BIOMASSA EN PRODUKTIE VAN MACROZOOBENTHOS OP DE SLIKKEN VAN FLAKKEE

door

J.W.J. Koniuszek

Verslag van de werkzaamheden verricht in het kader van de studie voor het doctoraal examen biologie in het tijdvak

14 maart - 14 december 1977

voor

Prof. Dr. L. Vlijm
Biologisch Instituut, Vakgroep Oecologie
Vrije Universiteit, Amsterdam

onder supervisie van

Drs. R.H.D. Lambeck

Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek
Vierstraat 28, 4401 EA Yerseke

Studentenverslagen nr. D7 - 1979.

300711

Rechten voorbehouden: Van de "Studentenverslagen" is herdruk of aanhaling slechts toegestaan met uitdrukkelijke toestemming van de direkteur van het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek te Yerseke.

Inhoud pag.

I. Inleiding 1

II. Doel van het onderzoek 2

III. Materiaal en methode 3

IV. Resultaten 7

IV.1. De raaien 7

IV.2. De stations 8

IV.2.1. Algemene gegevens en soortensamenstelling 8

IV.2.2. Biomassa en dichtheid 9

IV.2.3. Produktie 13

V. Diskussie 17

VI. Samenvatting - Summary 21

VII. Literatuur 24

Tabellen 26

Figuren 39

1. Inleiding

Toen het besluit werd genomen om in het zuidwestelijk deel van Nederland een aantal zeearmen af te sluiten van de Noordzee en zo te veranderen in stagnante meren, bood dit mogelijkheden tot unieke grootscheepse biologische onderzoeken. Het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek werd opgericht om deze uit te voeren (Vaas, 1961).

Een van de projekten is een onderzoek naar de koolstofkringloop in de Grevelingen vóór en na de afsluiting in 1971. Door het bestuderen van de kringloop van organische stof en de rol die allerlei organismen daarin spelen wordt getracht het functioneren van de Grevelingen als oecosysteem te begrijpen en de invloed vast te stellen die de sleutelfaktor getij hierop heeft. Als onderdeel van dit projekt is een onderzoek opgezet naar de biomassa en de produktie van het macrozoöbenthos.

Onder de produktie van een soort wordt verstaan de nieuwvorming van organisch materiaal door die soort, meestal uitgedrukt in grammen asvrij drooggewicht of koolstof per m^{-2} per tijdseenheid. Het is een betere maat voor de rol van de soort in een oecosysteem dan de biomassa op een bepaald moment: een gelijke biomassa van twee soorten kan namelijk in een zeer verschillende tijdspan gevormd zijn. Bovendien wordt bij produktieberekeningen rekening gehouden met de vorming van organisch materiaal door tussentijds gestorven organismen.

Om de produktie van het macrozoöbenthos in het hele gebied te berekenen zijn verschillende methoden mogelijk (Wolff en De Wolf, 1977). De verschillende methoden sluiten elkaar niet uit, maar onderscheiden zich in de hoeveelheid werk. De eerste mogelijkheid is om alle of de belangrijkste soorten regelmatig te monsteren op een voldoende aantal random gekozen stations in het hele gebied, om de produktie van iedere soort apart te berekenen. Een tweede mogelijkheid is een zelfde manier van monsteren, maar slechts één of twee maal om de biomassa in het hele gebied te bepalen. Deze biomassa moet dan vermenigvuldigd worden met de verhouding van jaarlijkse produktie en biomassa verkregen op een beperkt aantal intensief te bemonsteren plaatsen. De derde mogelijkheid is het gebied te verdelen in een aantal intern homogene subgebieden of "gemeenschappen" en de biomassa en jaarlijkse produktie op monsterstations te bepalen, welke representatief worden geacht voor een be-

paalde gemeenschap. Door de oppervlakte van de gemeenschap te vermenigvuldigen met de produktie per vierkante meter op het monsterstation verkrijgt men het produktiecijfer van de betreffende gemeenschap en de totale produktie van het gebied is het resultaat van sommatie der waarden van alle gemeenschappen. De eerste methode eist een monsterprogramma dat zo intensief is, dat het boven de mogelijkheden van het Instituut gaat. Bij het onderzoek naar de biomassa en de produktie van macrozoöbenthos in de Grevelingen vóór de afsluiting is dan ook gebruik gemaakt van de tweede en de derde methode (Wolff en de Wolf, 1977). De resultaten van dit onderzoek kunnen dienen als referentie voor de onderzoeken die na de afsluiting zijn of worden gedaan.

II. Doel van het onderzoek

Sinds de afsluiting van de Grevelingen (140 km^2, waarvan 108 km^2 water) is er een uitgebreid onderzoek gaande naar de produktie en de biomassa van macrozoöbenthos volgens de tweede hierboven genoemde methode. Een leemte in dit onderzoek tot nu toe was dat de ondiepe gebieden (d.w.z. 1,5 m diep of minder) enigszins verwaarloosd zijn. Praktische problemen waren hiervan de oorzaak. Bemonsteringen konden vóór de afsluiting vrij snel worden uitgevoerd: of lopend over de bij eb drooggevallen platen, of per boot bij hoog water.

In de huidige stagnante situatie kunnen de beschikbare schepen in verband met hun diepgang niet op de uitgestrekte onder water staande platen komen. Aangezien er nog moest worden gewerkt met een vletje (de "Marina") en met waadpakken en dit zeer tijdsintensief en weersafhankelijk bleek te zijn, heeft men de ondiepe gebieden enigszins moeten laten rusten. Weliswaar is één van de vier permanente stations die frekwent worden bemonsterd, "Plaatje", ondiep (ongeveer 1 m), maar dit ligt midden in het Grevelingenmeer en is omringd door dieper water, waarvan het om afkalving tegen te gaan met grintdammen is afgeschermd.

Een dieptegradient van een droogliggend gedeelte naar de geul, zoals die bij de meeste andere ondiepe gebieden rondom de permanent drooggevallen platen en langs de kanten van het meer wel voorkomt, ontbreekt hier volledig. De vraag is in hoeverre dit station nog representatief is voor de grote

meerderheid van de ondiepe gebieden. Daar deze ongeveer 30% van het totale Grevelingenoppervlak vertegenwoordigen, kan de produktie hierin wel eens een belangrijke komponent zijn van die van het gehele meer, zodat beantwoording van deze vraag de betrouwbaarheid van de macrozoöbenthosgegevens aanzienlijk kan verhogen. Het leek daarom gewenst ook informatie te vergaren in een ander ondiep gebied.

Als plaats voor het onderzoek is gekozen voor het nu permanent onder water staande deel van de voormalige Slikken van Flakkee, verder aangeduid als de Slikken van Flakkee. Dit is veruit het grootste ondiepe gebied in de Grevelingen (ongeveer 20 km^2), waar men vanaf de oever op veel plaatsen met een waadpak 1 tot 2 km het meer in kan lopen. Bovendien zijn van dit gebied uit de tijd vóór de afsluiting nog gegevens aanwezig, zodat mogelijkheden voor een vergelijking tussen de estuariene en de stagnante fase voorhanden zijn.

III. Materiaal en methode

Om de produktie van het macrozoöbenthos op de Slikken van Flakkee te berekenen is uitgegaan van de tweede in de inleiding genoemde methode.Om voor het hele gebied over gegevens van de biomassa te beschikken is echter niet gewerkt met een aantal random gekozen monsters, omdat het praktisch onmogelijk is om van te voren vastgelegde punten in het veld (d.w.z. op het water) precies te situeren; hier is gewerkt met drie raaien (Fig. 1). De raaien I, II en III zijn uitgezet door met een vletje naar resp. boei Sp 3, Sp 5 en Sp 7 te varen en vanaf deze boeien richting Flakkee te gaan met als respektievelijke richtpunten de molen van Stellendam, idem, en de kerktoren van Goedereede.

Vanaf een diepte van 1,50 m zijn bodemmonsters genomen met een onderlinge afstand van 150 m. Op gedeelten die niet te bemonsteren waren met waadpakken is deze afstand gemeten door gebruikt te maken van een 150 meter lang touw met aan elk uiteinde een stok. De monsters werden genomen met een 1,10 meter lange stalen steekbuis van 8,1 cm diameter (d.i. 51,5 cm^2 oppervlakte). Per monsterpunt werden 5 steken genomen, dus totaal 0,02575 m^2 per monster. De diepte van de steken was ongeveer 30 cm. De raaien zijn bemonsterd tussen 12 en 22 april 1977. De opeenvolgende waterdiepten van de

monsters zijn te vinden in Tabel I. Op raai I zijn 16 monsters genomen, op raai II 14 en op raai III 17, wat een totaal bemonsterde oppervlakte geeft van 1,21 m^2.

Om het aantals- en gewichtsverloop van de meeste soorten tijdens het groeiseizoen te kunnen volgen zijn er drie stations in het gebied gekozen. In ieder geval was het de bedoeling om de stations op drie verschillende waterdiepten te situeren. Op de raaibemonsteringen was reeds een indruk ontstaan van het hele gebied, en er was geconstateerd dat op de raaien I en II veel meer kiemplanten van het zeegras, Zostera marina, aanwezig waren.

Uiteindelijk is er voor de drie in figuur 1 aangegeven stations gekozen, waarbij station A 0,40, station B 0,75 en station C 1,05 m diep zijn, en de verwachting was dat op station A en B de meeste Zostera zou groeien. De stations werden gemarkeerd met behulp van palen; op station C is dit baken echter na de tweede monstering verdwenen. Daar de lijn waarin dit station lag bekend was - boei Sp 7 richting kerktoren van Goedereede -en de waterdiepte eveneens, is getracht om de resterende drie bemonsteringen op ongeveer dezelfde plaats uit te voeren. Aangezien echter het waterpeil nogal varieert (zie onder) en de bodem op dat gebied vrij vlak is, is het zeer goed mogelijk dat de laatste bemonsteringen enkele honderden meters uit elkaar zijn uitgevoerd.

De variabele waterhoogte op de Slikken van Flakkee is vooral het gevolg van de wind en in mindere mate van de neerslag. Bij aanhoudende zuidelijke wind wordt het water behoorlijk opgestuwd op de Slikken; bij noordelijke wind gebeurt het tegenovergestelde en aan de palen die bij de stations stonden was te zien dat dit effekt een verschil in waterhoogte kon geven van 20-30 cm, wat op een vlak gebied als de Slikken van Flakkee grote verschillen met zich mee brengt in de oppervlakte aan droogvallend gebied. Ter vergelijking: het waterpeil in Bruinisse dat veel minder windgevoelig is, schommelde van april 1977 tot en met oktober 1977 maximaal van -13 tot -31 cm N.A.P., wat een maximaal verschil te zien geeft van 18 cm (in 1976 daalde het peil bij Bruinisse in de droogste periode tot -50 cm N.A.P., waaruit we misschien iets kunnen konkluderen wat betreft de toestand op de Slikken van Flakkee in die periode).

Per station werden om de zes weken 35 maal 3 steken van 51,5 cm^2 genomen met dezelfde steekbuis als op de raaibemonsteringen is gebruikt. Alleen de eerste monstering is later uitgevoerd dan gepland was, vanwege de zeer slechte weersomstandigheden in april 1977 (met windkracht 6-7 is het niet meer verantwoord om met het beschikbare vletje het water op te gaan). De monsterdata voor elk station staan in Tabel II. In de rest van het verslag zullen steeds de dagnummers worden gebruikt, waarbij 1 januari 1977 de begindatum is (= 1).

Per bemonstering werd per station een oppervlakte van 0,54 m^2 onderzocht, wat over de gehele periode op alle drie stations een oppervlakte van 8,10 m^2 betekent. Samen met de raaibemonsteringen geeft dit een totaal van 9,32 m^2.

De monsters werden in het veld gezeefd op een 1 mm zeef en in het laboratorium uitgezocht. Er werd geen conserveringsmiddel gebruikt om de monsters te bewaren, maar ze werden direkt na aankomst op het laboratorium ingevroren. Het is nl. gebleken dat formaline en alcohol een behoorlijke invloed hebben op de biomassa van de verschillende soorten zoöbenthos (bv. Howmiller, 1972).

Bij het sorteren van de monsters is gekeken naar alle daarin voorkomende diersoorten op een paar kleinere wormen na, die door het invriezen zo werden beschadigd dat een behoorlijke telling van de individuen niet mogelijk was. Dit was vooral het geval bij Pygospio elegans, die zeer veel voorkwam, en bij Polydora spec., die veel minder maar toch regelmatig in de monsters aanwezig was.

De biomassa en de produktie van het macrozoöbenthos is uitgedrukt in grammen (of milligrammen) asvrij drooggewicht (ADW), hetgeen equivalent is met de hoeveelheid organische stof in de organismen. Om het ADW van de verschillende soorten te bepalen is de volgende procedure gevolgd. Na het sorteren werden de soorten apart gedroogd bij een temperatuur van ongeveer 90°C. Na drie dagen is voor alle soorten een konstant gewicht bereikt en wordt er twee uur lang verast bij 570°C. Bij deze temperatuur desintegreert het calcium carbonaat in de schelpen niet, wat is getest (Wolff en De Wolf, 1977) door schelpen te verassen van pas gedode Cerastoderma edule, de gewone kokkel, gedurende 2 uur bij een reeks van temperaturen. Het blijkt dat bij of beneden 570°C een konstant gewichtsverlies optreedt van 2%, waarschijnlijk

veroorzaakt door niet kalkachtige organische delen van de schelpen, zoals het ligament, het periostracum en de resten van de zachte delen van de dieren. Boven 570°C vermeerdert het gewichtsverlies. Soortgelijke resultaten werden bereikt voor Mytilus edulis, de gewone mossel, en Crepidula fornicata, de slipper (Wolff en De Wolf, 1977).

De wegingen vóór en ná het verassen zijn uitgevoerd op een balans met een nauwkeurigheid tot 0,1 mg. Het drooggewicht vóór het verassen min het gewicht van de as geeft het asvrij drooggewicht. Op het instituut is een komputerprogramma aanwezig voor produktieberekening van schelpdieren, dat gebruikt werd door Wolff en De Wolf (1977) en dat gebaseerd is op Crisp (1971). Produktie in een periode $t_1 \ldots\ldots t_2$ wordt gedefinieerd als:

$$(\bar{w}_2 - \bar{w}_1) \times \frac{\bar{n}_1 + \bar{n}_2}{2} \quad \text{of als:} \quad (\bar{w}_2\bar{n}_2 - \bar{w}_1\bar{n}_1) + (\bar{n}_1 - \bar{n}_2) \times \frac{\bar{w}_1\bar{w}_2}{2} \quad ,$$

waarin $\bar{w}_1$ en $\bar{w}_2$ en $\bar{n}_1$ en $\bar{n}_2$ resp. het gemiddelde gewicht en het gemiddelde aantal individuen per m^2 op t_1 en t_2 voorstellen. Omdat een uitgangspunt van deze methode is, dat er bij de groep waarvan de produktie wordt berekend geen nieuwe individuen meer mogen komen, is deze methode alleen geschikt om de produktie te berekenen van soorten als Cerastoderma edule, Macoma balthica, het nonnetje, Angulus tenuis, de tere platschelp, en in mindere mate ook van Arenicola marina, de zeepier, omdat bij deze soorten min of meer duidelijke jaarklassen zijn te onderscheiden. De methode is niet geschikt om de produktie van slijmstoffen, afgescheiden organische stoffen en voortplantingsprodukten te bepalen.

Verder zijn een aantal mogelijke bronnen van afwijkingen in de berekening van de produktie volgens bovengenoemde methode aanwezig (Wolff en De Wolf, 1977). Predatie van delen van dieren, bijvoorbeeld siphons (Trevallion, 1971), met daarop volgende regeneratie is b.v. een potentiële foutenbron. Het effekt ervan is een onderschatting van de produktie (een onderzoek naar de betekenis van predatie op siphons van Macoma balthica en soorten van Arenicola marina wordt momenteel verricht door J. de Vlas op het N.I.O.Z., Texel). Ook volgt uit de formule dat grootteselektieve sterfte van de grote dieren een neiging tot onderschatting van de produktie vertoont, terwijl grootteselektieve sterfte van de kleinere individuen een neiging tot overschatting geeft; deze afwijkingen worden echter niet gekwantificeerd.

Bij een aantal tweekleppige mollusken is ook getracht de schelpgroei te kwantificeren, door met behulp van een schuifmaat de maximale lengte van de schelp te meten tot op 1 mm nauwkeurig.

IV. Resultaten

IV.1. De raaien

In Tabel III vinden we de gemiddelde aantallen per m^2, de gemiddelde gewichten per individu en de gemiddelde biomassa per m^2 per raai van de raaibemonsteringen in april 1977. We zien dat de biomassa bij de mollusken op de raaien I en II vooral bepaald wordt door Cerastoderma edule, en dat op raai III Mytilus edulis de grootste biomassa heeft. Vermeld dient te worden, dat Mytilus edulis op raai III slechts in 2 van de 17 monsters voorkwam, maar toch op de hele raai meer dan 50% van de biomassa uitmaakt, en op het hele gebied meer dan 1/3 van de biomassa.

Bij de polychaeten zien we dat het grootste deel van de biomassa gevormd wordt door Arenicola marina en Nephtys hombergii. Op raai III zien we bij Arenicola marina een opvallend laag gemiddeld individueel gewicht, maar een hoog gemiddeld aantal per m^2. Dit wordt verklaard door het feit dat in de monsters veel jonge exemplaren aanwezig waren.

De biomassa van de crustaceeën is zeer waarschijnlijk een onderschatting van de werkelijke situatie, omdat door de manier van monsteren de crustaceeën, die niet alleen op of in de bodem voorkomen, maar ook op de planten en soms vrijzwemmend, ondervertegenwoordigd zijn in de monsters. De biomassa wordt vooral bepaald door Corophium spec. die in grote aantallen voorkomt. Een aantal exemplaren is gedetermineerd als Corophium insidiosum, maar het is goed mogelijk en zelfs waarschijnlijk dat nog andere soorten voorkwamen in de monsters.

Als we de gegevens van Tabel III hergroeperen naar systematische groep (mollusken, polychaeten en crustaceeën), dan blijkt uit Tabel IV dat we op de Slikken van Flakkee niet te maken hebben met een homogeen gebied, maar dat van raai I naar raai III de biomassa van de mollusken toeneemt. De biomassa van de crustaceeën neemt zowel absoluut als relatief af, terwijl de biomassa van de polychaeten relatief in ieder geval duidelijk afneemt van 36,6% via 19,3% naar 9,1%. De toename van de mollusken resulteert in een grote toename van de totale biomassa van het zoöbenthos van oost naar west op de Slikken van Flakkee: van 12,88 naar 49,99 gr ADW per m^2.

Tabel V geeft de gemiddelde biomassa-waarden voor de belangrijkste soorten en systematische groepen voor de Slikken van Flakkee naar aanleiding

van de gegevens van de raaibemonsteringen in april 1977 (samenvatting van Tabel III). De mollusken vormen 82,2 % van de biomassa, de polychaeten 15,7 %. Bij de mollusken zijn Cerastoderma edule en Mytilus edulis wat biomassa betreft de belangrijkste soorten; ze vormen resp. 38,3 % en 41,8 % van de molluskenbiomassa. Arenicola marina en Nephtys hombergii vormen resp. 54,2% en 28,8% van de biomassa van de hier bekeken polychaeten; deze cijfers zijn dus ietwat geflatteerd. Bij de crustaceeën bestaat 75% van de biomassa uit Corophium spec. De totale gemiddelde biomassa van het zoöbenthos op de Slikken van Flakkee in april 1977 was 26,53 gr ADW/m^2. Buiten de in Tabel III vermelde soorten zijn nog een paar exemplaren gevonden van de mollusken Mysella bidentata en Venerupis pullastra, de tapijtschelp, en *één* exemplaar van Petricola pholadiformis, de Amerikaanse boormossel. Aan polychaeten zijn verder nog 3 maal Pholoë minuta en 1 maal Platynereis dumerilii aangetroffen.

Met de gegevens van de raaien is voor een paar soorten getracht om de biomassa te relateren aan de waterdiepte (Fig. 2). We zien hier in de eerste plaats dat op plaatsen ondieper dan 30 cm alleen crustaceeën voorkomen. Voor Arenicola marina, Angulus tenuis en Cerastoderma edule is de relatie getoetst met de toets van Spearman bij p = 0,05. Voor Angulus en voor Arenicola vinden we geen signifikante correlatie tussen waterdiepte en biomassa, terwijl Cerastoderma een zeer duidelijke positieve relatie te zien geeft. Voor de crustaceeën als geheel kan nog worden opgemerkt dat tot 80 cm waterdiepte er een er een duidelijke toename van de biomassa te zien is. Na 80 cm valt de biomassa sterk terug en neemt dan tot 1,50 m geleidelijk nog verder af.

IV.2. De stations

IV.2.1. Algemene gegevens en soortensamenstelling

De drie stations die gekozen zijn om het verloop van de biomassa en de aantallen te kunnen volgen in de loop van het seizoen onderscheiden zich in de eerste plaats door de verschillende waterdiepte (zie Materiaal en methoden). Een tweede verschil tussen de stations was de begroeiing van de bodem met Zostera marina. Op het hoogtepunt van de groei zijn bedekkingspercentages geschat en deze bedragen voor de stations A, B en C resp. 80%, 60% en minder dan 10%. Verder is de bodem onderzocht op korrelgrootte en

slibgehalte. Het slibgehalte bleek op alle drie stations vrijwel nihil te zijn. De mediane korrelgrootte op de stations loopt niet veel uiteen; uitgedrukt in phi-eenheden zijn deze waarden voor A, B en C resp. 2,82 μ, 2,92 μ, en 2,97 μ. De sortering was resp. 0,33 μ, 0,24 μ en 0,28 μ. Dit houdt in dat we op alle stations te maken hebben met fijn zand met een mediane korrelgrootte van 125 tot 150 μ.

In Tabel VI zien we dat er wat betreft de soortensamenstelling wel enig verschil bestaat tussen de drie stations. Van de 36 voorkomende soorten zijn 14 op alle drie stations regelmatig aanwezig. We zien ook dat 9 van de 36 soorten duidelijk in verschillende mate voorkomen op de stations. De overige soorten komen slechts zelden voor. Station A is het minst soortenrijk met 17 regelmatig voorkomende soorten en 8 "zeldzame" soorten (in minder dan 5 van de 175 monsters aanwezig). Station B heeft 19 regelmatig voorkomende en 11 zeldzame soorten en station C is het meest soortenrijk met 22 regelmatig voorkomende en 12 zeldzame soorten.

We zien dat de mollusken Mytilus edulis en Macoma balthica wel op B en C, maar nauwelijks op station A voorkomen, terwijl Littorina littorea de gewone alikruik, en Nassarius reticulatus, de gevlochten fuikhoorn, op A en B nauwelijks voorkomen maar wel op het diepste station, nl. C.

Bij de polychaeten komt Nephtys hombergii op het ondiepste station nauwelijks voor, maar is wel regelmatig te vinden op B en C. Heteromastus filiformis en Tharyx marioni vertonen in zoverre een overeenkomst met elkaar dat ze op station B nauwelijks of niet voorkomen en op de andere stations regelmatig.

Bij de crustaceeën zien we dat Bathyporeia spec. blijkbaar een voorkeur heeft voor iets ondieper water, terwijl Microprotopus maculatus nauwelijks te zien was op het ondiepste station, maar regelmatig op de stations B en C.

IV.2.2. Biomassa en dichtheid

In Tabel VII staan het verloop van de gemiddelde aantallen per m^2, de gemiddelde individuele gewichten en de biomassa per m^2 op de stations A, B en C vermeld. Een samenvatting van gegevens uit Tabel VII vinden we in Fig. 3, waarin het biomassaverloop wordt gegeven voor Cerastoderma edule, Mytilus edulis, Arenicola marina apart en voor de overige soorten onderverdeeld per systematische groep.

In de eerste plaats valt in deze figuur het grote aandeel op dat Arenicola marina op station A in de biomassa heeft; dit is over de gehele monsterperiode gemiddeld 39,4% en samen met de overige polychaeten is het 49,9% van de totale biomassa. Verder zien we dat de biomassa van Cerastoderma edule, die gemiddeld 37,7% van de totale biomassa vormt, van april tot oktober afneemt. In augustus zien we een plotselinge "opbloei" van de crustaceeën - vooral van Idotea chelipes -, hetgeen ook op station B is gevonden. Bij de rest van de mollusken moet worden opgepast voor een vertekening van het beeld door het af en toe voorkomen van grote exemplaren van Mya arenaria, die soms meer dan 12 jaar oud zijn en een biomassa kunnen bereiken van meer dan 1 gram ADW. De toename van de biomassa bij de overige polychaeten op station A wordt vooral veroorzaakt door Scoloplos armiger, de wapenworm.

Op station B is er een toename van de biomassa van Cerastoderma edule van 6,3 tot 16,7 gr ADW/m^2 gedurende de monsterperiode. Cerastoderma is hier de belangrijkste soort met gemiddeld 50,7% van de totale biomassa. We zien dat de biomassa van Arenicola marina in de loop van het seizoen nauwelijks verandering ondergaat en dat die van de overige polychaeten licht toeneemt, hetgeen op rekening komt van Nephtys hombergii. Arenicola marina vormt op station B 13,1% van de biomassa. De toename die geconstateerd wordt bij de rest van de mollusken is voornamelijk toe te schrijven aan het voorkomen van een aantal exemplaren van Nassarius reticulatus en Littorina littorea in de laatste monstering. Nassarius reticulatus was tevoren op dit station nooit gevonden en Littorina slechts éénmaal.

Van station C moet benadrukt worden dat alleen de eerste en de tweede monstering zeker op dezelfde plaats zijn uitgevoerd. Dat de volgende monsteringen niet op dezelfde plaats zijn uitgevoerd is o.a. te zien in Fig. 3. De toename van de biomassa van Cerastoderma edule na de tweede monstering is nl. vooral te danken aan het feit dat er in de monsters veel meer exemplaren van oudere jaarklassen aanwezig waren dan bij de eerste twee monsteringen. Ook het verloop van de biomassa's van de andere soorten vertoont geen erg "natuurlijke" lijn.

Op de stations B en C is rond juli en augustus een broedval geconstateerd van Cerastoderma edule, maar bij de monstering van oktober was van deze nieuwe jaarklasse niets meer terug te vinden. Op station C is

tegelijkertijd een broedval gesignaleerd van Mya arenaria; van deze was echter in de monstering van augustus al niets meer terug te vinden, hetgeen op dit station natuurlijk niet betekent dat in werkelijkheid ook deze nieuwe klasse geheel verdwenen is, omdat de monsterpunten hier een behoorlijke afstand van elkaar kunnen liggen.

Cerastoderma edule had een maximale dichtheid van 906,9 individuen per m^2 op station C in juli, toen een nieuwe jaarklasse in de monsters werd aangetroffen. De gemiddelde dichtheid over de hele monsterperiode was 236,3 exemplaren per m^2. Angulus tenuis had een maximale dichtheid van 305,1 eind april op station B terwijl de gemiddelde dichtheid 148,7 was. Van Macoma balthica zijn weinig individuen gevonden van ná de afsluiting van de Grevelingen: gemiddeld over het hele gebied waren dat er 1,6 per m^2, terwijl de gemiddelde dichtheid van alle jaarklassen samen 3,6 was.

Hydrobia ulvae bereikte een maximale dichtheid van 673,1 eind april op station B en de gemiddelde dichtheid was 178,3.

Van Littorina littorea waren vrijwel alleen oudere exemplaren in de monsters aanwezig; slechts één maal is een individu van de zgn. 0-klasse gevonden. De grootste dichtheid werd waargenomen op station C in oktober en was 11,1; de gemiddelde dichtheid was 2,8 individuen per m^2.

Nassarius reticulatus had op station C in oktober eveneens zijn maximale dichtheid van 48,1, terwijl de gemiddelde dichtheid van deze soort 7,9 was.

Voor Scrobicularia plana was de grootste dichtheid 49,8 op station C in juli; de gemiddelde dichtheid bedroeg 12,3. Bij de raaibemonstering in april werden op raai III grotere dichtheden van deze soort waargenomen, omdat er toen in enkele monsters vrij veel individuen van de 0-klasse voorkwamen; deze zijn echter op de stations niet meer gezien, zodat voor de produktie Scrobicularia geen rol van betekenis zal spelen.

Voor Mya arenaria geldt een zelfde verhaal: de grootste dichtheid van deze soort werd bereikt op station C in juli toen broedval werd waargenomen; de dichtheid was 445,6. De gemiddelde dichtheid is daarom nogal hoog uitgevallen, namelijk 35,9, maar voor de produktie is Mya geen belangrijke soort omdat van de 0-klasse bij de volgende monsteringen niets meer is teruggevonden. In de biomassa speelt deze soort nog wel een belangrijke rol

door het al eerder genoemde voorkomen van meer dan tien jaar oude individuen, die zeer groot kunnen worden.

Mytilus edulis, een soort die zeer gegroepeerd leeft, had een maximale dichtheid van 51,7 op station C in oktober, terwijl de gemiddelde dichtheid 6,0/m^2 was.

Arenicola marina had een gemiddelde dichtheid van 49,1 exemplaren per m^2 en een maximale dichtheid van 125,6 op station C in augustus.

Scoloplos armiger had een maximale dichtheid van 3171,6 in juli op station C en een gemiddelde dichtheid van 1188,9. In de Figuren 4a en 4b wordt het verloop van de aantallen per m^2 en de biomassa per m^2 op de stations A en B getoond. Opvallend hierbij is dat, terwijl de aantallen op de beide stations elkaar nauwelijks ontlopen, de biomassa op station A veel hoger is dan op station B. Hieruit blijkt dat het individueel gewicht op station A veel groter is dan op station B. We zien dat de grootste toename in aantal plaats vindt van half juli tot eind augustus, maar dat het aantal vrijwel voortdurend toeneemt gedurende de hele monsterperiode. De voortplanting van Scoloplos armiger vindt aan de Noordzeekust plaats van maart tot mei (Gibbs, 1968); half oktober echter waren vrij veel eipakketten te vinden in de monsters zodat het er op lijkt dat er een tweede voortplantingsperiode in die tijd voorkomt. Het is ook mogelijk dat er op kleine schaal gedurende het hele jaar voortplanting plaatsvindt, wat de konstante toename van de aantallen zou kunnen verklaren; de toename in de periode van half juli tot eind augustus is dan het resultaat van de "normale" voortplantingstijd maart-mei.

Op station C zien we een zelfde trend in het aantalsverloop, hoewel we er hier rekening mee moeten houden, dat de aantallen op dit station na de tweede monstering enigszins een afwijking vertonen omdat niet op dezelfde plaats is gemonsterd. We zien dan ook een erg grote toename tussen de tweede en de derde monstering, namelijk van 430,9 naar 3171,6 individuen per m^2. De laatste mosntering op dit station wijkt wel van de in de andere stations gevonden trend af, omdat hier zowel het aantal als ook het gemiddelde individuele gewicht afneemt. Van de andere polychaeten komt Nephtys hombergii in te kleine aantallen voor om, ondanks het aandeel in de biomassa, iets te kunnen zeggen over de produktie van deze soort. De gemiddelde dichtheid was 11,6.

Anaitides maculata vertoont een grootste dichtheid van 405 individuen per m^2 in juli op station C en heeft over het hele seizoen een gemiddelde dichtheid van 65,2. Ook op station C in juli noteren we voor Eteone longa de maximale dichtheid namelijk 532,6, terwijl de gemiddelde dichtheid 73 was.

Op alle drie de stations verschijnen na half juli plotseling een groot aantal crustaceeën in de monsters. Voor de biomassa is eigenlijk alleen Idotea chelipes van belang, omdat deze isopode veruit het grootste individuele gewicht heeft van de aangetroffen crustaceeën. Maximale aantallen kwamen voor in oktober, namelijk 488,3 op station A en 601,1 exemplaren per m^2 op station B.

Corophium spec. kwam het hele seizoen voor op alle stations, maar vooral op station A en B. De maximale dichtheid werd waargenomen in augustus en oktober op station B, namelijk resp. 1202 en 967,2 individuen per m^2.

Microdeutopus gryllotalpa kwam pas in juli voor op de stations B en C en in augustus op station A. De maximale dichtheid was 1290,8 in augustus op station B.

Microprotopus maculatus, een zeer zelden in de Grevelingen gevonden amphipode vertoonde een plotselinge "opbloei" van juli tot oktober, vooral op station B, waar de maximale dichtheid 356,9 individuen per m^2 was in augustus.

Gammarus spec. kende een grootste dichtheid van 318,1 op station C in juli.

Bathyporeia spec. had een maximale dichtheid op station B in oktober van 268,2.

IV.2.3. Produktie

Voor de berekening van de produktie bij de mollusken komen alleen Cerastoderma edule en Angulus tenuis in aanmerking, omdat van deze soorten voldoende aantallen in de monsters aanwezig waren. In eerste instantie is getracht om jaarklassen te onderscheiden. Dit is bij Cerastoderma edule normaal gesproken zeer makkelijk te doen met behulp van groeiringen. Om de methode onder de knie te krijgen zijn ook een aantal exemplaren uit de Grevelingen van vóór de afsluiting en uit de Noordzee bestudeerd, en op deze

schelpen zijn zeer duidelijke groeiringen te zien. De individuen echter die voor dit onderzoek gemonsterd zijn vertonen niet alleen deze jaarringen, maar ook andere lijnen die soms met de jaarringen kunnen worden verward.

Volgens L. de Wolf (mondelinge mededeling), die aan het onderzoek van vóór de afsluiting heeft gewerkt en tot eind 1977 o.a. aan Cerastoderma edule van ná de afsluiting metingen heeft verricht, vertonen de exemplaren uit de stagnante situatie een afwijkend en soms vrij verwarrend lijnenpatroon. Met hem is regelmatig overleg geweest over de te volgen methode, maar na evaluatie van de verkregen cijfers over de jaarklassen is gebleken, dat het niet mogelijk is geweest om de klassen gedurende het hele seizoen gescheiden te houden. Het is bijvoorbeeld voorgekomen dat de jaarklassen van 1976 en 1975 tesamen een dichtheid hadden van 390 en die van 1974 en 1973 van 36 individuen per m^2, terwijl bij de volgende monstering de dichtheid van de twee jongste jaarklassen duidelijk afgenomen was, maar de dichtheid van de oudste klassen was toegenomen tot zelfs 178. Dit wijst erop dat er exemplaren van de klassen '76 en '75 terecht gekomen zijn in de klassen '74 en '73 doordat tussentijds groeiringen zijn gevormd, of bepaalde lijnen die daar op lijken. In ieder geval is het zeker dat er groei, d.w.z. schelplengtetoename heeft plaats gevonden, zoals we kunnen zien in de figuren 5 en 6 waarin van de populatie van Cerastoderma edule op de stations A en B de samenstelling in lengteklassen van 2 mm uit zijn gezet. We zien dan dat de mediane lengte verschuift, zowel op station A als op station B. Op A van 13-14 mm naar 19-20 mm; op B van 5-8 mm naar 13-16 mm.

Er is gemeend om de produktie maar te berekenen voor alle jaarklassen samen, met uitzondering van een aantal oude individuen die slechts onregelmatig in de monsters voorkwamen en doordat ze vrijwel niet meer groeien geen rol spelen in de produktie. Door hun hoge gewicht kunnen ze echter wel de gemiddelde biomassa beïnvloeden en daardoor "storend" op de berekeningen werken. Deze manier van berekenen is niet in strijd met de uitgangspunten van de in materiaal en methode genoemde formule omdat alle exemplaren twee jaar en ouder zijn en er dus geen "nieuwe" dieren meer bij komen. Er zijn nauwelijks exemplaren gevonden van 1976, en van de 0-klasse is slechts één maal iets te zien geweest, zoals eerder vermeld.

Voor Angulus tenuis geldt eigenlijk een soortgelijk verhaal wat betreft het scheiden van de jaarklassen, daarom is voor deze soort evenals bij Cerastoderma de produktie berekent over alle klassen samen. Uit 1976 zijn nauwelijks exemplaren gevonden, uit 1977 niet één.

De berekende produktiewaarden staan in Tabel VIII. We zien dat op station A Cerastoderma edule een produktie heeft van 3,94 gr ADW per m^2; Angulus tenuis kwam op dit station zo weinig voor dat deze soort te verwaarlozen was voor de produktie.

Op station B was de produktie van Cerastoderma 8,12 gr ADW per m^2; Angulus had hier een produktie van 0,72 gr per m^2. Op station C was het niet mogelijk om de produktie van Cerastoderma te berekenen vanwege de hierboven reeds genoemde bijzondere situatie van dit station in dit onderzoek. De produktie van Angulus op dit station is wel berekend, omdat het verloop van het individueel gewicht en het verloop van de aantallen per m^2 er vrij natuurlijk uitzien (Fig. 7). In deze figuur is ook de correctie te zien die in de aantallen is aangebracht. De produktie voor Angulus was 2,54 gr ADW per m^2.

Het staat vast dat Mytilus edulis ook een belangrijke rol speelt in de produktie van het macrozoöbenhtos op de Slikken van Flakkee. Maar ondanks de grote biomassa waren er te weinig exemplaren aanwezig om zelfs maar een schatting van de produktie van deze soort te kunnen maken. Aparte, alleen op Mytilus gerichte monsteringen gedurende één of een aantal seizoenen zouden de gewenste cijfers wel kunnen opleveren; deze kunnen dan omgerekend worden met behulp van de gegevens van de raaibemonsteringen in produktiecijfers voor het hele gebied.

Bij de polychaeten is getracht om voor Arenicola marina een schatting te maken van de produktie m.b.v. gegevens van Wolff en De Wolf (1977) van vóór de afsluiting. Om de produktie rechtstreeks te berekenen was het noodzakelijk om minstens twee jaarklassen te onderscheiden, nl. de 0-klasse en de wormen ouder dan 1 jaar. Dit is echter niet geheel uit de verf gekomen. In eerste instantie was het makkelijk om een nieuwe jaarklasse te herkennen als deze de eerste maal op een station voorkwam.

Bij de volgende monstering echter, zes weken later, waren de twee te onderscheiden klassen tot één groep samengesmolten wat betreft morfologie,

zodat er niet of slechts zeer willekeurig een grens kon worden getrokken. Wolff en De Wolf hebben voor Arenicola lengteklassen gemaakt en op grond daarvan een jaarklasseverdeling; dit was echter hier onmogelijk omdat meestal slechts een gedeelte van het individu in het monster aanwezig was. De telling van de individuen was een telling van de koppen en niet van komplete wormen (dit is met alle polychaeten het geval geweest). Omdat het niet mogelijk is gebleken om twee klassen te blijven onderscheiden is geprobeerd de produktie te schatten.

In de figuren 8a en 8b zien we het verloop van de gemiddelde aantallen per m^2 en de gemiddelde individuele gewichten op de stations A en B. We zien dat een stijging van het aantal gepaard gaat met een daling van het individuele gewicht, wat erop duidt dat een nieuwe klasse in de monsters aanwezig is. Tot augustus neemt het aantal nieuwe exemplaren toe, waarna een scherpe daling volgt. Bij Wolff en De Wolf is dit ook te zien; de stijging van het aantal duurt daar echter tot oktober op het ondiepste station en tot december op een dieper gelegen station. Dit wordt verklaard door migratie van de 0-klasse naar diepere plaatsen (dieper wil bij hun zeggen, lager in de getijdezone liggend). In de figuren 8a en 8b is te zien dat een migratie van ondiep naar diep hier zeker niet plaats vindt.

In figuur 9 zien we het verloop van de gemiddelde aantallen per m^2 en van de gemiddelde biomassa per individu op station C. We zien hier ook dat na de tweede monstering een daling optreedt in het individuele gewicht, die echter niet correspondeert met een stijging van het aantal, terwijl de stijging in het aantal na de derde monstering niet overeenkomt met een daling in het individuele gewicht, zodat moet worden besloten om dit station verder buiten de berekeningen te houden wat betreft Arenicola.

Vergelijken we de cijfers van 1969 en 1977 dan zien we dat het maximale aantal dat van de 0-klasse gemiddeld in de monsters voorkomt ongeveer gelijk is nl. tussen 40 en 50 per m^2. Aangezien het individuele gewicht in april-mei, wanneer nog maar weinig 0-klasse individuen in de monsters zitten eveneens ongeveer gelijk is, nl. 0,109 g ADW in 1969 en 0,104 in 1977, is het misschien mogelijk om het P/B cijfer te gebruiken van Wolff en De Wolf om de produktie te berekenen in 1977. Een ander argument om dit cijfer te gebruiken is dat in april de dichtheid aan oudere exemplaren eveneens

met dat voor de afsluiting overeenkomt, namelijk 35 per m^2 in 1969 en 30 per m^2 in 1977. Hun gemiddelde P/B cijfer bedroeg 0,87, zodat we dan op een jaarlijkse produktie van 1,97 gram ADW per m^2 komen over de hele Slikken van Flakkee als we uitgaan van de resultaten van de raaibemonsteringen van april 1977.

Over het geheel genomen hebben we dus op de Slikken van Flakkee wat de produktie van het macrozoöbenthos betreft te maken met een beperkt aantal belangrijke soorten: Cerastoderma edule, Angulus tenuis, Mytilus edulis en Arenicola marina. Aan de toename van de biomassa van Scoloplos armiger op de stations kunnen we zien dat deze soort een gemiddelde minimale "produktie" heeft van 0,33 gr ADW per m^2 wat neerkomt op een onderschatte P/B waarde van 0,75 (met sterfte wordt hierbij geheel geen rekening gehouden). De overige soorten spelen voor de produktie op de Slikken van Flakkee van het zoöbenthos een te verwaarlozen rol.

De produktie van bovengenoemde soorten voor de periode van april tot en met oktober 1977 is:

Cerastoderma edule	8,35 x 0,98 = 8,18 gram ADW per m^2
Angulus tenuis	1,94 x 0,82 = 1,59
Arenicola marina	1,97
Scoloplos armiger	0,46 x 0,75 =0,35
Mytilus edulis	onbekend
totaal	12,09 gram ADW per m^2

Hieraan moet nog worden toegevoegd dat de produktie van Scoloplos onderschat is en dat de kleinere polychaeten ook nog een produktie hebben die in dit verband niet geheel uit te vlakken is (P. Valentijn, mond. med.). Het grootste deel van de produktie komt voor rekening van Cerastoderma, maar we moeten niet vergeten dat Mytilus zeer waarschijnlijk ook een groot aandeel zal hebben in de produktie. Verder is het zo dat Cerastoderma al in februari begint te groeien, zodat de produktie die hier genoemd wordt niet de totale jaarproduktie van deze soort is.

V. Diskussie

In Tabel IX worden de produktiegegevens uit 1969-1971 van Wolff en De Wolf van de Slikken van Flakkee vergeleken met die in dit onderzoek verkregen cijfers uit de stagnante fase. Om de getallen van vóór de afsluiting

alleen voor de Slikken van Flakkee te berekenen zijn de produktiewaarden van de toen gebruikte stations A, B en C gemiddeld. We zien dat er een zeer groot verschil is in produktie van het zoöbenthos op deze twee perioden. Cerastoderma blijft wel de belangrijkste producent, maar de produktie loopt terug van 20,66 naar 8,18 gr ADW per m^2. Littorina, Hydrobia en Macoma vallen weg als producenten vergeleken met 1969 en de produktie van Arenicola is ook meer dan gehalveerd. Alleen Angulus heeft een grotere produktie dan vóór de afsluiting. De totale produktie van deze macrozoöbenthossoorten is ten gevolge van deze feiten teruggelopen van 40,37 naar 11,74 gr. Waarbij moet worden gezegd dat de produktie van 1977 iets onderschat is, maar nooit dusdanig dat deze in dezelfde orde van grootte kan komen te liggen als de produktie in de periode 1969-1971.

In Tabel X zien we dat ook de biomassa van de belangrijkste soorten zoöbenthos sterk verschilt met die uit 1969-1971. De biomassa van de meeste mollusken is met uitzondering van Angulus sterk gedaald. De biomassa van Arenicola is iets teruggelopen. De totale biomassa van de belangrijkste soorten is van 41,08 naar 19,7 per m^2 gedaald. De P/B verhouding voor Cerastoderma edule is in vergelijking met de periode 1969-1971 vrijwel gelijk gebleven, in de periode vóór de afsluiting was deze verhouding namelijk 1,02 en bij het in 1977 uitgevoerde onderzoek kwam een P/B waarde van 0,98 uit de bus, die, zoals eerder al is gezegd, waarschijnlijk nog hoger moet zijn, omdat de biomassa (B) pas in april is bepaald, toen de groei al één tot twee maanden bezig was.

De veranderingen is produktie en biomassa die er zijn opgetreden na de afsluiting zijn waarschijnlijk niet alleen het direkte gevolg van het ontbreken van een getijdebeweging. De lage produktie van Cerastoderma op station A is vermoedelijk het gevolg van de extreem droge zomer van 1976, toen de waterstand gedurende een groot deel van het groeiseizoen zo laag was, dat dit station mogelijk zelfs een periode heeft drooggelegen.

Een andere factor is de verandering van het zoutgehalte. Dit schommelde in 1976 tussen 13,0 en 14,5^o/oo Cl^- en in 1977 tussen 12,4 en 14,0^o/oo. Sinds de afsluiting in 1971 is er sprake van een geleidelijke daling. Voor Cerastoderma wordt 10-12°/oo Cl^- als de laagste tolerantie grens gegeven (Tebble, 1966 en Muus, 1967). In mei 1977 bereikte het zoutgehalte van de Grevelingen een dieptepunt met 12,4^o/oo Cl^-; dit komt dus al dicht in

de buurt. Angulus tenuis is nooit aangetroffen in water met een zoutgehalte dat lager was dan 15°/oo Cl^{-} (Wolff, 1973). Dit verklaart misschien dat uit de jaren 1976 en 1975 vrijwel geen exemplaren zijn gevonden. Toch lijkt het erop dat de soort zich als de individuen wat groter zijn in ieder geval kan handhaven in water met een lager zoutgehalte dan de genoemde 15°/oo.

De achteruitgang van Macoma balthica kan echter niet worden verklaard door een teruggang van het zoutgehalte, want deze soort tolereert een zoutgehalte van 1,7-2,1^{o}/oo Cl^{-} in de voormalige Zuiderzee (Benthem Jutting, 1943) en Lassig (1965) meldt een tolerantie van 1,5-2,0^{o}/oo Cl^{-} in de Oostzee. Wat dan wel de oorzaak kan zijn van de grote teruggang van Macoma is niet bekend. Ook voor Hydrobia ulvae is het zoutgehalte geen beperkende faktor voor de groei. Newell (1964) vindt experimenteel een zoutgehalte van 3,5^{o}/oo Cl^{-} als onderste fysiologische tolerantiegrens. Er vindt in de Grevelingen van deze soort ook voortplanting plaats, want er zijn regelmatig exemplaren van de 0-klasse gevonden. Bekend is dat de verspreiding van Hydrobia vooral bepaald wordt door stroming (Wolff, 1973). Omdat we vroeger op de Slikken van Flakkee te maken hadden met een getijdebeweging, werden de exemplaren van Hydrobia massaal naar de kant gedreven, zodat enorme dichtheden konden worden bereikt op de Slikken. Door het ontbreken van getij in de huidige situatie zullen zulke concentraties niet emer optreden. Dit kan een verklaring zijn voor de lage dichtheid op de Slikken van Flakkee vergeleken met 1969. Dit zou dan wel gecompenseerd moeten worden door hogere dichtheden in de diepere delen van de Grevelingen.

De konklusie van bovenstaand verhaal moet luiden dat de Slikken van Flakkee zich bevinden in een overgangssituatie, waarbij er duidelijk sprake is van een produktievermindering door het macrozoöbenthos, die resulteert in een biomassaverlaging in de loop van de tijd. Het is nog niet duidelijk in welke richting zich deze ontwikkeling zal doorzetten, maar dat zal mede afhankelijk zijn van de plannen die nog bestaan voor de Grevelingen in verband met het zoutgehalte.

Van de getijdeplaten in de Waddenzee zijn biomassagegevens verzameld (Beukema, 1976) en aangezien we hier te doen hebben met gebieden die lijken op de vroegere Slikken van Flakkee is het interessant om een

vergelijking te maken tussen soorten die zowel op de huidige Slikken als op deze platen voorkomen (Tabel XI). Ook platen die ver uit de kust lagen zijn in dit onderzoek betrokken, en dit is er de oorzaak van dat sommige soorten op de Slikken een veel hogere dichtheid hebben: bijvoorbeeld Mytilus, Cerastoderma, Scoloplos, Corophium. Op de Slikken hebben deze soorten echter een lager individueel gewicht wat alles bij elkaar resulteert in een biomassa die ongeveer even groot is namelijk 23,5 g ADW per m^2 op de Waddenzee en 22,9 gr ADW per m^2 op de Slikken van Flakkee.

De totale gemiddelde biomassa's in deze twee gebieden ontlopen elkaar evenmin veel en bedragen resp. 26,6 en 26,5 g ADW/m^2 waarbij wel aangetekend moet worden dat de bemonsteringen van Beukema tussen juli en oktober plaatsvonden en over een tijdsbestek van vier jaar. McIntyre (1970) geeft voor de westkust van Schotland een biomassa die ook in dezelfde orde van grootte ligt voor de meest beschutte plaatsen namelijk 22 gr ADW per m^2. Het grootste aandeel in deze gebieden had Angulus tenuis in de biomassa van het macrozoöbenthos.

Nog een opmerking moet er gemaakt worden in verband met de grote toename van crustaceeën op een bepaald moment op de Slikken van Flakkee. Het is niet duidelijk of deze toename te maken heeft met een lokale aanwas van de betrokken soorten, of dat hier sprake is van immigratie. Zelf ben ik geneigd tot het laatste vanwege de grote beweeglijkheid van de crustaceeën, behalve misschien van Bathyporeia die in de bodem leeft. Gezien de tijd van de toename zou het te maken kunnen hebben met de afbraak van Zostera marina die rond dezelfde tijd op gang kwam. Alleen van Idotea chelipes is echter bekend dat deze soort wel eens Zostera consumeert (Van Ierland, 1977). Microprotopus maculatus is bekend als een zeldzame bewoner van zandige bodems in mariene gedeelten van estuariën waar het zoutgehalte hoger is dan 16,5^o/oo Cl^- (Vader, 1966). Bij dit onderzoek is Microprotopus vrij algemeen aangetroffen in een zoutgehalte van ongeveer 14°/oo Cl^-.

Als slotopmerking zou ik willen zegggen dat de hier genoemde getallen en gemaakte vergelijkingen met een grote dosis voorzichtigheid moeten worden betracht, omdat, zoals Beukema (1976) zegt, de jaar tot jaar variaties erg groot kunnen zijn afhankelijk van een droge zomer of een strenge winter, zodat het erg moeilijk is om ver uit elkaar liggende jaren te vergelijken.

VI. Samenvatting - Summary

Ondiepe gebieden (< 1,5 m diep) vormen een belangrijk oppervlak in het Grevelingenmeer (ca. 30%). Door technische moeilijkheden was tot nu toe weinig bekend van het macrozoöbenthos in deze gebieden. Daarom is er in het grootste ondiepe gebied van de Grevelingen, het nu permanent onder water staande deel van de voormalige Slikken van Flakkee (20 km^2) in de periode april-oktober 1977 een onderzoek uitgevoerd ter verkrijging van meer informatie over de biomassa en de produktie van de belangrijkste soorten macrozoöbenthos.

Voor een biomassa-overzicht zijn in april 1977 een drietal raaien onderzocht, waarbij om de 150 m 5 steekbuismonsters van in totaal 0,02575 m^2 en ca. 30 cm diep genomen werden. Het totaal aantal punten bedroeg 47. De gemiddelde biomassa per m^2werd berekend op 26,53 g asvrij drooggewicht (ADW). Mollusken, met name Cerastoderma edule, Mytilus edulis en in mindere mate Angulus tenuis vormden hiervan 82,2%. Polychaeten met als belangrijkste soorten Arenicola marina, Nephtys hombergii en Scoloplos armiger 15,6% en enkele crustaceeënsoorten de resterende 2,2%.

Het gemiddelde nam sterk toe van de oostelijke (12,88 g ADW m^{-2}) naar de westelijke raai (49,99 g ADW m^{-2}), hetgeen vrijwel geheel veroorzaakt werd door een toename van de molluskenbiomassa. Het totale soortenbestand bedroeg zeker 27; enkele organismen zijn slechts tot op de familie gedetermineerd. Bovendien werden enkele kleine polychaetensoorten, zoals Pygospio elegans en Polydora spec. die vaak algemeen waren, niet in het onderzoek betrokken, omdat ze door het invriezen van de monsters teveel beschadigd waren.

In water van minder dan 30 cm diep kwamen alleen crustaceeën voor; deze namen in aantal en biomassa toe tot ca. 80 cm om daarna weer af te nemen. Voor Cerastoderma bestond er een signifikante toename in biomassa bij toenemende waterdiepte; voor Arenicola en Angulus kon geen relatie worden aangetoond.

Ten behoeve van het produktie-onderzoek werd het aantals- en gewichtsverloop van de belangrijkste soorten gevolgd op een drietal stations met een gemiddelde waterdiepte van 0,40 (A), 0,75(B) en 1,05 m (C). De stations verschilden ook in Zostera marina-bedekking. Het werk werd gehandi-

capt door het verdwijnen van het plaatsbaken op het diepste station na de tweede bemonstering.

Tussen 24 april en 15 oktober zijn de stations 5 keer bemonsterd. Per keer werden 35 monsters van 3 steekbuizen genomen met een totaaloppervlak van 0,01545 m^2. Het aantal soorten werd, met dezelfde beperkingen als de raaien, opgevoerd tot 36. De stations vertonen wel verschillen in benthossamenstelling. Aantals- en biomassaverloop worden besproken voor de belangrijkste soorten. Produktieberekeningen waren alleen mogelijk voor Cerastoderma edule en Angulus tenuis. De produktie in deze periode bedroeg voor de eerste soort op resp. station A en B 3,94 en 8,12 g ADW m^{-2} (P/B_{april} 0,67 en 1,29), en 0,72 en 2,54 g (P/B_{april} 0,23 en 1,41) op de stations B en C voor de tweede.

Onder bepaalde aannames werd voor Arenicola marina voor de gehele Slikken van Flakkee een produktie van ca. 2 g ADW m^{-2} berekend. Ondanks een vrij grote gemiddelde biomassa was het aantal individuen bij Mytilus edulis te gering om een produktieschatting mogelijk te maken.

Als een drietal stations van voor de afsluiting maatgevend zouden zijn voor het hele toenmalige intergetijdegebied, dan is de biomassa van de dominante soorten teruggelopen van 41 tot 21 g ADW m^{-2}. De huidige biomassa ligt in dezelfde orde van grootte als op de intergetijdegebieden in de Waddenzee. De produktie van diezelfde soorten is verminderd van 40 tot 12 g. Alleen Angulus tenuis is na de afsluiting van de Grevelingen in 1971 algemener geworden. Oorzaken van de gevonden resultaten worden bediscussieerd.

Summary

Shallow areas (less than 1,5 m deep) constitute a 30% of the surface of the marine-brackish Lake Grevelingen. Due to technical reasons hitherto few was known about the macrozoöbenthos in these areas. This study carried out between March and December 1977 was meant to gather information about biomass and production of the dominant species in the largest shallow area of the lake, the Slikken van Flakkee, a former area of extensive intertidal flats (20 km^2).

For a biomass survey of the whole area along three transects 5 corer-samples from approx. 30 cm deep and totalling 0,02575 m^2 were taken every 150 m. The total number of sampling stations amounted to 47. A mean biomass of 26,53 g ash-free dry weight (ADW).m^{-2} was found. Small polychaetes like the numerous Pygospio elegans and Polydora sp. have not been included. Molluscs, especially Cerastoderma edule, Mytilus edulis and to a lesser extent Angulus tenuis formed the most important group with 82,2% of the total biomass. Polychaetes, including as most important species Arenicola marina, Nephtys hombergii and Scoloplos armiger constitute 15,6% of the total biomass and some smaller crustaceans the remaining 2,2%. The mean biomass increased from the eastern (12,88 g ADW.m^{-2}) to the western transect (49,99 g), almost fully due to an increase of mollusc biomass. Total number of species was at least 27: some were determined only to the family level and some smaller polychaetes were not included. In water of less than 30 cm only crustaceans occurred. This group increased in biomass till 80 cm and decreased thereafter. Within the range of 0-1,5 m Cerastoderma increased significantly with depth. No relation was found for Arenicola and Angulus.

Patterns of numbers and biomass were followed on three permanent stations with a mean waterdepth of 0.40 (A), 0.75 (B) and 1.05 m (C). They differed also in Zostera marina cover. Between April 24 and October 15 stations were sampled five times. On each date 35 times three cores of in total 0.01545 m^2 have been taken. Work was handicapped by the disappearance of the marking stake on station C after the second sampling-date.

Total number of species (with the same restrictions as on the transects) increased to 36. Fauna composition of the stations differed to a certain extent. Number and biomass patterns have been discussed for the most important species. Production calculations have only been possible for Cerastoderma edule and Angulus tenuis. Production in the research period amounted for Cerastoderma to 3.94 and 8,12 g ADW.m^{-2} on station A and B (P/B_{April} respectively 0.67 and 1.29) and for Angulus 0.72 and 2.54 g (P/B_{April} 0.23 and 1.41) on station B and C respectively.

Under certain assumptions for Arenicola marina a production of near 2 g ADW.m^{-2} was calculated as a mean for the whole Slikken van Flakkee. Although mean biomass of Mytilus edulis was rather high, numbers were too small to permit production calculations.

If it is assumed that three stations in this area before the closure of the Grevelingen estuary in 1971 were representative for the intertidal Slikken van Flakkee, then the biomass of the most important species has decreased from 41 till 21 g ADW.m^{-2}. Present biomass is in the same range as on the intertidal flats of the Dutch Wadden Sea. Production of the same species decreased from 40 to 12 g. Only Angulus tenuis has increased since the Grevelingen closure. Causes of these differences are discussed.

VII. Literatuur

Benthem Jutting, T. van, 1943. Mollusca C. Lamellibranchia. Sijthoff, Leiden. Fauna Nederland, 12. pp 1-477.

Beukema, J.J., 1976. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 10: 236-262.

Crisp, D.J., 1971. Energy flow measurements. In: Methods for the study of marine Benthos. N.A. Holme and A.D. McIntyre (eds.) IBP Handbook no. 16, pp. 197-279.

Gibbs, P.E., 1968. Observations on the population of Scoloplos armiger at Whitstable. J. mar. biol. Ass. U.K. 49: 311-326.

Howmiller, R.P., 1972. Effects of preservatives on weights of some common macrobenthic invertebrates. Trans. Amer. Fish. Soc. 101: 743-746.

Ierland, E.T. van, 1977. Een poging tot kwantificering van de zeegrasconsumptie in het Grevelingenmeer gedurende het groeiseizoen. Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek. Studentenverslagen D 2 - 1977, 43 pp.

Lassig, J., 1965. The distribution of marine and brackish water lamellibranchs in the northern Baltic area. Comm. Biol. Soc. Sci. Fenn., 28(5): 1-41.

McIntyre, A.D., 1970. The range of biomass in the intertidal sand, with special reference to the bivalve Tellina tenuis. J. mar. biol. Ass. U.K. 50: 561-575.

Muus, B.J., 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. Med. Danmarks Fisk. Havundersøg. (n. ser.) 5 (1): 1-316.

Newell, R.C., 1964. Some factors controlling the upstream distribution of Hydrobia ulvae (Pennant) (Gastropoda, Prosobranchia) Proc. zool. Soc. Lond. 142: 85-106.

Tebble, N., 1966. British bivalve seashells. A handbook for identification. British Museum, London, pp. 1-212.

Trevallion, A., 1971. Studies on Tellina tenuis Da Costa. III. Aspects of general biology and energy flow. J. exp. mar. Biol. Ecol. 7: 95-122.

Vaas, K.F., 1961. Das Arbeitsfeld des Hydrobiologischen Institutes, Abteilung Delta-Untersuchungen, in den Niederlanden. Internat. Rev. ges. Hydrobiol. 46: 292-295.

Vader, W.J.M., 1966. Overzicht van de zandbewonende amphipoden uit het Oosterscheldegebied. Het Zeepaard 26: 102-124.

Wolff, W.J., 1973. The Estuary as a habitat. Zoologische Verhandelingen no. 126.

Wolff, W.J. & L. de Wolf, 1977. Biomassa and Production of zoobenthos in the Grevelingen Estuary, The Netherlands. Estuar. Coast. Mar. Sci. 5: 1-24.

Legenda Tabellen

Tabel I : Waterdiepten van de monsters genomen op de raaien I, II en III op de Slikken van Flakkee in april 1977 en de gemiddelde diepte van elke raai.

Tabel II : Monsterdata en dagnummers van de stationsbemonsteringen op de Slikken van Flakkee in 1977.

Tabel III : Resultaten van de raaibemonsteringen in april 1977: gemiddeld aantal per m^2 (n), gemiddeld gewicht per individu in mg asvrij drooggewicht (ADW) (w) en gemiddelde biomassa per m^2 in gr ADW.

Tabel IV : Biomassa van de polychaeten, de mollusken en de crustaceeën en de totale biomassa per m^2 op de raaien in gr ADW.

Tabel V : Gemiddelde biomassa waarden van de belangrijkste soorten en groepen van het zoöbenthos en de totale biomassa van het zoöbenthos op de Slikken van Flakkee in april 1977.

Tabel VI : Voorkomen van de verschillende soorten zoöbenthos op de stations op de Slikken van Flakkee van april tot november 1977.

Tabel VII : Gemiddelde aantallen per m^2 (n), gemiddeld gewicht per individu (w) in mg en gemiddelde biomassa per m^2 (b) in gr van het macrozoöbenthos op de monsterstations op de Slikken van Flakkee van april tot november 1977.

Tabel VIII : Produktie (P), biomassa (B) en P/B verhouding van Cerastoderma edule en Angulus tenuis op de stations op de Slikken van Flakkee; april tot november 1977.

Tabel IX : Produktie van de belangrijkste soorten zoöbenthos op de Slikken van Flakkee in 1970/71 en in 1977.

Tabel X : Biomassa van een aantal belangrijke soorten zoöbenthos op de Slikken van Flakkee in 1970/71 en in 1977.

Tabel XI : Biomassa in gr ADW/m^2 (b) en aantallen per m^2 (n) van belangrijke zoöbenthos soorten op getijde-gebieden in de Waddenzee (Beukema, 1976) die in april 1977 ook op de Slikken van Flakkee voorkwamen.

Tabel I. Waterdiepten van de monsters genomen op de raaien I, II en III op de Slikken van Flakkee in april 1977 en de gemiddelde diepte van elke raai

raai	I	II	III
vanaf	boei Sp 3	boei Sp 5	boei Sp 7
	1,50	1,40	1,50
	0,80	1,45	1,30
	0,80	1,30	1,10
	0,65	1,00	0,75
	0,75	0,90	0,80
	0,70	0,90	0,60
	0,70	1,10	1,05
	0,65	1,00	1,35
	0,70	0,95	1,50
	0,70	0,80	1,60[x]
	0,85	0,55	1,00
	0,70	0,35	1,20
	0,60	0,25	0,55
	0,30	0,10	0,90
	0,25		0,35
	0,10		0,35
			0,55
			0,45
gemiddelde diepte	0,67	0,86	0,94

[x] valt uit wegens te grote diepte

Tabel II. Monsterdata en dagnummers van de stationsbemonsteringen op de Slikken van Flakkee in 1977.

Monster-	Station A		Station B		Station C	
tocht	datum	dagnr.	datum	dagnr.	datum	dagnr.
0	25-4-77	115	25-4-77	115	26-4-77	116
I	26-5	146	26-5	146	27-5	147
II	12-7	193	12-7	193	12-7	193
III	31-8	243	30-8	242	30-8	242
IV	17-10	290	17-10	290	17-10	290

Tabel III. Resultaten van de raaibemonsteringen in april 1977: gemiddeld aantal per m^2 (n), gemiddeld gewicht per individu in mg asvrij drooggewicht (ADW) (w) en gemiddelde biomassa per m^2 in gr ADW

	Raai I			Raai II			Raai III		
soort	n	w	b	n	w	b	n	w	b
Cerastoderma edule	174,6	25,1	4,38	174,6	47,3	8,26	189,4	65,5	12,41
Angulus tenuis	133,4	12,0	1,60	230,0	7,8	1,79	232,8	10,4	2,42
Scrobicularia plana	4,9	8,6	0,04	33,3	9,6	0,32	173,4	13,3	2,31
Mya arenaria	19,4	6,1^x	0,12	8,3	140,4	1,21	2,3	5,1^x	0,01
Macoma balthica	2,4	39,8^x	0,10	-	-	-	2,3	119,2^x	0,13
Mytilus edulis	29,1	20,9	0,61	33,3	8,8	0,29	153,0	172,7	26,42
Hydrobia ulvae	89,7	0,2	0,02	970,0	0,6	0,58	1019,5	0,6	0,61
Nassarius reticulatus	-	-	-	8,3	16,0	0,13	2,3	33,7^x	0,08
Littorina littorea	2,4	73,9^x	0,18	13,9	28,9	0,40	6,9	104,0	0,72
Arenicola marina	24,3	123,7	3,01	11,1	120,7	1,34	77,6	30,4	2,36
Scoloplos armiger	713,0	0,5	0,36	745,5	0,5	0,37	913,0	0,7	0,64
Capitella capitata	94,6	1,8	0,17	83,1	1,2	0,10	643,6	0,4	0,26
Nephtys hombergii	24,3	43,0	1,04	36,0	37,1	1,34	20,6	59,6	1,23
Anaitides maculata	31,5	2,7	0,09	24,9	1,8	0,05	25,1	1,2	0,03
Eteone longa	7,3	0	+	8,3	1,1	0,01	9,1	0,6	+
Nereis succinea	7,3	8,2^x	0,06	-	-	-	6,9	0,5	+
Magelona papillicornis	-	-	-	8,3	0	+	2,3	3,3^x	+
Idotea chelipes	172,2	1,2	0,21	52,7	1,6	0,09	43,4	1,7	0,07
Corophium spec.	2919,7	0,3	0,88	798,2	0,3	0,24	426,8	0,3	0,13
Gammarus spec.	2,4	0	+	8,3	7,3	0,06	4,6	2,2	0,01
Bathyporeia spec.	43,7	0,4	0,02	-	-	-	-	-	-
Microdeutopus gryllotalpa	7,3	0,8	+	-	-	-	-	-	-

= aan wezig, maar een te klein gewicht

+ = biomassa te verwaarlozen

- = afwezig

x = slechts één exemplaar gewogen

Tabel IV. Biomassa van de polychaeten, de mollusken en de crustaceeën en de totale biomassa per m^2 op de raaien in gr ADW.

		biomassa	percentage per raai
raai I	mollusken	7,05 gr ADW/m^2	54,7 %
	polychaeten	4,72	36,7
	crustaceeën	1,11	8,6
	totaal	12,88	100
raai II	mollusken	13,07	78,4
	polychaeten	3,21	19,3
	crustaceeën	0,39	2,3
	totaal	16,67	100
raai III	mollusken	45,26	90,5
	polychaeten	4,52	9,1
	crustaceeën	0,21	0,4
	totaal	49,99	100

Tabel V. Gemiddelde biomassa waarden van de belangrijkste soorten en groepen van het zoöbenthos en de totale biomassa van het zoöbenthos op de Slikken van Flakkee in april 1977.

soort	biomassa	percentage van de totale biomassa
Cerastoderma edule	8,35 gr ADW/m^2	31,5 %
Mytilus edulis	9,11	34,3
Angulus tenuis	1,94	7,3
Littorina littorea	0,43	1,6
Hydrobia ulvae	0,40	1,5
rest van de mollusken	1,57	6,0
totaal mollusken	21,80	82,2
Arenicola marina	2,26	8,5
Scoloplos armiger	0,46	1,7
Nephtys hombergii	1,20	4,5
rest van de polychaeten	0,25	0,9
totaal polychaeten	4,17	15,6
Idotea chelipes	0,12	0,5
Corophium spec.	0,42	1,6
rest van de crustaceeën	0,02	0,1
totaal crustaceën	0,56	2,2

totale biomassa macrobenthos: 26,53 gr ADW/m^2

Tabel VI. Voorkomen van de verschillende soorten zoöbenthos op de stations op de Slikken van Flakkee van april tot november 1977.

soort	Station A	Station B	Station C
Cerastoderma edule	+	+	+
Angulus tenuis	+	+	+
Scrobicularia plana	+	+	+
Mya arenaria	+	+	+
Hydrobia ulvae	+	+	+
Arenicola marina	+	+	+
Scoloplos armiger	+	+	+
Capitella capitata	+	+	+
Anaitides maculata	+	+	+
Eteone longa	+	+	+
Corophium spec.	+	+	+
Microdeutopus gryllotalpa	+	+	+
Gammarus spec.	+	+	+
Idotea chelipes	+	+	+
Mytilus edulis	0	+	+
Macoma balthica	0	+	+
Littorina littorea	0	0	+
Nassarius reticulatus	-	0	+
Nephtys hombergii	0	+	+
Heteromastus filiformis	+	0	+
Tharyx marioni	+	-	+
Bathyporeia spec.	+	+	0
Microprotopus maculatus	0	+	+
Petricola pholadiformis	-	-	0
Venerupis pullastra	-	0	0
Retusa alba	-	0	-
Spisula subtruncata	0	0	0
Nereis succinea	0	0	0
Platynereis dumerilii	-	0	0
Kefersteinia cirrata	-	-	0
Magelona papillicornis	-	0	0
Pholoë minuta	0	0	0
Harmothoë spec.	-	0	-
Eumidea sanguinea	-	-	0
Jaera albifrons	-	-	0
Balanus spec.	-	-	0

- = afwezig
0 = in minder dan 5 monsters aanwezig
+ = in 5 of meer monsters aanwezig

Tabel VII. Gemiddelde aantallen per m^2 (n), gemiddeld gewicht per individu (w) in mg en gemiddelde biomassa per m^2 (b) in gr van het macrozoöbenthos op de monsterstations op de Slikken van Flakkee van april tot november 1977,

	Station A														
datum	25-4	A^0		26-5	A^I		12-7	A^{II}		31-8	A^{III}		17-10	A^{IV}	
	n	w	b	n	w	b	n	w	b	n	w	b	n	w	b
Cerastoderma edule	123,8	47,9	5,9	51,4	90,6	4,7	55,4	71,9	4,0	51,4	98,8	5,1	39,9	138,0	5,5
idem 1977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Angulus tenuis	29,5	22,9	0,7	14,7	28,4	0,4	20,3	24,8	0,5	12,9	19,8	0,3	24,0	23,9	0,6
Scrobicularia plana	-	-	-	1,8	423,1	0,8	1,8	0	+	5,5	70,8	0,4	7,4	1,9	+
Mya arenaria	3,7	0	+	-	-	-	3,7	232,1	0,9	3,7	538,2	2,0	-	-	-
idem 1977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Mytilus edulis	1,8	0	+	1,8	0	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Macoma balthica	-	-	-	1,8	55,8	0,1	1,8	45,0	0,1	-	-	-	-	-	-
Hydrobia ulvae	14,7	0	+	11,1	0	+	3,7	0	+	16,6	0	+	7,4	0	+
Littorina littorea	-	-	-	1,8	48,2	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nassarius reticulatus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Arenicola marina	42.5	104,9	4,5	70,3	90,4	6,4	70,3	114,8	8,1	55,4	95,1	5,3	46,1	92,1	4,3
idem 1977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	38,8	4,2	0,2	24,1	8,8	0,2
Scoloplos armiger	613,4	1,3	0,8	717,6	1,3	0,9	745,2	1,6	1,2	1438,7	0,9	1,3	1510,9	0,8	1,2
Capitella capitata	34,1	1,8	0,1	305,1	1,3	0,4	514,1	0,4	0,2	315,1	0,1	+	368,1	0,1	+
Anaitides maculata	29,6	3,8	0,1	5,5	0	+	5,5	3,1	+	29,6	2,6	0,1	18,5	5,6	0,1
Eteone longa	-	-	-	-	-	-	14,8	0,2	+	33,3	0,6	+	27,8	0,8	+
Nephtys hombergii	-	-	-	3,7	136,8	0,5	1,8	0	+	-	-	-	-	-	-
Heteromastus filiformis	38,8	2,4	0,1	-	-	-	-	-	-	135,1	2,2	0,3	62,9	3,0	0,2
Tharyx marioni	49,9	0,4	+	40,7	0,2	+	44,4	0,7	+	92,4	0,2	+	111,0	0,2	+
Idotea chelipes	31,4	1,5	+	9,2	0	+	22,2	0,8	+	429,0	0,8	0,3	488,3	0,6	0,3
Corophium spec.	66,5	0,2	+	207,1	0,1	+	123,9	0,1	+	575,2	0,1	0,1	419,8	0,1	+
Bathyporeia spec.	5,5	0	+	7,4	0	+	9,2	0,2	+	11,1	0	+	7,4	0	+
Gammarus spec.	-	-	-	7,4	2,1	+	16,6	0,2	+	22,2	2,4	0,1	64,8	1,0	0,1
Microdeutopus gryllotalpa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	575,2	0,1	0,1	419,8	0,1	+
Microprotopus maculatus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

- = afwezig

0 = aanwezig, maar een te klein gewicht

+ = biomassa beneden 0,05 gr per m^2

Vervolg Tabel VII.

	Station B														
	25-4	B^0		26-5	B^I		12-7	B^{II}		30-8	B^{III}		17-10	B^{IV}	
	n	w	b	n	w	b	n	w	b	n	w	b	n	w	b
Cerastoderma edule	398,6	15,7	6,3	243,2	22,0	5,4	226,3	30,5	6,9	243,2	40,8	9,9	321,6	51,9	16,7
idem 1977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Angulus tenuis	305,1	10,3	3,1	285,8	12,5	3,6	295,7	10,5	3,1	262,4	11,2	2,9	245,4	10,9	2,7
Scrobicularia plana	16,6	6,3	0,1	11,1	9,6	0,1	7,4	2,3	+	9,2	5,2	0,1	5,6	6,9	+
Mya arenaria	9,2	6,9	0,1	24,0	27,9	0,7	1,9	0	+	1,9	1636,7	3,1	5,6	111,4	0,6
idem 1977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7,4	0	+	7,4	0	+
Mytilus edulis	1,9	127,3	0,2	5,5	35,5	0,2	3,7	81,0	0,3	1,9	0	+	1,9	276,5	0,5
Macoma balthica	3,7	31,9	0,1	3,7	26,8	0,1	7,4	31,6	0,2	5,5	29,7	0,2	7,4	17,2	0,1
Hydrobia ulvae	673,1	0,5	0,4	179,4	0,5	0,1	29,6	0,4	+	140,6	0,4	0,1	327,3	0,4	0,1
Littorina littorea	-	-	-	3,7	73,2	0,3	3,7	79,1	0,3	-	-	-	3,7	148,8	0,6
Nassarius reticulatus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,6	154,5	0,9
Arenicola marina	14,8	116,4	1,7	11,1	225,9	2,5	49,9	63,4	3,2	21,0	125,7	3,2	14,8	132,3	2,0
idem 1977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18,5	0,4	+	-	-	-
Scoloplos armiger	760,1	0,5	0,4	817,4	0,7	0,6	921,0	0,6	0,6	1398,1	0,4	0,6	1438,7	0,3	0,4
Capitella capitata	-	-	-	57,4	0	+	142,4	0	+	133,1	0	+	42,5	0	+
Anaitides maculata	24,1	4,4	0,1	14,8	0	+	18,5	1,0	+	20,5	3,2	0,1	3,7	2,6	+
Eteone longa	3,7	2,4	+	5,5	0	+	24,1	0,4	+	44,4	0,5	+	53,6	0,5	+
Nephtys hombergii	5,5	32,2	0,2	11,1	65,7	0,7	16,6	57,9	1,0	20,4	62,6	1,3	12,9	76,6	1,0
Heteromastus filiformis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,6	2,7	+	-	-	-
Tharyx marioni	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Idotea chelipes	59,2	1,2	0,1	7,4	2,2	+	66,6	0,7	0,1	233,0	1,5	0,4	601,1	1,0	0,6
Corophium spec.	632,4	0,3	0,2	92,4	0,2	+	105,4	0,1	+	1202,0	0,1	0,1	967,2	0,1	0,1
Bathyporeia spec.	3,7	0	+	9,2	0	+	29,5	0,2	+	55,4	0,4	+	268,2	0,2	0,1
Gammarus spec.	1,9	0	+	7,4	1,6	+	68,5	0,5	+	127,6	0,8	0,1	37,0	1,3	0,1
Microdeutopus gryllotalpa	1,9	0	+	-	-	-	5,5	0	+	1290,8	0,2	0,3	133,1	0,1	+
Microprotopus maculatus	-	-	-	-	-	-	40,7	0	+	356,9	0,1	+	48,1	0	+

- = afwezig

0 = aanwezig, maar een te klein gewicht

+ = biomassa beneden 0,05 gr per m^2

Vervolg Tabel VII.

	Station C														
	26-4	C^0		27-5	C^I		12-7	C^{II}		30-8	C^{III}		17-10	C^{IV}	
	n	w	b	n	w	b	n	w	b	n	w	b	n	w	b
Cerastoderma edule	177,0	154,3	27,3	159,9	123,9	19,8	474,5	149,2	70,8	403,6	152,8	61,6	102,8	125,5	12,9
idem 1977	-	-	-	-	-	-	432,4	0,1	+	32,4	0,1	+	7,6	0,1	+
Angulus tenuis	281,9	6,3	1,8	238,0	8,7	2,1	215,2	11,4	2,5	234,3	18,2	4,3	96,7	17,8	1,7
Scrobicularia plana	16,6	12,1	0,2	5,5	11,5	0,1	49,8	7,6	0,4	31,4	30,6	1,0	14,8	12,7	0,2
Mya arenaria	-	-	-	-	-	-	11,1	27,3	0,3	9,3	361,7	3,4	3,7	265,4	1,0
idem 1977	-	-	-	-	-	-	434,5	0,1	+	11,1	0,1	+	-	-	-
Mytilus edulis	-	-	-	1,9	0	+	12,9	262,2	3,4	5,5	243,0	1,3	51,7	273,0	14,1
Macoma balthica	7,4	62,4	0,5	7,4	56,5	0,4	3,7	66,3	0,3	3,7	139,3	0,5	-	-	-
Hydrobia ulvae	238,5	0,3	0,1	151,7	0,3	0,1	305,1	0,3	0,1	469,7	0,2	0,1	105,4	0,4	+
Littorina littorea	5,5	52,9	0,3	1,9	174,9	0,3	7,4	113,0	0,8	3,7	246,3	0,9	11,1	142,7	1,6
Nassarius reticulatus	16,6	84,3	1,4	3,7	130,7	0,5	27,8	46,0	1,3	16,6	74,0	1,2	48,1	58,8	2,8
Arenicola marina	31,4	182,7	5,7	14,8	190,4	2,8	29,6	12,7	0,4	51,7	142,5	7,4	55,4	157,8	8,7
idem 1977	-	-	-	-	-	-	1,9	0,6	+	73,9	33,7	2,5	-	-	-
Scoloplos armiger	336,6	0,7	0,2	430,9	1,3	0,6	3171,6	0,4	1,3	2413,3	0,6	1,5	1120,7	0,4	0,5
Capitella capitata	370,4	0	+	264,5	0,1	+	5505,3	0,04	0,2	5655,2	0,1	0,6	671,3	0,1	0,1
Anaitides maculata	18,5	1,7	+	29,6	1,7	0,1	405,0	0,6	0,2	314,4	22,1	0,7	40,7	1,8	0,1
Eteone longa	-	-	-	5,5	0	+	532,6	0,4	0,2	303,3	0,4	0,1	46,2	0,6	+
Nephtys hombergii	22,2	106,4	2,4	12,9	86,3	1,1	29,6	91,1	2,7	11,1	60,5	0,7	24,1	76,0	1,8
Heteromastus filiformis	1,9	0	+	-	-	-	-	-	-	5,5	0	+	27,8	1,6	0,1
Tharyx marioni	25,9	0	+	31,5	0	+	103,6	0,1	+	38,8	0	+	118,4	0,2	+
Idotea chelipes	3,7	0	+	-	-	-	38,8	1,1	+	14,8	0	+	122,0	0,8	0,1
Corophium spec.	3,7	0	+	-	-	-	251,6	0,1	+	62,9	0,1	+	18,5	0	+
Bathyporeia spec.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gammarus spec.	-	-	-	5,5	0	+	318,1	0,5	0,2	49,9	0,3	+	74,0	0	+
Microdeutopus gryllotalpa	1,9	0	+	-	-	-	75,8	0,2	+	122,0	0,2	+	66,6	0,2	+
Microprotopus maculatus	-	-	-	-	-	-	48,1	0	+	5,5	0	+	-	-	-

- = afwezig

0 = aanwezig, maar een te klein gewicht

+ = biomassa beneden 0,05 gr per m^2

Tabel VIII. Produktie (P), biomassa (B) en P/B verhouding van Cerastoderma edule en Angulus tenuis op de stations op de Slikken van Flakkee; april tot november 1977.

	P	B april	P/B april
station A			
Cerastoderma	3,94 gr ADW/m^2	5,9 gr ADW/m^2	0,67
Angulus	m	0,7	?
station B			
Cerastoderma	8,12	6,3	1,29
Angulus	0,72	3,1	0,23
station C			
Cerastoderma	?	?	?
Angulus	2,54	1,8	1,41

gemiddelde P/B waarden

Cerastoderma : 0,98

Angulus : 0,82

? = niet bekend

m = te verwaarlozen

Tabel IX. Produktie van de belangrijkste soorten zoöbenthos op de Slikken van Flakkee in 1970/71 en in 1977.

soort	1970/71	1977
Cerastoderma edule	20,66 gr ADW/m^2	8,18 gr ADW/m^2
Mytilus edulis	?	?
Angulus tenuis	m	1,59
Littorina littorea	2,04	m
Hydrobia ulvae	9,60	m
Macoma balthica	3,61	m
Arenicola marina	4,46	1,97
totaal	40,37	11,74

? = niet bekend
m = te verwaarlozen

Tabel X. Biomassa van een aantal belangrijke soorten zoöbenthos op de Slikken van Flakkee in 1970/71 en in 1977.

soort	1970/71	1977
Cerastoderma edule	20,18 gr ADW/m^2	12,8 gr ADW/m^2
Arenicola marina	5,14	4,2
Macoma balthica	5,64	0,2
Hydrobia ulvae	6,85	0,4
Littorina littorea	3,27	0,2
Angulus tenuis	m	1,9
totaal	41,08	19,7

m = te verwaarlozen

Tabel XI. Biomassa in gr ADW/m^2 (b) en aantallen per m^2 (n) van belangrijke zoöbenthos soorten op getijdegebieden in de Waddenzee (Beukema, 1976) die in april 1977 ook op de Slikken van Flakkee voorkwamen.

soort	getijdegebieden in de Waddenzee		Slikken van Flakkee	
	b	n	b	n
Mytilus edulis	6,2	20	9,1	71,8
Arenicola marina	5,0	17	2,3	37,7
Mya arenaria	4,6	8	0,5	10
Cerastoderma edule	4,3	34	8,5	179,5
Macoma balthica	2,2	113	0,1	1,6
Scoloplos armiger	0,4	39	0,5	790,5
Nephtys hombergii	0,3	17	1,2	27,0
Hydrobia ulvae	0,2	866	0,4	693,1
Corophium spec.	0,3	568	0,4	1381,6
totaal biomassa	23,5 gr ADW/m^2		22,9 gr ADW/m^2	

Figuren legenda

Fig. 1 : Monsterstations en raaien op de Slikken van Flakkee in 1970/71 en in 1977.

a, b, c: Stations Wolff & De Wolf (1970/71).

A, B, C: Stations 1977

I, II, III: raaien 1977

Sp 5: boeien

: 1.5 meter waterdiepte lijn

Fig. 2 : Relatie van de biomassa van Cerastoderma edule, Angulus tenuis, Arenicola marina en de crustaceeën met de waterdiepte op de Slikken van Flakkee, 1977.

Fig. 3 : Biomassa van de belangrijkste soorten en groepen op de stations A, B en C gedurende de monsterperiode in 1977.

Fig. 4 : a. Verloop van de gemiddelde aantallen per m^2 van Scoloplos armiger op station A en B, 1977.

b. Verloop van de gemiddelde biomassa per m^2 van Scoloplos armiger op station A en B, 1977.

Fig. 5 : Lengteverloop van Cerastoderma edule op station A in de loop van het seizoen april-oktober 1977.

Fig. 6 : Lengteverdeling van Cerastoderma edule op station B in de loop van het seizoen april-oktober 1977.

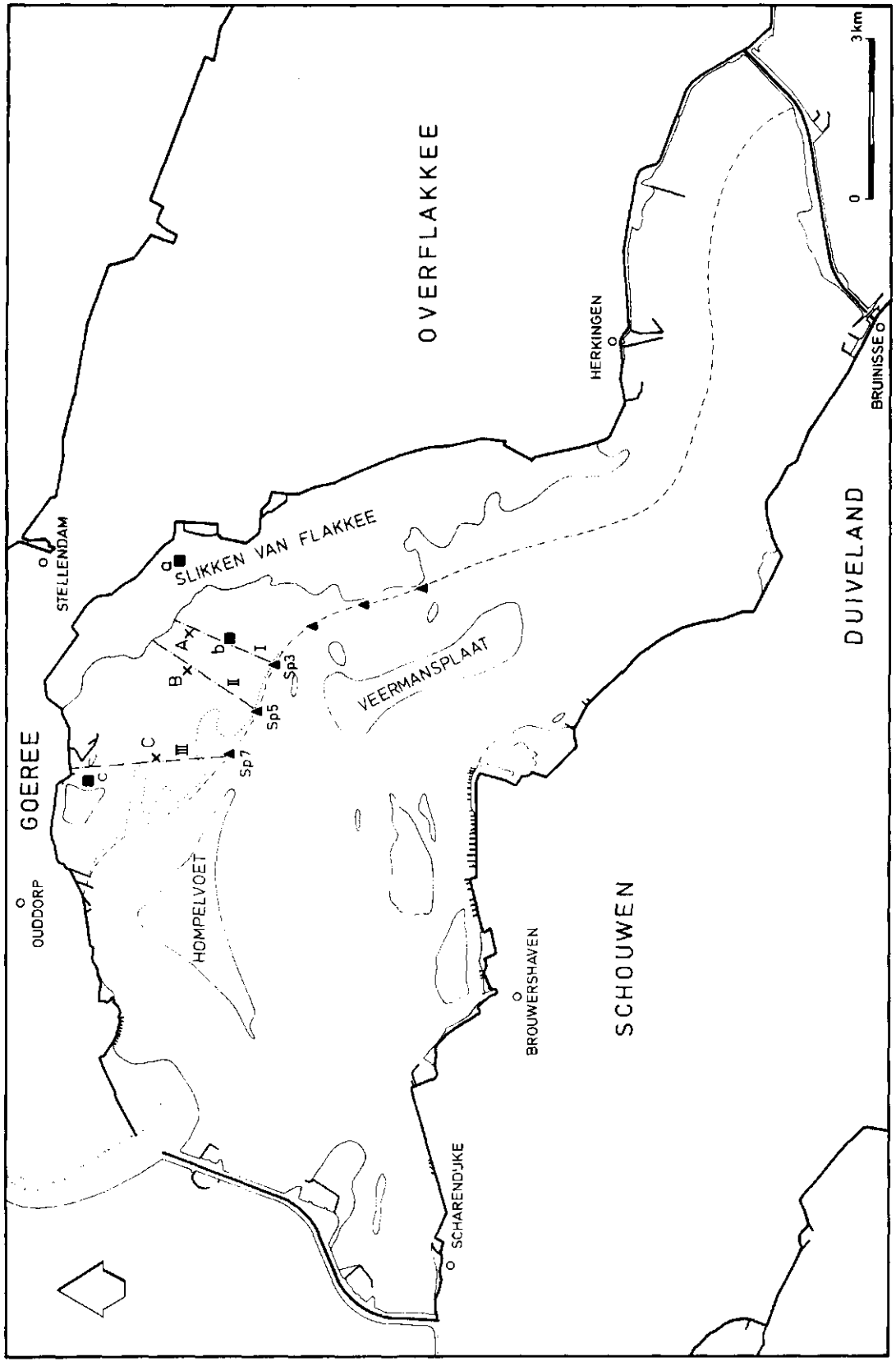
Fig. 7 : Gemiddeld individueel gewicht en gemiddeld aantal per m^2 van Angulus tenuis op station C gedurende de monsterperiode in 1977.

Fig. 8 : a. Verloop van het gemiddelde aantal.m^{-2} en het gemiddelde individuele gewicht van Arenicola marina op station A, 1977.

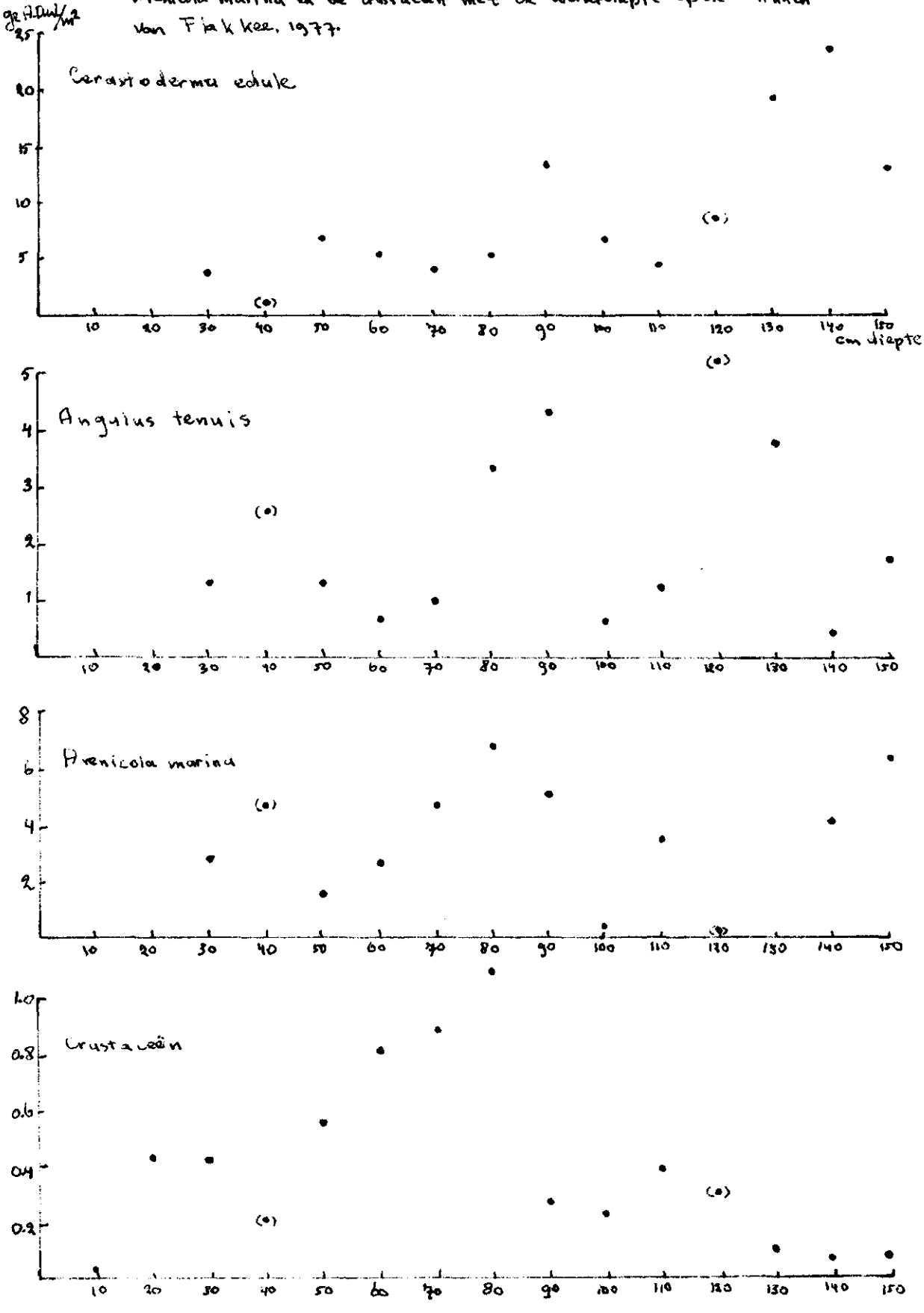
b. idem op station B.

Fig. 9 : Verloop van gemiddeld aantal.m^{-2} en gemiddeld individueel gewicht van Arenicola marina op station C, 1977.

Fig. 1

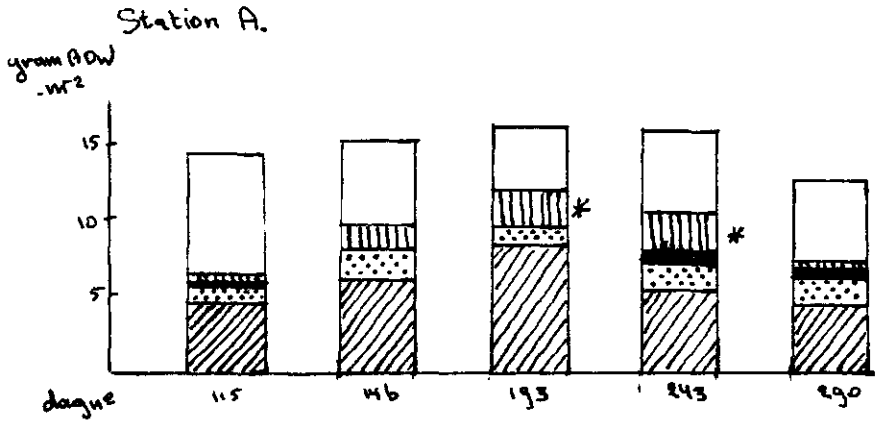

OVERFLAKKEE
HERKINGEN
BRUINISSE
3 km
0
STELLENDAM
SLIKKEN VAN FLAKKEE
a
b
c
A
B
C
I
II
III
Sp3
Sp5
Sp7
VEERMANSPLAAT
GOEREE
DUIVELAND
OUDDORP
HOMPELVOET
BROUWERSHAVEN
SCHOUWEN
SCHARENDIJKE

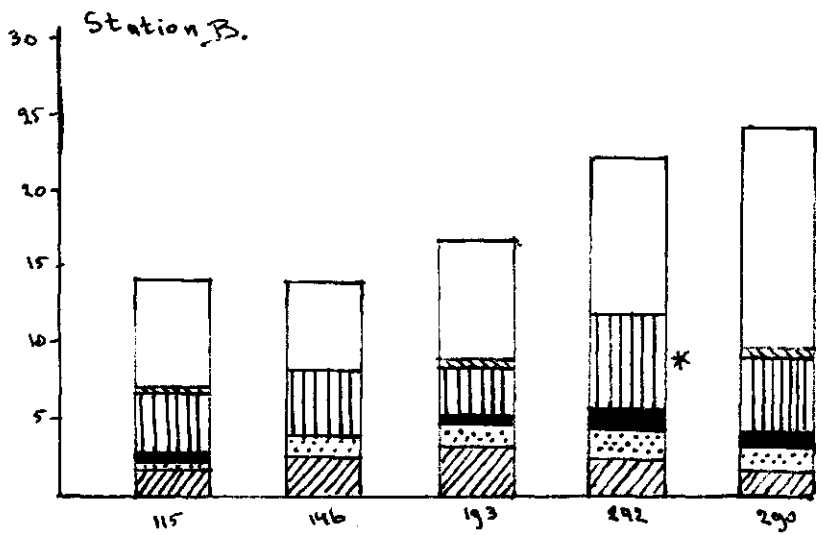
figuur 2. - Relatie van de biomassa van Cerastoderma edule, Angulus tenuis, Arenicola marina en de crustaceën met de waterdiepte op de Slikken van Fiakker, 1977.

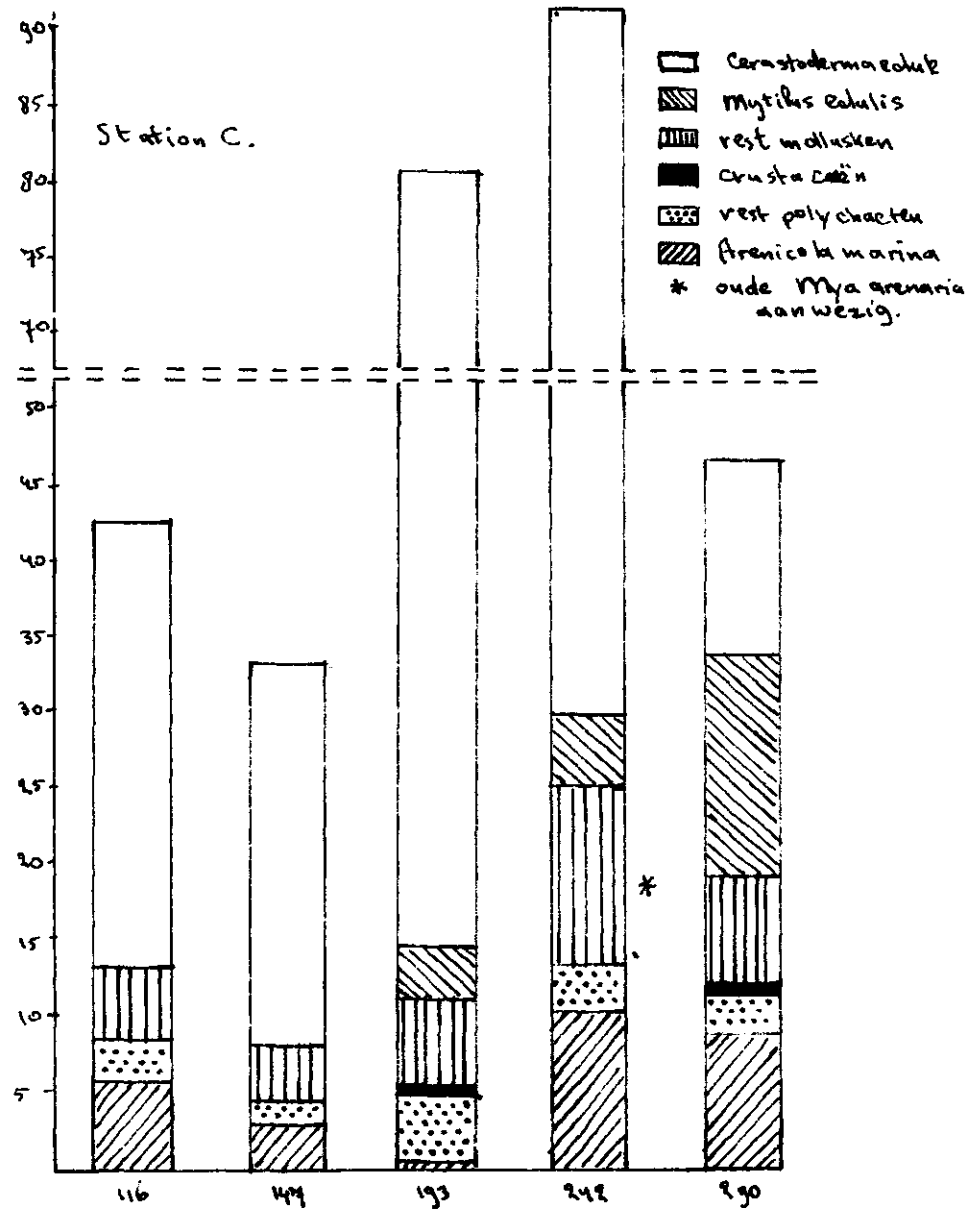


(•): slechts 1 monster van die diepte aanwezig.

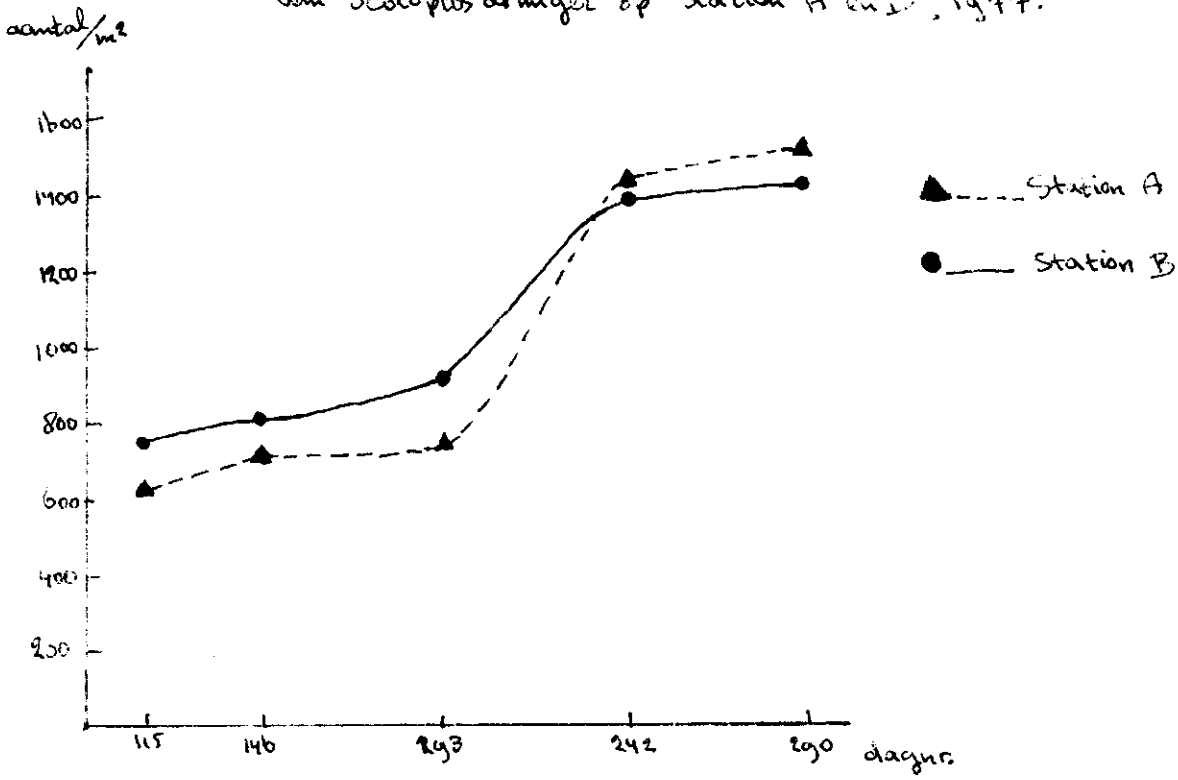
figuur 3. Biomassa van de belangrijkste soorten en groepen op de Stations A, B en C gedurende de monsterperiode in 1977



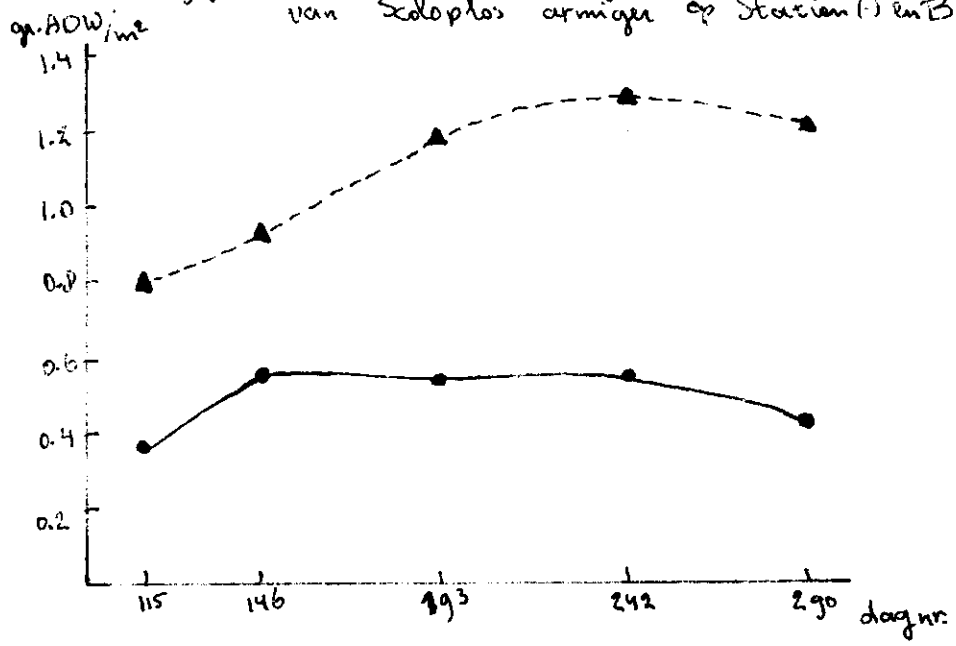




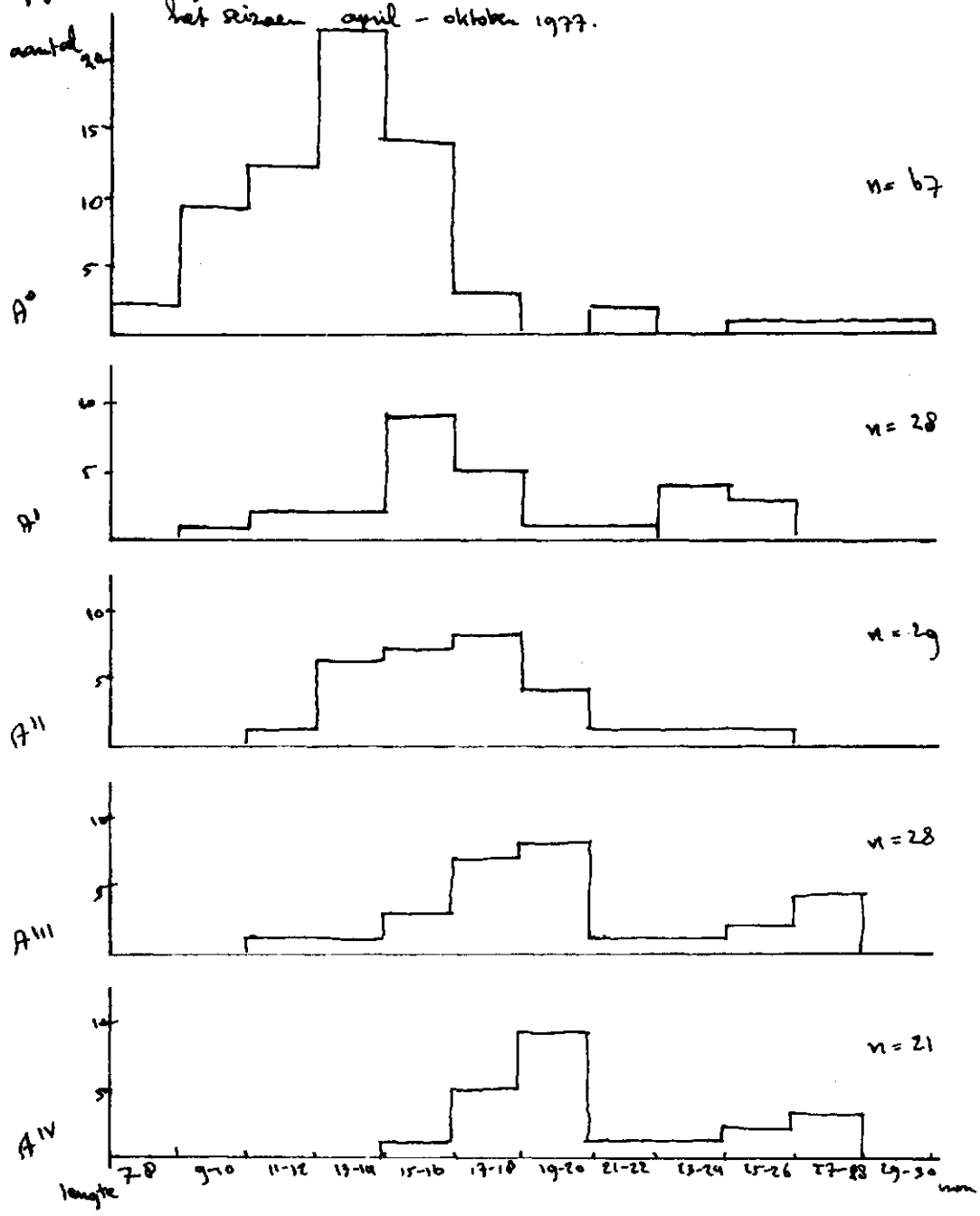
figuur 4a. Verloop van de gemiddelde aantallen per m² van Scoloplos armiger op Station A en B, 1977.



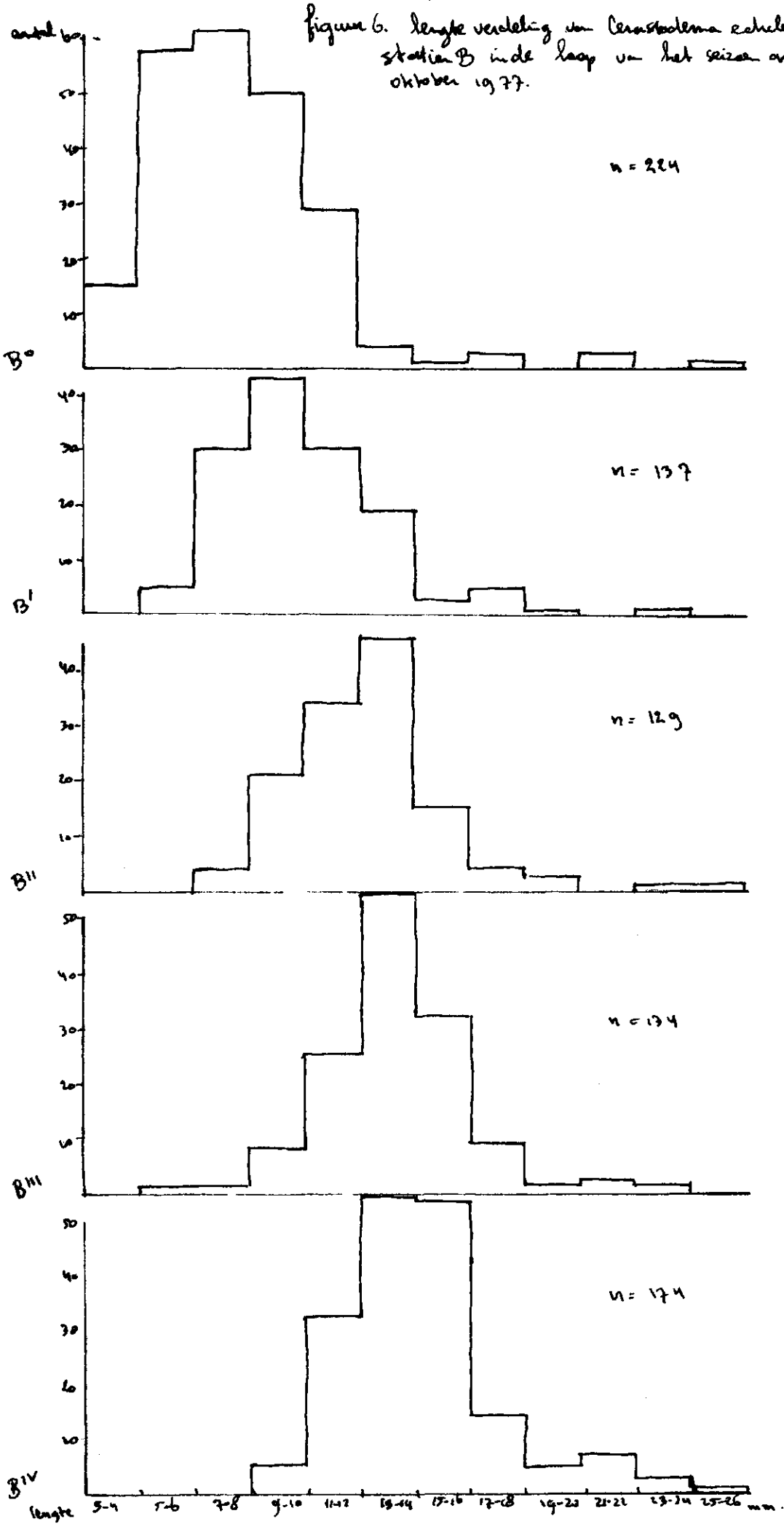
figuur 4b. Verloop van de gemiddelde biomassa per m² van Scoloplos armiger op Station A en B, 1977.



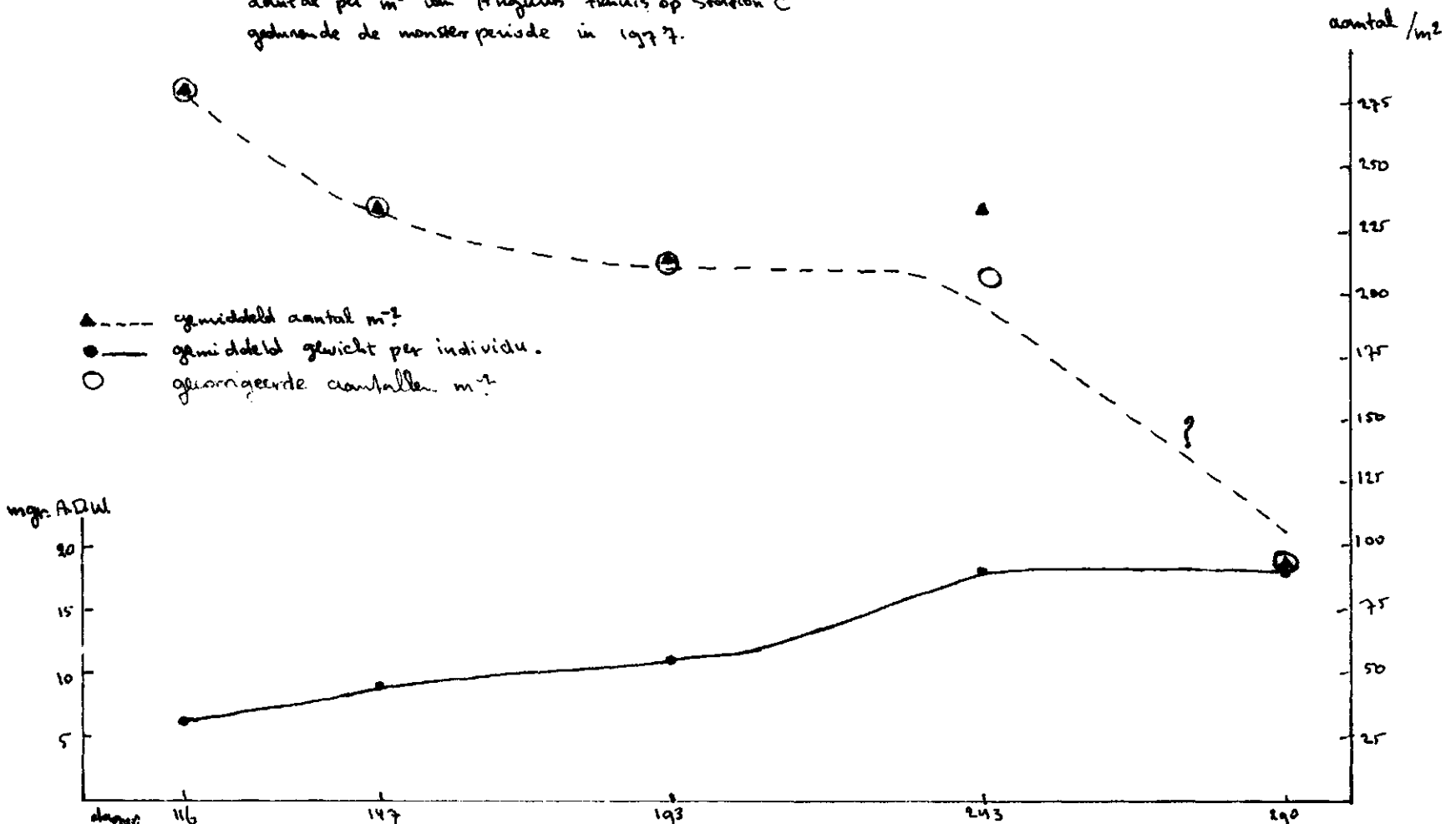
figuur 5. Lengteverdeling van Cerastoderma edule op Station A in de loop van het seizoen april - oktober 1977.



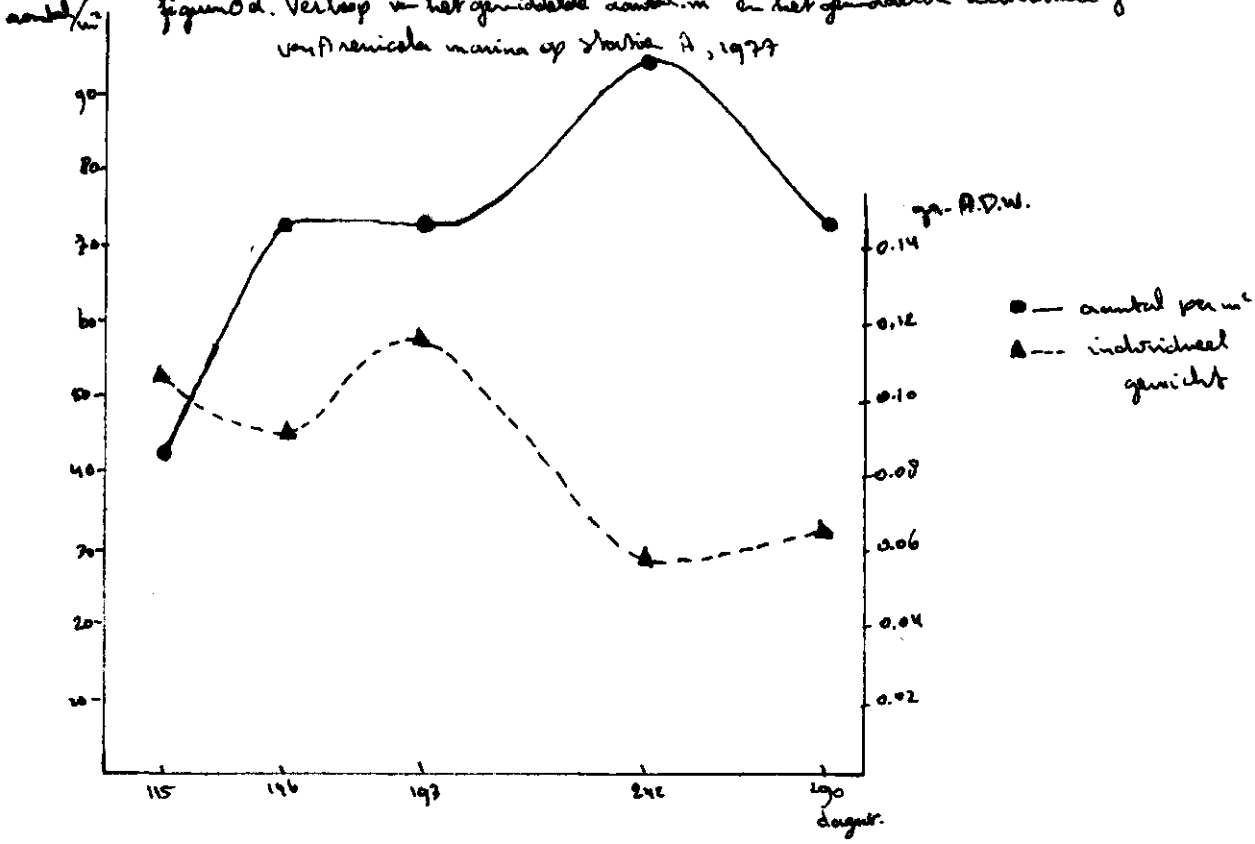
figuur 6. lengte verdeling van Cerastoderma edule op station B in de loop van het seizoen april tot oktober 1977.



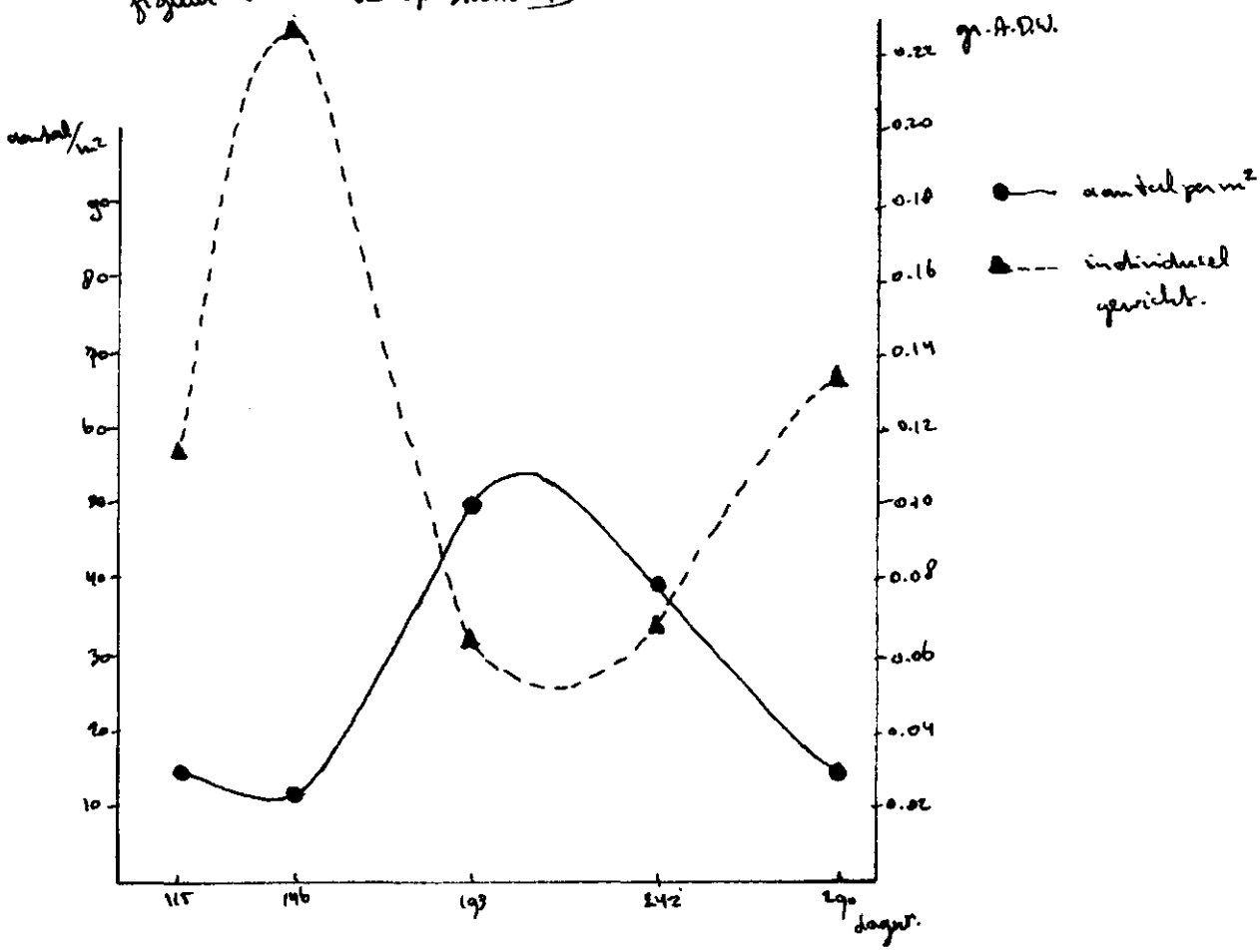
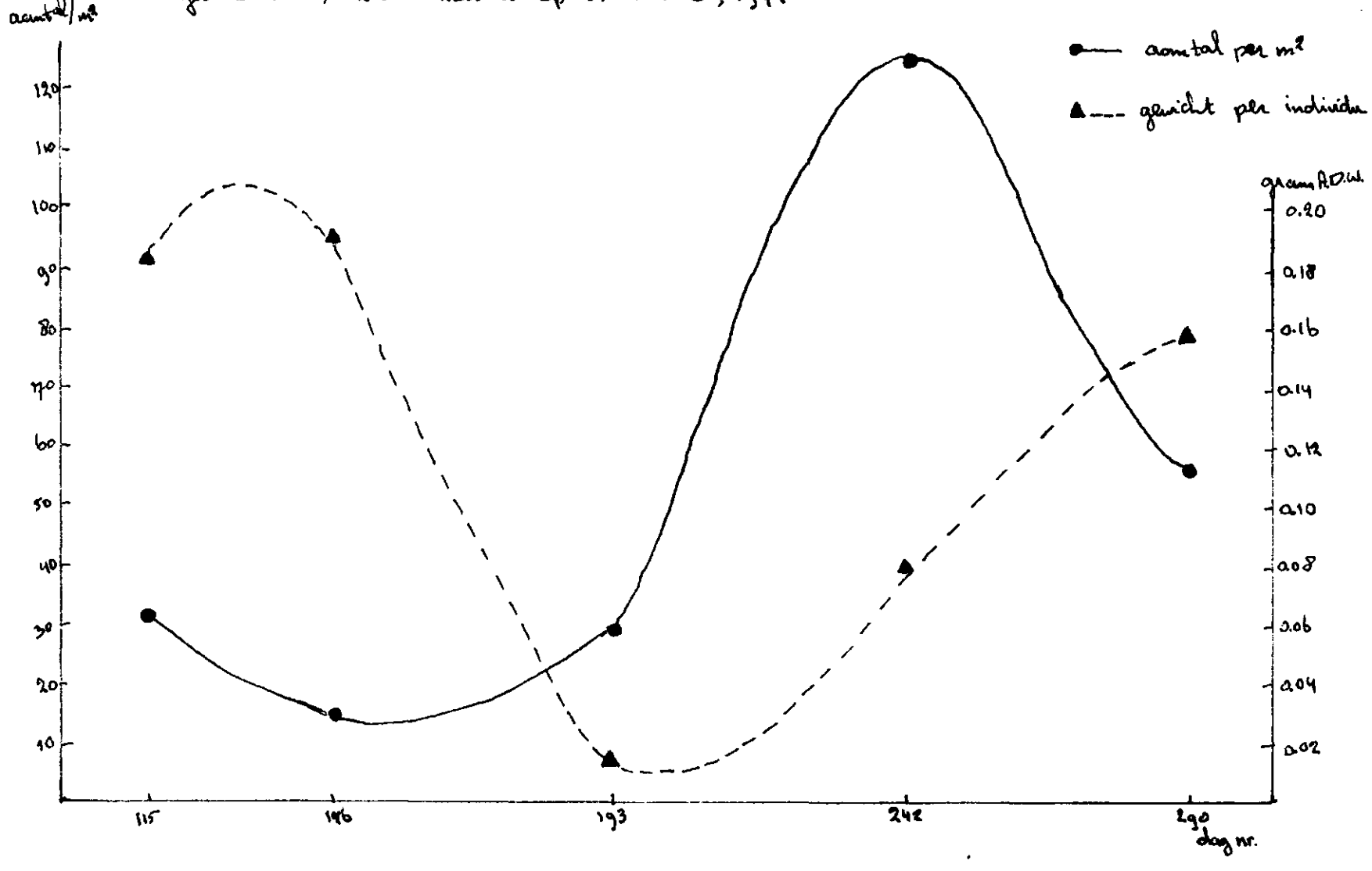
figuur 17. Gemiddeld individueel gewicht en gemiddeld aantal per m² van Angulus tenuis op Station C gedurende de monsterperiode in 1977.



figuur 8a. Verloop van het gemiddelde aantal.m^{-2} en het gemiddelde individuele gewicht van Arenicola marina op Station A, 1977



figuur 8b. idem op station B



figuur 9. Verloop van gemiddeld aantal. m⁻² en gemiddeld individueel gewicht van Arenicola marina op station C, 1977.