

Nederlands Instituut voor Visserij Onderzoek (RIVO) BV

Postbus 68
1970 AB IJmuiden
Tel.: 0255 564646
Fax.: 0255 564644

Internet: postkamer@rivo.dlo.nl

Postbus 77
4400 AB Yerseke
Tel.: 0113 672300
Fax.: 0113 573477

RIVO Rapport

Nummer: C026/03

Habitatmodellen voor de commerciële schelpdieren in de Westelijke Waddenzee

Tammo Bult, Belinda Kater, Divera Baars

Opdrachtgever: Rijksinstituut voor Kust en Zee
Postbus 207
9750 AE Haren

Project nummer: 3-03-12200-11

Contract nummer: 65021596

Akkoord: Dr. A.C. Smaal
Hoofd Centrum voor Schelpdieronderzoek

Handtekening: _____

Datum: 27 mei 2003

Aantal exemplaren: 11
Aantal pagina's: 32

In verband met de
verzelfstandiging van de
Stichting DLO, waartoe tevens
RIVO behoort, maken wij sinds 1
juni 1999 geen deel meer uit van
het Ministerie van Landbouw,
Natuurbeheer en Visserij. Wij zijn
geregistreerd in het
Handelsregister Amsterdam
nr. 34135929
BTW nr. NL 808932184B09.

De Directie van het RIVO is niet aansprakelijk voor gevolgschade, alsmede voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van het RIVO; opdrachtgever vrijwaart het RIVO van aanspraken van derden in verband met deze toepassing.

Dit rapport is vervaardigd op verzoek van de opdrachtgever hierboven aangegeven en is zijn eigendom. Niets van dit rapport mag weergegeven en/of gepubliceerd worden, gefotokopieerd of op enige andere manier zonder schriftelijke toestemming van de opdrachtgever.

Inhoudsopgave:

| | | |
|----------|---|-----------|
| 1 | INLEIDING..... | 6 |
| 2 | MATERIAAL EN METHODEN | 7 |
| 2.1 | INLEIDING..... | 7 |
| 2.2 | SURVEYS..... | 8 |
| 2.2.1 | <i>Sublitorale mosselsurvey</i> | 8 |
| 2.2.2 | <i>Kokkel/litorale mosselsurvey</i> | 9 |
| 2.3 | STRATIFICERING | 10 |
| 2.4 | BEHANDELING MONSTERS..... | 11 |
| 2.5 | ABIOTISCHE PARAMETERS | 11 |
| 2.6 | ANALYSES, FASE 1..... | 12 |
| 2.7 | ANALYSES, FASE 2..... | 12 |
| 2.7.1 | <i>modelontwikkeling</i> | 12 |
| 2.7.2 | <i>modelvalidatie</i> | 14 |
| 3 | RESULTATEN | 16 |
| 3.1 | FASE 1 | 16 |
| 3.2 | FASE 2 | 16 |
| 3.2.1 | <i>kokkels</i> | 16 |
| 3.2.2 | <i>mosselen</i> | 17 |
| 3.2.3 | <i>nonnetjes</i> | 18 |
| 4 | DISCUSSIE | 19 |
| 4.1 | FASE 1 | 19 |
| 4.2 | FASE 2 | 20 |
| 4.2.1 | <i>Modellen: voorspelbaarheid</i> | 21 |
| 4.2.2 | <i>Modellen: Kokkels</i> | 21 |
| 4.2.3 | <i>Modellen: Mossel</i> | 23 |
| 4.2.4 | <i>Modellen: Nonnetje</i> | 24 |
| 4.2.5 | <i>Habitatmodellen en zout</i> | 25 |
| 5 | CONCLUSIES | 28 |
| 6 | REFERENTIES | 30 |

Samenvatting

Directie IJsselmeergebied van Rijkswaterstaat is een planstudie gestart die tot doel heeft besluiten voor te bereiden voor de bouw van een spuumiddel in de Afsluitdijk. De inzet van een extra spuumiddel zal leiden tot andere saliniteitspatronen in de westelijke Waddenzee. De saliniteit is potentieel van invloed op het voorkomen van bodemfaunasoorten. De bodemfauna vormt een belangrijke bron van voedsel voor vogels en vissen en een aantal soorten worden commercieel benut (mossel, kokkel). Het is daarom belangrijk te weten in hoeverre de bodemfauna wordt beïnvloed door de saliniteit en wat het effect is van de inzet van een extra spuumiddel.

In dit kader heeft het RVO-CSO in opdracht van het RIKZ Haren onderzocht in hoeverre het voorkomen van kokkels en nonnetjes in de RIVO bemonsteringen overeenkwamen met voorspellingen over de kans-op-voorkomen op basis van het RIKZ-habitatmodelinstrumentarium, versie december 2002 (fase 1). Vervolgens (fase 2) zijn habitatmodellen ontwikkeld voor kokkels, nonnetjes en mosselen met behulp van schelpdiergegevens uit de RIVO-surveys en abiotische informatie afkomstig van het RIKZ (jaargemiddeld zoutgehalte (g.l^{-1}), maximale stroomsnelheid (m.s^{-1}), hoogteligging t.o.v. NAP (m), en mediane korrelgrootte (μm)):

Fase 1

De dichtheden (g.m^{-2}) nonnetjes in de RIVO monsters bleken beter te voorspellen met het RIKZ modelinstrumentarium dan de dichtheden kokkels: De r^2 van de relatie kans-op-voorkomen en dichtheid was voor nonnetjes 0.20 en voor kokkels 0.02. Dit zou kunnen betekenen dat het nonnetjesmodel een groter beschrijvend/voorspellend vermogen heeft dan het kokkelmodel. Echter, van nonnetjes is bekend dat zij homogener voorkomen binnen geschikte habitats. Hierdoor zal een individueel monster meer representatief zijn voor het omliggende gebied dan in het geval van kokkels of mosselen die gekarakteriseerd worden door kleinschaliger patchiness. Als monsters weinig representatief zijn voor het omliggende gebied zal de r^2 laag zijn, zelfs als het voorkomen in deze grotere gebieden sterk wordt bepaald door de habitatvariabelen in het model. Een lagere r^2 betekent dan ook niet automatisch dat het model minder bruikbaar is, vooral omdat habitatmodellen over het algemeen niet zijn bedoeld om te voorspellen wat er in individuele monsters zit maar om voorspellingen te doen over grotere gebieden.

Fase 2

Door middel van deviatieanalyses/Poisson regressie zijn habitatmodellen ontwikkeld voor de verspreiding van kokkels, nonnetjes en mosselen (kans-op-voorkomen, $\# \cdot m^{-2}$, $g \cdot m^{-2}$), en de groei van kokkels (gem. gewicht 1-jarige kokkels) en mosselen (gemiddeld gewicht zaadmosselen). Deze modellen zijn ontwikkeld voor sub- en litoraal apart.

Voor kokkel, mossel en non bleek saliniteit gecorreleerd met voorkomen:

Kokkels: In het litoraal bleek de dichtheid ($g \cdot m^{-2}$) weinig te variëren met saliniteit (saliniteitsrange 18-30 $g \cdot l^{-1}$); De grootste aantallen per m^2 werden aangetroffen bij de lagere saliniteiten; De groei was maximaal bij 22-26 $g \cdot l^{-1}$. In het sublitoraal bleek de dichtheid ($g \cdot m^{-2}$) maximaal en de groei (g) minimaal bij lagere saliniteiten (saliniteitsrange 16-28 $g \cdot l^{-1}$). De grootste aantallen per m^2 werden aangetroffen bij saliniteiten rond 18-22 $g \cdot l^{-1}$. Zowel in het sub- als litoraal werd een lagere groei geconstateerd bij die saliniteiten waar de dichtheden ($g \cdot m^{-2}$) groter waren. Dit suggereert dat een verlaging van de saliniteit van 20-18 $g \cdot l^{-1}$ leidt tot meer ($\# \cdot m^{-2}$) maar kleinere kokkels in het litoraal. In het sublitoraal zou dit leiden tot kleinere 1-jarige kokkels, en grotere biomassa's per m^2 .

Mossel: In het litoraal werden de grootste dichtheden ($g \cdot m^{-2}$; $\# \cdot m^{-2}$) aangetroffen bij hogere saliniteiten (saliniteitsrange 18-30 $g \cdot l^{-1}$); Het groeimodel voor mosselen in het litoraal was gebaseerd op te weinig waarnemingen voor een zinvolle interpretatie. In het sublitoraal waren de dichtheden ($g \cdot m^{-2}$; $\# \cdot m^{-2}$) maximaal bij 18-22 $g \cdot l^{-1}$ (saliniteitsrange 16-28 $g \cdot l^{-1}$). De groei was maximaal bij de hogere saliniteiten. De resultaten suggereren dat een verlaging van de saliniteit van 20-18 $g \cdot l^{-1}$ in het litoraal nauwelijks leidt tot andere dichtheden ($\# \cdot m^{-2}$; $g \cdot m^{-2}$). In het sublitoraal zou deze verlaging leiden tot lagere dichtheden ($\# \cdot m^{-2}$; $g \cdot m^{-2}$); De grootte van zaadmosselen zou weinig varanderen.

Non: In het litoraal werden de grootste dichtheden ($g \cdot m^{-2}$; $\# \cdot m^{-2}$) aangetroffen bij saliniteiten rond 22-28 $g \cdot l^{-1}$ (saliniteitsrange 18-30 $g \cdot l^{-1}$); In het sublitoraal waren de dichtheden ($g \cdot m^{-2}$; $\# \cdot m^{-2}$) maximaal bij de lagere saliniteiten (saliniteitsrange 16-28 $g \cdot l^{-1}$). Naar groei is niet gekeken. De resultaten suggereren dat een verlaging van de saliniteit van 20-18 $g \cdot l^{-1}$ leidt tot grotere dichtheden ($g \cdot m^{-2}$; $\# \cdot m^{-2}$) nonnetjes.

De dichtheden en groei van kokkels en mosselen bleken matig voorspelbaar m.b.v. habitatmodellen; de dichtheden nonnetjes redelijk-goed. Voor alle soorten bleek de kans op

voorkomen slechter te voorspellen dan de dichtheden. Deze resultaten suggereren dat de verspreiding van nonnetjes meer gestuurd werd door habitat dan kokkels en mosselen, of dat de habitatrelaties van nonnetjes eenvoudiger zijn samen te vatten in een statistisch model. De mogelijkheden die nonnetjes hebben voor herverdeling na initieel settlement zou hierbij een rol kunnen spelen. Ook is het mogelijk dat de verspreiding van mosselen en kokkels meer nog dan nonnetjes, beïnvloed wordt door processen die niet of alleen indirect aan habitat zijn gerelateerd, zoals, wind, variatie in broedval, visserij en natuurlijke predatie.

Deze studie moet worden gezien als een belangrijke stap richting een beter begrip van de relatie tussen saliniteit en voorkomen van schelpdieren. Wel wordt benadrukt dat ook deze stap zijn beperkingen heeft. Zo blijft het moeilijk om te bepalen in hoeverre gevonden correlaties duiden op oorzakelijke verbanden. Ook is relatief weinig aandacht besteed aan alternatieve benaderingen die mogelijk zouden kunnen leiden tot betere modellen. Een vergelijk van habitatmodellen voor jaren met verschillende saliniteiten en , een evaluatie van effecten van fluctuaties in zoutgehaltes en een evaluatie van interacties tussen variabelen zijn in dit verband relevant. Om deze redenen wordt aanbevolen om voorzichtig om te gaan met resultaten van scenariostudies op basis van de habitatmodellen uit dit rapport.

1 Inleiding

Directie IJsselmeergebied van Rijkswaterstaat is een planstudie gestart die tot doel heeft besluiten voor te bereiden voor de bouw van een spuisluis in de Afsluitdijk. De inzet van een extra spuisluis zal leiden tot andere saliniteitspatronen in de westelijke Waddenzee. De saliniteit is potentieel van invloed op het voorkomen van bodemfaunasoorten. De bodemfauna vormt een belangrijke bron van voedsel voor vogels en vissen en een aantal soorten worden commercieel benut (mossel, kokkel). Het is daarom belangrijk te weten in hoeverre de bodemfauna wordt beïnvloed door de saliniteit en wat het effect is van de inzet van een extra spuisluis.

In dit kader zijn een aantal habitatmodellen ontwikkeld door het RIKZ die de kans op voorkomen en de dichtheid beschrijven van bodemdieren aan de hand van habitatvariabelen, waaronder: jaargemiddeld zoutgehalte (g totaal zout.l⁻¹), maximale stroomsnelheid (m.s⁻¹), hoogteligging t.o.v. NAP (m), en mediane korrelgrootte (•m). Deze modellen worden samengevat en toegepast middels de HABIMAP-applicatie.

Het RIVO-CSO heeft een uitgebreide langjarige dataset over het voorkomen van schelpdieren in de Nederlandse kustwateren. In de Waddenzee betreft dit vooral kokkels (*Cerastoderma edule*), mosselen (*Mytilus edulis*), nonnetjes (*Macoma balthica*), strandgaper (*Mya spp.*) en mesheft (*Ensis spp.*). Deze data zijn bij uitstek geschikt voor een verdere analyse en ontwikkeling van dit habitatmodelinstrumentarium, met name waar het gaat om bestanden van de mossel, kokkel en de non in de buurt van de huidige spuisluizen. De vraag is in hoeverre deze verspreidingsgegevens overeenkomen met voorspellingen van het huidige modelinstrumentarium en of modellen ontwikkeld op basis van de RIVO-dataset leiden tot een wezenlijk andere inschatting van effecten.

In dit kader is het RIVO gevraagd om een beperkte validatie uit te voeren van het huidige modelinstrumentarium (fase 1) en een eerste aanzet te geven tot een modelinstrumentarium op basis van de RIVO surveys (fase 2).

Deze rapportage bevat de weerslag van de werkzaamheden die in fase 1 en 2 van dit project zijn uitgevoerd. Een evaluatie van de effecten van veranderingen in spuisluis was geen onderdeel van dit project/rapportage.

2 Materiaal en methoden

2.1 Inleiding

Fase 1: Op verzoek van het RIKZ is een beperkte validatie uitgevoerd van het RIKZ modelinstrumentarium (versie december 2002) door vergelijking van de kans op voorkomen van de kokkel en de non volgens dit modelinstrumentarium met de waargenomen dichtheden kokkels en nonnetjes (g.m^{-2}) tijdens de RIVO surveys. Mosselen zijn door het RIKZ niet meegenomen in deze analyse omdat er buiten de RIVO-surveys geen geschikte datasets voor een mosselhabitatmodel beschikbaar waren. *Mya spp.* en *Ensis spp.* zijn niet meegenomen omdat de monsterapparatuur van het RIVO deze (dieper ingegraven) soorten waarschijnlijk niet representatief bemonstert.

Fase 2: Door het RIKZ is de volgende abiotische informatie aangeleverd: zoutgehalte (uitgedrukt als g totaal zout per liter (g/l) en gelijk aan zoutgehalte uitgedrukt als promille, ppm of psu), diepte (m t.o.v. NAP), sediment (mediane korrelgrootte, μm) en maximale stroomsnelheid (m.s^{-1}). Vervolgens zijn voor de volgende soorten een aantal habitatmodellen ontwikkeld, op basis van de RIVO-CSO surveys en abiotische informatie:

- Kokkels
 - Groei (gemiddeld gewicht 1 jarige kokkels),
 - kans op voorkomen (% , alle jaarklassen totaal)
 - dichtheid ($\#.m^{-2}$, g.m^{-2} , alle jaarklassen totaal)
- Mosselen
 - Groei (gemiddeld gewicht zaadmosselen)
 - kans op voorkomen (% , alle jaarklassen totaal)
 - dichtheid ($\#.m^{-2}$, g.m^{-2} , alle jaarklassen totaal)
- Nonnetjes
 - Dichtheid ($\#.m^{-2}$, g.m^{-2})
 - kans op voorkomen (% , alle jaarklassen totaal)

Deze modellen zijn ontwikkeld voor het litoraal (-85 cm NAP tot 60 cm NAP) en sublitoraal (<-85 cm NAP) apart.

2.2 Surveys

In het kader van de structuurnota zee- en kustvisserij is een beleid van voedselreservering voor vogels ingezet voor de Waddenzee en Oosterschelde. Dit houdt in dat beperkingen aan de schelpdiervisserij worden opgelegd in jaren met een schaarste aan schelpdieren om voedseltekorten onder vogels als gevolg van schelpdiervisserij te voorkomen. Het gaat hierbij vooral om de eidereend (*Somateria m. mollissima*) en de scholekster (*Haematopus o. ostralegus*), met als belangrijkste prooidieren de kokkel en de mossel. Voor de uitvoering van dit beleid worden jaarlijks inventarisaties uitgevoerd door het RIVO, i.s.m. LNV, de Producentenorganisatie(PO)-mosselen en de PO-kokkels.

Voor deze studie is gekozen om gebruik te maken van de gegevens van de surveys die in het voorjaar worden uitgevoerd in de Waddenzee: (1) de sublitorale mosselsurvey en (2) de gecombineerde kokkel/litorale mosselensurvey.

2.2.1 Sublitorale mosselsurvey

Voor het opstellen van de visplannen voor de voorjaarsvisserij heeft de mosselsector informatie nodig over de ligging en omvang (kg) van de mosselbestanden in de Waddenzee. In dit kader voert het RIVO een jaarlijkse survey uit voor een bepaling van de ligging en omvang van het bestand (kg) aan wilde mosselen in het sublitoraal van de Waddenzee, voorzover van belang voor de mosselzaadvisserij in het voorjaar.

Deze inventarisaties worden uitgevoerd sinds 1992 in een periode van ongeveer 4 weken in maart-april. Hierbij werden jaarlijks 335-691 stations bemonsterd (zie Tabel 1) vanaf een kokkelschip. De meeste monsters zijn genomen met een zuigkor (>95% monsternames). Dit is een commerciële kokkelzuigkor die is aangepast voor onderzoek, o.a. door inkorting van het mes tot een breedte van 20 cm. Diepere delen van het Wad (>7 m) zijn bemonsterd met een guts (<5% van de monsters). Dit is een metaalgazen box met aan de onderkant een schaaft met een mesbreedte van 10 cm. (zie Figuur 1) Beide apparaten werden voortgetrokken over een afstand van ongeveer 150 meter, waarbij een oppervlakte werd bemonsterd van respectievelijk $(0.2 \times 150 =) 30 \text{ m}^2$ en $(0.1 \times 150 =) 15 \text{ m}^2$, tot een diepte van 7 cm. De posities van de monsternames werden bepaald met Decca/Syledis (1992-1995) en DGPS (na 1995).

2.2.2 Kokkel/litorale mosselsurvey

Deze survey heeft tot doel (1) een bepaling van de ligging en omvang van het bestand (kg) aan kokkels in de Waddenzee in het voorjaar, (2) een bepaling van de ligging en omvang van het bestand (kg) aan litorale mosselen in de Waddenzee in het voorjaar, en (3) een schatting van de ligging en omvang van het bestand (kg) aan kokkels in de Waddenzee per 1 september op basis van deze voorjaarsgegevens en modellen over groei en sterfte.

Bemonsteringen in het kader van deze survey werden sinds 1990 uitgevoerd in de periode maart-mei, waarbij jaarlijks 976-1545 stations werden bezocht. Hierbij werd gebruik gemaakt van een aantal verschillende monsterapparaten (zie Tabel 2/3, Figuur 1):

In de periode 1990-1997 werden de monsters vooral genomen m.b.v. de kokkelschuif. Dit apparaat bestond uit een stalen box welke met een scharnier is bevestigd aan een paal. Met deze paal werd de box door de bodem gehaald en aldus een oppervlak bemonstert van 0.033 m² tot een diepte van 7 cm. Een automatisch klapdeksel aan de achterkant van de box moest voorkomen dat materiaal verloren ging bij het naar de oppervlak brengen van het monster. Dit apparaat werd vanaf een boot bediend, waarbij gemonsterd werd tot een diepte van 2-3 meter. Drie van deze monsters werden gecombineerd tot 1 mengmonster. De uitvoering van deze monsternames was in handen van visserijkundig ambtenaren.

In de periode na 1997 werden de bemonsteringen vooral uitgevoerd met een stempelkor: een zuigkor voor kokkels die zodanig is aangepast dat per monsterpunt een oppervlakte van 2 m bij 0.21 m (=0.42 m²; 10 cm diep) werd bevist. Deze verandering had tot doel om meer monsters in een kortere tijd te kunnen verzamelen. Een deel van de punten werd te voet bemonsterd zodat ook tijdens de laagwaterperiode gemonsterd kon worden. Daarnaast lagen sommige monsterpunten zo hoog dat zij alleen maar te voet bemonsterd konden worden. Op deze punten werden de bodemmonsters genomen met een steekring (oppervlakte 0.0467 m²; 7 cm diep; 2 ringen per mengmonster). Incidenteel is gebruik gemaakt van de kokkelschuif of een zuigkor: een commerciële kokkelzuigkor die is aangepast voor onderzoek, o.a. door inkorting van het mes tot een breedte van 20 cm. Deze zuigkor werd voortgetrokken over een afstand van ongeveer 150 meter waarbij een oppervlakte werd bemonsterd van (0.2*150=)30 m², tot een diepte van 7 cm. De posities van de monsternames werden bepaald met GPS plaatsbepalingapparatuur.

Bij de uitvoering van de survey in de periode na 1997 waren niet alleen de visserijkundig ambtenaren betrokken, maar ook RIVO onderzoekers en vissers. Monsters werden alleen verzameld en uitgezocht onder direct toezicht van onderzoekers of visserijkundig ambtenaren, als waarborg voor de onafhankelijkheid van de data.

2.3 Stratificering

Alleen die delen van het sublitoraal van de Waddenzee werden bemonsterd waarvan het vermoeden bestond dat er mossel of kokkelbestanden aanwezig konden zijn, exclusief de mosselpercelen. Voor de lokalisering van deze gebieden werd gebruik gemaakt van informatie van vissers en visserijkundig ambtenaren, en black-box gegevens van de kokkelvisserij. Het litoraal werd volledig gedekt door monsternames.

Binnen het te inventariseren gebied werd een stratificering toegepast waarbij intensiever werd gemonsterd in gebieden waar grotere dichtheden kokkels of mosselen werden verwacht. Deze verwachting was gebaseerd op informatie van vissers en visserijkundig ambtenaren, voorsurveys van de kokkelvissers (kokkelbankcontouren), voorsurveys uitgevoerd door het RIVO (mosselbankcontouren) en black-box gegevens van de kokkel- en mosselvisserij.

Binnen een stratum werden de monsters gelijkmatig over het te bemonsteren oppervlak verdeeld, waardoor de afstand tussen monsterpunten varieerde met het stratum. Tabel 1-3 laten zien dat op deze manier een enkel station representatief werd verondersteld voor een oppervlak dat varieerde van 6 tot 207 ha. Doel van dit systeem was een vergroting van de precisie en betrouwbaarheid van de bestandsschattingen.

Voor de gecombineerde mossel/kokkelsurvey werd na 1997 apart gestratificeerd voor kokkels en mosselen. Voor 1998 werd alleen gestratificeerd voor kokkels. M.a.w. na 1997 werd een apart monstergrid gemaakt voor kokkels en mosselen (zie Tabel 2 en 3). Door deze vervolgens te combineren en omdat veel van de monsterpunten van deze twee gridsystemen overlaptten, werd een efficiënter inzet van monsterapparatuur bewerkstelligd.

Figuren 2-5 geven een indruk van de ligging van de monsterpunten die gebruikt zijn in het kader van deze studie.

2.4 Behandeling monsters

De monsters werden eerst gespoeld over een zeef. Hierbij zijn verschillende zeven gebruikt, afhankelijk van survey en periode:

- kokkel/litorale mosselsurvey: 1990-1997 = 2 mm * 2 mm; na 1997: 5 mm*5 mm
- sublitorale mosselsurvey: 5 mm*5 mm

De monsters werden vervolgens uitgezocht. Indien nodig werd een subsample genomen op basis van volume:

- Mossels werden (na 1997) uitgesplitst in zaad (uit zaadval vorig jaar) en meerjarig. De meerjarige mosselen werden vervolgens gesplitst in halfwas (geen zaad en niet-marktwaardig) en consumptie (marktwaardig). Deze opsplitsing betreft een markttechnische beoordeling op basis van de grootte van de mosselen en karakteristieken van de vangst als geheel. Mosselen kleiner dan 4.5 cm werden doorgaans beoordeeld als halfwas, mosselen groter dan 5 cm doorgaans als consumptie. Per klasse werd het totale aantal en gewicht bepaald.
- Kokkels werden opgedeeld in broed, 1-jarig, 2-jarig en meerjarig, op basis van groeiringen. Per leeftijdsklasse werd het totaal aantal en gewicht bepaald.
- Alle overige schelpdieren werden per soort geteld en gewogen (totaalgewicht). Dit waren vooral *Ensis spp.*, nonnetje, *Mya arenaria*, maar ook *Donax vittatus* en *Scobicularia plana*.

Kapotte schelpdieren werden alleen geteld. Criteria hiervoor waren dat er in de schelp nog vleesresten aanwezig waren en dat het slot van de schelp nog herkenbaar was. De bijbehorende gewichten werden berekend op basis van het gemiddelde gewicht van de schelpdieren van dezelfde soort en klasse in hetzelfde monster, of van alle monsters genomen op dezelfde dag of week, afhankelijk van de aantallen complete schelpdieren.

2.5 Abiotische parameters

De volgende abiotische gegevens zijn beschikbaar gesteld als GIS-bestanden door het RIKZ te Haren:

- Dieptekaart 2000: Deze kaart is samengesteld met behulp van lodingsgegevens (m NAP) uit de periode 1997-2002.
- Mediane korrelgrootte: Deze kaart is samengesteld aan de hand van Geosea-bemonsteringen uit de periode 1989-1997 (mediane korrelgrootte (µm)).

-
- Zoutgehaltenes en stroomsnelheid: Het gemiddelde zoutgehalte (g/l) en maximale stroomsnelheid (m/s) zijn bepaald middels het 2D hydrodynamische model dat speciaal voor het ES2-project is ontwikkeld. Dit model is gebaseerd op een kromlijinig grid met een minimale celgrootte van ongeveer 200 meter. De modelperiode is van januari tot en met september 1999. De gemiddelden zijn berekend uit de twee-uurlijkse uitvoer van het model.

2.6 Analyses, fase 1

De posities van alle monsternames van de kokkelsurvey zijn door het RIVO aan het RIKZ geleverd. Het RIKZ heeft vervolgens de kans op voorkomen (%) uitgerekend voor de kokkel en de non op deze posities op basis van het RIKZ modelinstrumentarium, voor zover interessant in het kader van deze studie (Westelijke Waddenzee, periode 1990-2001; zie Figuur 3). Hierbij is gebruik gemaakt van een zoutverdeling die is gebaseerd op een modelberekening over 1995. Dit jaar is qua jaargemiddelde afvoer representatief voor 1999.

Het RIVO heeft vervolgens de relatie tussen kans op voorkomen (%) en dichtheid ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) bepaald voor de kokkel en de non door regressieanalyse. Omdat de verspreiding van met name de oudere kokkels bepaald zou kunnen zijn door visserij, is hierbij apart aandacht besteed aan de 1-jarige kokkels. Hierbij moet worden opgemerkt dat deze methode van regressieanalyse door het RIVO als minder elegant wordt geacht voor een beoordeling van habitatmodellen. Op de achtergrond van deze problematiek wordt later teruggekomen.

2.7 Analyses, fase 2

2.7.1 modelontwikkeling

Voor het ontwikkelen van de habitatmodellen uit 2.1 werd voor de dichtheden kokkels, nonnetjes en mosselen gebruik gemaakt van alle beschikbare gegevens uit de periode 1990-2002 in de westelijke Waddenzee (zie Figuren 2-5). Tabel 6 geeft weer welke data en surveys zijn gebruikt bij de ontwikkeling van de verschillende modellen.

Het gemiddelde gewicht van 1 jarige kokkels werd alleen berekend voor monsters waar dichtheden groter waren dan 50 1-jarige kokkels per m². Het gemiddelde gewicht van zaadmosselen werd alleen berekend voor monsters waar dichtheden groter waren dan 100 g zaadmosselen per m². Dit werd gedaan om te voorkomen dat minder goede groeischattingen op basis van monsters met slechts enkele kokkels of mossels de modelresultaten teveel zouden beïnvloeden.

Voorafgaand aan de analyses werden alle waarnemingen herberekend t.o.v. een gemiddelde groei en dichtheid van 1 per jaar. Hierdoor werd bereikt dat de analyses meer werden gericht op variaties in verspreiding en minder werden beïnvloed door verschillen in bestandsomvang of groei tussen jaren.

Vervolgens werd getracht deze variabelen te relateren aan: Zoutgehalte (g.l⁻¹), Diepte (m), Sediment (mediane korrelgrootte, •m) en Strooming (m.s⁻¹) (als zodanig en gekwadrateerd).

Voorafgaand aan deze analyses werd diepte berekend t.o.v. 1 meter boven NAP:

$$diepte(m)_{nieuw} = (100 - diepte(cmNAP)_{oud}) / 100$$

De habitatmodellen werden ontwikkeld middels deviantieanalyse/Poisson regressie in SAS (GENMOD procedure, stepwise backwards regression, type III). Omdat de gegevens geen count-data betroffen maar gebroken getallen, werd de schaalparameter geschat binnen de gebruikte procedure; $\alpha=0.05$ werd gebruikt als selectiecriteria voor opname van variabelen in het model.

In deze analyses werden de waarnemingen gewogen, afhankelijk van het bijbehorende stratum: bijvoorbeeld, monsternames representatief voor 6 ha wogen mee voor de helft ten opzichte van monsternames representatief voor 12 ha. Hierdoor werd voorkomen dat de habitatmodellen teveel beïnvloed zouden worden door die gebieden waar kokkel- of mosseldichtheden het grootst waren. Immers, juist die gebieden waar kokkel- of mosseldichtheden laag zijn, zouden interessant kunnen zijn in het kader van deze studie.

Aldus werden modellen ontwikkeld van de vorm:

$$dichtheid = e^{(a+b*diepte+c*diepte^2+d*stroomsnelheid_{max}+e*stroomsnelheid_{max}^2+f*zout+g*zout^2+h*mediane korrelgrootte+i*mediane korrelgrootte^2)}$$

$$groei = e^{(a+b*diepte+c*diepte^2+d*stroomsnelheid_{max}+e*stroomsnelheid_{max}^2+f*zout+g*zout^2+h*medianekorre \lg\ rootte+i*medianekorre \lg\ rootte^2)}$$

$$P = kans\ op\ voorkomen\ (-) = Z / (1 + Z)$$

met:

$$Z = e^{(a+b*diepte+c*diepte^2+d*stroomsnelheid_{max}+e*stroomsnelheid_{max}^2+f*zout+g*zout^2+h*medianekorre \lg\ rootte+i*medianekorre \lg\ rootte^2)}$$

Deze modellen zijn ontwikkeld voor het litoraal (-85 cm NAP tot 60 cm NAP) en sublitoraal (<-85 cm NAP) apart, omdat werd aangenomen dat de habitatrelaties verschilden tussen sub- en litoraal.

2.7.2 modelvalidatie

De aldus ontwikkelde modellen werden beperkt gevalideerd door ze te extrapoleren naar een ander deel van de Waddenzee: op basis van de modellen uit het westen werd gekeken in hoeverre waarnemingen in het oosten verklaard konden worden. Hierbij is gebruik gemaakt van de abiotische en schelpdiergegevens uit een beperkt deel van de Waddenzee waarvoor ook saliniteitsgegevens beschikbaar waren, en dat aansloot op het westelijk deel van de Waddenzee dat is gebruikt in de voornoemde analyses. Dit gebied en de bijbehorende monsterlocaties staan weergegeven in Figuren 2-5.

Voor een vergelijking van waarnemingen en voorspellingen is wederom gebruik gemaakt van deviantieanalyse/Poisson regressie:

$$wa\ arg\ enomen\ dichtheid = e^{(a+b*\ln(voorspelde\ dichtheid))}$$

$$wa\ arg\ enomen\ groei = e^{(a+b*\ln(voorspelde\ groei))}$$

$$voorkomen\ (aan\ / \ afwezig) = e^{(a+b*Z)}$$

De hieruit berekende p waarden en percentages verklaarde deviantie werden vervolgens gebruikt om te beoordelen of er een significant verband was tussen voorspellingen en waarnemingen (p) en wat het voorspellend vermogen was van de habitatmodellen (verklaarde deviantie).

Merk op dat dit een fundamenteel andere beoordeling is van het voorspellend vermogen van de habitatmodellen dan in fase 1. De reden dat een afwijkende methodiek is gebruikt in fase 2 t.o.v. fase 1 is dat de methodiek van fase 1 niet aansluit bij de niet-normale verdeling van de data en dus minder geschikt is voor het beoordelen van de modellen. Dit i.t.t. de hier geschetste benadering: In fase 1 was een vergelijk door het RIKZ met eerdere analyses bepalend voor de gebruikte statistiek. In fase 2 stond een goede beoordeling door het RIVO van het ontwikkelde modelinstrumentarium centraal. In de discussie zal hier op worden teruggekomen.

3 Resultaten

3.1 Fase 1

Figuur 3 geeft een overzicht van alle geselecteerde monsterlocaties. Tabel 4, Tabel 5 en Figuur 6 geven een overzicht van de relatie tussen kans op voorkomen en dichtheid ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) voor de kokkel en de non.

Dichtheden kokkels en nonnetjes bleken significant gerelateerd te zijn aan kans op voorkomen. De r^2 van deze relaties was voor nonnetjes groter (0.20) dan voor kokkels (0.02). Voor 1999 zijn deze relaties grafisch weergegeven in Figuur 6 (nonnetjes totaal, kokkels totaal).

Omdat de r^2 uit Tabel 4 mogelijk een functie is van de aanwezige bestanden (kg) kokkels en nonnetjes, als gevolg van bijvoorbeeld processen van expansie en contractie, is ook deze relatie onderzocht. Voor kokkels bleek er geen relatie te zijn tussen r^2 en kokkel-bestand ($n=12$, $r^2=0.04$, $p=0.51$). "Bestand" werd hierbij bepaald op basis van de geselecteerde monsterpunten (zie Tabel 4). Nonnetjes dichtheden ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) bleken slechter te voorspellen in jaren waarin het nonnetjesbestand groter was ($n=12$, $r^2=0.43$, $p=0.02$; $r^2_{\text{voorspeld}}=0.474\cdot 0.008\cdot\text{biomassa in } 10^6 \text{ kg}$).

3.2 Fase 2

Tabel 6 en Tabel 7 geven een overzicht van de gevonden relaties. Figuur 7 en Figuur 8 geven een indruk van de ranges in diepte, stroomsnelheid, mediane korrelgrootte en saliniteit over de monsterlocaties die gebruikt zijn in het kader van deze studie. Figuur 9 geeft een overzicht van de verschillende responsecurves m.b.t. saliniteit.

3.2.1 kokkels

De verspreiding en groei van kokkels in het sub- en litoraal van de Westelijke Waddenzee bleek matig voorspelbaar ($r^2=0.10\text{-}0.20$; zie Tabel 6).

Wanneer deze relaties (Tabel 7) werden geëxtrapoleerd naar het oostelijk gelegen deel van de Waddenzee bleken waarnemingen en voorspellingen significant gecorreleerd (m.u.v. de groei van de kokkels in het sublitoraal), waarbij minder dan 8% van de deviantie werd verklaard (Tabel 6, Oost).

De groei van kokkels in het litoraal was maximaal bij een saliniteit van 24-26 g.l⁻¹. In het sublitoraal nam de groei toe met saliniteit, waarbij de grootste groei werd waargenomen bij saliniteiten rond 28 g.l⁻¹.

De dichtheid kokkels in het litoraal in g.m² nam toe met saliniteit, en af met saliniteit als dichtheden worden uitgedrukt in termen van #.m². De kans op voorkomen van kokkels in het litoraal bereikte een minimum bij een saliniteit van 24-26 g.l⁻¹.

De dichtheid kokkels in het sublitoraal in g.m² nam af met saliniteit. De kans op voorkomen en de dichtheid in termen van #.m² waren maximaal bij een saliniteit van 18-20 g.l⁻¹.

3.2.2 mosselen

De kans op voorkomen van mossels in het sub- en litoraal van de Westelijke Waddenzee bleek matig-slecht voorspelbaar ($r^2=0.06-0.08$; zie Tabel 6). De verspreiding van mossels (g.m²; #.m²) en de groei van mossels in het sublitoraal bleek matig voorspelbaar ($r^2=0.08-0.20$; zie Tabel 6). De relatief goede voorspelbaarheid van de groei van zaadmosselen in het litoraal ($r^2=0.32$; zie Tabel 6) is waarschijnlijk een artefact veroorzaakt door een combinatie van weinig waarnemingen (n=21) en veel verklarende habitatvariabelen. Wanneer deze relaties (Tabel 7) werden geëxtrapoleerd naar het oostelijk gelegen deel van de Waddenzee bleken waarnemingen en voorspellingen significant gecorreleerd (m.u.v. de dichtheid mosselen in #.m²), waarbij minder dan 8% van de deviantie werd verklaard. Voor het sublitorale mosselbestand kon deze validatie niet worden uitgevoerd door gebrek aan gegevens in de oostelijke Waddenzee.

De groei van mosselen in het sublitoraal nam toe met saliniteit, waarbij de grootste groei werd waargenomen bij saliniteiten van 26-28 g.l⁻¹. De groei van mosselen in het litoraal nam af met saliniteit, waarbij de grootste groei werd waargenomen bij saliniteiten van 18-20 g.l⁻¹. (Merk op dat deze laatste relatie was gebaseerd op slechts enkele waarnemingen (n=29).)

In het sublitoraal werden de grootste dichtheden ($\#.m^{-2}$, $g.m^{-2}$) mosselen waargenomen bij saliniteiten rond $20 g.l^{-1}$. Ook de kans op voorkomen was maximaal bij deze saliniteiten. In het litoraal nam de dichtheid ($\#.m^{-2}$, $g.m^{-2}$) mosselen toe met saliniteit. De kans op voorkomen bereikte een minimum bij een saliniteit van $24-28 g.l^{-1}$.

3.2.3 nonnetjes

De kans op voorkomen van nonnetjes in het sub- en litoraal van de Westelijke Waddenzee bleek matig-slecht voorspelbaar ($r^2=0.07-0.08$; zie Tabel 6). De nonnetjes dichtheden ($g.m^{-2}$; $\#.m^{-2}$) bleek matig voorspelbaar in het sublitoraal ($r^2=0.17-0.19$; zie Tabel 6) en redelijk-goed in het litoraal ($r^2=0.38-0.42$; zie Tabel 6). Wanneer deze relaties (Tabel 7) werden geëxtrapoleerd naar het oostelijk gelegen deel van de Waddenzee bleken waarnemingen en voorspellingen significant gecorreleerd. Met name de verspreiding van nonnetjes in het litoraal bleek goed voorspelbaar op basis van modellen uit het westen ($r^2=0.45-0.47$; zie Tabel 6). De sublitorale verspreidingen bleken minder goed voorspelbaar op basis van modellen uit het westen ($r^2<0.13$; zie Tabel 6).

In het sublitoraal bleek het voorkomen van nonnetjes (P , $\#.m^{-2}$, $g.m^{-2}$) af te nemen met saliniteit. In het litoraal bleek het voorkomen (P , $\#.m^{-2}$, $g.m^{-2}$) minimaal bij een saliniteit rond $26 g.l^{-1}$.

4 Discussie

4.1 Fase 1

De dichtheden nonnetjes in de monsters bleken beter te voorspellen dan de dichtheden kokkels. Dit kan betekenen dat het nonnetjesmodel een groter beschrijvend/voorspellend vermogen heeft dan het kokkelmodel. Echter, van nonnetjes is bekend dat zij homogener voorkomen binnen geschikte habitats. De vraag is dan ook in hoeverre een lagere r^2 het resultaat is van kleinschaliger patchiness van de kokkelbestanden of van een minder sterke relatie tussen habitat en voorkomen: Als monsters weinig representatief zijn voor het omliggende gebied zal de r^2 laag zijn, zelfs als het voorkomen in deze grotere gebieden sterk wordt bepaald door de habitatvariabelen in het model. Dit laatste geeft meteen ook aan dat een beoordeling van het voorspellend vermogen van modellen op basis van r^2 alleen beperkt is: Habitatmodellen zijn over het algemeen niet bedoeld om te voorspellen wat er in individuele monsters zit maar om voorspellingen te doen over grotere gebieden. Een lagere r^2 betekent dan ook niet automatisch dat het model minder bruikbaar is.

Een hieraan gerelateerd probleem is dat in de analyses van Tabel 2 en Figuur 3 werd uitgegaan van de aanname dat een grotere kans op voorkomen automatisch leidt tot een hogere dichtheid kokkels en nonnetjes. Deze aanname hoeft echter niet juist te zijn, met name in situaties waarbij grote variaties aanwezig zijn in de leeftijdsopbouw van de kokkel- of nonnetjespopulatie. Een voorbeeld is Figuur 9 waar de kans op voorkomen van kokkels in het litoraal minimaal is rond de 24-26 g.l¹; terwijl de dichtheden in #.m² en g.m² respectievelijk af- en toenemen met saliniteit.

Verder werd bij de de p-waarden van Tabel 4 uitgegaan van normaliteit van residuele waarden. Deze aanname ging niet altijd op. Voor een beperkt aantal van de relaties van Tabel 4 is daarom een permutatietest uitgevoerd. Deze testen hebben als voordeel dat p-waarden konden worden geschat zonder verdere aannames over de verdeling van de residuele waarden. Deze permutatietesten leidden echter niet tot een ander inzicht over de significantie van de gevonden relaties dan is weergegeven in Tabel 4. Daarom werd aangenomen dat de p-waarden uit Tabel 4 een redelijk beeld geven van de significantie van de weergegeven relaties, ondanks het feit dat in een aantal gevallen niet werd voldaan aan de voorwaarde van normaliteit. Wel moet in dit

verband worden opgemerkt dat de niet-normale verdeling van deze waarden niet alleen van invloed is op de gevonden p-waarden, maar ook impliceert dat de toegepaste statistiek en daarmee ook de parameterschattingen en r^2 uit Tabel 4 verbetering behoeft. Zo is in dit verband een poisson regressie/analysis of deviance veel beter geschikt dan de toegepaste variantieanalyse, vooral gezien het grote aantal 0-waarnemingen. Deze benadering is dan ook toegepast in fase 2 bij de validatie van het model.

De reden dat toch een variantieanalyse is toegepast in fase 1, is dat het RIKZ een vergelijk wilde maken met eerder onderzoek. Zonder vergelijkbare methodiek is dit vergelijk niet mogelijk. De toegepaste statistiek van fase 1 heeft echter wel tot consequentie dat de resultaten als zodanig lastig zijn te interpreteren: de toegepaste statistiek is minder geschikt voor een beoordeling van de mate waarin voorspellingen overeenkomen met waarnemingen.

Om deze redenen is geconcludeerd dat de analyses van Tabel 2 beperkt bruikbaar zijn voor een inschatting van het voorspellend vermogen van het RIKZ modelinstrumentarium.

Aanbevolen wordt om het RIKZ modelinstrumentarium vooral te beoordelen op basis van een vergelijk met andere methodes en door verdere validatie: Vergelijk de indruk die je krijgt van het effect van extra spui op basis van het modelinstrumentarium zoals ontwikkeld door van Ysebaert (2000), met die van RIVO en RIKZ. Als die indruk vergelijkbaar is dan geeft dat meer vertrouwen in je mogelijkheden tot voorspellen dan indien die indrukken sterk verschillen. Door dit vergelijk is ook beter in te schatten in hoeverre het voorkomen van non en kokkel bepaald wordt door de habitatvariabelen in het model of door andere factoren, en in hoeverre dit model recht doet aan de veelal complexe relaties tussen voorkomen en habitat. Een evaluatie van het voorspellend vermogen op basis van r^2 alleen, zoals in de hierboven beschreven analyses, is beperkt bruikbaar om een goede indruk van dit voorspellend vermogen te krijgen.

Het is onduidelijk waarom nonnetjes slechter te voorspellen waren bij grotere nonnetjesbestanden. Mogelijk dat bij grotere bestanden ook minder-gunstige habitats worden gebruikt, waardoor het voorspellend vermogen van de habitatmodellen achteruit kan gaan. Een verdere analyse van dit probleem viel echter buiten dit project.

4.2 Fase 2

4.2.1 Modellen: voorspelbaarheid

De dichtheden en groei van kokkels en mosselen ($\#.m^2$, $g.m^2$) bleken matig voorspelbaar m.b.v. de habitatmodellen van Tabel 6-7. De dichtheden nonnetjes ($\#.m^2$, $g.m^2$) bleken redelijk goed voorspelbaar en dan met name in het litoraal. Voor al deze soorten bleek de kans op voorkomen slechter te voorspellen dan de dichtheden. Wanneer de habitatmodellen die zijn ontwikkeld met data uit de Westelijke Waddenzee werden gebruikt om de verspreiding van kokkels, nonnetjes en mossels in een meer oostelijk gelegen gedeelte te voorspellen, bleken alleen de dichtheden nonnetjes goed voorspelbaar. Wel bleken voorspellingen en observaties in dit oostelijk gedeelte significant te zijn gecorreleerd.

Deze resultaten suggereren dat de verspreiding van nonnetjes meer gestuurd werd door habitat dan in het geval van kokkels en mosselen, of dat de habitatrelaties van nonnetjes eenvoudiger zijn samen te vatten in een statistisch model. Dit laatste zou samen kunnen hangen met verschillen in kleinschalige patchiness, waarbij individuele monsters met nonnetjes representatiever waren voor het voorkomen van nonnetjes in het omringende gebied dan in het geval van kokkels en mosselen. De mogelijkheden die nonnetjes hebben voor herverdeling na initieel settlement (Sigurdsson et al 1976, Sorlin 1988, Hiddink 2002) zouden hierbij een rol kunnen spelen. Ook is het mogelijk dat de verspreiding van mosselen en kokkels meer nog dan nonnetjes, beïnvloed wordt door processen die niet of alleen indirect aan habitat zijn gerelateerd, zoals, wind, variatie in broedval, visserij en natuurlijke predatie.

Het feit dat de kans-op-voorkomen over het algemeen slechter was te voorspellen dan de dichtheden ($\#.m^2$, $g.m^2$) kan deels veroorzaakt zijn door het gebruik van verschillende monsterapparaten met verschillende monsteroppervlakten, ook binnen een enkele survey. Immers, de kans op voorkomen neemt toe als een groter oppervlak wordt bemonsterd en het gebruik van meerdere monsterapparaten is dan een bron van extra variatie die niet verklaard kan worden in de modellen van Tabel 7. Om deze reden wordt aanbevolen om terughoudend te zijn bij het gebruik en interpretatie van de logistische modellen van Tabel 7, meer nog dan in het geval van de andere modellen.

4.2.2 Modellen: Kokkels

litoraal

In het litoraal bleek de dichtheid (g.m^{-2}) weinig te variëren met saliniteit (saliniteitsrange 18-30 g.l^{-1}); De grootste aantallen per m^2 werden aangetroffen bij de lagere saliniteiten; De groei was maximaal bij 22-26 g.l^{-1} .

sublitoraal

In het sublitoraal bleek de dichtheid (g.m^{-2}) maximaal en de groei (g) minimaal bij lagere saliniteiten (saliniteitsrange 16-28 g.l^{-1}). De grootste aantallen per m^2 werden aangetroffen bij saliniteiten rond 18-22 g.l^{-1} . Zowel in het sub- als litoraal werd een lagere groei geconstateerd bij die saliniteiten waar de dichtheden (g.m^{-2}) groter waren.

Dit suggereert dat een verlaging van de saliniteit van 20-18 g.l^{-1} leidt tot meer ($\#.m^{-2}$) maar kleinere kokkels in het litoraal. In het sublitoraal zou dit leiden tot kleinere 1-jarige kokkels, en grotere biomassa's per m^2 .

Kokkels verdragen vrij lage zoutgehalten. Bij een aanhoudend lagere saliniteit wordt hun plaats ingenomen door de brakwaterkokkel, *C. lamarcki* in Atlantische wateren en *C. glaucum* in het Middellandse zee gebied (Brock, 1987).

Een tijdelijke verlaging (1 dag) van de saliniteit van 28 naar 5 g/l veroorzaakt op termijn een hoge sterfte, maar kleinere tijdelijke verlagingen, naar 10 à 15 g/l , worden goed getolereerd. Een acute, blijvende verlaging van 28 g/l naar 10 g/l zorgt voor een snelle algehele sterfte, en ook de overgang van 28 naar 15 g/l zorgt voor 50% sterfte (Looise & Foekema, in prep.).

Volgens Muus (1976; in: Schuiling & Smaal 1998) is het minimum zoutgehalte voor kokkels om gedurende langere perioden te overleven en reproduceren 18 g.l^{-1} (zie ook Smaal en Mosterdijk 1985; in: Schuiling & Smaal 1998); Russel en Petersen (1973; in: Schuiling & Smaal 1998) vermeldden een saliniteit tolerantie van 15 g.l^{-1} . In de Balthische zee worden kokkels vanaf een saliniteit van 10 g/l gevonden (Brock, 1980). Schuiling & Smaal (1998) concludeerden dat voor de kokkel een minimum zoutgehalte van 18 g/l vereist is.

Brock (1980) en Kingston (1974) vermeldden een optimaal zoutgehalte voor de ontwikkeling van juveniele kokkels van 16-19 g.l^{-1} . Dit is veel lager dan het voor litorale kokkels gevonden groeioptimum van 26 g/l . Dit verschil kan voortkomen uit verschillen tussen het Waddenzee- en Bathische zee ecosysteem, o.a. m.b.t. (variëaties) in zoutgehalten en waarbij de variabiliteit bij lage gemiddelde zoutgehalten in de Waddenzee groter is dan in de Bathische zee.

Ysebaert (2000) heeft logistische modellen ontwikkeld voor de situatie in de Westerschelde, waarbij de kans op voorkomen wordt bepaald aan de hand van onder meer de saliniteit. De monsterpunten van deze studie lagen zowel litoraal als sublitoraal. Resultaten van deze studie laten zien dat de kokkels algemeen waren in het polyhalie deel van de Westerschelde (18 - 30 mg/l). In het mesohalyne deel (5-18 mg/l) waren zij minder algemeen, waarbij vooral broed werd aangetroffen. De kans op voorkomen van kokkels was het hoogst bij 25 g/l. Deze waarde komt goed overeen met de optimale saliniteit voor groei van litorale kokkels, en ligt iets hoger dan de kans op voorkomen van sublitorale kokkels. Het gevonden minimum in de kans-opvoorkomen van kokkels in het litoraal van de Waddenzee bij 26 g.l⁻¹ geeft wel aan dat relaties met saliniteit niet altijd goed extrapoleerbaar zijn en dat het voorkomen van kokkels in de Oosterschelde door andere processen bepaald kan zijn dan in de Waddenzee.

4.2.3 Modellen: Mossel

litoraal

In het litoraal werden de grootste dichtheden (g.m⁻²; #.m⁻²) aangetroffen bij hogere saliniteiten (saliniteitsrange 18-30 g.l⁻¹); Het groeimodel voor mosselen in het litoraal was gebaseerd op te weinig waarnemingen voor een zinvolle interpretatie.

sublitoraal

In het sublitoraal waren de dichtheden (g.m⁻²; #.m⁻²) maximaal bij 18-22 g.l⁻¹ (saliniteitsrange 16-28 g.l⁻¹). De groei was maximaal bij de hogere saliniteiten.

De resultaten suggereren dat dat een verlaging van de saliniteit van 20-18 g.l⁻¹ in het litoraal nauwelijks leidt tot andere dichtheden (#.m⁻²; g.m⁻²). In het sublitoraal zou deze verlaging leiden tot lagere dichtheden (#.m⁻²; g.m⁻²); De grootte van zaadmosselen zou weinig veranderen.

Mosselen zijn euryhalien en hebben een wijde verspreiding in estuaria van zoutgehalten van ca 5 g/l tot volledig marien condities (Kaag et al., 1992). In de Balthische zee komen mosselpopulaties voor die zich, onder vertoon van bepaalde stresskenmerken, bij een saliniteit van 7 g/l kunnen handhaven (Tedengren et al., 1987). Nell & Gibbs (1986) vonden voor de mossel *Mytilus edulis planulatus* een saliniteitstolerantie tussen de 15 en 45 g/l. Voor volwassen mosselen geldt dat de saliniteit niet gedurende lagere periodes lager mag zijn dan 20 g.l⁻¹ (Wolff 1973; in: Schuiling & Smaal 1998).

Translocatie experimenten met mosselen tussen plaatsen met verschillende saliniteit (17-31 g/l) hebben aangetoond dat de aanpassing van het metabolisme in mosselen aan een gewijzigde saliniteit meer dan een maand in beslag neemt (Eertman & de Zwaan, 1996). Volgens Almada-Villela (1984) zijn saliniteiten onder de 10 g/l lethaal. De genoemde publicaties richten zich vooral op gebieden met een lage saliniteit. Er zijn geen aanwijzingen dat tussen het traject van 28 tot 34 g/l een sterke stijging van de biomassa of het aantal kan worden verwacht, wat de litorale mosselmodellen laten zien. Ook is er op grond van de publicaties geen verklaring voor het gevonden optimum van 20 g/l bij de sublitorale modellen voor aantal en biomassa.

Mosselen zijn osmo-conformeers (Conklin & Krogh, 1938). Dit betekent dat zij hun interne osmotische waarde aanpassen aan de saliniteit van hun omgeving. Wanneer zij aan lage saliniteiten worden blootgesteld, minimaliseren mosselen de osmotische stress door hun siphon en schelp te sluiten. Dit gebeurt bij saliniteiten onder de 25 g/l (Davenport, 1981). Een saliniteit onder de 18 g/l reduceert de groei van mosselen (Almada-Villela, 1984). Onder de 12 g/l vind geen schelpgroei meer plaats (Malone & Dodd, 1967; Almada-Villela, 1984). Ook mosselen die leven in een gebied met een sterk variërende saliniteit hebben een gereduceerde groeisnelheid (Bøhle, 1972). In de Baltische zee is de mossel een van de meest voorkomende soorten. Zij leven hier op de rand van hun saliniteitstolerantie. Hoewel de mosselen klein blijven bereikt de populatie hoge dichtheden. De groei van de mosselen nam toe met toenemende saliniteit (Westerbom et al., 2002).

Deze resultaten onderschrijven het gevonden model voor de situatie in de Waddenzee, waarin de groei van mosselen toeneemt met toenemende saliniteit. Een toename van de groei van mosselen met saliniteit is ook in overeenstemming met bevindingen van Groth en Theede (1989), de Boer en Wolff (1996) en Bohle (1972).

4.2.4 Modellen: Nonnetje

litoraal

In het litoraal werden de grootste dichtheden (g.m^{-2} ; $\#.m^{-2}$) aangetroffen bij saliniteiten rond 22-28 g.l⁻¹ (saliniteitsrange 18-30 g.l⁻¹).

sublitoraal

In het sublitoraal waren de dichtheden (g.m^{-2} ; $\#.m^{-2}$) maximaal bij de lagere saliniteiten (saliniteitsrange 16-28 g.l⁻¹).

De resultaten suggereren dat dat een verlaging van de saliniteit van 20-18 g.l⁻¹ leidt tot grotere dichtheden (g.m⁻²; #.m⁻²) nonnetjes.

Nonnetje kunnen bij zeer lage zoutgehalten voorkomen, tot 1.5 g/l, zij het dat de groei daar minder is (Kaag et al., 1992). Plotselinge veranderingen in saliniteit kunnen ze waarschijnlijk minder goed verdragen (Bryant et al, 1985). Het nonnetje is een van de meest algemene mollusken in de Westerschelde en het Eems estuarium, waar zij voorkomen tot aan de oligohaliene zone (Ysebaert, 2000).

Ysebaert (2000) heeft logistische modellen ontwikkeld voor de situatie in de Westerschelde, waarbij de kans op voorkomen wordt bepaald aan de hand van onder meer de saliniteit. De monsterpunten van Ysebaert (2000) lagen hierbij zowel litoraal als sublitoraal. De kans op voorkomen van nonnetjes daalde in deze studie licht met toenemende saliniteit. Een afname met toenemende saliniteit is ook gevonden voor de sublitorale nonnetjes in de westelijke Waddenzee.

4.2.5 *Habitatmodellen en zout*

De verspreiding van soorten hangt af van het succes van individuen m.b.t. vestiging, overleving en voorplanting. Al deze processen zijn afhankelijk van habitat (Constable, 1999).

Factoren die over het algemeen van belang worden geacht voor de verspreiding van macro-invertebraten, zoals de gemodelleerde schelpdieren in deze studie, zijn sediment (Gray, 1974; Rhoads, 1974; Probert, 1984), voedsel beschikbaarheid (Pearson & Rosenberg, 1978, 1987; Olafsson et al, 1994), en waterbeweging (Butman, 1987; Pearson & Rosenberg, 1987). Interacties tussen en binnen soorten, zoals predatie en competitie, en effecten van soorten op hun eigen habitat en dat van anderen, bepalen uiteindelijk de verspreiding in termen van dichtheden en groei.

Veel van deze factoren zijn niet makkelijk meetbaar en om praktische redenen zijn habitatmodellen dan ook vaak beperkt tot eenvoudig te meten parameters (Peterson, 1977; Snelgrove & Butman, 1994). Een belangrijke vraag is dus welke parameter, of combinatie van parameters, gebruikt moeten worden om de verspreiding van biota in relatie tot fysische factoren adequaat te kunnen voorspellen (Constable, 1999).

In deze studie is gebruik gemaakt van een langjarige dataset, met informatie over een groot aantal monsternames, genomen over een groot gebied met een grote variatie aan habitats. Verder was informatie beschikbaar over de variabelen die voor over het algemeen van belang worden geacht voor habitatmodellering: zoutgehalte (g.l^{-1}), maximale stroomsnelheid (m.s^{-1}), hoogteligging t.o.v. NAP (m), en mediane korrelgrootte (μm). De resultaten van deze resultaten moeten dan ook vooral worden gezien als een belangrijke stap gericht op een beter begrip van de relatie tussen saliniteit en voorkomen van schelpdieren. Wel wordt benadrukt dat ook deze stap zijn beperkingen heeft. Zo is relatief weinig aandacht besteed aan alternatieve benaderingen die mogelijk zouden kunnen leiden tot betere modellen. Een vergelijking van habitatmodellen voor jaren met verschillende saliniteiten, een evaluatie van effecten van fluctuaties in zoutgehaltes en een evaluatie van interacties tussen variabelen zijn in dit verband relevant.

Zo is bekend dat schelpdieren vaak direct reageren op veranderingen in zoutgehaltes door sluiten van de schelp, veranderingen in osmoregulatie en voedselopname: Davenport (1981) constateerde dat mossels zich sloten bij saliniteiten van minder dan 20 g.l^{-1} en Wolff (1973; in: Schuiling & Smaal 1998) dat mosselschelpen zich niet meer openden bij saliniteiten lager dan 16 g.l^{-1} . Kortdurende periodes met lage saliniteiten kunnen dus goed worden overbrugd door sluiting van de schelp. Langere periodes kunnen van grote invloed zijn op de voedselopname, groei en verdere overleving (vergelijk: Brock 1980). Schuiling en Smaal (198) concluderen dan ook dat het minimumzoutgehalte voor korte perioden vrij laag ligt voor de kokkel en mossel, doch dat voor lagere duur een minimum van $18\text{-}20 \text{ g.l}^{-1}$ is vereist. Echter, het blijft daarmee onduidelijk in hoeverre groei, reproductie, broedval en overleving worden beïnvloed door veranderingen in de frequentie en lengte van periodes met verlaagde saliniteiten. Een jaarlijks gemiddeld zoutgehalte, zoals gebruikt in het habitatmodelinstrumentarium van deze studie, zou daarom mogelijk minder relevant kunnen zijn.

Ook moet worden opgemerkt dat de gevonden relaties met saliniteit ook veroorzaakt kunnen zijn door processen die verder niets met saliniteit van doen hebben: Voor de Afsluitdijk worden grote dichtheden mosselen aangetroffen, mogelijk omdat dit een sedimentatiegebied betreft wat ontstaan is vanuit een belangrijke geul naar de vroegere Zuiderzee en de aanleg van de Afsluitdijk. Dit gebied wordt gekenmerkt door zoutgehaltes die anders zijn dan elders in de Waddenzee. Hierdoor kunnen relaties tussen mosseldichtheden en saliniteit gevonden worden die niets met een oorzakelijk verband van doen hebben. Door te corrigeren voor variabelen als stroomsnelheid, sediment en diepte wordt dit probleem enigszins gereduceerd, maar zeker niet volledig ondervangen.

Het blijft dus moeilijk om correlaties te duiden in termen van oorzaak en gevolg. Dit is een algemeen probleem dat vooral ook bij estuariene studies rond zoet/zout overgangen naar voren komt: Estuaria worden gekenmerkt door saliniteitsgradiënten. Parallel aan deze saliniteitsgradiënten zien we een scala aan andere gradiënten m.b.t. troebelheid, nutriënten, slibgehaltenes, hydrodynamica, morfologie en ecologie. Vooral omdat al deze gradiënten sterk zijn gecorreleerd is het uiterst moeilijk om met alleen veldwaarnemingen en statistiek, oorzaak en gevolg te onderscheiden. Dit is waarschijnlijk ook een belangrijke reden van het feit dat een grote algemene kennis over een klassiek ecologisch onderwerp als estuaria en zoet/zout gradiënten toch lastig blijkt te extrapoleren naar habitatmodellen zoals in deze studie.

Bij MER studies is een goede inschatting van effecten belangrijk. Deze inschatting hoeft niet alleen gebaseerd te zijn op proceskennis maar kan ook goed zijn gebaseerd op meer correlatieve verbanden. Wel is het zo dat met een betere kennis van de achtergrond van correlaties, effecten met meer vertrouwen kunnen worden ingeschat. Om deze reden wordt aanbevolen om voorzichtig om te gaan met resultaten van scenariostudies op basis van de habitatmodellen uit dit rapport.

5 Conclusies

- De dichtheden nonnetjes in de RIVO monsters bleken beter te voorspellen met het RIKZ modelinstrumentarium dan de dichtheden kokkels: De r^2 van de relatie kans-op-voorkomen (%) en dichtheid (g.m^{-2}) in de RIVO monsters uit 1990-2001 was voor nonnetjes 0.20 en voor kokkels 0.02.
- Dit zou kunnen betekenen dat het nonnetjesmodel een groter beschrijvend/voorspellend vermogen heeft dan het kokkelmodel. Echter, van nonnetjes is bekend dat zij homogener voorkomen binnen geschikte habitats. De vraag is dan ook in hoeverre een lagere r^2 voor kokkels het resultaat is van kleinschalige patchiness van kokkelbestanden of van de relatie tussen habitat en voorkomen: Habitatmodellen zijn over het algemeen niet bedoeld om te voorspellen wat er in individuele monsters zit maar om voorspellingen te doen over grotere gebieden. Als monsters weinig representatief zijn voor het omliggende gebied zal de r^2 laag zijn, zelfs als het voorkomen in deze grotere gebieden sterk wordt bepaald door de habitatvariabelen in het model.
- Een evaluatie van het voorspellend vermogen op basis van r^2 alleen, zoals in deze studie, is beperkt bruikbaar.
- Voor kokkel, mossel en non bleek saliniteit gecorreleerd met voorkomen en groei:
- Kokkel: In het litoraal bleek de dichtheid (g.m^{-2}) weinig te variëren met saliniteit (saliniteitsrange 18-30 g.l^{-1}); De grootste aantallen per m^2 werden aangetroffen bij de lagere saliniteiten; De groei was maximaal bij 22-26 g.l^{-1} . In het sublitoraal bleek de dichtheid (g.m^{-2}) maximaal en de groei (g) minimaal bij lagere saliniteiten (saliniteitsrange 16-28 g.l^{-1}). De grootste aantallen per m^2 werden aangetroffen bij saliniteiten rond 18-22 g.l^{-1} . Zowel in het sub- als litoraal werd een lagere groei geconstateerd bij die saliniteiten waar de dichtheden (g.m^{-2}) groter waren.
- Mossel: In het litoraal werden de grootste dichtheden (g.m^{-2} ; $\#.m^{-2}$) aangetroffen bij hogere saliniteiten (saliniteitsrange 18-30 g.l^{-1}); Het groeimodel voor mosselen in het litoraal was gebaseerd op te weinig waarnemingen voor een zinvolle interpretatie. In het sublitoraal waren de dichtheden (g.m^{-2} ; $\#.m^{-2}$) maximaal bij 18-22 g.l^{-1} (saliniteitsrange 16-28 g.l^{-1}). De groei was maximaal bij de hogere saliniteiten.
- Non: In het litoraal werden de grootste dichtheden (g.m^{-2} ; $\#.m^{-2}$) aangetroffen bij saliniteiten rond 22-28 g.l^{-1} (saliniteitsrange 18-30 g.l^{-1}); In het sublitoraal waren de dichtheden (g.m^{-2} ; $\#.m^{-2}$) maximaal bij de lagere saliniteiten (saliniteitsrange 16-28 g.l^{-1}).

-
- De dichtheden en groei van kokkels en mosselen ($\#.m^{-2}$, $g.m^{-2}$, g) bleken matig voorspelbaar m.b.v. habitatmodellen ($r^2=0.12-0.20$).
 - De dichtheden nonnetjes ($\#.m^{-2}$, $g.m^{-2}$) bleken redelijk-goed voorspelbaar m.b.v. habitatmodellen, en dan met name in het litoraal ($r^2=0.17-0.42$).
 - Voor alle soorten bleek de kans op voorkomen slechter te voorspellen dan de dichtheden ($r^2<0.14$).
 - Deze resultaten suggereren dat de verspreiding van nonnetjes meer gestuurd werd door habitat dan kokkels en mosselen, of dat de habitatrelaties van nonnetjes eenvoudiger zijn samen te vatten in een statistisch model. De mogelijkheden die nonnetjes hebben voor herverdeling na initieel settlement zou hierbij een rol kunnen spelen. Ook is het mogelijk dat de verspreiding van mosselen en kokkels meer nog dan nonnetjes, beïnvloed wordt door processen die niet of alleen indirect aan habitat zijn gerelateerd, zoals, wind, variatie in broedval, visserij en natuurlijke predatie.
 - Deze studie moet worden gezien als een belangrijke stap gericht op een beter begrip van de relatie tussen saliniteit en voorkomen van schelpdieren. Wel wordt benadrukt dat ook deze stap zijn beperkingen heeft. Zo blijft het moeilijk om te bepalen in hoeverre gevonden correlaties duiden op oorzakelijke verbanden. Ook is relatief weinig aandacht besteed aan alternatieve benaderingen die mogelijk zouden kunnen leiden tot betere modellen. Een vergelijk van habitatmodellen voor jaren met verschillende saliniteiten, een evaluatie van effecten van fluctuaties in zoutgehaltes en een evaluatie van interacties tussen variabelen zijn in dit verband relevant. Om deze redenen wordt aanbevolen om uiterst voorzichtig om te gaan met resultaten van scenariostudies op basis van de habitatmodellen uit dit rapport.
 - Aanbevolen wordt om het RIKZ modelinstrumentarium vooral te beoordelen op basis van een vergelijk met andere methodes en door verdere validatie. Door dit vergelijk is ook beter in te schatten in hoeverre het voorkomen van non en kokkel bepaald wordt door de habitatvariabelen in het model of door andere factoren, en in hoeverre dit model recht doet aan de veelal complexe relaties tussen voorkomen en habitat. Dit vergelijk moet dan vooral gericht zijn op grootschaliger effecten en minder op kleinschaliger verschillen in verspreiding. Dit vergelijk zou uitgevoerd kunnen worden in HABIMAP, en valt verder buiten dit project.

6 Referenties

Almada-Villela PC, 1984. The effects of reduces salinity on the shell growth of small *Mytilus edulis*. J. Mar. Biol. ASS. UK 64: 171-182.

Boer, K. de en W.J. Wolff, 1996. Tussen zilt en zout. Voorstudie naar de betekenis van estuariene gradiënten in het Waddengebied. Rijksuniversiteit Groningen, Vakgroep Mariene Biologie. I.o.v. Rijkswaterstaat, directie Noord-Nederland.

Bøhle B, 1972. Effects of adaptation to reduced salinity on filtration activity and growth of mussels (*Mytilus edulis* L.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 10: 41-47.

Brock V, 1980. The geographical distribution of *Cerastoderma (Cardium) edule* (L.) and *C. lamarcki* (Reeve) in the Baltic and adjacent seas related to salinity and salinity fluctuations. *Ophelia* 19(2): 207-214.

Brock V, 1987. Genetic relations between the bivalves *Cardium (Cerastoderma) edule*, *Cardium lamarcki* and *Cardium glaucum*, studied by means of crossed immuno-electrophoresis. *Mar. Biol.* 93: 493-498.

Bryant V, Newberry DM, McLusky DS & Campbell R, 1985. Effect of temperature and salinity on the toxicity of nickel and zinc to two estuarine invertebrates (*Corophium volutator*, *Macoma balthica*). *Mar. Ecol. Prog Ser.* 24: 139-153.

Butman CA, 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 25: 113-165.

Conklin RE & Krogh A, 1938. A note on the osmotic behaviour of *Eriocheir* in concentrated and *Mytilus* in diluted seawater. *Z. verlg. Physiol.* 26: 239-241.

Constable AJ, 1999. Ecology of benthic macro-invertebrates in sort-sediment environments: A review of progress towards quantitative models and predictions. *Austr. J. Ecol.* 24: 452-476.

Davenport J, 1981. The opening response of mussels (*Mytilus edulis*) exposed to falling sea-water concentrations. J. Mar. Biol. Ass. UK 61: 667-678.

Eertman RHM & de Zwaan A, 1996. Salinity effects on anaerobic metabolic processes in the mussel *Mytilus edulis*. IN: Adaptation to stress in aquatic and terrestrial ecosystems. Abstracts book of the 17th Conf. Eur. Soc for Co,p. Physiol. Biochem. Antwerp, Belgium.

Gray JS, 1974. Animal-sediment relationships. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 12: 223-261.

Groth, H. en H. Theede, 1989. Does brackish water exert long-term stress on marine immigrants in the Baltic Sea? Topics in Marine Biology. Ros, J.D. (ed.). Scientia Marina. 53, 677-684.

Hiddink, J.G. 2002. The adaptive value of migrations for the bivalve *Macoma balthica*. Rijksuniversiteit Groningen. The Netherlands. Ph.D. Thesis.169 pp.

Kaag NHBM, Dvhobben HPM, Jk RG & Scholten MCT, 1992. Ecotoxicologische profielen van amoebe-soorten. TNO rapport R92/115.

Kingston P, 1974. Some observations on the effects of temperature and salinity upon the growth of *Cardium edule* and *Cardium glaucum* larvae in the laboratory. J. Mar. Biol. Ass. UK 54: 309-317.

Marlone PG & JR Dodd, 1967. Temperature and salinity effects on calcification rate in and its paleoecological implications. Limnology and Oceanography 13(3): 432-436.

Nell JA & Gibbs PJ, 1986. Salinity tolerance and absorption of L-methionine by some Australian bivalve molluscs. Austr. J. Mar. Freshw. Res. 37: 721-727.

Olafsson EB, Peterson CH & Ambrose WG, 1994. Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediments: the relative significance of pre- and post-settlement processes. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 32: 65-109.

Pearson TH & Rosenberg R, 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. Oceanogr. Mr. Biol. Ann. Rev. 16: 229-311.

-
- Pearson TH & Rosenberg R, 1987. Feast and famine: structuring factors in marine benthic communities. In: organisation of communities: past and present. JHR Gee & PS Giller (Ed). Blackwell Science, Oxford.
- Peterson, CH, 1977. Competitive organization of the soft-bottom macrobenthic communities of southern California lagoons. *Mar. Biol.* 43: 343-359.
- Probert PK, 1984. Disturbance, sediment stability, and trophic structure of soft-bottom communities. *J. Mar. Res.* 42: 893-921.
- Rhoades DC, 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanogr. Mar. Ann. Rev.* 12: 263-300.
- Schuiling E & Smaal A, 1998. Het zoet in de pap. Een literatuur studie naar de effecten van verhoogde zoetwatertoevoer op commercieel belangrijke soorten in de Oosterschelde. Rapport C041/98. RIVO Yerseke.
- Sigurdsson, J.B., C.W. Totman, and P.A. Davis. 1976. The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads. *Nature.* 262: 386-387.
- Sörlin, T. 1988. Floating behaviour in the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) *Oecologia.* 77: 273-277.
- Snelgrove PVR & Butman CA, 1994. Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 32: 111-177.
- Tedengren M & Kautsky N, 1987. Comparative stress response to diesel oil and salinity changes of the blue mussel, *Mytilus edulis* from the Baltic and North Seas. *Ophelia* 28: 1-9.
- Westerbom M, Kilpi M & Mustonen O, 2002. Blue mussels, *Mytilus edulis*, at the edge of the range: population structure, growth and biomass along a salinity gradient in the north
- Ysebaert T, 2000. Macrozoobenthos and waterbirds in the estuarine environment: spatio-temporal patterns at different scales. PhD thesis, University of Antwerp. Communications of the Institute of Nature Conservation 16. Brussel, Belgium.