmerksorten (Speybroeck et al., 2004).

Resultaten

I. Differentiële mortaliteit

Uit preliminaire experimenten bleek dat *T. saltator* eerst begraving moet tegengaan door opwaarts te migreren bij begraving om haar ontwikkeling verder te zetten. Reproductie vindt bijgevolg enkel plaats bovenop het substraat onder aangespoelde wierpakketten. Mortaliteit door begraving is daarom de enige relevante demografische parameter om effecten van zandsuppletie in te schatten.

Tabel 1. Resultaten van logistische regressie van overleving in functie van diepte van de suppletie, type substraat (grof – fijn) en de vochtigheid ervan (droog, verzadigd en oververzadigd).

Factor	df	F	P
Diepte	1,78	3,29	0,074
Vochtigheid	2,78	37,50	<0,0001
Type	1,78	5,35	0,023
Diepte*Vocht	2,76	1,91	0,155
Diepte*Type	1,78	6,95	0,010
Vocht*Type	2,74	0,57	0,565
Diepte*Vocht*Type	2,72	0,51	0,604

Uit de logistische regressie (met correctie voor overdispersie) kunnen we afleiden dat overleving bij begraving afhangt van zowel het type substraat, de vochtigheid van de suppletie als de diepte van de suppletie (Tabel 1). Het effect van diepte is echter enkel merkbaar bij grof substraat ($\beta = -0.03$; $t = -3.11$) en niet bij suppleties met fijne korrel ($\beta = 0.00$; $t = 0.01$). Een diepe begraving met grofkorrelig zand verlaagt bijgevolg de overlevingskans van *T. saltator* (Fig. 1). Vochtigheid van de suppletie beïnvloedt de totale overleving, onafhankelijk van de diepte ervan en het aard van sediment (Fig. 2): indien suppletie gebeurt met droog sediment ligt de gemiddelde overleving vijf maal lager dan in het geval van het waterverzadigde en oververzadigde sediment.

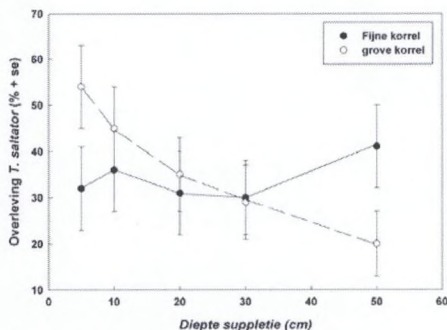


Fig. 1: Effect van diepte suppletie en aard sediment op de overleving van *T. saltator*

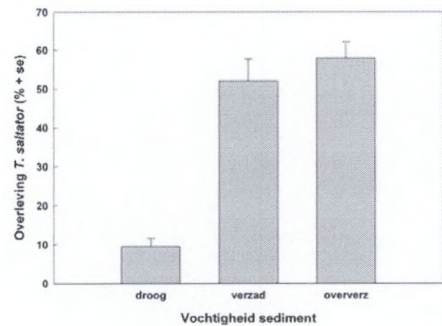


Fig. 2: Effect van vochtigheid sediment op de overleving van *T. saltator*

De gemiddelde grootte van de overlevende strandvlooiën is afhankelijk van de interactie tussen aard sediment, vochtigheid en diepte ($F_{2,1208}=10.16$; $P<0.0001$). Daarom werden de analyses per sedimenttype herhaald (Tabel 2). Hieruit blijkt dat de vochtigheid van het substraat een belangrijke oorzaak is van leeftijdsverschuivingen bij suppletie, al dan niet in interactie met de diepte van de begraving (bij grove korrel).

Tabel 2. Resultaten van het gemengd model van grootte (aantal antenneleedjes) in functie van de diepte van de suppletie en de vochtigheid ervan (droog, verzadigd en oververzadigd). Analyses werden verricht in functie van korrelgrootte. De modellen werden gecorrigeerd voor eventuele verschillen in grootteverdeling tussen beide populaties (Platier d'Oye en IJzermondig)

Factor	df	F	P
GROVE KORREL			
Diepte	1,1.02	0.94	0.506
Vochtigheid	1,3.69	3.95	0.121
Diepte*Vocht	2,121	4.62	0.011
FIJNE KORREL			
Diepte	1,1	4.66	0.419
Vochtigheid	2,656	3.97	0.019
Diepte*Vocht	2,2.72	5.44	0.112

Bij begraving met grove korrel (Fig. 3) merken we een significante daling op van de gemiddelde grootte bij droog ($\beta=-0.03$; $t=-3.44$) en verzadigd sediment ($\beta=-0.06$; $t=-3.52$) in functie van de begravingdiepte, maar een significante stijging in de gemiddelde grootte onder oververzadigde omstandigheden ($\beta=0.110$; $t=6.22$). Dit impliceert dat er bij toenemende laagdikte van suppletie relatief hogere mortaliteit optreedt bij dieren behorende tot grotere cohortes (adulten) bij droge tot normaal verzadigde omstandigheden en bij jonge dieren indien suppletie gebeurt met water-oververzadigd grofkorrelig sediment.

Bij begraving met fijne korrel, bemerken we enkel een effect van de vochtigheid op de verschuiving in leeftijd van de overlevende *T. saltator* (Fig. 4). Hier stijgt de gemiddelde grootte van de overlevende dieren met toename van de vochtigheid van het suppletiesediment, wat erop duidt dat de overleving van jonge dieren verlaagt bij suppletie met verzadigde tot oververzadigde sedimenten.

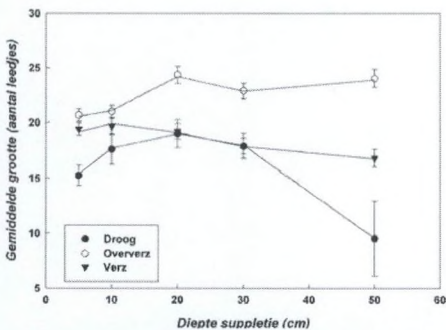


Fig. 3: gemiddelde grootte van overlevende *T. saltator* bij toenemende diepte van suppletie en verschillende vochtigheidsgraad van het grove suppletiesediment

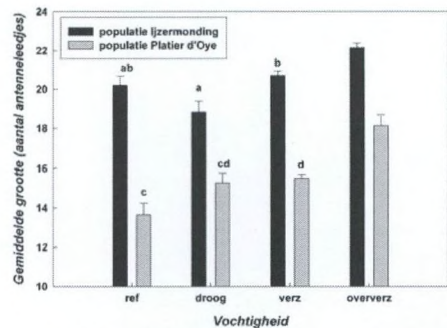


Fig. 4: gemiddelde grootte van overlevende *T. saltator* bij suppletie met fijne sedimenten van verschillende vochtigheidsgraad. Notatie met zelfde letter duidt op niet-significante verschillen.

II. *Talitrus saltator* als facilitator voor andere arthropoden

De initiële aanwezigheid van *Talitrus saltator* beïnvloedt de verdere successie door arthropoden zowel in het voor- als het najaar. Het effect is echter duidelijk afhankelijk van de insectenfamilies die gebruik maken van aanspoelsel (Tabel 3).

Tabel 3: Resultaten van Poisson-model voor de aantallen insecten van verschillende wierbewonenden families in functie van de behandeling (aan- of afwezigheid van *Talitrus saltator*)

Factor	df	F	P
NAJAAR			
TS-behandeling	1,104	0.00	0.996
Familie	9,104	1.80	0.076
TS*Familie	8,104	4.74	<0.001
VOORJAAR			
TS-behandeling	1,47.11	8.91	0.005
Familie	6,44.64	5.49	<0.001
TS*Familie	3,46.75	8.08	<0.001

In het najaar heeft de strandvlo een duidelijke faciliterende werking op de mycetofage kevers *Leiodidae*, de mestkevers *Scarabidae* en de kortschildkevers *Staphylinidae*. Een negatief effect werd opgemerkt voor de rouwmuggen *Sciaridae* (Fig. 5). In het voorjaar, een periode met duidelijke lagere diversiteit, werden enkel negatieve invloeden opgemerkt op de drie dominante families waarvoor voldoende gegevens beschikbaar waren: *Anthomyidae* (*Fucellia maritima*), *Cnemospathidae* (*Prosopanthrum flacivrons*, een nieuwe soort voor de Belgische fauna, oorspronkelijk afkomstig uit Zuid-Amerika maar intussen inheems langs de Nederlandse en Duitse kust) en *Heleomyzidae* (Fig. 6). Op korte termijn lijkt *T. saltator* bijgevolg een faciliterende werking te hebben op predatorische, fungifage en detritivore kevers. Specifieke vliegen daarentegen (allemaal levend van rottend wierafval) ondervinden geen tot een negatief effect van de initiële afbraak van wierpakketten. In tegenstelling tot verwachtingen zal een initiële afbraak van wieren door *T. saltator* eerder limiterend werken op strandgebonden vliegen. Tijdens de experimenten werden echter geen beduidende reductie van het wierdrooggewicht waargenomen ($F_{2,40}=1.09$; $P=0.34$), wat erop wijst dat niet zozeer een verregaande fragmentatie maar een verandering in de kwaliteit van de wierpakketten en/of directe competitie deze effecten induceert.

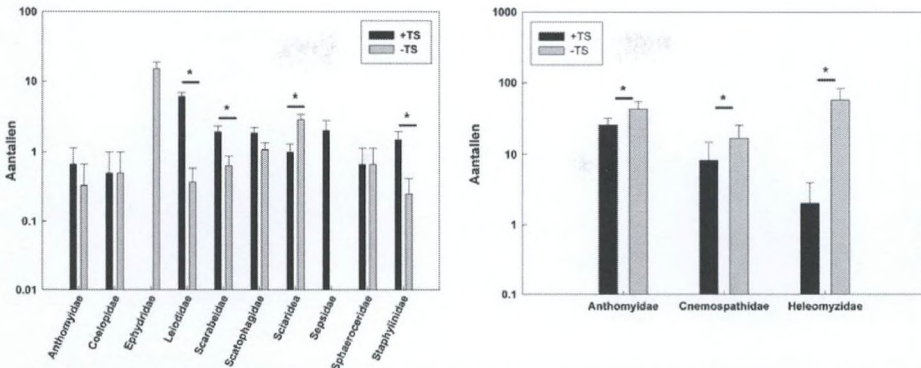


Fig. 6: gemiddelde aantallen (en se) van de belangrijkste arthropodenfamilies in wierpakketten die al dan niet initieel gekoloniseerd waren door *Talitrus saltator*. Fig 6a (links): najaar; Fig 6b (rechts): voorjaar. *: duidt op significante verschillen tussen beide behandelingen.

Conclusies en voorstellen voor bijsturing zandsuppleties

De strandvlo *Talitrus saltator* is één van de best geadapteerde soorten van het vloedmerk. Uit de experimenten blijkt dat de diepte van de begraving met natuurlijk fijnkorrelig sediment geen effect heeft op de overleving. Dikke suppleties met grofkorrelig zand daarentegen hebben een sterke impact op de overleving. Daarnaast speelt ook de vochtigheidsgraad van het gesuppleerd zand een rol: de overleving bij suppleties met water-verzadigd –oververzadigd bedraagt gemiddeld 50-60%, maar wordt sterk gereduceerd indien begraving met droog zand plaatsgrijpt. De waargenomen mortaliteit is echter differentiëel, dwz dat niet alle levensstadia op dezelfde manier beïnvloed worden bij suppleties met grove korrel: bij oververzadigde sediment zullen jongere levensstadia een hogere mortaliteit kennen bij toenemende begraving (enkel volwassen dieren kunnen zich een weg naar het oppervlakte graven), terwijl vooral grotere dieren problemen zullen ondervinden bij suppleties met verzadigd (gering effect) en droog sediment (sterk effect bij diepe begraving). Onafhankelijk van de diepte van de begraving is de mortaliteit van jonge dieren duidelijk het laagst bij suppletie met droog zand. Het verdwijnen of een sterke reductie in abundantie van *T. saltator* na suppletie zal geen directe negatieve invloed hebben op strandgebonden insecten die direct leven van aangespoelde wierpakketten, maar wel op strandgebonden kevers die voornamelijk een predatorische of fungifage levensstijl hebben. In tegenstelling tot verwachtingen lijkt een tijdelijke initiële afname zelfs een positief effect te hebben op strandgebonden diptera.

We kunnen bijgevolg besluiten dat zowel de korrelgrootte als de vochtigheidsgraad van de zandsuppleties de overleving van *T. saltator* direct zullen beïnvloeden. Aangezien de mortaliteit lineair stijgt met de diepte van begraving met grofkorrelig sediment en vooral substantieel is bij droge suppleties, lijken suppleties met natuurlijk, water(over-)verzadigd sediment wenselijk om directe mortaliteit te beperken. Een sterke reductie in de abundantie van *T. saltator* hoeft echter niet te leiden tot een sterke reductie in de aanwezigheid van andere wiergebonden arthropoda, met uitzondering van Coleoptera. Aangezien deze laatste over een sterk ontwikkeld dispersievermogen beschikken kan herstel van deze laatste ook snel optreden.

Uit het geheel van waarnemingen kunnen we besluiten dat het herstel na suppletie van zowel *T. saltator* als de ermee geassocieerde arthropodenfauna in eerste instantie afhankelijk zal zijn van het blijven liggen van wierpakketten na aanspoelen. Daarom zal een zachtellend strandprofiel eerder dan de aard van de suppletie een randvoorwaarde zijn om het herstel van de strandgebonden terrestrische arthropodenfauna na suppletie mogelijk te maken.

Referenties

- Adin, R. & Riera, P. (2003). Preferential food source utilization among stranded macroalgae by *Talitrus saltator* (Amphipod, Talitridae): a stable isotopes study in the northern coast of Brittany (France). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 56 (1): 91-98.
- Bergéard, J. (1996). *Ecologie des laisses de Marée*. Année Biologiques, 39-54.
- Borgioli, C., Martelli, L., Porri, F., D'Elia, A., Marchetti, G.M. & Scapini, F. (1999). Orientation in *Talitrus saltator* (Montagu) : trends in intrapopulation variability related to environmental and intrinsic factors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238, 29-47.
- Bregazzi, P.K. & Naylor, E. (1972). The locomoter activity rhythm of *Talitrus saltator* (Montagu)(Crustacea, Amphipoda). *Journal of Experimental Biology* 57, 375-391.
- Brown, A.C. & McLachlan, A. (1990). Sandy shore ecosystems and the threats facing them: some predictions for the year 2025. *Environmental conservation* 29 (1), 62-77.
- Bulnheim, H.P. & Scholl, A. (1986). Genetic differentiation between populations of *Talitrus saltator* and *Talorchestia deshayessi* (Crustacea: Amphipoda) from coastal areas of the north-western European continent. *Marine Biology* 92, 525-536.
- Craig, P.C. (1973). Behavior and distribution of the sand-beach amphipod *Orchestoidea corniculata*. *Marine Biology* 23, 101-109.
- Dahl, E. (1946). The Amphipoda of the sound. I Terrestrial Amphipoda. *Acta Universitatis Lundensis* 42, 1-53.
- Defeo, O., McLachlan A. (2005). Patterns, processes and regulatory mechanisms in sandy beach macrofauna: a multiscale analysis. *Marine Ecology Progress Series* Vol. 295 (1), 1-20.
- Dugan, J.E., Hubbard, D.M., McCrary, M.D. & Pierson, M. (2003). The response of macrofauna communities and shorebirds to macrophyte wrack subsidies on exposed sandy beaches of southern California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58S, 25-40.
- Fallaci, M., Colombini, I., Lagar, M. & Scapini, F. (2003). Distribution patterns of different age classes and sexes in a Tyrrhenian population of *Talitrus saltator* (Montagu). *Marine Biology* 142, 101-110.
- Fanini, L., Cantarino, C.M., Scapini, F. (2004). Relationships between the dynamics of two *Talitrus saltator* populations and the impact of activities linked to tourism. *Oceanologia* 47 (1), 93-112.
- Griffiths, C.L. & Stenton-Dozey, J. (1981). The fauna and rate of degradation of stranded kelp. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 12, 645-653.
- Griffiths, C.L. & Stenton-Dozey, J. & Koop, K. (1983). Kelp wrack and the flow of energy through a sandy beach ecosystem. IN: McLachlan, A. & Erasmus, T. *Sandy beaches as ecosystems*, 547-556.
- Grootaert, P. & Pollet, M. (2004). Vliegen als onontbeerlijke elementen in een ecologie van strand en duinen. In: Provoost, S. & Bonte, D.; *Levende duinen: een overzicht van de biodiversiteit aan de Vlaamse kust*. Instituut voor Natuurbehoud.
- Grootaert, P. & Pollet, M. (2004). Dansvliegen. In Provoost, S. & Bonte, D.; *Levende duinen: een overzicht van de biodiversiteit aan de Vlaamse kust*. Instituut voor Natuurbehoud.
- Haghebaert, G. (1989). Coleoptera from marine habitats. *Verhandelingen van het symposium "Invertebraten van België"*: 301-307.

- Jedrzejczak, M.F. (2002). Stranded *Zostera marina* L. vs. wrack fauna community interactions on a Baltic sandy beach (Hel, Poland): a short-term pilot study. Part I. Driftline effects of fragmented detritivory, leaching and decay rates. *Oceanologia* 44 (2), 273-286
- Jedrzejczak, M.F. (2002). Stranded *Zostera marina* L. vs. wrack fauna community interactions on a Baltic sandy beach (Hel, Poland): a short-term pilot study. Part II. Driftline effects of succession changes and colonisation of beachy fauna. *Oceanologia* 44 (3), 367-387.
- Jedrzejczak, M.F. (2002). Spatio-temporal decay 'hot spots' of stranded wrack in a Baltic sandy coastal system. Part I. Comparative study of the pattern: 1 type of wrack vs. 3 beach sites. *Oceanologia* 44 (4), 491-512.
- Jedrzejczak, M.F. (2004). Modelling sandhopper (*Talitrus saltator*, Montague 1808) trophic dynamics on a sandy beach: how do we measure the interactions amongst species in real ecosystems? *Geophysical Research Abstracts*, Vol.6, 00927
- Ketmaier, V., Scapini, F. & De Matthaeis, E. (2003). Exploratory analysis of talitrid population genetics as an indicator of the quality of sandy beaches. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 159-167.
- Lincoln, R.J. (1979). *British Marine Amphipoda: Gammaridea*. London: British Museum (Natural History).
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Tilman, D. et al. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning : Current knowledge and future challenges. *Ecology* Vol. 294, 804-808.
- Morrit, D. & Spicer, J.I. (1998). The physiological ecology of talitrid amphipods: an update. *Canadian Journal of Zoology* 76 (11), 1965-1982.
- Morrit, D. & Richardson, A.M.M. (1998). Female control of the embryonic environment in a terrestrial amphipod, *Mysticotalitrus cryptus* (Crustacea). *Functional Ecology* 12, 351-358.
- Provoost, S. & Bonte, D. (2004). *Levende duinen: een overzicht van de biodiversiteit aan de Vlaamse kust*. Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud 22, Brussel, 420p, laatste hoofdstuk.
- Robertson, A.I. & Mann, K.H. (1980). The role of Isopods and Amphipods in the Initial Fragmentation of Eelgrass Detritus in Nova Scotia, Canada. *Marine Biology* 59, 63-69.
- Romanuk, T.N. (2003). Associations between arthropods and the supralittoral ecotone: dependence of aquatic and terrestrial taxa on riparian vegetation. *Environmental Entomology* 32 (6), 1343-1353
- Scapini, F. & Pardi, L. (1979). Solar orientation and landscape visibility in *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea-Amphipoda). *Italian Journal of Zoology* 13 (1-2), 210-211.
- Simberloff, D. (1998). Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era. *Biological Conservation* Vol. 83 (3), 247-257.
- Speybroeck, J., Bonte, D., Dasseville, R., Gheskiere, T., Grootaert, P., Lionard, M., Maelfait, J.P., Sabbe, K., Stienen, E.W.M., Van den Broeck, K., Van De Walle, M., Van Landuyt, W., Vercruyssen, E., Vyverman, W., Vinckx, M. & Degraer, S. (2002). Biologische evaluatie van elf strandzones langs de Vlaamse kust – B.E.S.T. i.o.v. AMINAL – afdeling Natuur – cel Kustzonebeheer.
- Speybroeck, J., Bonte, D., Gheskiere, T., Grootaert, P., Maelfait, J.P., Sabbe, K., Stienen, E.W.M., W., Vinckx, M. & Degraer, S. (2006). Beach nourishment: an ecologically sound coastal defence alternative? A review. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16, 419-435.
- Ugolini, A., Scapini, F. & Pardi, L. (1986). Interaction between solar orientation and landscape visibility in *Talitrus saltator* (Crustacea-Amphipoda). *Marine Biology* 90 (3), 449-460.

Vogel, F. (1985). The swimming of the Talitridae (Crustacea, Amphipoda): functional morphology, phenology and energetics. *Helgolander Meeresuntersuchungen* 39, 303-339.

Williams, J.S. (1976). The effects of light on the locomotor activity and general biology of *Talitrus saltator* (Montagu). PhD. Thesis, Liverpool University.

Williams, J.S. (1978). The annual pattern of reproduction of *Talitrus saltator* (Crustacea: Amphipoda: Talitridae). *Journal of Zoology* 184, 231-244.

Williams, J.S. (1983b). Environmental regulation of the burrow depth distribution of the sandbeach amphipod *Talitrus saltator*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 16, 291-298.

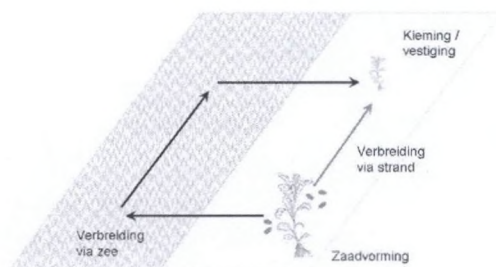
Williamson, D.I. (1951). Studies in the biology of Talitridae (Crustacea, Amphipoda): effects of atmospheric humidity. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 30, 73-90.

Vaatplanten

1. Inleiding

Het door vaatplanten gekoloniseerd deel van het hoogstrand vormt de overgangszone naar het duin. Voor het strandecosysteem betreft het dus een marginale zone maar net hierin schuilt het functioneel-ecologisch belang. Kieming van vaatplanten in deze zone is een essentiële voorwaarde voor het op gang komen van primaire duinvorming; hoogstrandvegetaties faciliteren dus embryonale duinvorming (Gagne and Houle 2001). Meerbepaald biestarwegras vormt de schakel tussen het zilte strandmilieu en het zoete duinmilieu. De soort is in staat mee te groeien bij overstuiving en kan op die manier de accumulatie van zand bevorderen. Eens een 'primaair duintje' van enkele decimeters tot meters hoogte gevormd is, neemt helm de rol als dominante zandbinder over. Deze soort wint het in de concurrentiestrijd van biestarwegras maar is strikt gebonden aan het zoete milieu.

Maar de vegetatie op het hoogstrand heeft ook op zich een hoge biodiversiteitswaarde. Voor een aantal plantensoorten vormt het hoogstrand de belangrijkste standplaats. Het door hogere planten vastgelegd gebied vormt verder ook een refugium voor terrestrische organismen van de aanspoelzone (zoals de strandvlo) bij extreem hogere waterstanden.



Figuur 1. Schema van de elementen van belang voor de populatiedynamiek van planten op het hoogstrand.

Om uitspraken te kunnen doen over de impact van ingrepen op het strand - en met name vooral strandsuppletie - op de vegetatie van het hoogstrand is het van belang om de ecologie van de daar voorkomende plantensoorten beter te leren kennen. In deze studie ligt de nadruk op de populatiedynamiek van deze soorten en een aantal autecologische eigenschappen die hierbij een belangrijke rol spelen. Op figuur 1 wordt heel schematisch weergegeven welke elementen dit zijn.

Volwassen planten komen onder gunstige omstandigheden tot bloei en vruchtzetting. Zaden van hoogstrandplanten kunnen verbreed worden via zee of via het strand. Afhankelijk van de windrichting en -sterkte kunnen zij daarbij op een zekere - maar vermoedelijk vrij beperkte - afstand van de moederplant geraken. De kieming van de zaden wordt beïnvloed door de voorgeschiedenis van de zaden (duur van transport, verblijf in zeewater, onder zand, temperatuur, ...) en de lokale terreinomstandigheden op de potentiële standplaats. Tenslotte zijn deze standplaatsomstandigheden ook bepalend voor de verdere ontwikkeling van de plant en het eventuele sluiten van de levenscyclus. Gezien het deels stochastische karakter van de hierboven aangehaalde processen is het bestuderen van de onderliggende mechanismen vaak niet eenvoudig en veelal ook niet relevant. In een eerste benadering wordt het hele systeem dan ook als een black-box gezien met de verspreiding van de soorten als output. De populaties van de belangrijkste (maar niet té algemene) hoogstrandsoorten worden met behulp van een hand-GPS in kaart gebracht. De kolonisatie van of extinctie op al dan niet gesuppleerde stranden kan dan afgeleid worden uit opeenvolgende karteringen.

Een tweede benadering omvat kiemingsexperimenten met vijf soorten die een verschillend verspreidingspatroon vertonen, wat wijst op verschillen in standplaatsvoorkeur. Deze soorten zijn ook niet te zeldzaam om voor het experiment voldoende zaden te kunnen oogsten. De experimenten, aangevuld met literatuurgegevens, moeten ons toelaten om dieper in te gaan op de mechanismen die bij de populatiedynamiek betrokken zijn.

2. Methodiek

2.1 DETAILKARTERING VAN AANDACHTSSOORTEN

In 1999 werd op het INBO een project opgestart met als doel de verspreiding van een selectie van aandachtssorten in het gehele kustgebied gedetailleerd in kaart te brengen. De aandachtssorten zijn zeldzaam aan de kust, wat enerzijds een gedetailleerde kartering haalbaar maakt maar wat er anderzijds doorgaans ook op wijst dat zij een vrij specifieke ecologische voorkeur hebben en daarmee indicatief zijn voor een bepaald (zeldzaam) standplaatstype. Soorten die in de rest van Vlaanderen algemeen zijn maar zeldzaam aan de kust worden doorgaans niet opgenomen, tenzij zij aan de kust wel een hoge indicatieve waarde hebben (zoals bv. een aantal zuurminnende soorten).

De detailkartering maakt het mogelijk om de botanische waarden van de natuurgebieden aan de kust in beeld te brengen en te kwantificeren. Op langere termijn kunnen er ook veranderingen mee gedetecteerd worden, onder meer onder invloed van het gevoerde beheer. Voor meer informatie omtrent dit project verwijzen we naar

http://www.inbo.be/content/page.asp?pid=GEB_KUS_detailkartering.

De lijst met aandachtssorten omvat ook de meeste kenmerkende planten van het hoogstrand. Enkel zeeraket, loogkruid en biestarwegras zijn niet opgenomen omdat zij te algemeen zijn om gedetailleerd in kaart gebracht te worden voor de gehele kust (cf. (Speybroeck et al. 2005)). In het kader van het huidige project werd een inventarisatie uitgevoerd van het volledige hoogstrand (september 2006). Met behulp van een hand-GPS (Garmin-foretrex201) worden de coördinaten van de standplaats van de aandachtssorten vastgelegd terwijl de soort en de abundantieklasse worden genoteerd. De punten worden vervolgens ingevoerd in een geodatabank. Voor de verwerking van de gegevens worden de punten of vlakjes (grote populaties worden als vlakken gekarteerd) bekeken binnen een raster van 50x50m². Via een GIS-overlay worden de verschillende gegevenslagen (punten en vlakken) verrasterd in hetzelfde 50m-raster (dat een verfijning vormt van de IFBL-kilometerhokken). Hierdoor wordt de invloed van de geografische fout op een individuele puntmeting beperkt.



2.2 KIEMINGSEXPERIMENT

Kiemingsexperimenten werden uitgevoerd in het serrecomplex van MDK in Wenduine, beheerd door het VLIZ. Vijf soorten werden hiervoor geselecteerd: zeeraket (*Cakile maritima*), (stekend) loogkruid (*Salsola kali* (subsp. *kali*)), strandbiet (*Beta vulgaris* subsp. *maritima*), strandmelde (*Atriplex littoralis*) en biestarwegras (*Elymus farctus* subsp. *boreoatlanticus*). Aanvankelijk werden zaden of vruchten in het terrein ingezameld maar toen bleek dat het voor een aantal soorten moeilijk ging worden om voldoende zaden te bekomen, werden er voor drie soorten (loogkruid, strandmelde en zeeraket) zaden aangeschaft bij het gespecialiseerd bedrijf Herbiseed (New Farm, Mire Lane, West End, Twyford, RG10 0NJ, England).

Het 'basissubstraat' voor de kiemprouven bestaat uit rivierzand (0/2 van Cobo-garden, gekocht bij HUBO), gemengd met een beperkte hoeveelheid teelaarde (DCM, AVEVE). De gebruikte verhouding is ca. 4,5 l teelaarde op 50 kg zand (2 bloempotten op een volledige zak zand). Hierdoor wordt een zekere voedselvoorziening gegarandeerd, wat voornamelijk van belang is voor het bedekkingsexperiment.

De zaden werden bij de meeste behandelingen uitgezaaid in bakken van 40 x 40 cm² en standaard met ca. 0,5 cm substraat bedekt. Bij het zandbedekkingsexperiment werden diepe potten gebruikt. De zaden werden standaard ook generaliseerd (zie hieronder). De proefopzet werd onderworpen aan een kunstmatig lichtregime met 16 uur (kunst)licht en 8 uur duisternis (blote hemel). Verwarming van de serre gebeurt vooral via de lampen. Er werd geen temperatuur geregistreerd.

Alvorens kiemingsexperimenten worden opgezet, is het wenselijk om een inschatting te kunnen maken van de kiemingspercentages onder ideale omstandigheden. Hiervoor werden per soort ca. 50 zaden te kiemen gelegd in het basissubstraat. Uit de resultaten leiden we een optimaal aantal zaden per soort af. Hieruit bleek 50 zaden een voldoende groot aantal.

De proef werd opgestart op 9 januari en regelmatig opgevolgd tot en met 7 juni 2007.

De eigenlijke proef bestaat drie typen behandeling:

1) Vernalisatie ('stratification')

Hierbij wordt het effect van een koudebehandeling op de kieming nagegaan. Deze behandeling bootst een winterregime na en wil het verschil tussen verse en één jaar oude zaden nagaan. Per behandeling (mét en zonder vernalisatie) worden 5 x 50 zaden te kiemen gelegd. De vernalisatie gebeurt door de zaden gedurende 6 weken te bewaren op een temperatuur van 2 à 3°C. Totaal aantal benodigde zaden per soort = $2 \times 5 \times 50 = 500$

NV : niet gevernaliseerd

VE : gevernaliseerd

2) Zoutwaterbehandeling

Bij dit experiment wordt het effect van zeewater op de kieming nagegaan als nabootsing van de omstandigheden bij thalassochore verbrediging. Het experiment bestaat uit drie behandelingen: korte zoutwaterbehandeling, langdurige zoutwaterbehandeling en geen behandeling (referentie). Per behandeling worden 5x50 zaden te kiemen gelegd. De behandelde zaden worden respectievelijk een week (korte zoutwaterbehandeling) en een maand (langdurige zoutwaterbehandeling) in zeewater gelegd. De behandeling gebeurde buiten in de winter (december 2006-januari 2007). De twee lengtes van behandelingsduur vertegenwoordigen verschillende potentiële afstanden van thalassochore verbrediging.

Bij een aantal soorten valt er na de behandeling een duidelijke opsplitsing te maken tussen drijvende en gezonken zaden. Bij deze soorten werden de fracties afzonderlijk ingezameld en te kiemen gelegd. Dit resulteerde in 2 extra behandelingen.

Totaal aantal benodigde zaden per soort = $2 \times 5 \times 50 = 500$ (+ blanco=**VE**) tot maximaal $4 \times 5 \times 50 (=1000)$

ZKD : korte zoutwaterbehandeling – drijvende zaden

ZLD : lange zoutwaterbehandeling – drijvende zaden

ZKZ : korte zoutwaterbehandeling – zinkende zaden

ZLZ : lange zoutwaterbehandeling – zinkende zaden

3) Bedekking met zand

De kiemkracht van de zaden wordt nagegaan bij verschillende diktes van zandbedekking. Deze bedekking gebeurt zowel in natuurlijke omstandigheden als bij supplementie. Hiervoor wordt zand gebruikt met een gemiddelde strandzandtextuur. Bij de basisbehandeling worden de zaden in een 3 cm dikke laag van het basissubstraat gedrukt terwijl hier bij de volgende behandeling één of meerdere lagen zand met een dikte van 3 cm worden aangebracht (B3 - B6 - ... - B15). In totaal worden 6 behandelingen voorzien met respectievelijk 0 – 3 – 6 – 9 – 12 – 15 cm zandbedekking.

Totaal aantal benodigde zaden per soort = $6 \times 5 \times 50 = 1500$

B0 : zaden oppervlakkig in het basissubstraat gedrukt

B3 : bedekt met 3 cm zand

B6 : bedekt met 3 cm zand

... (tot **B15**)



2.3 ZEEWATER-DRIJFEXPERIMENT

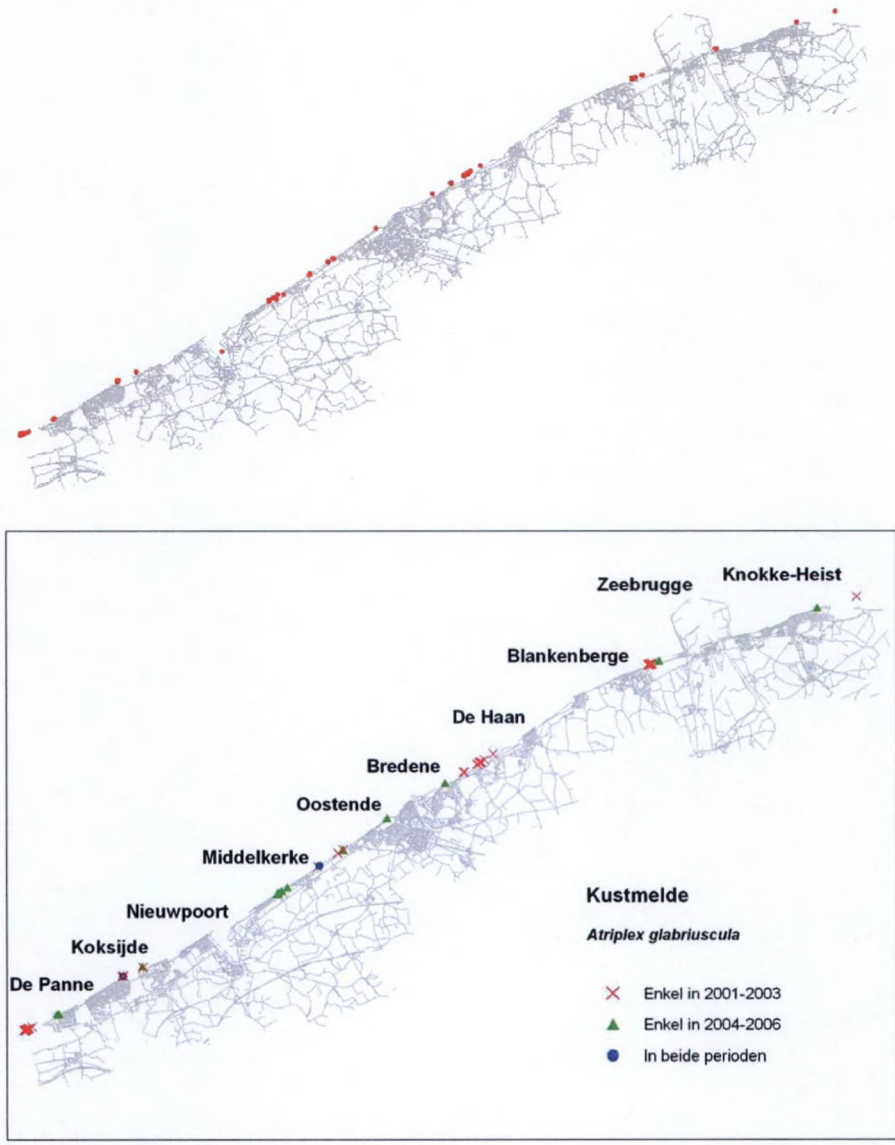
Naar aanleiding van de zeewaterbehandeling werd geopteerd om een extra experimentje op te zetten om de drijfkracht van de zaden te kwantificeren. Hiervoor werden 5x50 zaden in zeewater gelegd en werd de fractie drijvende zaden (aanvankelijk) dagelijks opgevolgd. De proefopzet gebeurde in het labo van het INBO waarbij de temperatuur van het zeewater (gemeten op 27 maart 2007) 20,4°C bedroeg.



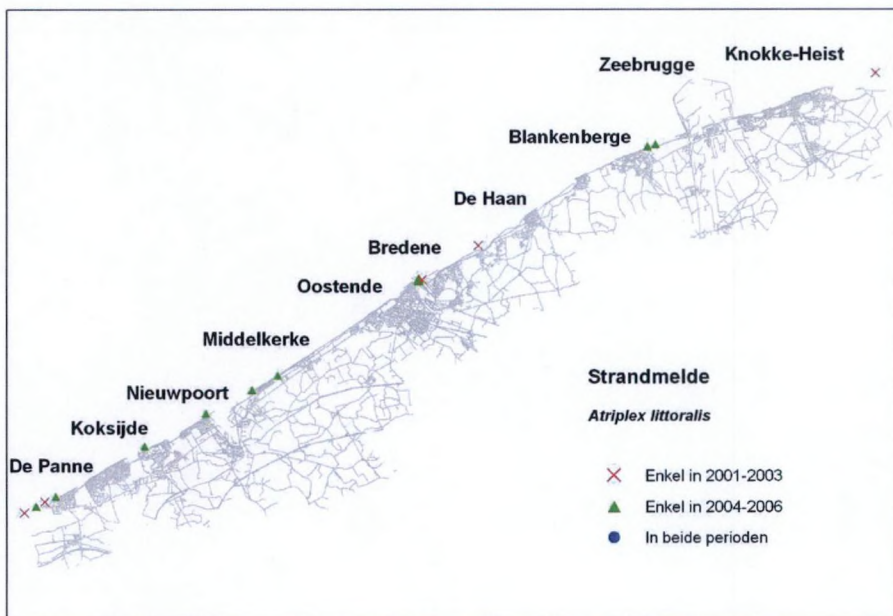
3. Resultaten

3.1 DETAILKARTERING

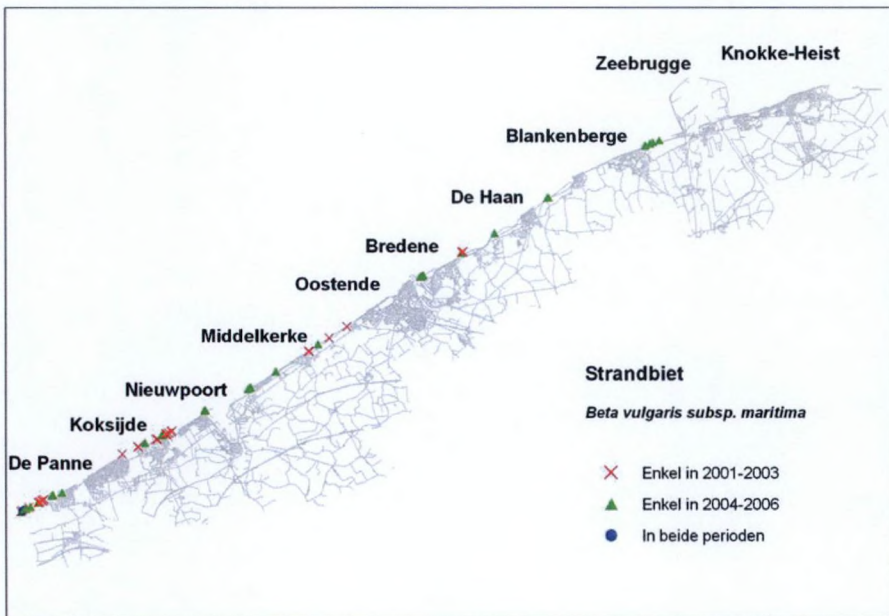
Figuur 2.a. Verspreiding van **kustmelde** (2000-2006)
 b. veranderingen tussen 2001-2003 en 2004-2006 voor de in beide perioden gekarteerde gebieden



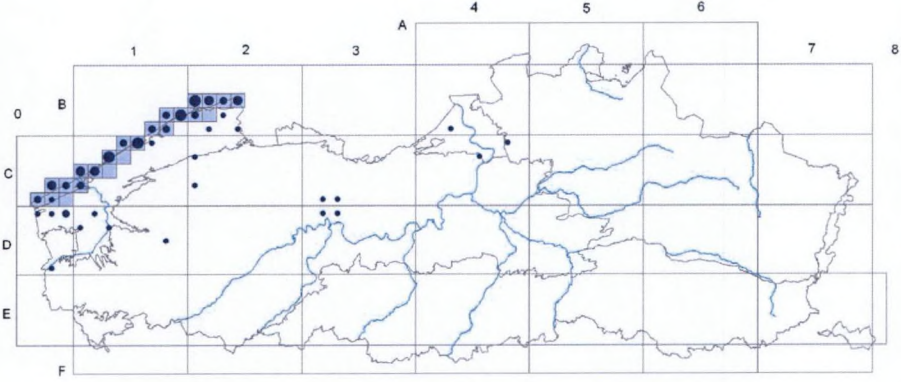
Figuur 3.a. Verspreiding van **strandmelde** (2000-2006)
 b. veranderingen tussen 2001-2003 en 2004-2006 voor de in beide perioden gekarteerde gebieden



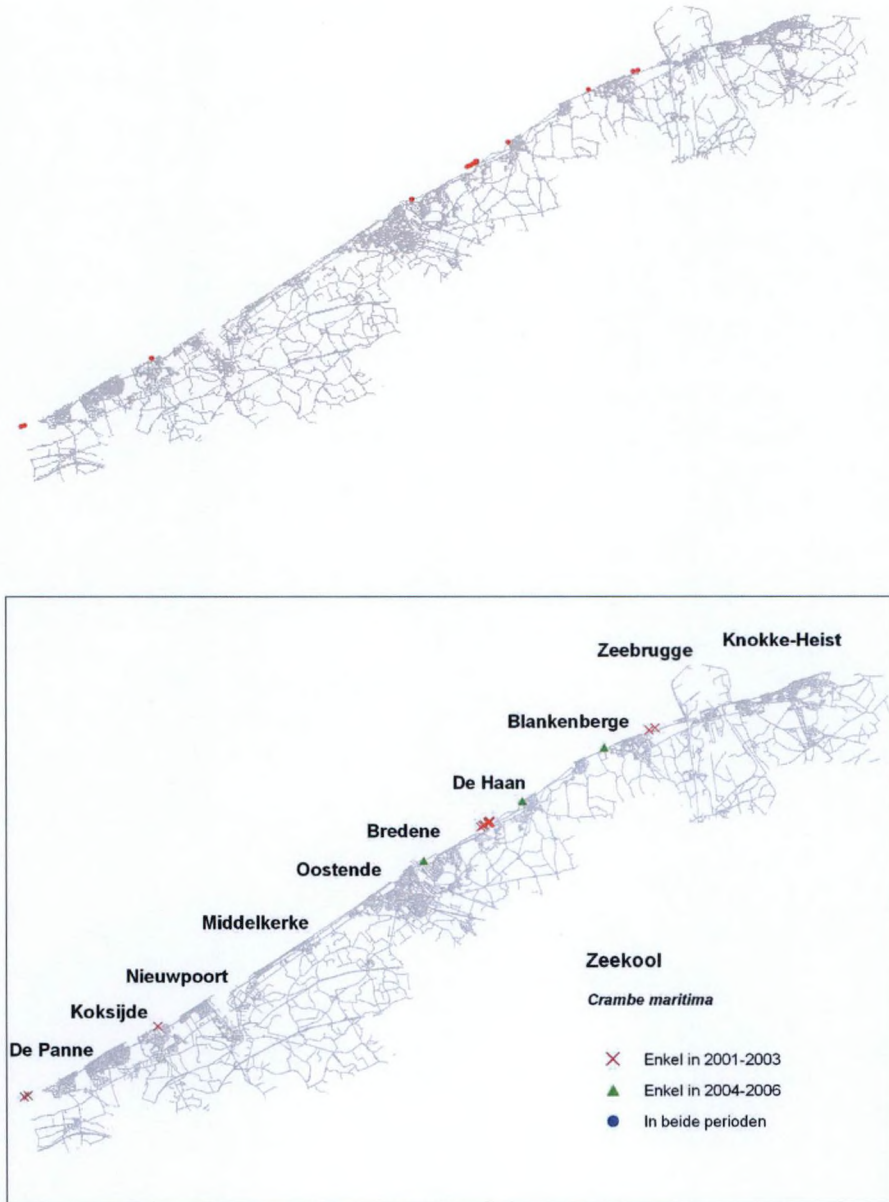
Figuur 4.a. Verspreiding van **strandbiet** (2000-2006)
 b. veranderingen tussen 2001-2003 en 2004-2006 voor de in beide perioden gekarteerde gebieden



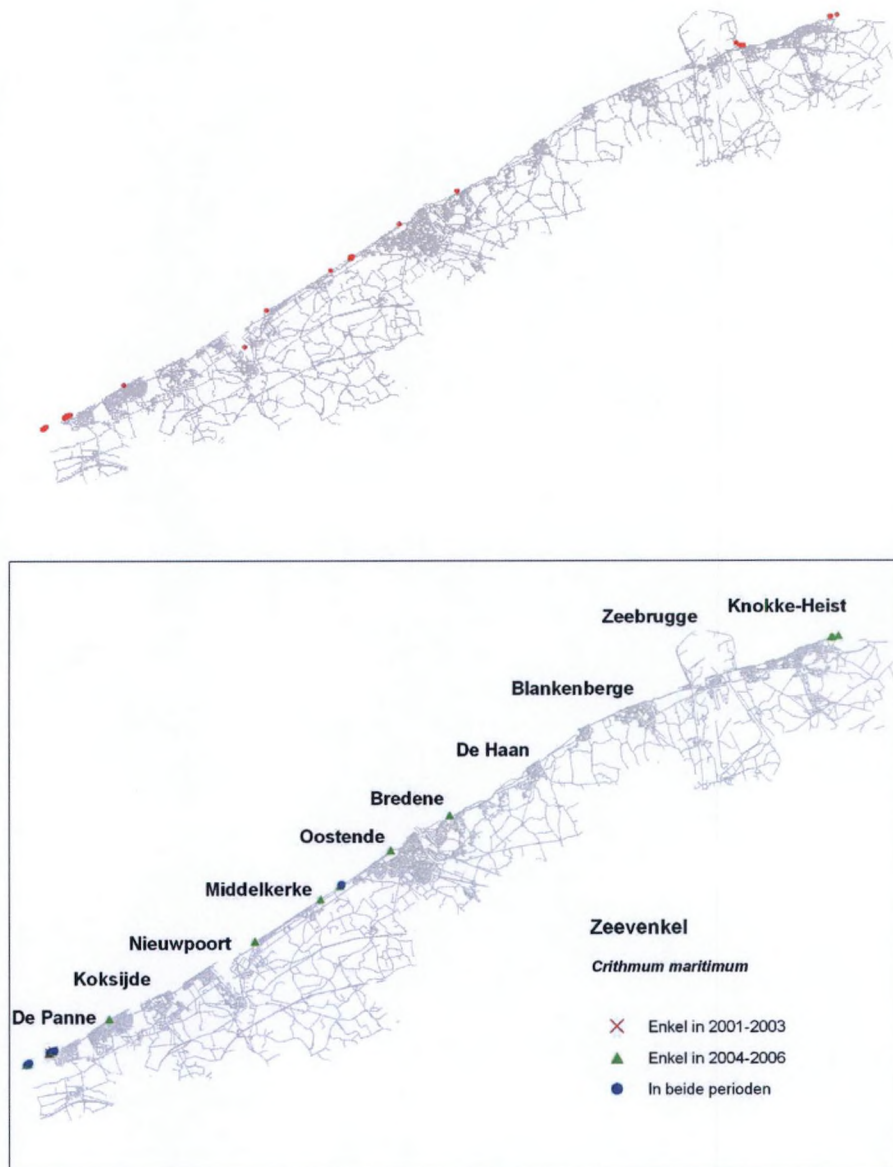
Figuur 5.a. Verspreiding van **strandmelde** in Vlaanderen (Van Landuyt et al. 2006)
b. Verspreiding van **strandmelde** aan de kust in 2004 (Speybrouck et al. 2005)



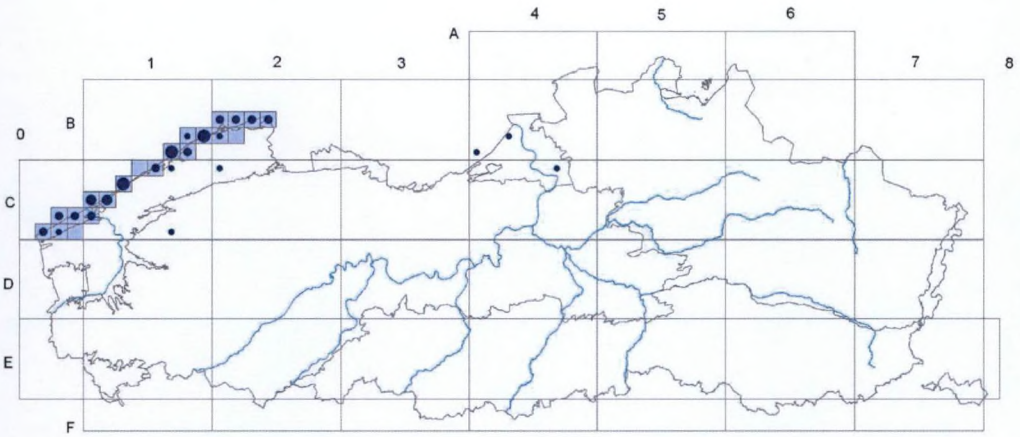
Figuur 6.a. Verspreiding van **zeekool** (2000-2006)
 b. veranderingen tussen 2001-2003 en 2004-2006 voor de in beide perioden gekarteerde gebieden



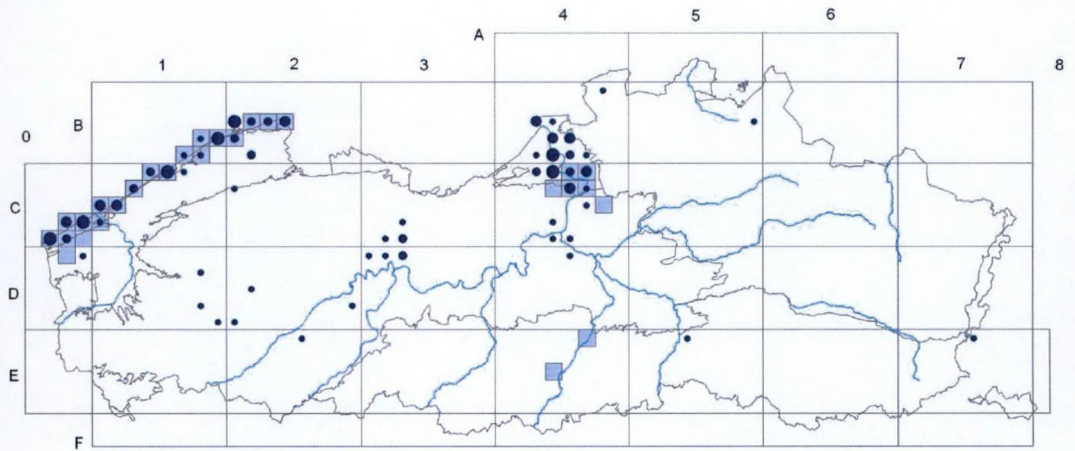
Figuur 7.a. Verspreiding van zeevenkel (2000-2006)
 b. veranderingen tussen 2001-2003 en 2004-2006 voor de in beide perioden gekarteerde gebieden



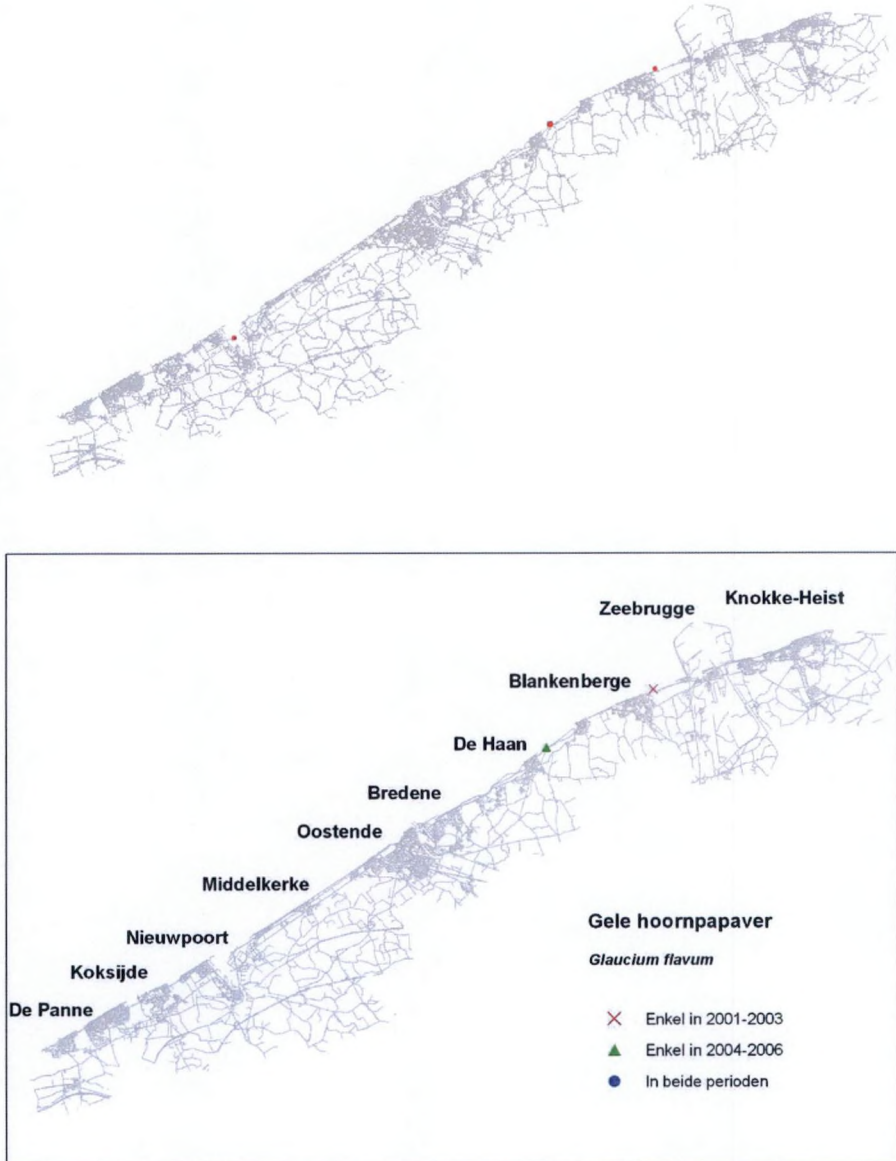
Figuur 8. Verspreiding van **biestarwegras** in Vlaanderen (Van Landuyt et al. 2006)



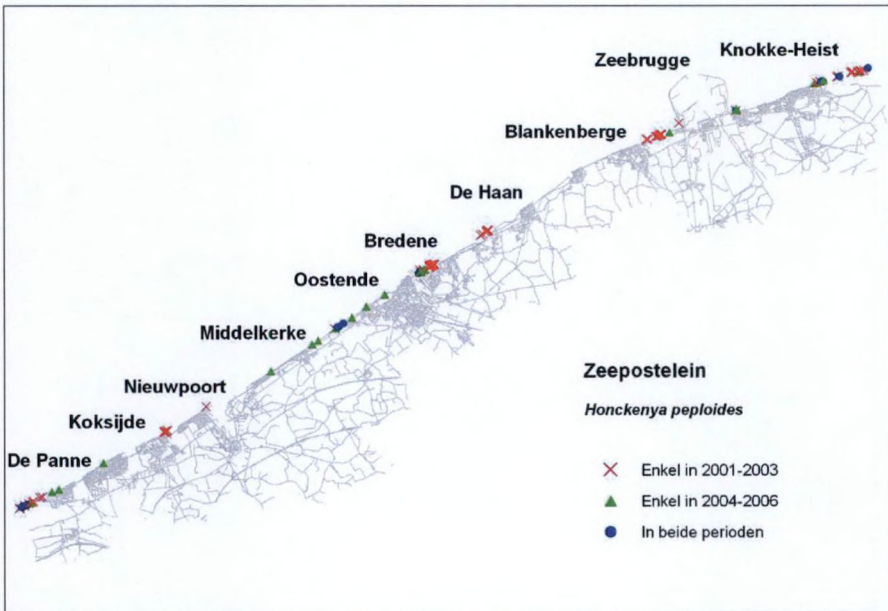
Figuur 9. Verspreiding van **loogkruid** in Vlaanderen (Van Landuyt et al. 2006)



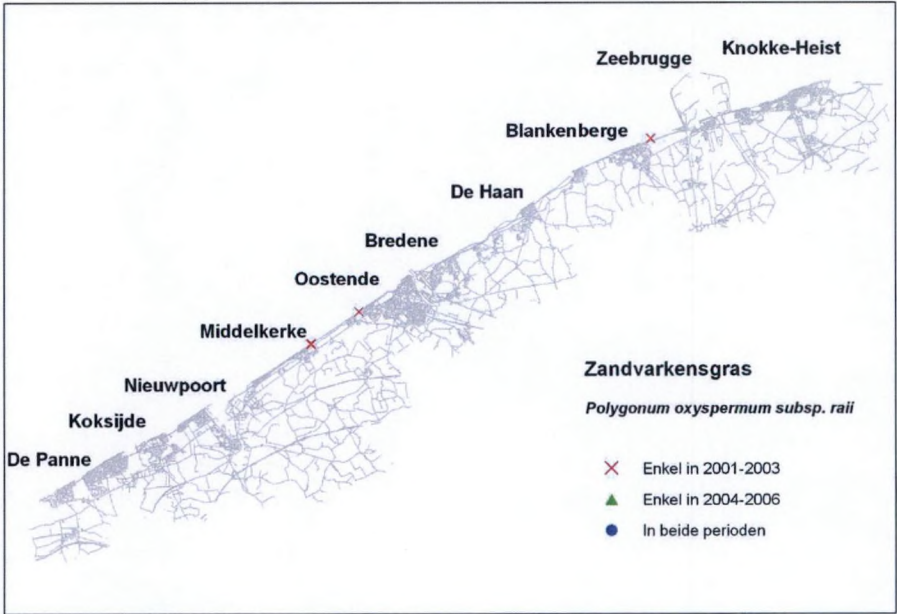
Figuur 10 a. Verspreiding van gele hoornpapaver (2000-2006)
 b. veranderingen tussen 2001-2003 en 2004-2006 voor de in beide perioden gekarteerde gebieden



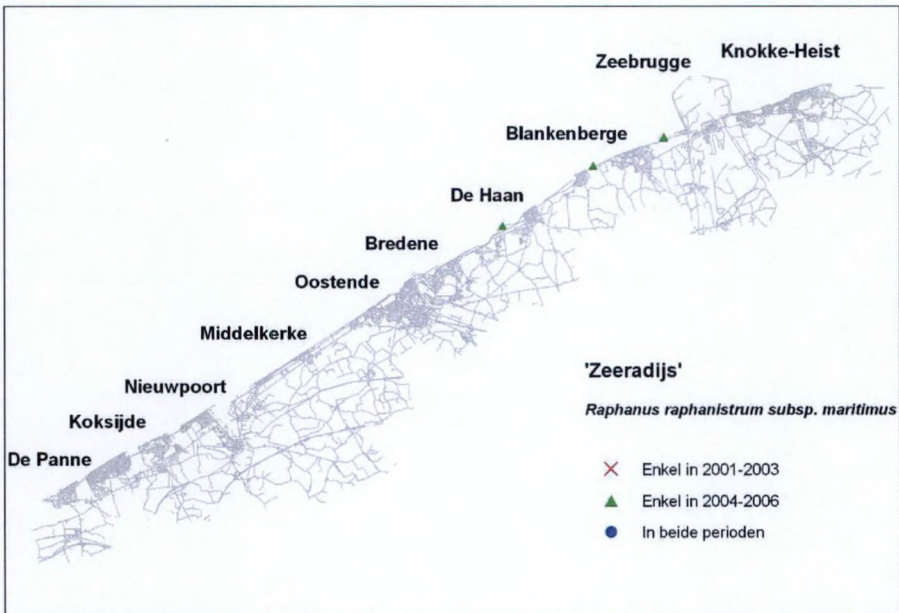
Figuur 11 a. Verspreiding van **zeepostelein** (2000-2006)
 b. veranderingen tussen 2001-2003 en 2004-2006 voor de in beide perioden gekarteerde gebieden



Figuur 12.a. Verspreiding van **zandvarkensgras** (2000-2006)
b. veranderingen tussen 2001-2003 en 2004-2006 voor de in beide perioden gekarteerde gebieden



Figuur 13.a. Verspreiding van 'zeeradijs' (2000-2006)
 b. veranderingen tussen 2001-2003 en 2004-2006 voor de in beide perioden gekarteerde gebieden



De verschillende karteerrondes bestrijken niet helemaal hetzelfde gebied. De kaartjes met de verandering omvatten enkel de in beide perioden gekarteerde zones waardoor zij soms minder informatie bevatten dan de totale verspreidingskaarten. Tabel 1 geeft een goede indicatie van de zeldzaamheid van elke soort aan de hand van het totaal aantal 50x50 m² rastercellen waarbinnen de soorten in de loop van het detailkarteringsproject aan de kust reeds werden gevonden.

Tabel 1. Overzicht van het totaal antal 50x50 m² hokken per soort (periode 2000-2006).

Soort	Aantal hokken
Gele hoornpapaver	4
Kustmelde	61
Strandbiet	115
Strandmelde	105
Zandvarkensgras	6
Zeekool	17
Zeepostelein	173
'Zeeradijs'	4
Zeevenkel	30

Strandmelde (*Atriplex littoralis*) komt verspreid over de kust voor met duidelijke zwaartepunten ter hoogte van de IJzermonding, de Baai van Heist en het Zwin. In deze gebieden komen goed ontwikkelde vloedmerken voor op de hoge schorre, standplaatsen waar de soort het best gedijt (in tegenstelling tot wat de Nederlandse naam laat vermoeden). Langsheen het hoogstrand buiten deze gebieden is de soort zeldzaam en de groeiplaatsen blijken bovendien sterk efemer.

De groeiplaatsen van **kustmelde** (*Atriplex glabriuscula*) bevinden zich wel voornamelijk op het hoogstrand. Maar ook bij deze soort blijken zij weinig standvastig. Slechts binnen twee 50x50m² hokken werd de soort in beide beschouwde perioden teruggevonden. Op de groeiplaatsen in De Panne, De Haan en Blankenberge waar zich in 2003 belangrijke deelpopulaties van de soort bevonden, zijn in 2006 geen of zeer weinig (Blankenberge) planten meer waargenomen. Op andere plaatsen werd nieuwe vestiging van de soort vastgesteld. Rappé (1984) vermeldt dat de soort (nog) niet met zekerheid gevonden is aan de Belgische kust. Vermoedelijk heeft ook de niet evidente determinatie hiermee te maken.

Gelobde melde (*Atriplex laciniata*) werd tijdens de recente strandinventarisaties niet waargenomen. De soort werd in het verleden verschillende keren gevonden (ca. 15 km²-hokken, zie ook (Rappé 1984) maar heeft vermoedelijk geen vaste populatie aan onze kust.

Strandbiet (*Beta vulgaris* subsp. *maritima*) komt op verschillende plaatsen aan onze kust voor maar de verspreiding vertoont een duidelijk zwaartepunt in de IJzermonding. In het algemeen verkiest de soort meer stabiele groeiplaatsen dan overige hoogstrandsoorten zoals kustmelde of stekend loogkruid. De soort is meerjarig en heeft dus nood aan een iets stabielere omgeving om de volledige levenscyclus te kunnen voltrekken. Ook worden strandbieten geregeld in kustmatige milieus aangetroffen zoals in voegen van zeeverende dijken. Niettemin vertonen ook de groeiplaatsen van deze soort relatief weinig stabiliteit. Ook in de IJzermonding blijkt de soort grote populatieschommelingen te vertonen.

Zeepostelein (*Honckenia peploides*) heeft een vrij grote populatie aan onze kust maar is in relatief geringe mate aan het eigenlijke hoogstrand gebonden. De soort wordt vaak aangetroffen in spleten en voegen van zeeverende dijken of tussen straatstenen nabij de zee. In de Baai van Heist groeit een belangrijke deelpopulatie op de gestabiliseerde embryonale duintjes. Gezien de soort overblijvend is, werd zij in een relatief hoog aantal 50x50m² hokken in beide perioden teruggevonden.

Zeevenkel (*Crithmum maritimum*) is in opmars aan onze kust. De eerste gedocumenteerde vondst dateert van 1985 (Rappé 1989). Het exemplaar groeide in een ruderaal voorduin in Raversijde. Sindsdien heeft de soort zich gestaag uitgebreid en actueel zijn meer dan tien groeiplaatsen bekend. De recente veranderingen wijzen op stabiele vestigingen of recente nieuwkomers. (Malloch and Okusanya 1979)(1979) beschouwen de soort als exclusief voor maritieme kliffen, althans in het Verenigd Koninkrijk. De soort wordt bijvoorbeeld in Noord-Frankrijk ook op keienstranden gevonden

en, zoals aan onze kust, ook in voorduinen of embryonale duintjes (De Baai van Heist). Het hoogstrand is duidelijk een marginale standplaats voor deze soort.

Zeekool (*Crambe maritima*) is eveneens een recente verschijning aan de Vlaamse kust. De eerste melding dateert van 1974 (Rappé and Goetghebeur 1975). Het betrof een exemplaar gevonden in het Oostendse havengebied. Zeekool is een overblijvende soort die enigszins gestabiliseerde milieus prefereert. Het is een soort die in een range van kusthabitats voorkomt; van kliffen over keienstranden tot embryonale duinen of voorduinen (Scott and Randall 1976). Aan onze kust gedraagt de soort zich eerder als een voorduinplant dan een strandplant.

Zeekool komt (van nature) enkel voor langsheen de Noordwest-Europese kusten. In Noord-Spanje, België en Nederland komen enkele geïsoleerde populaties voor. De belangrijkste populaties bevinden zich langsheen de kusten van Noord-Frankrijk (ten noorden van Bretagne), de Britse eilanden en rond de Baltische zee (Van Landuyt et al. 2006).

De veranderingen wijzen op een recente afname van de soort. Vermoedelijk ligt een slordige afbakening van de gekarteerde gebieden aan de oorzaak van het schijnbaar verdwijnen van de populatie in De Haan. De soort komt er effectief nog voor maar wel een eindje verwijderd van het eigenlijke hoogstrand

Zandvarkensgras (*Polygonum oxyspermum* subsp. *raii*) is een strandsoort met een heel beperkt aantal groeiplaatsen aan onze kust. De meeste daarvan zijn van tijdelijke aard. Tussen Middelkerke en Oostende bevindt zich een vrij standvastige groeiplaats in een soort permanent pioniermilieu op de dijk. Bij de strandinventarisatie van 2006 zijn dergelijke milieus niet bezocht waardoor uit de kaarten verkeerdelijk zou kunnen afgeleid worden dat de soort aan onze kust volledig verdwenen is.

Gele hoornpapaver (*Glaucium flavum*) is een soort van klifkusten en keienstranden ('shingle beaches') die in Vlaanderen slechts sporadisch wordt waargenomen.

Recent werden op het hoogstrand van De Haan en Blankenberge een aantal planten waargenomen die vermoedelijk tot het taxon *Raphanus raphanistrum* subsp. *maritimus* ('zeeradijs') kunnen gerekend worden. Nadere determinatie, o.m. op basis van de morfologie van de rozetbladeren moet dit eventueel bevestigen.

Zeeraket, biestawegras en (stekend) **loogkruid** werden niet opgenomen in de detailkartering. Van zeeraket is wel een detailkartering gebeurd in het kader van het BEST-project (Speybroeck et al. 2005). Deze soorten kunnen echter als algemeen bestempeld worden op de strandstroken waarop vloedmerken worden afgezet en waar geen te hoge recreatiedruk aanwezig is.

3.2 EXPERIMENTEN

1) Algemeen

Tabel 2 geeft een overzicht van de aantallen gebruikte en gekiemde zaden in de kiemingsexperimenten. De drie soorten waarvan zaden aangekocht werden bij Herbiseed bleken amper tot kieming te komen, onafhankelijk van het type experiment. De resultaten zijn voor deze soorten dan ook niet geschikt voor verdere interpretatie.

Tabel 2. Overzicht van de aantallen gebruikte en gekiemde zaden per soort.

	Strandmelde	Strandbiet	Zeeraket	Biestawegras	Loogkruid
Aantal behandelingen	12	9	10	10	12
Totaal aantal zaden	3000	2250	2500	2500	3000
Totaal aantal gekiemde zaden	1	1142	19	1651	16
Totaal % gekiemde zaden	0.03	50.76	0.76	66.04	0.53
Max. kiemings % per herhaling	2	100	6	100	6

De voorbereidende kiemproof werd uitgevoerd met op het strand verzamelde zaden en deze resultaten mochten blijkbaar niet geëxtrapoleerd worden. Het blijft onduidelijk wat aan de oorzaak ligt van deze beperkte kieming. Navraag bij Herbiseed over de voorbehandeling resulteerde in volgende gegevens. Zaden van zeeraket werd verzameld in het wild in 2005, die van loogkruid en strandmelde zijn afkomstig uit eigen kweek in 2006. De zaden worden volgens een standaard procedure behandeld: trage droging tot 8 – 15 % vocht alvorens te stockeren bij 4°C.

2) Vernalisatie en zeewaterbehandeling

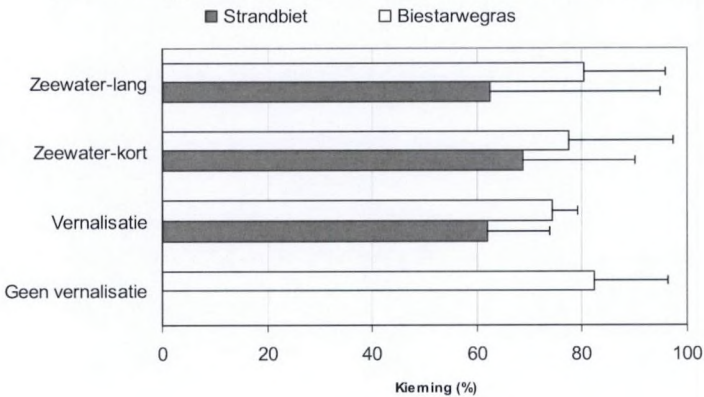
Door een tekort aan zaden was er geen referentie (niet-gevernaliseerd) voor strandbiet.

Binnen de soorten is geen enkel verschil in behandeling significant (t-toets, $p > 0,05$). Enkel bij biestarwegras lijkt vernalisatie een vermindering van de kiemkracht te bewerkstelligen maar ook dit verschil is (nipt) niet significant ($p = 0,078$). In het terrein treedt reeds massale kieming op van biestarwegras in de herfst wat het gebrek aan vernalisatiebehoefte bevestigt.

De kieming van zowel strandbiet als biestarwegras blijkt dus geen hinder te ondervinden van een zeewaterbehandeling van minstens 1 maand.

Tussen de soorten is er wel een significant verschil ($p < 0,05$) in kiemkracht over alle behandelingen (zie hieronder).

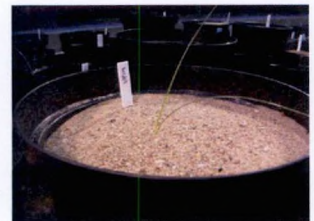
Figuur 14 Kiemingspercentages van strandbiet en biestarwegras na vernalisatie en zeewaterbehandeling.



3) Zandbedekking

De kieming na zandbedekking vertoont een verschillend patroon bij biestarwegras en strandbiet (figuur 15). Over het algemeen liggen de kiemingspercentages bij biestarwegras hoger dan bij strandbiet met uitzondering van de bedekking met 3 cm zand. Een heel beperkte bedekking met zand blijkt dus sterk bevorderlijk voor de kieming van strandbiet (maar op zich ook voor biestarwegras). Dit plaatst de resultaten voor strandbiet van de vernalisatie- en zeewaterexperimenten in een ander daglicht. Daar zijn de zaden oppervlakkig in het substraat gedrukt en niet bedekt. Bij biestarwegras lijken deze omstandigheden weinig verschil in kieming te veroorzaken in vergelijking met de 3cm zandbedekking. Bij strandbiet zijn de verschillen al significant. Plaatsing van de zaden op het substraat blijkt voor beide soorten te resulteren in een duidelijke afname van de kieming. Voor strandbiet is dit een halvering.

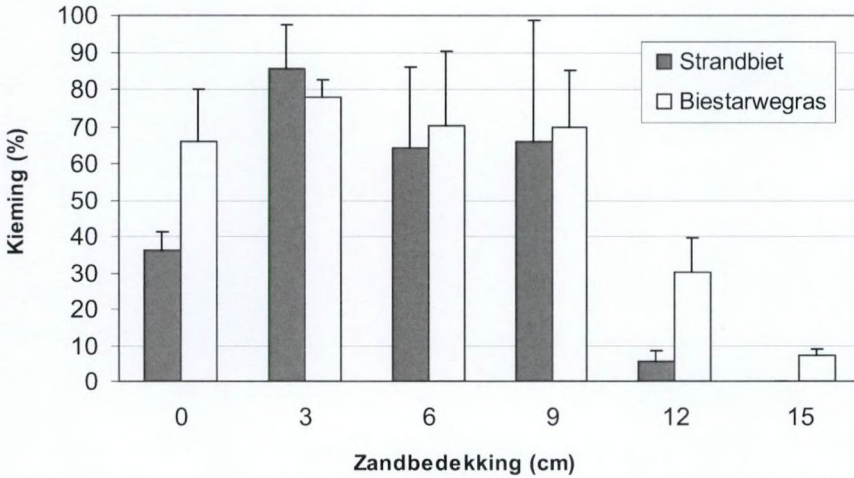
Onder optimale omstandigheden (lichte zandbedekking) blijken beide soorten dus een zeer goede kieming te vertonen van ca. 80%. Zandbedekking tot 9 cm veroorzaakt een beperkte reductie van de kieming van ca. 10% voor biestarwegras en ca. 20% voor strandbiet. Voor deze laatste soort blijkt er rond 10 cm bedekking een drempel te zijn overschreden. Bij 12 cm bedekking kiemt nog ca. 5% van de zaden en bij 15 cm bedekking werden geen kiemplanten meer waargenomen. Deze drempel ligt duidelijk hoger



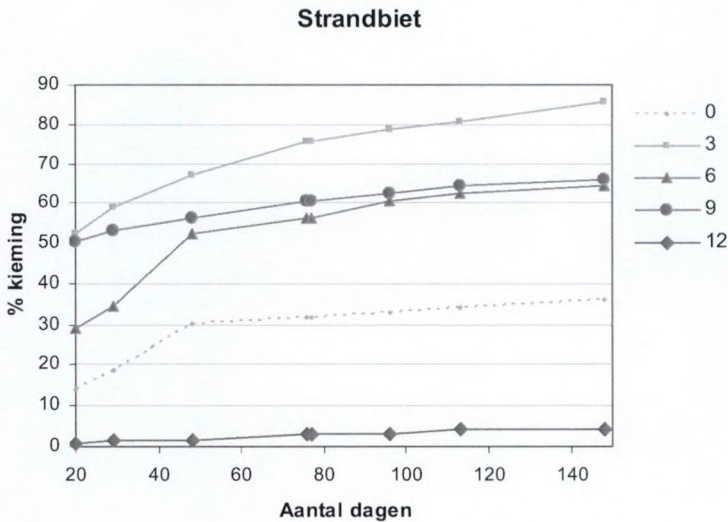
en is minder scherp bij biestarwegras. Bij deze soort werd nog ca. 7% kieming vastgesteld bij 15 cm zandbedekking.

Uit figuren 16 en 17 blijkt dat de kieming van biestarwegras en strandbiet er een andere timing op na houden. Biestarwegras komt duidelijk trager op gang en blijkt de maximale kiemingspercentages nog niet te hebben bereikt. Bij strandbiet kwam de kieming snel op gang en voor de meeste behandelingen vertoonde zij na ca. een maand al een plateau.

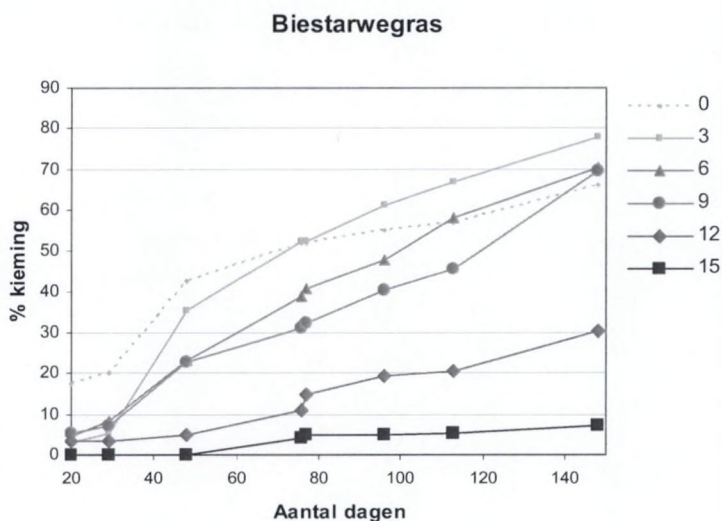
Figuur 15 Kiemingspercentages van strandbiet en biestarwegras bij verschillende diktes van zandbedekking.



Figuur 16 Verloop van de kieming van strandbiet bij verschillende diktes van zandbedekking.



Figuur 17 Verloop van de kieming van biestarwegras bij verschillende diktes van zandbedekking.

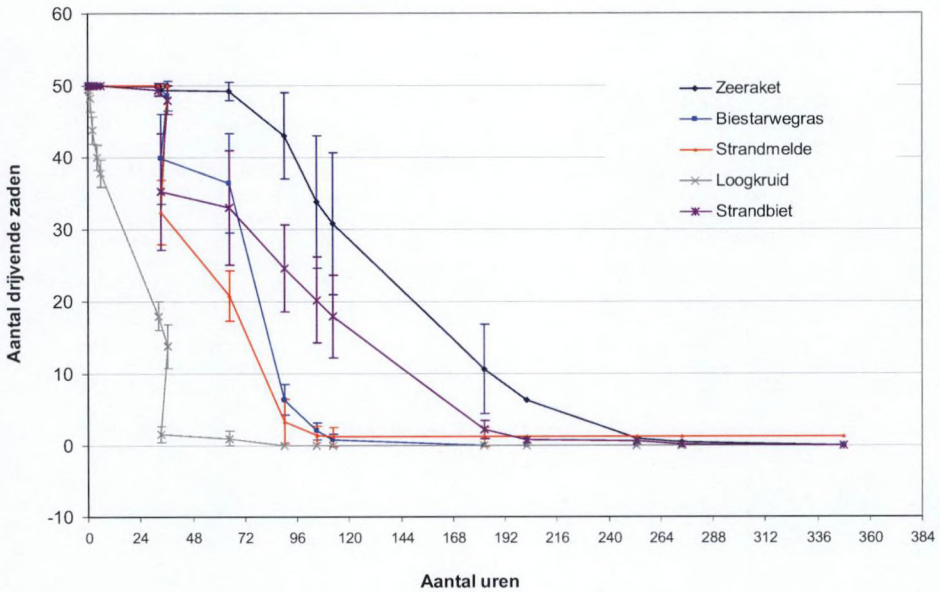


4) Drijfvermogen

De proef voor het bepalen van het drijfvermogen werd opgezet naar aanleiding van waarnemingen tijdens de zeewaterbehandeling. De zaden verbleven een maand in zeewater, in de buitenlucht in Gent bij een gemiddelde luchttemperatuur van 4.1°C (eind december, KMI station Semmerzake). Na deze periode blijven bijna alle zaden van zeeraket en strandbiet drijven (zie foto). Van biestarwegras waren alle zaden vrij snel gezonken en van strandmelde en loogkruid bleef een deel van de zaden drijven (ca. 30%). De resultaten van het gecontroleerd experiment zijn hiermee sterk in tegenspraak (figuur 18).



Figuur 18 Drijfvermogen in zeewater van zaden van 5 hoogstrandsorten.



Zeeraket en strandbiet blijven weliswaar relatief de beste drijvers maar gaan toch vrij snel zinken. Tussen dag 10 en 14 na de proefopzet waren alle zaden reeds gezonken. Strandmelde en biestarwegras vertonen ongeveer hetzelfde patroon. Na ongeveer anderhalve dag beginnen de zaden van beide soorten snel te zinken en op dag 5 zijn zowat alle zaden gezonken. Van strandmelde bleven in totaal 6 zaden hardnekkig drijven tot op het einde van het experiment (na 1 maand). Loogkruid is de snelste zinker. De soort begint er onmiddellijk aan en is na ruim 24 uur al bijna volledig gezonken.

Naast de temperatuur is ook de herkomst van de zaden een mogelijke oorzaak van de waargenomen verschillen tussen het experiment en de zeewaterbehandeling. De zaden van biestarwegras zijn bij het experiment in hun kafjes gelaten wat mogelijk het hogere drijfvermogen mee verklaart. Bij loogkruid en strandmelde zijn de aangekochte zaden gebruikt in het experiment en die zijn ontdaan van alle 'overbodige' vruchtdelen. Mogelijks verklaart dit de geringere drijfkracht. De watertemperatuur lijkt het enige wezenlijke verschil tussen de twee behandelingen bij strandbiet en zeeraket. Het blijft echter onduidelijk op welke manier dit de drijfkracht kan bepalen.

4. Discussie

4.1 ECOLOGIE VAN DE HOOGSTRANDVEGETATIE

Als standplaats voor hogere planten vormt het hoogstrand een heel specifiek milieu, gekenmerkt door een hoge ruimtelijke en temporele heterogeniteit. Ruimtelijke heterogeniteit is voornamelijk geassocieerd met het voorkomen organisch materiaal dat wordt afgezet in vloedmerken. Dit snel ontbindend materiaal vormt de belangrijkste nutriënteninput in het systeem. De temporele variabiliteit wordt veroorzaakt door de dynamiek van zee en zand (Ignaciuk and Lee 1980). Aan deze specifieke en bijzonder dynamische omstandigheden zijn slecht weinig organismen aangepast. Dit geldt eveneens voor vaatplanten. Lee and Ignaciuk (1985) vatten het extreme milieu van het hoogstrand samen als een unieke combinatie van vier milieuomstandigheden: 1) (seizoensale variatie in) saliniteit; 2) mobiliteit van het substraat (met onder meer snelle zandaccumulatie); 3) potentiële droogte van het poreuze zand en 4) lage nutriëntengehaltes van moedermateriaal (strandzand) maar periodieke hoge nutriëntenbeschikbaarheid door de decompositie van organisch materiaal in het vloedmerk.

Vanuit een biogeografisch oogpunt vormt de nabijheid van de zee uiteraard een uitermate belangrijk gegeven. Naast de bron van saliniteit en dynamiek, speelt de zee ook een belangrijke rol in de klimaatregulatie en als vector voor zaaddispersie (zogenaamde thalassochorie).

Geen van deze stress- of storingsfactoren afzonderlijk is uniek is voor het hoogstrandmilieu maar wel de combinatie ervan. Dit leidde bij de hoogstrandsoorten tot de ontwikkeling van een specifiek 'plant functional type' (Garcia-Mora et al. 1999). De hoogstrandsoorten worden door Rozema et al. (1983) bestempeld als gespecialiseerde nitrofiële halofyten.

In dit tekstdeel gaan we dieper in op deze milieufactoren en andere elementen van belang voor de vaatplantengemeenschap van het hoogstrand.

1) Fytosociologie

Het kenmerkend vegetatietype van het hoogstrand, de Associatie van Loogkruid en Zeeraket (*Salsola-Cakiletum maritimae*), bestaat doorgaans uit een open en soortenarme begroeiing. Samen met de Strandmelde-associatie, die op beschutte plaatsen zoals de hoge schorre wordt aangetroffen, vormt de Associatie van Loogkruid en Zeeraket de Klasse der vloedmerkgemeenschappen. Een klasse vormt het hoogste hiërarchische niveau binnen de fytosociologische nomenclatuur, wat wijst op de specificiteit van het type. De klasse bevat ongeveer 10 'kensoorten' die nagenoeg niet in andere vegetatietypen worden aangetroffen. Zeker in verhouding tot de omvang van de klasse is dit een bijzonder hoog aantal. Eigenlijk kunnen in Vlaanderen maar drie taxa als typisch voor hoogstrandvegetaties worden beschouwd: zeeraket, stekend loogkruid en kustmelde. Zeeraket is in de strikte zin geen kensoort voor de Associatie van Loogkruid en Zeeraket omdat zij ook voorkomt in de Strandmelde-associatie. De soort heeft wel een duidelijk optimum op het hoogstrand. Verder kunnen volgens Schaminée et al (1998) ook strandbiet, zeekool en strandmelde, de overige klasse kentaxa, als karakteristieke soorten worden beschouwd. Gelobde melde, zandvarkensgras, gele hoornpapaver en *raphanistrum* subsp. *maritimus* ('zeeradijs') kunnen we in principe aan deze lijst toevoegen maar deze taxa zijn in Vlaanderen uiterst zeldzaam (zie bespreking van de verspreiding). De aanwezigheid van biestarwegras en zeepostelein tenslotte, delen de vloedmerkvegetaties met de Helm-klasse, meerbepaald met het Biestarwegras-verbond. Ook zeevenkel zou hier aan onze kust fytosociologisch vermoedelijk het best in thuishoren.

2) Klimaat

De flora van de kust omvat relatief meer warmteminnende soorten dan de flora van de rest van Vlaanderen. Ook de kenmerkende soorten van hoogstrand en voorduinen omvatten relatief veel warmteminnende, of beter koudegevoelige soorten ten opzichte van de breedtegraad. De temperende invloed van de zee op het mesoklimaat is hieraan uiteraard niet vreemd (Van Landuyt et al. 2004, Provoost 2004). Malloch and Okusanya (1979) tonen aan voor de Britse kusten dat het aantal vorstdagen aan de kust heel beperkt is ten opzichte van het binnenland. Als er al vorst optreedt is zij er doorgaans minder streng. Deze klimaatsbuffering is heel lokaal en vermindert reeds significant op een afstand van enkele honderden meters landinwaarts. Hierdoor kan het areaal van zuiderse of Atlantisch-Mediterrane plantensoorten zoals zeevenkel, zeewolfsmelk en blauwe zeedistel zich langsheen de kusten een flink stuk noordwaarts uitbreiden; een fenomeen dat ook bij heel wat andere organismen bekend is. Okusanya (1979c) stelt dat naast rechtstreekse mortaliteit van volwassen planten of zaailingen door koude, de rijping van de zaden een belangrijke beperking is voor het

noordelijk voorkomen van zuidelijke maritieme soorten. Deze factor is een weerspiegeling van de integratie van het aantal warme groeidagen en niet zozeer van de temperatuurextremen.

Bij zeeraket is een goede kieming mogelijk bij een temperatuur tussen 10 en 30°C. Bij 5°C treedt er reeds een sterke reductie op (Davy et al. 2006). De noordelijke verspreidingsgrens van zeeraket valt ongeveer samen met de 12°C isotherm van de zomertemperatuur (Juni-augustus) en is daarmee één van de minder koudegevoelige strandsoorten. Bij loogkruid valt deze grens ongeveer samen met de 14°C en bij zeevenkel met de 16°C isotherm (Kadereit et al. 2005), wat samenhangt met een sterk verminderd potentieel groeiseizoen.

3) Zout

De zoutstress aan de kust uit zich op verschillende manieren, afhankelijk van de ligging van het betreffende ecotootype. Op het hoogstrand is vooral de sterke temporele variatie van de saliniteit een heel specifieke milieufactor (Pakeman and Lee 1991a). De zone wordt slechts heel sporadisch door de zee overstroomd, voornamelijk tijdens de equinox-springtijden in de lente en de herfst maar dit wordt uiteraard sterk beïnvloed door stormen. Door de grove textuur van het strandzand wordt het zout snel uitgeloozd. Anderzijds vormt salt spray, via de met zout beladen wind, op het hoogstrand voor een nagenoeg permanente aanvoer van zout. Gegevens over de hoeveelheden zout door salt spray aangevoerd variëren zeer sterk volgens auteur. Rozema et al. (1983a) berekenden voor Schiermonnikoog via opgevangen neerslag een jaarlijkse input van 1460 kg NaCl/ha of gemiddeld 0.4 g/m².dag. Barbour (1978) komt tot spectaculair veel hogere hoeveelheden aan de Pacifische kust van Noord-Amerika, namelijk 10 tot maximaal 2000 g/m²/dag op basis van droge 'zout-vallen'. De gemeten zoutconcentraties op het hoogstrand (in Wales) bevinden zich in de range 10-100mM (Pakeman & Lee 1991a), terwijl de concentratie in zeewater 600mM bedraagt.

De soorten van het hoogstrand worden gekenmerkt door een tolerantie voor salt spray (Malloch et al. 1985, Okusanya 1979a, Rozema et al. 1982) terwijl niet halofyten snel schade ondervinden van zout. Rozema et al. (1983a) toonden een stijgende zouttolerantie aan bij respectievelijk kweek, biestarwegras en strandkweek. Dit onderzoek naar congenerische soorten geeft duidelijk aanwijzing voor evolutionaire adaptaties aan een zoute omgeving. De strandsoorten zijn vaak niet concurrentiekrachtig maar door hun tolerantie voor zoute omstandigheden zijn ze competitiever in hoogstrandmilieus. Dit fenomeen wordt door Okusanya (1979b) beschreven voor kustklifsoorten.

Lee and Ignaciuk (1985) stellen een lichte stimulatie van de groei vast (hoger drooggewicht van jonge planten) bij een beperkte zoutwaterbehandeling van kustmelde, gelobde melde, zeeraket en loogkruid. De zoutconcentratie bij optimale groei bedroeg 10-100mM, wat overeenkomt met de concentraties op het hoogstrand. Bij hogere waarden was er een sterke groeireductie en enkel zeeraket bleek nog een zekere groei te vertonen bij 600mM (zeewater). Rozema et al. (1982) daarentegen, stellen dat zeeraket tolerant is voor salt-spray en zeer kortstondige zeewaterinundatie maar dat de groei sterk wordt geremd als zeewater via de wortels wordt opgenomen (zie ook Pakeman & Lee 1991a).

Okusanya (1979b) stelde een gelijkaardige lichte groeistimulus vast bij zeevenkel (en andere halofyten) bij behandeling met verdund zeewater. Zeevenkel, die op kustkliffen sterk aan salt spray onderhevig is, kan blijkbaar nog goed groeien bij concentraties van 50% zeewater. De groei van referentiesoorten uit het binnenland daarentegen bleek sterk door zout verminderd.

Een hoge saliniteit blijkt voor veel soorten ook een daling van het kiemingspercentage te veroorzaken en een verlenging van de nodige tijd om tot kieming te komen. Onderzoeksresultaten zijn o.m. bekend voor zeeraket, kustmelde, gelobde melde, strandmelde, biestarwegras, zeekool, zeepostelein, loogkruid en zeevenkel (Woodell 1985, Ignaciuk and Lee 1980, Debez et al. 2004, Okusanya 1979a). Ungar (1978) stelt dat de kieming bij 65% van de maritieme soorten compleet verhindert wordt bij zoutconcentraties lager dan die van zeewater. Debez et al. (2004) bijvoorbeeld, stelden bij zeeraket een duidelijke reductie van de kieming vast in 200mM zout water; bij een concentratie van 300mM was er nagenoeg geen kieming meer. Bij de schorrensoort klein schorrenkruid (*Suaeda maritima*) kwamen nog ca. 20% van de zaden tot kieming in onverdund zeewater, wat wijst op een ecologisch verschil tussen de halofyten van frequent door zeewater overstroomde milieus en die in de saltspray-zone of op het hoogstrand (Ungar 1978).

Onder meer tijdens de hoge equinoxspringtijden komen de meeste zaden van hoogstrandsoorten in zout water terecht wat de kieming een tijdlang inhijbeert tot er voldoende uitloging is van het zout. Woodell (1985) stelde bij alle acht van de onderzochte hoogstrandsoorten vast dat het effect van een zoutwaterbehandeling (van ca. 20 dagen) op de kieming een behoorlijke reversibiliteit vertoont door nabehandeling van de zaden met gedistilleerd water. Maar deze eigenschap is niet beperkt tot de

klassieke halofyten. Ook duinsoorten zoals helm, zandzegge of gewoon duizenguldenkruid behielden na een zoutwaterbehandeling van de zaden nog goed hun kiemkracht.

Bij kustmelde en gelobde melde is de inhibitie van de kieming bij zoutwaterbehandeling vermoedelijk louter te wijten aan een osmotisch effect, wat ook bij veel andere kustsoorten wordt verondersteld (Ignaciuk & Lee 1980). Bij loogkruid vonden deze auteurs echter een lichte reductie en bij zeeraket een vrij sterke reductie van de kiemkracht (nog 46% kieming na 30 dagen zeewaterbehandeling). Dit wijst op een mogelijks blijvend toxisch effect van Na⁺ en Cl⁻ ionen. Deze resultaten staan in contrast met die van Debez et al. (2004) die stellen dat de inhibitie van de kieming door zeewater bij zeeraket volledig reversibel is na spoelen met zoet water. De proefopzet bij deze auteurs duurde echter slechts 9 dagen wat vermoedelijk de uiteenlopende resultaten verklaart.

Anderzijds blijkt bijvoorbeeld bij loogkruid dat een beperkte zoutbehandeling de kieming stimuleert, voornamelijk bij lagere temperaturen. Bij kustmelde, gelobde melde en zeeraket blijkt de hoogste tolerantie voor saliniteit wat betreft kieming dan weer gekoppeld aan een optimale kiemingstemperatuur (Ignaciuk & Lee 1980).

In ieder geval is het minstens voor de zaden een aantal soorten mogelijk om langere perioden in zeewater te overleven. Bond et al. (2005) toonden bijvoorbeeld aan dat zaden van zeekool na een verblijf van 4 maanden in zeewater nog kiemkrachtig kunnen zijn. Ook uit onze beperkte experimenten blijkt dat een zoutwaterbehandeling van een week tot een maand geen significant effect hebben op de kieming van strandbiet en biestarwegras.

4) Water en nutriënten

Het hoogstrand kan als een droog milieu worden omschreven. Ondanks de waterdoorlatendheid van het zand, vertoonde de bovenste 30 cm van een zandstrand in Wales toch een opvallend constante vochtigheid van 4 à 5% (Pakeman & Lee 1991a). Deze auteurs vonden geen significante verschillen in bodemvochtigheid tussen strand en voorduin wat er op wijst dat deze factor vermoedelijk weinig bijdraagt tot de specificiteit van het hoogstrandmilieu. Keddy (1982) toonde aan dat een natte bodem het voorkomen van zeeraket negatief beïnvloedt.

Hoogstrandplanten zijn voor hun nutriëntenvoorziening sterk afhankelijk van de input van organisch materiaal via vloedmerken. Pakeman & Lee (1991a) en Lee & Ignaciuk (1985) stelden vast dat de vitaliteit van de planten in sterke mate gerelateerd was aan het voorkomen van (ondergestoven) vloedmerk. Vloedmerkplanten ontwikkelen ook een specifiek, sterk horizontaal uitgespreid wortelstelsel waarmee ze de nutriënten in de overstoven vloedmerklagen kunnen aanboren (Fukarek 1961, cit. in Schaminée et al. 1998). Door de aanwezigheid van deze vloedmerken is de stikstofvoorziening op het strand beduidend hoger dan in het voorduin, wat vermoedelijk een belangrijk limiterend element is voor het voorkomen van de karakteristieke soorten (Keddy 1982). Lee & Ignaciuk (1985) stellen ook dat er een koppeling is van het moment van de hoogste decompositiesnelheid en de kieming van de strandplanten (voor de onderzochte sites in Wales betrof dit eind mei). Verder worden ook via salt-spray zout en anorganische nutriënten aangevoerd. Door de grove textuur van het strandzand is het milieu onderhevig aan snelle uitloging. De voedselvoorziening is dus een kwestie van evenwicht tussen aanvoer en uitloging (Davy et al. 2006).

De plantensoorten van het hoogstrand kunnen als nitrofiel omschreven worden. Zij hebben de potentie om, gebruik makend van de aanwezige stikstofbronnen, snel te groeien en hun levenscyclus te voltrekken. Het zijn dus 'opportunisten', aangepast aan het sterk efemere milieu. De soorten zijn verder zeer gevoelig voor competitie, een fenomeen dat op veel nitrofiële standplaatsen een belangrijke rol speelt. Dit is vermoedelijk de voornaamste reden waarom de soort bijna niet in gefixeerde duinen wordt aangetroffen (Keddy 1982).

Uit metingen van kalium in bodem en planten besluiten Pakeman & Lee (1991b) dat dit element vermoedelijk niet limiterend is voor de hoogstrandplanten. Wat betreft fosfaat blijven de auteurs nog een stuk in het ongewisse. Lee & Ignaciuk (1985) konden aantonen in een *in situ* bemestingsexperiment dat zowel nitraat als fosfaat de groei van onderontwikkelde loogkruidplanten bevorderde. Het ontbreken van een NxP interactie (grotere groei bij toedienen van beide stoffen) doet de auteurs vermoeden dat er nog andere limiterende stoffen in het spel kunnen zijn. Uit verdere bemestingsexperimenten met loogkruid in het voorduin concluderen Pakeman & Lee (1991b) echter dat fosfaat er vermoedelijk amper een limiterende rol speelt. Hiermee bevestigen ze dat nutriëntenlimitatie op het strand vermoedelijk vooral door stikstof gebeurt.

Hierboven hebben we aangehaald dat zout bij veel halofyten in zekere mate groeibevorderend is. Volgens Rozema et al. (1983b) is deze groeistimulus ook stikstofafhankelijk, wat eveneens weer wijst op de combinatie van factoren die een rol spelen in de ecologie van hoogstrandvegetaties. Deze

auteurs stellen dat bij de vloedmerksorten nog niet kon worden aangetoond dat zij obligate nitrofyten of halofyten zijn maar door de eigenschap van stikstof-afhankelijke groeistimulans door zout zijn de soorten eigenlijk noodgedwongen beperkt tot het strand. Eigenlijk wijst deze eigenschap op een specifiek, stikstofvereisend mechanisme voor zouttolerantie.

5) Drijfkracht van de zaden

De kenmerkende strandsoorten worden, evenals veel andere kustgebonden plantensoorten, over korte afstanden verbreed via de wind (samen met stuivend zand) en over langere afstanden via de zee. Zeeraket zou zelfs aan deze dubbele strategie aangepast zijn door de kenmerkende bouw van de vrucht. Doorgaans worden twee zaden per vrucht gevormd, zelden 1 of 3. De vrucht bestaat uit een bovenste deel dat gemakkelijk loskomt en een langer vastzittend basaal deel. Het eerste deel kan dus gemakkelijker door de zee worden meegevoerd en zal eerder bij de thalassochorie een rol spelen terwijl het tweede deel, samen met verdroogde delen van de plant eerder vatbaar is voor windverbreiding; eventueel ook als een soort steppenroller (Davy et al. 2006, Weeda et al. 1987, Donohue 1997, Payne and Maun 1981). Bourbour (1970) stelde ook vast dat de bovenste vruchtsegmenten in het veld niet tot kieming komen als zij nog vastgehecht zijn aan het basale deel van de vrucht. Ook dit vormt een bevestiging van de dubbele verbreidingsstrategie. Binnen Europese populaties heeft het laagste segment een gewicht van 2,4-9 mg en het bovenste segment 4,3-13 mg. De grootte van de zaden is vermoedelijk een adaptatie aan de frequente begraving van zaden. Het sponzige weefsel in de zaden is dan weer belangrijk in relatie met het drijfvermogen en de thalassochorie (Davy et al. 2006).

Naast zouttolerantie vormt drijfkracht van de zaden een belangrijke aanwijzing voor potentieel thalassochore verbreiding. Sommige soorten hebben duidelijke morfologische aanpassingen. We wezen hierop al voor zeeraket maar ook de zaadkluwens van strandbiet zijn voorzien van kurkweefsel wat de drijfkracht sterk verhoogt.

Ignaciuk & Lee (1980) onderzochten vier soorten op hun drijfvermogen. Kustmelde is een goede drijver in zeewater. Na 30 dagen bleef nog ca. 70% van de zaden drijven. De overige soorten; gelobde melde, zeeraket en loogkruid bleken beduidend minder goede drijvers. Na 5 dagen was ca. 70 % van de zaden reeds gezonken. Bij gelobde melde waren alle zaden na 8 dagen gezonken, bij loogkruid na 22 dagen. Zeeraket had na 30 dagen nog 4% drijvende zaden. Payne & Maun (1981) stelden bij deze soort een grote variatie vast in drijfvermogen naar gelang het type vrucht (basaal of top) en de voorbehandeling (overwintering of niet). Overwinterde vruchtjes bleven na 20 dagen nog zeer goed drijven (bij top- vruchtjes bijna allemaal). Verse zaden, zonder agitatie van het zeewater, waren na ca. 5 dagen reeds gezonken. Bij schudden bleef ook bij verse top- vruchtjes nog ca. 25% drijven na 20 dagen.

Bij zeevenkel bleef nog 56% van de zaden drijven na 8 maanden verblijf in zeewater met regelmatig schudden (Okusaya 1979). In een kleinschalig drijfexperiment registreerden Arafah and Kadereit (2006) nog 90% drijvende zaden van zeewinde na een verblijf van 27 maanden in zeewater.

De auteurs geven doorgaans geen indicatie van de temperatuur waarop het experiment gebeurde maar vermoedelijk ging het over laboratorium-condities. Onze resultaten wijzen op een mogelijk sterke invloed van temperatuur op de drijfkracht van zaden of vruchten. De resultaten van het 'gecontroleerd drijfexperiment' onder laboratoriumcondities zijn enigszins in overeenstemming met de hierboven aangehaalde resultaten van Ignaciuk & Lee (1980) en die van Wagmann et al. (2006). De anekdotische waarnemingen tijdens de zeewaterbehandeling wijzen echter in de richting van een sterk afwijkend drijfgedrag. Onder winterse buitencondities bleven nagenoeg alle zaden van strandbiet en zeeraket drijven na een zeewaterbehandeling van een maand. Zoals hoger aangehaald blijven temperatuur, al dan niet agitatie van het water en voorbehandeling van de zaden belangrijke factoren om bij drijfexperimenten te standaardiseren of minstens goed te documenteren.

Thalassochorie is nog maar bitter weinig onderzocht in het veld. In een beperkt maar bijzonder interessant onderzoek deponeerden Wagmann et al. (2006) tweemaal 10 000 gekleurde zaden van strandbiet op het hoogstrand. Een heel beperkt deel van de zaden (hoogstens 1%) werd met de wind richting duinen getransporteerd. Van de door de zee meegenomen zaden werden na één tijdcyclus respectievelijk 76 en 82% teruggevonden, binnen een maximale afstand van 109 m. Het merendeel van de teruggevonden zaden (90, resp. 100%) werd afgezet op minder dan 30 m van de bron. De richting van de verplaatsing werd voornamelijk bepaald door de windrichting. De niet teruggevonden zaden, respectievelijk 24 en 18% zijn dus vermoedelijk verder in zee meegenomen en komen in aanmerking voor langere-afstand thalassochorie. Na meerdere tijdcycli kan daarmee een belangrijk deel avnd e zaden over grotere afstanden worden verbreed. Dezelfde auteurs voerden een ook drijfexperiment uit en noteerden een gemiddelde drijfperiode van 17 dagen.

Het belang van de verspreiding van zaden door de zee (thalassochorie) blijkt eveneens uit verschillende onderzoeken naar de genetische diversiteit van kustgebonden planten zoals zeekool (Bond et al. 2005), zeevinde (Arafah & Kadereit 2006), zeeraket, loogkruid, blauwe zeedistel, zeevenkel en gewone zoutmelde (Kadereit et al. 2005). De diversiteit binnen geografisch gelokaliseerde populaties bleek bij veel soorten zeer groot ten opzichte van de variatie binnen een groter gebied. Dit fenomeen wijten deze auteurs aan de genenstroom via het transport van zaden door de zee. Het stromingspatroon bleek ook in belangrijke mate de genetische isolatie van bepaalde populaties te kunnen verklaren. Zo blijkt de zee­strooming ter hoogte van de punt van Bretagne bijvoorbeeld in twee richtingen te splitsen waardoor zaad­verbreiding door de zee van noord naar zuid en vice versa zeer onwaarschijnlijk is. Dit uit zich in een sterke genetische differentiatie tussen de zeekoolpopulaties uit de golf van Biskaye en de populaties ten noorden van het Bretoense schiereiland (Bond et al. 2005). Het stromingspatroon in zee is dus een belangrijk structurend element voor de populaties van een aantal kustgebonden plantensoorten.

Ook het van nature periodiek verschijnen en verdwijnen van populaties wijst er op dat verbreiding via zee een cruciale rol speelt in de mobiliteit van de soort. Lee & Ignaciuk (1985) tenslotte, verwijzen naar de mobiliteit van substraat en de drijfkracht van strandsoorten en stellen dat de zee vermoedelijk de belangrijkste bron van zaadtoevoer is voor éénjarigen op het strand.

6) Begraving onder zand

Kieming na begraving is niet beperkt tot kustgebonden soorten maar werd ook vastgesteld bij akkeronkruiden. Bij doornappel (*Datura stramonium*) bijvoorbeeld werd kieming vastgesteld bij een begraving van maximaal 8 à 10 cm, afhankelijk van het bodemtype (Benvenuti 2003). Deze auteur stelde vast dat de kieming van zaden wordt onderdrukt bij het begraven. Vermoedelijk is niet zozeer het zuurstofgebrek op zich hiervoor verantwoordelijk maar eerder de hiermee geassocieerde toxiciteit. Fermentatieprocessen die plaatsvinden bij de kieming van zaden produceren toxische reststoffen (zoals acetaldehyde, methanol en aceton) die zich bij geringe verluchting van de bodem kunnen opstapelen en zo het kiemingsproces inhiberen. Benvenuti (2003) spreekt van "depth mediated germination inhibition". Deze inhibitie is afhankelijk van de bodemtextuur en daaraan gerelateerde gasuitwisselingscapaciteit. In zandige (luchtige) bodems is daarmee een diepere begraving mogelijk.

De inhibitie van kieming bij diepere begraving kan resulteren in de opbouw van een zaadvoorraad in de bodem. Precieze gegevens over zaadvoorraden op het strand zijn echter schaars. Davy et al. (2006) stellen dat de zaden van zeeraket vele jaren kiemkrachtig blijven. Uit een anekdotisch onderzoek bleek 48% van de zaden na droge bewaring van 6 jaar nog kiemkrachtig. Door onze negatieve ervaring met de aangekochte zaden, staan wij hiertegenover enigszins sceptisch.

Van de zogenaamde 'weed beets' is bekend dat zij een langlevende zaadvoorraad kunnen vormen. Weed beets zijn éénjarige bieten die verwilderen op bietenakkers en via onder meer in Zuid-Frankrijk gekweekt bietenzaad in de meer noordelijk gelegen bietenakkers terecht komen. In Zuid-Europa komen populaties (éénjarige) wilde bieten voor op rudera­le groeiplaatsen (Desplanque et al. 2002, Bartsch and Schmidt 1997). Het is niet duidelijk of ook de tweejarige strandbieten van de kusten van Noordwest-Europa over dergelijke eigenschappen beschikken.

Bij de experimenten van Lee & Ignaciuk (1985) met de hoogstrand­éénjarigen zeeraket, loogkruid en gelobde melde stelden zij vast dat de zaden van deze soorten onder laboratoriumomstandigheden nog minstens 18 maanden kiemkrachtig bleven.

Lee & Ignaciuk (1985) verschaffen wellicht de meest relevante informatie omtrent begraving van hoogstrandplanten. Deze auteurs deden begravingsexperiment met gelobde melde, zeeraket en loogkruid. Gelobde melde en loogkruid kwamen niet meer tot kieming bij de grootste zandbedekking (16 cm), wel nog bij 8 cm. Bij zeeraket was er nog een zekere kieming bij 16cm bedekking. De auteurs wijten dit aan de grootte van de zaden en de daarmee samenhangende reservevoorraden om de penetratie van de zandlaag te overleven.

In een experiment met zeevenkel, begraven onder een laag teelaarde stelde Okusanya (1979a) geen kieming meer vast bij begraving van 5cm. Zelfs bij oppervlakkige bedekking was er reeds sterke inhibitie van de kieming.

Onze experimenten blijken complementaire informatie te verschaffen wat betreft de keuze van soorten. Voor strandbiet blijkt ca. 10cm zandbedekking maximaal om nog tot kieming te kunnen komen. Voor biestarwegras ligt deze grens duidelijk hoger. Zelfs bij de maximale zandbedekking van 15 cm in ons experiment werd nog ca. 7% kieming vastgesteld. Deze soort lijkt samen met zeeraket

het best aangepast aan zandmobiliteit. Mogelijks vormt dit één van de verklaringen voor het meer algemeen voorkomen van deze soorten.

Verder blijkt ook licht een inhibitor voor kieming van zeeraket (Thanos et al. 1991). Dit betekent dat een (beperkte) overstuiving die kiemkracht van de zaden zou verhogen. Deze auteurs vonden ook dat de kieming van zeevenkel niet licht-geïnhibeerd wordt, wat zij in relatie brengen met de standplaatsvoorkeur van de soort (kustkliffen). Uit experimenten met zeeraket vruchten blijkt inderdaad dat een beperkte begraving de kieming verhoogt (Maun and Lapierre 1986, Adair et al. 1990). In veldsituaties blijken kiemplanten van zeeraket te ontspruiten uit zaden die gemiddeld 3.5 cm begraven zijn.

Uit onze resultaten blijkt eveneens, althans voor zeebiet en biestarwegras dat een geringe begraving de kieming bevordert. Bij het begravingsexperiment van Lee & Ignaciuk (1985) zien we dat bedekking met 4cm zand al een zekere inhibitie van de kieming veroorzaakt ten opzichte van de 1cm bedekking bij zeeraket, gelobde melde en loogkruid. Scott & Randall (1958) stellen dat ook zeekeolozaden beter kiemen bij een lichte bedekking. Zij wijten dit aan de vochtvoorziening.

Zandaccumulatie is niet enkel bij de kieming een belangrijke milieufactoor maar ook bij de verdere ontwikkeling van de strandplanten. Lee & Ignaciuk (1985) stelden experimenteel vast dat een beperkte zandaccumulatie de groei van de planten bevorderde. Voor zeeraket bleek een accretie van 4 mm/week een maximale groei te veroorzaken, bij kustmelde was dit 8 mm/week en bij gelobde melde en loogkruid bleek de groei maximaal bij de maximale gesimuleerde accretie van 12 mm/week. Rozema et al. (1985) vonden dat zeeraket een accretie van maximaal ca. 5 cm/week kan overleven.

7) Fenologie

Door de hoge dynamiek van het hoogstrand, zijn geschikte groeiplaatsen doorgaans efemeer. Voor de typische hoogstrandsorten zal de verspreiding daardoor een sterk tijdelijk karakter hebben. De meest karakteristieke soorten: zeeraket, loogkruid en kustmelde (maar ook de zeldzaamheden zandvarkensgras, gele hoornpapaver en gelobde melde) zijn dan ook éénjarige planten. De overige, overblijvende soorten hebben een optimum in andere ecotootypen zoals stuifduin (biestarwegras), vloedmerken op de hoge schorre (strandmelde, strandbiet) of in het buitenland kustkliffen of keienstranden (zeekeol, zeevenkel, ...).

De verstoring op het hoogstrand is het hoogst tijdens de springtijden rond de equinox. De lente-equinox treedt op omstreeks 21 maart, de herfst-equinox omstreeks 23 oktober. Ignaciuk & Lee (1980) zien een belangrijke invloed van de hoge springgetijden op het kiemingsgedrag van strandplanten. De springtijden gaan gepaard met zeewaterinundatie van het hoogstrand en zorgen doorgaans voor een afzetting van grote vloedmerkpakketten. Hiermee zijn de elementen aanwezig die de kieming en ontwikkeling van de planten bevorderen: een tijdelijke zoutwaterbehandeling (na het springtij loogt het zout weer gedeeltelijk uit onder invloed van regenwater) en een bron van stikstof.

De belangrijkste kiemingsgolf van zeeraket treedt op in april, na de lente-equinox, al kunnen zaailingen tot ver in de zomer worden gevonden. Dit heeft enerzijds met de temperatuur te maken. Bij zeeraket is bijvoorbeeld een goede kieming mogelijk bij een temperatuur tussen 10 en 30°C. Bij 5°C treedt er reeds een sterke reductie op. Deze soort kan daarmee in onze geografische breedte vrij vroeg op het jaar kiemen. Op de Britse eilanden kan dit zelfs in maart wanneer nog regelmatig vorst optreedt. De lage temperatuur tijdens de wintermaanden vormt een voor de hand liggende inhibitor voor kieming. *Atriplex* soorten blijken verder vooral te kiemen bij alternerende temperaturen met een zekere amplitude. Een alternerende temperatuur 15/25°C bleek te leiden tot de hoogste kiemingspercentages. Deze amplitude wordt pas bereikt in de lente. Ook bij (te diepe) begraving wordt de temperatuursamplitude beperkt wat kieming bij deze soorten kan verhinderen. Ook bij andere kustgebonden soorten (o.m. zeevenkel) is dergelijke kieming gebonden aan alternerende temperaturen bekend (Okusanya 1979a). Verder is ook de kiemingsinhibitie door zout een mogelijk mechanisme om de kieming van soorten in de herfst en vroege lente te verhinderen (zie hoger onder thalassochorie).

Ten slotte verhinderen verschillende biologische en fysische factoren de kieming van rijpe zaden in de herfst. De zaden van zeeraket vertonen dormantie die verbroken wordt door een zekere koudeperiode ('stratification'). Bij kustmelde, gelobde melde en loogkruid is er geen dormantie. Vermoedelijk veroorzaken de verharde vruchtdelen hier uitstel van de kieming. Bij melde betreft het persistente bracteolen, bij loogkruid een verhard perianth. Een mogelijke hypothese is dat deze delen tijdens de winter verweren en zo kieming mogelijk maken (Ignaciuk & Lee 1980).

4.2 STRANDSUPPLETIE

De vegetatie van het hoogstrand verdient speciale aandacht vanuit verschillende oogpunten. De intrinsieke biodiversiteitswaarde die in regionale tot internationale wetgeving is vertaald (habitatrictlijn, decreet natuurbehoud, ...) willen we op de eerste plaats zetten. De typische soorten zijn binnen een Vlaamse context (zeer) zeldzaam tot bedreigd. Ook in een bredere geografische context is het ecotooptype, inclusief de kenmerkende soorten, vrij zeldzaam en staat het op veel plaatsen onder hoge druk door recreatie, urbanisatie en – doorgaans in functie hiervan – de zeewering.

De ecologisch-functionele rol van dit habitattype leidt ook tot ook meer antropocentrisch belang ervan. In de vloedmerkvegetaties ligt de kiem voor de ontwikkeling van embryonale duinen. Op hun beurt vormen deze vegetaties een onmisbare schakel in de vorming van nieuwe duinen die onder meer aan de Vlaamse kust een onmiskenbare zeewerende functie vervullen.

In deze bijdrage werd de ecologie van de hoogstrandvegetaties onder de loep genomen, gebruik makende van drie belangrijke informatiebronnen: een gedetailleerde kartering van soorten, experimenten met zaden en literatuur. De belangrijkste doelstelling was een beeld te krijgen van de populatiedynamiek van de belangrijkste soorten van het hoogstrand met als doel het effect van ingrepen op het strand op deze plantengemeenschap beter te begrijpen.

- Als belangrijkste conclusie willen we de specificiteit van het hoogstrandmilieu benadrukken. Ondanks het ogenschijnlijk heel eenvoudige systeem, vertonen de kenmerkende planten van het hoogstrand soms vrij complexe aanpassingen om in het milieu te kunnen overleven. De stikstof-afhankelijke groeistimulatie door zout bijvoorbeeld, is een ecofysiologisch mechanisme dat de zouttolerantie van onder meer zeeraket bewerkstelligt. De werking van dit mechanisme is afhankelijk van zout én een aanzienlijke stikstofbron, factoren die op het hoogstrand aanwezig zijn. Dezelfde soort vertoont een vruchtdimorfisme dat functioneel blijkt voor de dubbele verbreidingsstrategie. De bovenste vruchtjes laten gemakkelijk los van de plant en vertonen een goed drijfvermogen; een ideale aanpassing aan thalassochorie. De basale vruchtjes blijven lang aan de afgestorven plant vasthangen en kunnen hiermee gemakkelijk door de wind op het hoogstrand worden verbreid. De strandsoorten vertonen tenslotte een vrij hoge tolerantie voor begraving onder zand. De kieming wordt zelfs gestimuleerd door een lichte zandbedekking.

Het hoogstrand vormt een uniek systeem door de combinatie van 1) de mobiliteit van het zand, 2) de dynamiek en het zout van de zee en 3) de aanwezigheid van een belangrijke stikstofbron via het ontbindend organisch materiaal in het (overstoven) vloedmerk. Een aantal hoogstrandsoorten wordt dan ook exclusief in dit milieu aangetroffen. Als uitgangspunt kunnen we stellen dat ingrepen op het strand zoveel mogelijk rekening moeten houden met het natuurlijk functioneren van dit systeem.

- De populatiedynamiek van de kenmerkende plantensoorten van het hoogstrand is afhankelijk van tal van factoren, zowel van biologische als van fysische aard. Zoals in een complex en dynamisch milieu misschien wel te verwachten valt, lijkt het voorkomen van de planten niet door één of enkele maar door een groot aantal interagerende factoren te worden bepaald. Voor zover de kartering al een betrouwbaar beeld geeft van de verspreiding, kunnen we voorzichtig besluiten dat de populatiedynamiek grotendeels stochastisch moet worden benaderd. Verschillende factoren en wijzen verder op het belang van thalassochorie voor het verbreiden van zaden en dus voor het voortbestaan van de populaties. Dit transport van zaden via de zee is bij uitstek een stochastisch proces, wat de stelling hierboven bevestigt.

Door het efemeer voorkomen van de geschikte groeiplaatsen en het feit dat de karakteristieke soorten vooral éénjarigen zijn, moet relatief meer aandacht besteed worden aan de dispersie in verhouding tot het statisch verspreidingspatroon. Op geschikte groeiplaatsen zou een (tijdelijke) aggregatie van planten verwacht worden rondom planten van vorige jaren. Davy et al. (2006) geven aan dat dit bij zeeraket in Groot-Brittannië inderdaad vaak het geval is. Uit onze kartering van (de meer zeldzame) hoogstrandsoorten vinden we echter geen aanwijzingen voor dergelijk aggregatiepatroon. Niet enkel de gekende groeiplaatsen maar ook de zaadvoorraad onder het zand of zelf op zee zijn dus van groot belang voor de (éénjarige) hoogstrandvegetaties.

- De impact van zandsuppletie op de vegetatie van het hoogstrand omvat vooral de directe mortaliteit van planten en zaden door begraving (Speybroeck et al. 2006). Dit is een duidelijk en negatief effect dat zoveel mogelijk dient vermeden te worden door het ontzien van de doorgaans smalle hoogstrandzone bij suppleties. Zandsuppletie is een vrij overweldigende ingreep die weinig subtiele mitigerende maatregelen toelaat. Verder leidt suppletie, ook als die enkel op het laagstrand wordt

uitgevoerd, onvermijdelijk tot een wijziging van de geomorfodynamiek van het gehele strand. Op die manier worden de hoogstrandvegetaties ook indirect beïnvloed. De effecten hiervan zijn veel minder goed voorspelbaar maar vermoedelijk zijn deze voor het hoogstrand weinig verschillend van de gevolgen van de natuurlijke geomorfologische dynamiek. Het lijkt ons dus aangewezen om enkel de natte delen van het strand kunstmatig te voeden en het zandtransport naar het droog strand en finaal de duinen spontaan te laten verlopen onder invloed van de heersende dynamiek van zee en wind.

Finaal willen we nog eens wijzen op de vaak overheersende (negatieve) invloed van recreatie op de hoogstrandvegetatie. Hier kan de nazorg van strandsuppleties (aanplant van rijshout) een sturende invloed hebben op recreanten en min of meer veilige standplaatsen voor de hoogstrandplanten voorzien (cf. de resultaten van BEST, Speybroeck et al. 2005). Het is daarbij wel belangrijk dat enkel dood rijshout wordt gebruikt en dat geen onafbreekbare materialen worden gebruikt bij het samenbinden van de takken.

- Wat betreft toekomstig onderzoek blijft een regelmatige kartering van de hoogstrandvegetatie aangewezen. Dergelijk onderzoek bestaat bij voorkeur uit enerzijds een jaarlijkse kartering van alle hoogstrandsorten, incl. stekend looekruid, zeeraket, biestarwegras, ... op een aantal vaste strandstroken (opvolgen populatiedynamiek) en anderzijds een regelmatige totaalkartering (schatting van de totale populatiegrootte) van de meer bijzondere soorten. Een belangrijke hiaat in de kennis in verband met de populatiedynamiek betreft de zaadvoorraad onder het strandzand en de (on?)mogelijkheid tot rekruteren van diep begraven zaden.

Wat betreft het meer proces-gericht onderzoek, zou het interessant zijn om de embryonale duinvorming meer in detail te bekijken, zowel wat betreft de fysische aspecten (bv. invloed van korrelgrootte op verstuiving), als de biologische elementen (bv. vestiging van biestarwegras).

REFERENTIES

Adair, J. A., Higgins, T. R. and Brandon, D. L. 1990. Effects of Fruit Burial Depth and Wrack on the Germination and Emergence of the Strandline Species *Cakile-Edentula* (Brassicaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117: 138-142.

Arafeh, R. and Kadereit, J. W. 2006. Long-distance seed dispersal, clone longevity and lack of phylogeographical structure in the European distributional range of the coastal *Calystegia soldanella* (L.) R. Br. (Convolvulaceae). *Journal of Biogeography* 33: 1461-1469.

Bartsch, D. and Schmidt, M. 1997. Influence of sugar beet breeding on populations of *Beta vulgaris* ssp. *maritima* in Italy. *Journal of Vegetation Science* 8: 81-84.

Barbour, M. G. 1978. Salt Spray As A Micro-Environmental Factor in Distribution of Beach Plants at Point Reyes, California. *Oecologia* 32: 213-224.

Benvenuti, S. 2003. Soil texture involvement in germination and emergence of buried weed seeds. - *Agronomy Journal* 95: 191-198.

Bond, J. M., Daniels, R. and Bioret, F. 2005. Genetic diversity in *Crambe maritima* along the English Channel: the role of ocean currents in determining population structure. - *Ecography* 28: 374-384.

Davy, A. J., Scott, R. and Cordazzo, C. V. 2006. Biological flora of the British Isles: *Cakile maritima* Scop. *Journal of Ecology* 94: 695-711.

Debez, A., Ben Hamed, K., Grignon, C. and Abdelly, C. 2004. Salinity effects on germination, growth, and seed production of the halophyte *Cakile maritima*. *Plant and Soil* 262: 179-189.

Desplanque, B., Hautekeete, N. and Van Dijk, H. 2002. Transgenic weed beets: possible, probable, avoidable? *Journal of Applied ecology* 39: 561-571.

Donohue, K. 1997. Seed dispersal in *Cakile edentula* var. *lacustris*: Decoupling the fitness effects of density and distance from the home site. *Oecologia* 110: 520-527.

Gagne, J. M. and Houle, G. 2001. Facilitation of *Leymus mollis* by *Honckenya peploides* on coastal dunes in subarctic Quebec, Canada. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 79: 1327-1331.

- Garcia-Mora, M. R., Gallego-Fernandez, J. B. and Garcia-Novo, F. 1999. Plant functional types in coastal foredunes in relation to environmental stress and disturbance. *Journal of Vegetation Science* 10: 27-34.
- Ignaciuk, R. and Lee, J. A. 1980. The Germination of 4 Annual Strand-Line Species. *New Phytologist* 84: 581-591.
- Kadereit, J. W., Arafteh, R., Somogyi, G. and Westberg, E. 2005. Terrestrial growth and marine dispersal? Comparative phylogeography of five coastal plant species at a European scale. *Taxon* 54: 861-876.
- Keddy, P. A. 1982. Population Ecology on An Environmental Gradient - *Cakile-Edentula* on A Sand Dune. *Oecologia* 52: 348-355.
- Lee, J. A. and Ignaciuk, R. 1985. The physiological ecology of strandline plants. *Vegetatio* 62: 319-326.
- Malloch, A. J. C., Bamidele, J. F. and Scott, A. M. 1985. The phytosociology of british sea-cliff vegetation with special reference to the ecophysiology of some maritime cliff plants. *Vegetatio* 62: 309-317.
- Malloch, A. J. C. and Okusanya, O. T. 1979. Experimental Investigation Into the Ecology of Some Maritime Cliff Species .1. Field Observations. *Journal of Ecology* 67: 283-292.
- Maun, M. A. and Lapiere, J. 1986. Effects of Burial by Sand on Seed-Germination and Seedling Emergence of 4 Dune Species. *American journal of botany* 73: 450-455.
- Okusanya, O. T. 1979a. Experimental Investigation Into the Ecology of Some Maritime Cliff Species .2. Germination Studies. *Journal of Ecology* 67: 293-304.
- Okusanya, O. T. 1979b. Experimental Investigation Into the Ecology of Some Maritime Cliff Species .3. Effect of Sea-Water on Growth. *Journal of Ecology* 67: 579-590.
- Okusanya, O. T. 1979c. Experimental Investigation Into the Ecology of Some Maritime Cliff Species .4. Cold Sensitivity and Competition Studies. *Journal of Ecology* 67: 591-600.
- Pakeman, R. J. and Lee, J. A. 1991a. The Ecology of the Strandline Annuals *Cakile-Maritima* and *Salsola-Kali* .1. Environmental-Factors Affecting Plant Performance. *Journal of Ecology* 79: 143-153.
- Pakeman, R. J. and Lee, J. A. 1991b. The Ecology of the Strandline Annuals *Cakile-Maritima* and *Salsola-Kali* .2. The Role of Nitrogen in Controlling Plant Performance. *Journal of Ecology* 79: 155-165.
- Payne, A. M. and Maun, M. A. 1981. Dispersal and Floating Ability of Dimorphic Fruit Segments of *Cakile-Edentula* Var *Lacustris*. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 59: 2595-2602.
- Provoost, S. 2004. Het kustecosysteem. In: Provoost, S. and Bonte, D. (eds.), *Levende duinen: een overzicht van de biodiversiteit aan de Vlaamse kust*. Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud 22, Brussel: 10-45.
- Rappé, G. 1984. The distribution of some lesser known thalassochorous plant species along the Belgian coast, compared with their distribution in Western Europe. *Biol. Jb. Dodonaea* 52: 35-56.
- Rappé, G. 1989. *Crithmum maritimum* L. (Apiaceae) voor het eerst in België gevonden. *Dumortiera* 45: 9-16.
- Rappé, G. and Goetghebeur, P. 1975. *Crambe maritima* L. Nieuw voor de Belgische flora. *Dumortiera* 3: 10-14.
- Rozema, J., Bijl, F., Dueck, T. and Wesselman, H. 1982. Salt-Spray Stimulated Growth in Strand-Line Species. *Physiologia Plantarum* 56: 204-210.
- Rozema, J., Van Manen, Y., Vugts, H. F. and Leusink, A. 1983a. Airborne and soilborne salinity and the distribution of coastal and inland plants of the genus *Elytrigia*. *Acta Botanica Neerlandica* 32: 447-456.
- Rozema, J., Dueck, T., Wesselman, H. and Bijl, F. 1983b. Nitrogen Dependent Growth-Stimulation by Salt in Strand-Line Species. *Acta Oecologica-Oecologia Plantarum* 4: 41-52.

- Schaminée, J. H. J., Weeda, E. J. and Westhof, V. 1998. De vegetatie van Nederland. Deel 4. Plantengemeenschappen van de kust en van binnenlandse pioniermilieus. Opulus, Leiden, 346 p.
- Scott, G. A. M. and Randall, R. E. 1976. *Crambe-Maritima* I. *Journal of Ecology* 64: 1077-1091.
- Speybroeck, J., Bonte, D., Courtens, W., Gheskiere, T., Grootaert, P., Maelfait, J. P., Mathys, M., Provoost, S., Sabbe, K., Stienen, E. W. M., Van Lancker, V., Vincx, M. and Degraer, S. 2006. Beach nourishment: an ecologically sound coastal defence alternative? A review. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 16: 419-435.
- Speybroeck, J., Bonte, D., Gheskiere, T., Grootaert, P., Maelfait, J.-P., Sabbe, K., Stienen, E., Van De Walle, M., Van Landuyt, W., Vercruyse, W., Vincx, M. and Degraer, S. 2005. Biologische evaluatie van elf strandzones langs de Vlaamse kust. Vakgroep Biologie, Mariene Biologie.
- Thanos, C. A., Georghiou, K., Douma, D. J. and Marangaki, C. J. 1991. Photoinhibition of Seed Germination in Mediterranean Maritime Plants. *Annals of Botany* 68: 469-475.
- Ungar, I. A. 1978. Halophyte Seed-Germination. *Botanical Review* 44: 233-264.
- Van Landuyt, W., Provoost, S., Leten, M., Ameeuw, G. and Rappé, G. 2004. Vaatplanten. In: Provoost, S. and Bonte, D. (eds.), *Levende duinen: een overzicht van de biodiversiteit aan de Vlaamse kust*. Mededelingen van het Instituut voor Natuurbehoud 22, Brussel: 46-83.
- Van Landuyt, W., Hoste, I., Vanhecke, L., Van den Bremt, P., Vercruyse, E. and De Beer, D. 2006. Atlas van de Flora van Vlaanderen en het Brussels Gewest. Instituut voor natuur- en bosonderzoek, Nationale Plantentuin van België & Flo.Wer.
- Wagmann, K., Hautekèete, N., Piquot, Y. & Van Dijk, H. 2006. Le voyage de la betterave. *Le jouet du vent* 17: 2.
- Woodell, S. R. J. 1985. Salinity and seed germination patterns in coastal plants. *Vegetatio* 61: 223-229.

