

**LITERATUURONDERZOEK NAAR DE SOORTENRIJKDOM VAN HET
MAKROZOOBENTHOS IN RELATIE TOT HET ZOUTGEHALTE**

door

A.D. Schmidt - van Dorp



**Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek
Vierstraat 28, 4401 EA Yerseke**

Rapporten en Verslagen nr. 1979 - 5.

Rechten voorbehouden. Van "Rapporten en Verslagen" is herdruk of
aanhaling slechts toegestaan met uitdrukkelijke toestemming van
de auteur.

Inhoud	pag.
Voorwoord	
I. Algemene inleiding	1
I.1. Inleiding	1
I.2. Een omschrijving van de begrippen makrozoöbenthos, soortenrijkdom en brakwatersoorten	1
II. Het biotoop van het makrozoöbenthos	3
II.1. Het open water	3
II.2. Het sediment en het interstitiële water	6
III. Het zoutgehalte en het aantal macrozoöbenthos-soorten	8
III.1. Inleiding	8
III.2. Numerieke verbanden tussen het zoutgehalte en de daarbij gevonden soortenrijkdom in het Noordzeegebied	9
III.2.1. Het Oostzeegebied	9
III.2.2. De Zuiderzee en het IJsselmeer	10
III.2.3. De Delta van de rivieren de Rijn, de Maas en de Schelde	12
III.2.4. Kleine Zeeuwse binnenwateren	14
III.3. Numerieke verbanden tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom van verschillende fauna-komponenten	16
III.3.1. Sponzen	16
III.3.2. Holtedieren (Cnidaria en Ctenophora (Fig. 14a)	16
III.3.3. Stekelhuidigen (Fig. 14b)	17
III.3.4. Mosdierjes (Ectoprocta) (Fig. 14c)	18
III.3.5. Weekdieren (Fig. 14d)	19
III.3.6. Hogere wormen (Fig. 14e)	20
III.3.7. Geleedpotigen (Crustacea en Pantopoda (Fig. 14f)	21
III.3.8. Turbellaria (Fig. 14g)	22
III.3.9. Manteldieren (Tunicata)	22
III.3.10. Overwegend mariene en andere groepen	22
III.4. Diskussie over de gegevens van paragraaf III.2 en III.3	25
IV. De gevolgen van rampen voor het makrozoöbenthos	29
IV.1. Herstel na een periode van extreem hoge saliniteit	29
IV.2. Tijdelijke verzoeting	30

IV.3. Het ontstaan van meren uit zee-armen	30
IV.4. De afsluiting van een estuarium aan de rivierzijde	32
V. Causale verbanden tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos	33
V.1. De invloed van fluktuaties van het zoutgehalte	34
V.2. De temperatuur	37
V.3. De stroomsnelheid	39
V.4. Het sediment	40
V.5. Het zuurstofgehalte	41
VI. Samenvatting - Summary	44
VII. Literatuurverwijzingen	46
Lijst van enkele termen en definities	57
Tabellen	59
Figuren	64

Voorwoord

In opdracht van de Afdeling Milieu-onderzoek van de Deltadienst van Rijkswaterstaat te Middelburg werd een literatuuronderzoek uitgevoerd naar de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos in relatie tot het zoutgehalte. Het moest zich niet beperken tot de publikaties over het Deltagebied van de rivieren de Rijn, de Maas en de Schelde, maar een meer algemene strekking hebben.

Met soortenrijkdom werd bedoeld het aantal soorten in een gebied. Dat betreft niet het aantal individuen of de produktiviteit, noch de opbouw van levensgemeenschappen of de zeldzaamheid van bepaalde soorten. Het begrip soortenrijkdom alléén kan dus niet gebruikt worden als een biologische maatstaf ter beoordeling van de algemene kwaliteit van het biologisch of fysisch-chemisch milieu.

Het onderzoek werd gefinancierd door de Deltadienst van Rijkswaterstaat en uitgevoerd in dienst van het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek te Yerseke.

I. Algemene inleiding

I.1. Inleiding

In zoet water leven andere soorten dieren en planten, dan in zout water. Waar zoete wateren overgaan in zoute, bijvoorbeeld bij de monding van een rivier in zee, verandert de bevolking van organismen, die in en bij het water leven, ingrijpend. Deze verandering is zelden plotseling en volledig. Meestal is er een overgangsgebied, waar de fauna en flora voor een deel ook uit eigen, kenmerkende soorten bestaan.

In zo'n overgangsgebied met een zoutgradiënt is vaak waargenomen, dat de verspreiding van de afzonderlijke diersoorten samenhangt met het zoutgehalte van het water. Niet altijd is het zeker, of de grenzen van zo'n verspreidingsgebied daar direct door de waarde van het zoutgehalte worden bepaald of door andere factoren. Gedacht kan bijvoorbeeld worden aan factoren zoals de watertemperatuur, de diepte, de waterbeweging, de aard van het sediment, de voedseltoevoer of predatie door andere dieren. Ook de ionen-verhouding van het zoete water, waarmee het zoute water zich mengt, zou een rol kunnen spelen.

Bij dit literatuuronderzoek wordt nagegaan, welke soortenrijkdom van een bepaalde groep dieren (het makrozoöbenthos) bij verschillende zoutgehaltes gevonden wordt. De studie gaat voornamelijk over boreale-en gematigd warme wateren (Fig. 1). Ter nadere illustratie worden 4 typen van het overgangsgebied tussen het zoute en zoete water iets uitgebreider vergeleken: het Oostzeegebied, de Zuiderzee en het IJsselmeer, de Delta van de rivieren de Rijn, de Maas en de Schelde, en kleine Zeeuws binnenwateren. Daarbij wordt getracht na te gaan, of in de eerste plaats het zoutgehalte de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos bepaalt, en welke andere ecologische factoren mede van invloed worden geacht.

I.2. Een omschrijving van de begrippen makrozoöbenthos, soortenrijkdom en brakwatersoorten

Makrozoöbenthos

Met de term "makrozoöbenthos" vat men samen alle dierlijke organismen (zoö), die op, in en bij de waterbodem (benthos) leven en voldoende

groot zijn om met het blote oog te worden waargenomen (makro). In de praktijk worden deze dieren verzameld met een zeef of net met een maaswijdte van meestal 1 mm. Men maakt wel onderscheid tussen makro- en meiobenthos. Met dit laatste worden kleinere organismen bedoeld. Ook deze zijn wel eens in de beschouwing betrokken. Sommige organismen, die individueel kleiner zijn dan 1 mm worden ook tot het makrozoöbenthos gerekend, als zij kolonies vormen, die met het blote oog zichtbaar zijn.

De meeste stammen van de ongewervelde dieren en tenminste één stam van de gewervelde dieren hebben vertegenwoordigers bij het makrozoöbenthos. Deze zijn genoemd in Tabel I.

Soortenrijkdom

De soortenrijkdom van een gebied kan eenvoudig worden beschreven als het totale aantal soorten van (een groep) organismen, die binnen dat gebied voorkomen. Om dit totale aantal te kennen, moet meestal meer onderzoek worden verricht, dan technisch mogelijk is. Men volstaat dan met een steekproef, die een aanwijzing geeft over de gehele soortenrijkdom. Voor dit doel zijn vele zogenaamde diversiteits-indices ontwikkeld. Ze bevatten in principe geen andere grootheden, dan het aantal soorten per monster en vaak ook het aantal individuen per monster en hiervan afgeleide grootheden. Door het vergelijken van de waarden van de diversiteits-indices met de waarden van verschillende ecologische factoren tracht men verbanden tussen beide te vinden. Omdat in de waarde van de diversiteitsindex vaak verschillende grootheden zijn gekombineerd, gaat informatie over de grootheden afzonderlijk daarbij verloren.

Een directe vergelijking van de verschillende diversiteits-indices is dikwijls moeilijk, omdat

- a) de waarden van verschillende grootheden op verschillende wijzen zijn gekombineerd; in de ene index weegt het aantal soorten zwaarder, in de andere het aantal individuen per soort of per monster.
- b) de indices vaak gebaseerd zijn op een beperkt aantal groepen van organismen. Als andere, minder bekende of minder gemakkelijk te determineren groepen, ook in de beschouwing worden betrokken, kan de waarde van een index soms relatief veel veranderen.

Brakwater-soorten

Het begrip "brak" water werd door Redeke (1933) omschreven als: een

mengsel van zeewater en zoet water. Echter de flora en fauna van dit mengsel hebben vele soorten gemeen met de flora en fauna van geconcentreerd zeewater; soorten, die echter niet in de zee zelf voorkomen. Den Hartog (1970) breidde daarom het begrip "brak" water uit tot: water van een onstabiele saliniteit, die het gevolg is van de verdunning of concentratie van zeewater. De mate van onstabiele saliniteit schijnt eerder het optreden van brakwatersoorten te bepalen, dan de absolute waarde der saliniteit.

Binnen deze omschrijving vallen niet die wateren, welke een vrij hoge saliniteit hebben als gevolg van de concentratie van zoet water. Heerebout (1970) noemde dit in een Engelstalig artikel "brine" water. Ook deze wateren vertonen een onstabiele saliniteit.

Het gebruik van het begrip "brak", zowel in chemische- als in biologische zin, leidt gemakkelijk tot onduidelijkheden of misverstanden. Daarom zal hier in het vervolg de chemische van de biologische betekenis worden onderscheiden. De term "brakwater" zal alleen in biologische zin worden gebruikt. Brakwatersoorten zijn dan soorten, die hun belangrijkste verspreidingsgebied hebben in plaatselijk geconcentreerd zeewater (hypersalien water), verdund zeewater (mixohalien water) en/of water van sterk wisselende saliniteit (poikilosalien water).

II. Het biotoop van het makrozoöbenthos

In dit hoofdstuk worden enkele van de milieu-omstandigheden beschreven, waaronder het makrozoöbenthos leeft. Het moet duidelijk maken, dat in het overgangsgedebied tussen de zee en het zoete water niet alleen het zoutgehalte grote veranderingen ondergaat, maar ook vele andere fysische, chemische en morfologische factoren, en dat deze veranderingen in het open water anders verlopen dan in het daaronder gelegen bodemwater en interstitiële water.

Het hoofdstuk is niet bedoeld om een volledig literatuuroverzicht te geven. Overigens is de kennis van dit biotoop op dit moment nog zeer beperkt.

II.1. Het open water

Kenmerkend voor de zee is de stabiliteit van de onderlinge verhouding

der makro-elementen en de hoge totale saliniteit. De ion-samenstelling is gegeven in Tabel II. De totale saliniteit verschilt iets van zee tot zee. Voor enkele zeeën is de waarde van de totale saliniteit gegeven in Tabel III. Zoetwater is een verzamelnaam voor binnenwateren van verschillende ion-samenstelling, maar met een lage totale saliniteit. Bijvoorbeeld voor Midden-West-Nederland en het Noorden des Lands kunnen 6 typen zoet-water worden onderscheiden (I.C.W. Regionale studies 1976 en 1978). Wanneer zeewater wordt verdund met zoet water zou dit lange tijd haar karakteristieke ion-samenstelling blijven behouden (Hatzikalidu, geciteerd door den Hartog, 1970). De grootste verschuivingen in ionsamenstelling treden op rond 5⁰/oo S (Khlebovitch, 1968). Verondersteld werd door Khlebovitch (1969), dat dit verschijnsel de achtergrond vormt voor de ecophysiologicalhe barrière tussen de fauna van de zee en die van het zoete water. Anderen wezen er echter op, dat in het overgangsgebied tussen de zee en het zoete water zoveel biologische processen kunnen optreden, dat de gehalten van vele ionen daardoor sterk beïnvloed worden; met name bij een saliniteit van minder dan 1⁰/oo S traden sterke verschuivingen op (Morris & al., 1978).

Als gevolg van een toenemend zoutgehalte vindt flokkulatie plaats van in het zoete water gesuspenderde kleideeltjes en organische deeltjes. Flokkulatie van de kleimineralen illiet en kaolinite is bijvoorbeeld pas compleet bij een saliniteit van meer dan 4⁰/oo S (Dyer, 1972, geciteerd door Beeftink & al., 1977). Als de gevormde vlokken niet kunnen bezinken, wordt het water troebel en deze troebeling kan een hoge primaire produktie belemmeren (Postma, 1974). Voorzover de vlokken wel bezinken, worden daarmee organische en anorganische voedingsstoffen naar de bodem gevoerd. Als de vlokken door de waterbeweging weer in minder zout water worden gedragen of als zeer sterke waterbeweging optreedt, kunnen ze weer ontbinden (Beeftink, et al., 1977).

In rustig water kan zich een dichtheidsgradiënt van het water instellen tussen het wateroppervlak en de bodem. Het zwaardere, zoute of koude water mengt zich weinig meer met het lichtere, zoete of warme water, vooral als een spronglaag gaat optreden. Diskontinuiteiten in chemische samenstelling van het water boven en beneden de spronglaag zijn daarvan het gevolg. Bijvoorbeeld grotere delen kunnen wel naar de bodem bezinken, maar kleinere delen zinken slechts tot een bepaalde diepte en blijven daar in

suspensie. Verschillende biologische processen in beide waterlagen leiden tot andere ion- en deeltjessamenstelling. In stromende wateren kan dit verschil nog versterkt worden, als de verblijftijd van het water in de ene laag verschilt van die in de andere laag. Postma (1974) wees erop, dat de verblijftijd van zoeter water in de bovenlaag van gestratificeerde estuaria veel korter is, dan die van zouter water in de benedenlaag. Vanwege deze korte verblijftijd hebben diffusie van stoffen en fytoplanktongroei in de bovenlaag minder invloed op de chemie van benedenlaag, dan bijvoorbeeld bezinkende deeltjes. De benedenlaag bevat dan een hoog gehalte aan organische stof en de omzettingen daarvan spelen dank zij de langere verblijftijd een veel belangrijker rol, dan aan het wateroppervlak. De afbraak van dit organische materiaal vraagt een hoog zuurstofverbruik. Daardoor kan vooral in diepe waterlagen het zuurstofgehalte dalen. Hoewel totale zuurstofloosheid van het water onder de spronglaag in stagnante wateren gemakkelijk kan optreden, gebeurt dat in estuaria zelden, behalve in sterk vervuilde estuaria. Wel zijn de bodemsedimenten in estuaria vaker wel, dan niet anaeroob (Postma, 1974), tenminste voorzover ze niet droog vallen bij laag tij.

Verdund of geconcentreerd zeewater heeft meestal niet een konstante saliniteit, omdat de watertoevoer niet konstant is. De bronnen van watertoevoer kunnen zijn het zeewater, zoute kwel, uitspoeling van zout grondwater, zoute lozingen, verdamping en neerslag, zoete kwel, smeltwater, of de toevoer van rivier- en beekwater (Remane, 1971). Naarmate de toevoer groot is ten opzichte van het ontvangende watervolume en het verschil in saliniteit tussen de twee wateren groter wordt, treden sterkere fluktuaties van de saliniteit op. Sommige wateren vertonen saliniteitsfluktuaties met een sterke regelmaat en van steeds ongeveer dezelfde omvang - bijvoorbeeld getijde-estuaria. Andere wateren missen die regelmaat en ondervinden saliniteitsfluktuaties van wisselende omvang - bijvoorbeeld incidenteel overspoelde poelen boven de hoogwaterlijn of ondiepe wateren met relatief veel neerslag. Den Hartog (1970) wees er echter op, dat ook dergelijke fluktuaties - over langere duur gezien - als regelmatig beschouwd kunnen worden. Van onregelmatige fluktuaties zou dan alleen sprake zijn, als onomkeerbare veranderingen van de saliniteit optreden - bijvoorbeeld ten gevolge van morfologische veranderingen aan een waterbekken of kunstmatige veranderingen van de hydrologie. In sommige wateren is de watertoevoer regelmatig

én relatief klein, zodat geen saliniteitsfluctuaties optreden en een stabiele horizontale gradiënt kan ontstaan - bijvoorbeeld in grote binnenzeeën zonder getijdebeweging.

II.2. Het sediment en het interstitiële water

Voor de chemie van het interstitiële water en voor de overige levensomstandigheden van de bodemdieren in het sediment zijn de karakteristieken van het sediment van groot belang. De mediane korrelgrootte, de vorm van de korrels, de rangschikking en de samenstelling van het sediment zijn van invloed op de permeabiliteit en porositeit; deze eigenschappen bepalen mede de waterstroming door het sediment en het watergehalte (Wolff, 1973).

Sedimenten met een grotere korreldiameter zijn de hardere sedimenten: het zijn rotsblokken, dijkstenen, keien en grind. Onder grind wordt verstaan sediment met een korreldiameter van meer dan 2 mm. Tot de harde sedimenten kunnen ook gerekend worden de banken van hard veen en van subfossiele klei. Ook organismen kunnen als vaste ondergrond voor andere organismen worden beschouwd. Als zodanig worden gebruikt de schelpen van weekdieren, de schalen van kreeftachtigen, stukken hout, wieren en hogere waterplanten. Zachtere sedimenten zijn zand en slib. De korreldiameter ervan is kleiner dan 2 mm.

Harde sedimenten komen in het algemeen voor aan de bodem van snel en sterk bewegend water. In estuaria worden de grove sedimenten vaak gevonden in de diepste delen, terwijl de mediane korreldiameter afneemt bij kleinere diepte tot boven de laagwaterlijn - tenminste als er weinig golfslag is op de kust. In zo'n getijdenzone kan een schor of kwelder ontstaan. Als er op de kust wel veel golfslag is, wordt de tegenovergestelde situatie gevonden: de mediane korreldiameter neemt af naar de diepte tot waar de invloed van de golfbeweging verdwenen is en kan vandaar naar de diepte weer toenemen (Postma, 1957).

De waterstroming en het watergehalte in het sediment beïnvloeden vele eigenschappen van het interstitiële water, die voor de verspreiding van bodemorganismen van belang zijn, zoals de veranderingen van de saliniteit, van het zuurstofgehalte, van de temperatuur naar de diepte en de beschikbaarheid van voedsel.

Meestal heeft het interstitiële water een hogere saliniteit dan het bovenstaande water; ten eerste, omdat zout water een grotere dichtheid heeft dan zoeter water en een vermenging van over de bodem stromend zoeter water met het zoutere in de bodem weinig plaatsvindt; ten tweede mogelijk ook, omdat aan de sedimentkorrels ion-adsorptie kan plaatsvinden (Wolff, 1973). Echter op plaatsen met een zoete grondwaterstroming kunnen in het sediment verbazend lage zoutgehaltes optreden in vergelijking tot die van het zoute water erboven (Giere, 1971). In het algemeen geldt waarschijnlijk voor de rand van rivier-estuarium en voor lagunes, dat het chloridegehalte van het interstitiële water hoger is, dan dat van het bovenstaande water. Maar meer stroomopwaarts in een getijdenrivier is het tegenovergestelde het geval (Friedman & Gavish, 1970).

De zuurstofvoorziening in het interstitiële water hangt af van de snelheden van de zuurstofdiffusie en van het zuurstoftransport. In fijnere sedimenten is alleen de diffusie van belang, maar de snelheid van dit proces is erg klein. Omdat juist deze sedimenten meestal een hoog gehalte aan organische stof bevatten (Wolff, 1973; Driscoll, 1975), wordt de zuurstof snel verbruikt bij biologische processen. Het resultaat ervan is, dat op enkele centimeters in het sediment al een zuurstofloze laag ontstaat, in stagnante wateren al direkt aan het bodemoppervlak. In deze laag treden reducerende processen op. De vorming van H_2S , van CO_2 , de daling van de pH en mogelijk ook de veranderingen van de verhouding van Ca, Mg, Na, K en Sr tot het Cl-gehalte in het interstitiële water, hangen daarmee samen (Beefink et al., 1977).

Fluctuaties van milieufactoren, die in het open water optreden, nemen in het algemeen af naar de diepte van het sediment. In zandige sedimenten met grotere permeabiliteit en een sterkere doorstroming verlopen temperatuursfluctuaties wel twee maal zo snel, als in modderige sedimenten met geringe permeabiliteit en doorstroming (Wolff, 1973). In de getijdenzone van de waddenkust bij Sylt bedroeg de temperatuursgradiënt in fijne zand- en sliedlagen tot op 10 cm diepte slechts 2 à 4°C, ondanks de grote fluctuaties boven de bodem (Giere, 1971). Wolff (1973) wijst erop, dat seizoensfluctuaties evenzeer optreden, zowel in als boven het sediment.

Duidelijk is, dat de levensomstandigheden in het interstitiële water ingrijpend kunnen verschillen van die in het water boven het sediment. Bij veel, vooral ouder, onderzoek naar de ecologie van de bodemfauna heeft men hiermee geen rekening gehouden en alleen metingen gedaan aan milieufactoren in het open water.

III. Het zoutgehalte en het aantal macrozoobenthos-soorten

III.1. Inleiding

Slechts enkele soorten ongewervelde dieren kunnen leven zowel in het zoute, het zoete, als in mixohalien water - de zogenaamde holoeuryhalie soorten. Een groter aantal soorten kan leven in zee én in verdund zeewater - mesohaliene of in zoet én enigszins verzilt water - oligohaliene soorten. Dit zijn de zogenaamde euryhalie soorten. Een groot aantal soorten kan alleen leven bij een stabiel hoog zoutgehalte - de orthostenohaliene soorten - of een stabiel zeer laag zoutgehalte - de oligostenohaliene soorten. Zeewater en zoetwater hebben dus bijna geen gemeenschappelijke soorten (Kinne, 1971 p. 823).

De overgangsgebieden tussen de zee en het zoete water worden bewoond door euryhalie soorten en brakwatersoorten, die zich ontwikkeld hebben uit nauwverwante mariene- of zoetwatersoorten. De brakwaterfauna bestaat dus grotendeels uit sekundaire elementen (Zenkevitch, 1963). De mesohaliene vormen hierin zijn vooral vertegenwoordigers van de mariene fauna en de oligohaliene vormen van de zoetwaterfauna (Khlebovitch, 1968). Een vergelijkbare situatie bestaat in hypersaliene wateren: wateren met een saliniteit van meer dan 40⁰/oo S (volgens Kinne, 1971). De soorten in deze wateren zijn euryhalie mariene en zoetwatersoorten.

Aangezien in de meeste overgangsgebieden de saliniteitswaarden in meer of mindere mate fluktuëren (zie II.1), mag verwacht worden, dat hierin geen stenohaliene soorten voorkomen en dat het totale aantal soorten in deze gebieden daarom kleiner is, dan in wateren met een stabiel hoog of zeer laag zoutgehalte. Per genus of per familie van de ongewervelde dieren wordt dan ook vaak een maximum aantal soorten gevonden in de oceanen; het aantal soorten is kleiner in het zoete water en neemt verder af in mixohalien, hypersalien en "brine" water (Kinne, 1971).

Het verloop van de aantallen soorten makrozoöbenthos met het zoutgehalte wordt in dit hoofdstuk beschreven. Voor enkele kust- en binnenwateren rond het Noordzeegebied is deze relatie meer uitgebreid uiteengezet.

III.2. Numerieke verbanden tussen het zoutgehalte en de daarbij gevonden soortenrijkdom in het Noordzeegebied

III.2.1. Het Oostzeegebied

De Oostzee (Fig. 2A) is het grootste gebied met mixohalien water ter wereld, dat met de oceanen in verbinding staat. Een smalle geul van ongeveer 340 m diepte loopt door vanuit de Noorse Zee - een deel der Atlantische Oceaan - tot dicht bij de kust van Denemarken en Noorwegen en eindigt in het Skagerrak. De zeebodem wordt over korte afstand langs het Kattegat, de Grote en Kleine Belt, de Sont en Kieler Bocht, zeer ondiep - ongeveer 40 m - en de getijdebeweging verdwijnt in dit gebied helemaal. De Centrale Oostzee is weer iets dieper en heeft plaatselijk diepe geulen. Het noordelijk deel ervan, de Finse en Botnische Golf, liggen 's winters bedekt met ijs.

In het diepteprofiel van het Oostzeegebied (Fig. 2B) vormt de strook tussen de zuidpunt van Zweden en Duitsland een "drempel". Ten westen ervan treedt een steile dieptegradiënt op, die aanleiding geeft tot duidelijke zoutgelaagdheid in het water. Ten oosten ervan wordt de invloed van het landklimaat op het water groter en nemen de fluktuaties van de watertemperatuur toe. Ook hier, en vooral in de diepere delen, kan stratificatie optreden.

Remane (1934) beschreef de afname van het aantal soorten van ongewervelde dieren in het Oostzeegebied. Alle diergroepen vertoonden een daling van het soortenaantal in oostelijke richting. Het verband tussen het zoutgehalte en het aantal diersoorten werd weergegeven (Fig. 3) zonder daarbij absolute aantallen soorten te noemen, omdat daarvoor voldoende verspreidingsgegevens voor vele diersoorten ontbraken. Het minimum aantal soorten werd gevonden bij een zoutgehalte ergens tussen 5 en 8⁰/oo S. Ook de groepen, die zowel in zee als in het zoete water vertegenwoordigers hebben, vertonen op dit traject een minimum. Het minimum ligt niet bij een zoutgehalte midden tussen dat van de zee en dat van het zoete water (ongeveer 17⁰/oo S). Remane (1934) vond dat des te opmerkelijker, omdat zoetwaterorganismen voortdurend met stromend water aan de zee worden

toegevoerd en omdat dit type organismen - voor zover de fysiologische kennis reikte - zich veel gemakkelijker aan zouter water aanpast, dan zee-organismen zich aan zoeter water.

Zenkevitch (1963) gaf het aantal soorten ongewervelde dieren, dat in verschillende lokaties van het Oostzeegebied is gevonden. Met behulp van deze gegevens is voor 7 fyla van de ongewervelde dieren de relatie getekend tussen het zoutgehalte en het aantal diersoorten per lokatie (Fig. 4). De relatie verloopt niet zo vloeiend als in de kromme van Remane (Fig. 3). Een relatief sterke daling van het soortenaantal vindt plaats gaande van de Noordzee naar het Skagerrak en van het Kattegat naar de Belts.

Kinne (1971) vulde de kromme van Remane aan met gegevens van Hedgpeth (1959) en eigen waarnemingen en kwam tot een enigszins andere (ruwe) kwantitatieve relatie tussen het zoutgehalte en aantal soorten ongewervelde dieren (Fig. 5).

III.2.2. De Zuiderzee en het IJsselmeer

In het gebied van de voormalige Zuiderzee heeft een onomkeerbare verandering van het zoutgehalte plaatsgevonden door de afsluiting van de toevoer van zeewater.

De Zuiderzee was een ondiepe binnenzee, die via de Waddenzee en het Marsdiep in verbinding stond met de Noordzee (Fig. 6a). Er konden in het gebied twee delen met een verschillend karakter worden onderscheiden. Het Friesche Bekken in het noorden had zandige ondiepten en diepe stroomgeulen, waarlangs getijdestromen vanuit de Waddenzee naar binnen en ernaar terug stroomden. De Kom in het zuiden had een relatief vlakke, ondiepe bodem en modderig sediment; er was vrijwel geen getijdebeweging. De grens tussen beide gebieden werd gelegd bij de lijn Enkhuizen - Stavoren. In het noorden ging de Zuiderzee bijna ongemerkt over in de Waddenzee en werd de grens tussen beide gelegd bij een reeks van zandplaten op de lijn Ewijcksluis - Wieringen - Piaam (Havinga, 1922).

In het noordelijk deel werd de waterbeweging vooral veroorzaakt door getijdewerking, in het zuiden alleen door de wind en rivierafvoer. De saliniteit in het noordelijk deel varieerde en lag boven $8 \text{ à } 10^0/00 \text{ Cl}^-$. In het zuidelijk deel waren de schommelingen van het zoutgehalte gering, maar kon wel een schommeling onder invloed van de jaargetijden optreden (Redeke, 1922). De wa-

tertemperatuur in het noordelijk deel stond onder invloed van die van de zee met een maximum in augustus en een minimum in februari. In het zuidelijk deel was de watertemperatuur in hoge mate afhankelijk van die van het omringende land met een maximum in juli en een minimum in januari (Redeke, 1922). In het zuidelijk deel was het water erg troebel (Havinga, 1954). Langs de oevers van de Kom lagen begroeide plaatsen, waar het Zuiderzeegebied geleidelijk overging in dat van brakke binnendijkse gebieden.

De werkzaamheden voor de aanleg van een afsluitdijk voor de Zuiderzee leidden al in 1930 tot verschillen in de getijde-amplitude binnen de Zuiderzee en de sterkte der getijdestromen was toen al merkbaar verminderd. De vermindering was het duidelijkst in het noordelijk deel met van oudsher meer getijdebeweging. Daarentegen was het zoutgehalte in deze periode iets gestegen boven het gemiddelde van vóór de afsluitingswerkzaamheden, omdat een smalle getijdenstroom verder doorliep tot in de Kom. Toen de afsluitdijk in 1932 dicht ging, bedroeg het chloridegehalte van het IJsselmeer gemiddeld $5.9^0/00 \text{ Cl}^-$. In de daarop volgende jaren daalde het chloridegehalte snel (Fig. 7a). Sinds 1937 kan het als stabiel worden beschouwd (Havinga, 1954).

Na de afsluiting heeft de modderlaag op de bodem, die zich vroeger hoofdzakelijk beperkte tot de Kom, zich uitgestrekt tot het noordelijk gedeelte. In 1936 werden daar nog diepe geulen gevonden, maar in 1940 waren deze dichtgeslibd met een op sommige plaatsen 1.5 m dikke sliblaag. Het zuurstofgehalte van het water heeft door de afsluiting geen verandering van betekenis ondergaan. Wel zijn tijdelijk lagere zuurstofgehalten van het bodemwater opgetreden. In april 1934 werd op verscheidene plaatsen een zuurstofverzadigingspercentage gemeten van ongeveer 50%. In diepere geulen kwam in 1936 nog zuurstofgebrek aan de bodem voor. Grote verschillen in zuurstofgehalte van het oppervlakte- en bodemwater werden ook later gevonden onder ijsbedekking. Bedekking met ijs komt in het IJsselmeer vaker en langduriger voor, dan vroeger het geval was in de Zuiderzee. De invloed van het zeewater is verdwenen, zodat de watertemperatuur in het IJsselmeer die van de atmosfeer sneller volgt. In het zuiden bleef het water troebel, maar in het noordelijk deel werd het helderder door het ontbreken van sterke waterbeweging en vanwege de grotere diepte.

De zoutbelasting van het IJsselmeer door kwel, met rivierwater, schut- en lekwater, bedroeg in 1950 toch $196 \cdot 10^3$ ton Cl^- . Plaatselijk kwamen daarbij in het meer fluktuierende, hogere zoutgehaltes voor (Fig. 6b) (Havinga, 1954).

De afsluitingswerkzaamheden leidden al vóór de volledige afsluiting tot een vermindering van het aantal uit zee binnendringende soorten en individuen (Havinga, 1954; Beaufort, 1954). Van de Mollusken verdwenen in die periode de soorten, die voordien al zeldzaam waren. Toen de afsluitdijk dicht ging, was het aantal Mollusken-soorten gedaald tot minder dan de helft van de voorgaande periode; de overgebleven soorten stierven in 1935 vrijwel geheel uit, uitgezonderd op plaatsen, waar regelmatige toevoer van zout water plaatsvond (Van Benthem Jutting, 1954). Het verloop van de soortenrijkdom der Mollusken in deze tijd is weergegeven in Fig. 7b. Dat der Annelida in Fig. 7c.

Zoetwatersoorten werden al in 1932 bij een gemiddeld chloridegehalte van enkele % Cl^- in het IJsselmeer aangetroffen. De zoetwaterfauna verspreidde zich vanaf de kust, waar ook de vegetatie op de waterbodem toenam.

Het aantal soorten makrozoöbenthos van 7 grote groepen van het dierenrijk, dat bij een bepaald zoutgehalte nog levend werd aangetroffen - vóór, tijdens en na de afsluiting - is met het zoutgehalte vergeleken (Fig. 8). Voor een aantal mariene soorten zijn de grenzen van het verspreidingsgebied bij lage chloridegehaltes niet goed bekend. De reden hiervoor is, dat pas sinds 1920 het gebruikelijk wordt, om bij de beschrijving van de fauna ook het zoutgehalte van de vindplaatsen te vermelden. Het betreft dan nog voornamelijk de zoutgehaltes van het oppervlaktewater. De range van zoutgehaltes, waarbinnen een soort in de Zuiderzee gevonden is, is voor de betrekkelijk zeldzame soorten dus niet erg nauwkeurig. Voor het IJsselmeer zijn de opgaven waarschijnlijk meer betrouwbaar.

Een minimum van het aantal soorten werd gevonden bij een chloridegehalte van ongeveer $1^0/_{\infty}$ Cl^- . Ook de zoetwaterfauna schijnt bij dit gehalte een minimum te vertonen (Fig. 7b en c).

III.2.3. De Delta van de rivieren de Rijn, de Maas en de Schelde

De Delta van de rivieren de Rijn, de Maas en de Schelde was tot 1960 een estuarien getijdengebied. Een beschrijving ervan is gegeven door Den

Hartog (1963). In de estuaria heerste de getijdebeweging van de Noordzee en het water was er gewoonlijk goed gemengd. Alleen in gebieden met een sterke horizontale zoutgradiënt kwam dikwijls ook een verticale zoutgradiënt voor. Bijvoorbeeld in de monding van de Nieuwe Waterweg, in het Haringvliet en in het Hollands Diep - Volkerak - gebied was de saliniteit van het bodemwater meestal veel hoger, dan die van het wateroppervlak (Wolff, 1973). Een beschrijving van de isohalienen van het oppervlaktewater bij mid-tij werd gegeven door Peelen (1967) en een beschrijving van de isohalienen van het bodemwater bij laag en bij hoog tij door Wolff (1973).

Aangezien de meeste beschrijvingen van de ecologie van het zoöbenthos in dit gebied zijn uitgedrukt in termen van de isohalien van het bodemwater bij hoog tij en gemiddelde rivieraafvoer, is deze situatie weergegeven in Fig. 9a. Fig. 9b met de isohalienen van het bodemwater bij laag tij en gemiddelde rivieraafvoer geeft daarbij een indruk van de omvang der saliniteitsfluctuaties als gevolg van de getijdebeweging.

De watertemperatuur heeft in de estuaria hogere maxima en lagere minima, dan in de zee. Vooral in zeer strenge winters en zeer warme zomers zijn de verschillen in watertemperatuur van de estuaria met die van de zee groot. Het rivierwater, dat in de estuaria uitstroomt, is vervuild. De gemiddelde waarde van het zuurstofverzadigings-percentages in de rivieren de Rijn en de Schelde liggen 's zomers vaak beneden 50%. Met uitzondering van de Oosterschelde waren de estuaria zeer troebel. Toch werd in de westelijke delen ervan meestal een oververzadiging van het water met zuurstof gevonden (Wolff, 1973). Het gebied heeft van nature geen rotsachtig substraat. Wel liggen er vaste banken van veen, subfossiele klei, oester- of mosselschelpen. De kustlijn der estuaria is sinds het begin van de 19e eeuw grotendeels bedijkt en de grote stenen van dijken en pieren vormen nu een kunstmatige rotskust. Het merendeel van de bodem is echter bedekt met losse sedimenten van een mediane korreldiameter tussen ongeveer 10 μ en 300 μ . Buiten de monding der estuaria neemt de mediane korrelgrootte van het sediment toe (Wolff, 1973).

Sinds 1960 zijn in het Deltagebied verscheidene estuaria door dammen afgesloten van de toevoer van rivier en/of zeewater, enkele dammen zijn nog in voorbereiding (Fig. 9c). De beschrijving van de verspreiding der soorten makrozoöbenthos in het Deltagebied berust voornamelijk op waarnemingen in

de voorheen open estuaria. Het aantal soorten, dat bij een bepaald chloridegehalte kan voorkomen, is berekend met intervallen van $0.5^0/_{\text{oo}} \text{Cl}^-$. Het zo gevonden verband tussen zoutgehalte en soortenrijkdom is gegeven in Fig. 10.

Voorzover studies van het makrozoöbenthos zijn uitgevoerd in afgesloten bekkens, zijn deze afzonderlijk beschreven in een ander hoofdstuk (IV.3.4.).

III.2.4. Kleine Zeeuwse binnenwateren

Vele binnendijkse wateren in Zeeland zijn verzilt, omdat er behalve de neerslag ook watertoevoer plaatsvindt door zoute kwel. Het merendeel van deze wateren heeft een chloridegehalte tussen 1 en $7^0/_{\text{oo}} \text{Cl}^-$ in de zomer, sommige zelfs van meer dan $10^0/_{\text{oo}} \text{Cl}^-$ (Snijders, 1959). De dagelijkse schommelingen van het zoutgehalte zijn in deze wateren minder regelmatig en vaak ook minder groot, dan in getijdewateren, maar de absolute maxima en minima van het zoutgehalte in de loop van het jaar kunnen veel extremer zijn. Minima worden bereikt in perioden met een groot neerslagoverschot (het voorjaar) en maxima in perioden met een neerslagtekort (de zomer of nazomer) (De Munck et al., 1978).

Grotere binnenwateren zijn de kreken (resten van vroegere zeearmen), welen (resten van vroegere doorbraakkolken) en inlagen (afgravingen vlak achter de zeedijk). Sommige ervan zijn vele meters diep en vertonen een zout- en temperatuurs-stratificatie (De Munck et al., 1978). Een hoog mediaan chloridegehalte wijst op de toevoer van veel kwelwater (Heerebout, 1970a) en daarbij zijn de fluktuaties van het chloridegehalte meestal groot (Heerebout, 1970b). Het aantal brak- en zoutwatersoorten van de makrofauna neemt per locatie af met een dalend mediaan chloridegehalte (Fig. 12). De afname van het mediane chloridegehalte heeft hetzelfde effect op de soortenrijkdom, als een toename van de amplitude der fluktuaties van het chloridegehalte (Heerebout, 1970b).

Met dezelfde gegevens toonde De Jonge (1974) aan, dat de soortenrijkdom ook verband hield met het minimale chloridegehalte. In 1975 werden opnieuw en nu een veel groter aantal van dergelijke kreken, welen en inlagen onderzocht (Fig. 11). Verscheidene ervan bleken inmiddels te zijn verzoet en kwalitatieve veranderingen, vooral een toename van het aantal

insektensoorten, werden daarbij gekonstateerd (Van den Boogert, 1979). Bij dit onderzoek werd een groter aantal - hoewel nog niet alle - groepen der makrofauna onderzocht (o.a. wel de Waterwantsen, maar niet de Chironomiden of Coleoptera). Er werd geen duidelijke daling van het aantal soorten met afnemend chloridegehalte gevonden. Wel bleken kwalitatieve verschillen in de makrofauna (die gewaardeerd werden met behulp van cluster-analyse) in grote lijnen samen te hangen met het gemiddelde chloridegehalte. De amplitude van de chloridefluctuaties of de standaardafwijking van het gemiddelde chloridegehalte bleken bij deze cluster-analyse van geen betekenis voor de soortenrijkdom; in tegenstelling tot hetgeen men op grond van het werk van Heerebout (1970b) en van De Jonge (1974) zou verwachten (Van den Boogert, 1979).

Kleinere binnenwateren zijn de sloten en watergangen, die samen door het hele Zeeuwse landschap een aaneengesloten netwerk vormen. Ze vertonen grote verschillen in waterpeil en doorstroming, omdat deze worden bepaald door het neerslagoverschot en door bemaling. De meeste van deze wateren zijn minder dan een meter diep. Er kunnen zeer grote fluctuaties van het chloridegehalte optreden en die zijn in het algemeen groter, naarmate het mediaan chloridegehalte stijgt. De sloten en watergangen worden gebruikt voor de afwatering en afvoer van afvalwater en daartoe regelmatig gebaggerd en geschoond van waterplanten. In vergelijking tot gelijkvormige, zoete wateren hebben ze een arme plantengroei (Weeber, 1979).

De makrofauna van sloten en watergangen verschilt niet wezenlijk van die in de kreken, welen en inlagen. Wel zijn ze opvallend rijk aan insectensoorten. Het aantal makrofaunasoorten per locatie neemt af bij een stijgend mediaan chloridegehalte (Fig. 13). De afname is vooral het gevolg van het ontbreken van insectensoorten. Grote fluctuaties van het chloridegehalte hebben voor zoetwatersoorten hetzelfde effect, als een toename van het mediaan chloridegehalte, maar voor brakwater- en mariene soorten hetzelfde effect als een daling van het mediaan chloridegehalte (Weeber, 1979).

Kleine, ondiepe putten werden gegraven in de kleilaag aan de oppervlakte om regenwater op te vangen of zoet water naar toe te brengen voor het vee. Sommige van deze putten drogen regelmatig uit. De meeste hebben een instabiel ionengehalte. Een aantal putten is in de loop der jaren verzilt door het binnendringen van zout grondwater. Het grootste aantal

makrofaunasoorten en de grootste plantenrijkdom werd gevonden in zoete en oligohaliene putten. In grote lijnen vertoont de soortenrijkdom een verloop met het gemiddelde chloridegehalte, zoals in de kromme van Remane is aangegeven (Tramper, 1979).

In alle gevallen werd van de kleine Zeeuwse binnenwateren niet alleen makrozoöbenthos onderzocht, maar de gehele makrofauna. Dit betekent niet, dat álle aanwezige soorten zijn onderzocht. Over de Oligochaeta bijvoorbeeld (die kwantitatief in het benthos een groot aandeel kunnen hebben) is vrijwel geen informatie beschikbaar. De makrofauna omvat wel voornamelijk benthische dieren, maar ook een aantal vrijzwemmende soorten komen er voor.

III.3. Numerieke verbanden tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom van verschillende fauna-komponenten

Voorzover de gegevens strekten van de in III.2 beschreven gebieden, werd een numeriek verband nagegaan tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom van verschillende grote groepen dieren. Voor de Porifera (Sponzen), Cnidaria en Ctenophora (Neteldieren en Ribkwallen), Ectoprocta (Mosdiertjes), Echinodermata (Stekelhuidigen), Annelida (Hogere of gelede wormen), Mollusca (Weekdieren), Arthropoda (Geleedpotigen), Turbellaria en Tunicata (Manteldieren) is afzonderlijk een beschrijving van dit verband gegeven.

III.3.1. Sponzen

In de Noordzee ter hoogte van Noorwegen en Denemarken werden 15 soorten gevonden, maar verder in het Oostzeegebied kwam deze groep alleen voor in de Belts en het Arconagebied (Zenkevitch, 1963). In het Deltagebied komen enkele soorten sponzen voor (inventarisatie van het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke, ongepubliceerd), maar niet op de zachte bodem (Wolff, 1973). In de Zuiderzee kwam slechts één soort voor. Na de afsluiting verdween deze en drong een zoetwatersoort in het IJsselmeer binnen (Vorstman, 1922 en 1954).

III.3.2. Holtdieren (Cnidaria en Ctenophora (Fig. 14a)

In de Zuiderzee zijn tenminste 29 soorten van deze twee fyla gevonden, de meeste ervan waren Hydrozoa. Verscheidene soorten werden

maar één of enkele keren gevonden en kunnen als mariene verdwaalde individuen worden beschouwd (Van Kampen, 1922). In de eigenlijke Zuiderzee kwamen slechts 8 soorten voor (Funke, 1922; Wagenaar Hummelinck, 1936). Na de afsluiting verdwenen alle mariene organismen en drongen vertegenwoordigers van de zoetwaterfauna binnen. In 1937 kwamen 5 nieuwe soorten - Hydrozoa - voor (Wagenaar Hummelinck, 1954). Langs het traject van de Noordzee naar de Finse en Botnische Golf vormen de Hydrozoa eveneens de grootste groep der Holtedieren. De soortenrijkdom in het Skagerrak vertoont een minimum (Zenkevitch, 1963).

De verspreiding van de Anthozoa in het Deltagebied schijnt duidelijk aan te tonen, dat dit mariene diersoorten zijn, waarvan slechts enkele in staat zijn verder dan de monding het estuarium binnen te dringen (Braber & Borghouts, 1977). In stagnante binnenwateren in Zeeland werden echter verschillende van deze soorten ook bij lagere zoutgehaltes gevonden (Braber & Borghouts, 1977). Het aantal makrozoöbenthos-soorten is bij een veranderend zoutgehalte met intervallen van 0.5‰ Cl^- berekend voor de gegevens van Braber & Borghouts (1977), Wolff (1973), Funke (1922), Wagenaar Hummelinck (1936, 1954). Voor het Oostzeegebied zijn gegevens van Zenkevitch (1963) (Tabel 126) gebruikt (Fig. 14a).

III.3.3. Stekelhuidigen (Fig. 14b)

Van de vele soorten Echinodermata, die de Atlantische Oceaan en de open Noordzee bewonen (Mortensen, 1927) begeeft zich slechts een klein gedeelte in de ondiepere zuidelijke Noordzee tot aan onze kusten (Engel, 1932). 10 soorten werden nog recent gevonden in de Noordzee ter hoogte van het Deltagebied (Wolff, 1968a). 9 soorten dringen door in de wateren tussen de Deense eilanden, maar in de Centrale Oostzee komen ze niet meer voor (Zenkevitch, 1963). In het noordelijk deel van de Zuiderzee kwamen 6 soorten voor vóór de afsluiting. Na de afsluiting werd geen enkele soort meer gevonden (Engel, 1936). Echinodermata verdragen blijkbaar zeer moeilijk een verlaging van het zoutgehalte (Engel, 1922), maar andere factoren spelen bij de verspreiding ook een rol (Engel, 1936). In een estuarium-lagoon aan de Indiase westkust met geringe getijdefluctuaties, maar een sterke seizoensfluctuatie van het zoutgehalte, verdwijnen in de periode van minder zout water alle Echinodermata en keren er in de zoutere periode terug (Kurian, 1972).

Het aantal soorten is bij een veranderend zoutgehalte met intervallen van $0.5^{\circ}/\text{oo Cl}^{-}$ berekend voor de gegevens van Engel (1922, 1936), Wolff (1968a). Voor het Oostzeegebied zijn gegevens van Zenkevitch (1963) gebruikt (Fig. 14b).

III.3.4. Mosdiertjes (Ectoprocta) (Fig. 14c)

De groep der Mosdiertjes omvatte vroeger de Ectoprocta en Endoprocta. Nu zijn de Endoprocta in een ander fylum geplaatst en bestaat het fylum der Ectoprocta uitsluitend uit mariene soorten. Slechts een relatief klein aantal kan een verlaging van het zoutgehalte doorstaan. Slechts 6% van de ter wereld bekende soorten is tenminste éénmaal in water met een verlaagd zoutgehalte ten opzichte van dat der zee, gevonden; slechts 3% (110 soorten) meer dan éénmaal in dergelijk water (Winston, 1977). Het verloop van de aantallen soorten in klassen van het zoutgehalte is aangegeven in Fig. 14c.

In het Oostzeegebied neemt het aantal soorten af van 90 in de Noordzee tot 2 bij een zoutgehalte van minder dan $6^{\circ}/\text{oo S}$ (Zenkevitch, 1963). Het aantal Ectoprocta-soorten neemt bij een dalend zoutgehalte sneller af, dan andere, minder sterk incrusterende groepen (Remane, 1939; geciteerd door Heerebout, 1970a). Ook in het Deltagebied ligt het soortenminimum meer zeewaarts dan het minimum van het totaal der makro-organismen (Heerebout, 1970a). Welk minimum bedoeld wordt, is niet duidelijk. Want als met behulp van de gegevens (Heerebout, 1970a) het aantal Ectoprocta-soorten in het Deltagebied wordt berekend bij een veranderend zoutgehalte met intervallen van $0.5^{\circ}/\text{oo Cl}^{-}$ (Fig. 14c) wordt op verscheidene plaatsen een plotselinge daling van het soortenaantal gevonden. Het laagste punt ligt meer landinwaarts dan voor verscheidene andere diergroepen (vergelijk de andere figuren). In tegenstelling tot de meeste andere groepen zijn voor de Ectoprocta in het Deltagebied een ongeveer evengroot aantal soorten beschreven als in het Oostzeegebied. In het Deltagebied zijn 33 soorten gevonden, waarvan 22 recent. Sommige soorten hiervan komen echter alleen in brakke binnenwateren voor (Heerebout, 1970a). Van verschillende soorten is bekend, dat zij hier tijdelijk (soms in de orde van een maand) een zoutgehalte kunnen verdragen lager, dan dat wat als grens voor het Oostzeegebied wordt opgegeven. In de Zuiderzee werden tot 1936 11 soorten gevonden, waarvan enkele duidelijk als

verdwaalde exemplaren (Van Benthem Jutting, 1922; Vorstman, 1936). Na de afsluiting verdwenen deze alle, maar Vorstman (1954) veronderstelt, dat één soort (Membranipora crustulenta) zich als brakwaterrelikt zou kunnen handhaven op plaatsen, waar vrij veel zout water binnendringt.

III.3.5. Weekdieren (Fig. 14d)

De tweekleppige Bivalvia of Lamellibranchiata leven in meerderheid in zacht substraat, de éénschalige Gastropoden (Slakken) vooral op vaste substraten.

In het Oostzeegebied neemt het aantal soorten Mollusca bij dalend zoutgehalte aanvankelijk toe, omdat de Gastropoden in zee niet voorkomen (Zenkevitch, 1963). In de Randersfjord werd een duidelijk minimum van het aantal weekdiersoorten gevonden bij $6^0/00$ S (Johansen, 1918).

In het Deltagebied neemt het aantal soorten af met dalend zoutgehalte, tot bij de isohalien van $19^0/00$ S (bij hoog tij en gemiddelde rivierafvoer) een plateau bereikt wordt, dat zich uitstrekt tot de isohalien van $1^0/00$ Cl^- , met het kleinste aantal soorten bij $2-3^0/00$ Cl^- . In totaal komen in het gebied meer dan 60 soorten voor, in grote meerderheid Bivalvia. Voor het opstellen van het verband tussen het aantal soorten van dit fylum en het zoutgehalte werden gegevens gebruikt van Koulman & Wolff (1977), Kuiper & Wolff (1970), Wolff (1968b, 1969 en 1973).

In de Zuiderzee waren tot 1931 24 soorten weekdieren aanwezig, niet meegerekend enkele soorten, die slechts één of tweemaal werden gevonden en enkele soorten, die hun verspreidingsgebied beperkten tot binnendijkse verzilte wateren en de direkt daaraan grenzende Zuiderzee-oever (Havinga, 1922 en 1936; Van Benthem Jutting, 1936). Na de afsluiting werden 14 soorten, die vóór de afsluiting al zeldzaam waren, niet meer levend gevonden. Waarschijnlijk gingen ze te gronde bij de afsluitingswerkzaamheden (Van Benthem Jutting, 1954). Dit kon niet het gevolg zijn geweest van een dalend zoutgehalte, omdat in 1930 en 1931 het zoutgehalte in de Zuiderzee - vooral in de Kom - iets gestegen was. De overgebleven soorten stierven in het IJsselmeer in drie jaar uit. Het langst overleefden die soorten, die alle voorkomen in een modderig milieu. In 1935, toen het zoutgehalte daalde van 1 tot $0.5^0/00$ Cl^- (Fig. 7a), werden vrijwel geen weekdieren gevonden (Fig. 7b). In 1943 was het voorkomen

van 19 nieuwe soorten waargenomen (Van Benthem Jutting, 1954). Het verloop van het aantal soorten vertoont een minimum bij ongeveer $1^0/00$ S.

In de getijdenbaai van Delaware vertoont het aantal weekdiersoorten van de epifauna op oesterbanken een maximum bij een zoutgehalte, iets lager dan dat van de zee (ongeveer $26^0/00$ S) (gegevens ontleend aan Maurer & Watling, 1973). Ook in de monding van de lagune van de Weichsel werd een iets groter aantal weekdiersoorten gevonden dan bij de hogere zoutgehaltenes in de Bocht van Gdansk (Giesztor et al., 1958) (Fig. 14d).

III.3.6. Hogere wormen (Fig. 14e)

De gegevens der hogere wormen hebben vrijwel uitsluitend betrekking op de grote klassen der Polychaeta en Oligochaeta. Voor het Oostzegebied zijn alleen gegevens over Polychaeta gevonden (Zenkevitch, 1963). In de Zuiderzee was het aantal van de twee groepen beneden de lijn Stavoren - Enkhuizen slechts 15% van het aantal aan de Noordzeekust van Nederland waargenomen soorten (Horst, 1922). Bij een zoutgehalte van ongeveer 15 tot $2.4^0/00$ Cl^- schenen maar enkele soorten, voornamelijk Nereiden, te kunnen leven. Bij de afsluiting van de Zuiderzee in 1932 was het aantal gevonden soorten 17, kleiner dan in 1922 (Fig. 7c).

In de jaren na de afsluiting werden sterk wisselende aantallen soorten gevonden en hieruit kan niet met zekerheid worden afgeleid, of de verzoeting van het IJsselmeer tot een kleiner aantal soorten heeft geleid. Wel is een opvallende verschuiving opgetreden in de dominerende groep. Vóór de afsluiting werden slechts enkele soorten Oligochaeta gevonden en vele soorten Polychaeta. Na de afsluiting verdwenen geleidelijk alle Polychaeta en verscheen een groot aantal Oligochaeta, dat er vroeger niet voorkwam (De Vos, 1954). Het aantal soorten, dat voorkwam bij verschillende zoutgehaltenes is met intervallen van $0.5^0/00$ Cl^- berekend uit de gegevens van Horst (1922) en De Vos (1922, 1936, 1954).

Hetzelfde is gedaan voor het Deltagebied met de gegevens van Wolff (1971a, 1973). Van dit gebied zijn vrijwel uitsluitend Polychaeta beschreven. Het aantal soorten per lokatie is aangegeven voor Delaware Bay, berekend uit gegevens van Maurer & Watling (1973). Ook van het onderzoek naar de makrofauna in het Medway estuarium (Wharfe, 1977), waarbij alleen de

abundant aanwezige soorten konden worden nagegaan, is de afname van het aantal soorten getekend.

Van het relatief grote aantal soorten Polychaeta, dat op de plaats van het Veerse Meer voorkwam vóór de afsluiting in 1961, kwamen een groot aantal sporadisch voor. Hiervan verdwenen verscheidene al tijdens de afsluitingswerkzaamheden (Van Mansfeld, 1978). Ook meer algemene soorten namen in die periode in aantallen individuen sterk af (Fig. 14e).

III.3.7. Geleedpotigen (Crustacea en Pantopoda) (Fig. 14f).

Vrij uitgebreid onderzocht zijn de Crustacea: Krabben en Kreeftachtigen. In de Oostzee neemt hun aantal af met dalend zoutgehalte (Zenkevitch, 1963). In de Zuiderzee kwamen ongeveer 40 soorten voor van de groepen der Amphipoda, Isopoda en Decapoda. Hiervan waren slechts 17 soorten algemeen. Na de afsluiting konden 16 soorten hun bestaan rekken en enkele bleven ook veel later in het IJsselmeer bestaan. 10 nieuwe soorten traden er op, waarvan enkele zoals Cyathura carinata (Isopoda), Leptocheirus pilosis (Amphipoda) en Rhithropanopeus harrisii (Decapoda) - tijdelijk een sterke uitbreiding vertoonden, maar later geheel verdwenen. Van de minder algemeen voorkomende soorten in de Zuiderzee waren weinig gegevens over de verspreiding bij verschillende zoutgehaltes bekend. Voor de meer algemeen voorkomende soorten was dat wel het geval en werd het aantal soorten bij een bepaald zoutgehalte met intervallen van $0.5^0/00 \text{ Cl}^-$ berekend uit de gegevens van Tesch (1922 a en b), Groenewegen (1922), Nierstrasz (1922), Schijfsma (1936, 1954), Holthuis (1954a en b), Schuurmans Stekhoven en De Marees van Swinderen (1936). Dit aantal nam na de afsluiting dus niet noemenswaard af. Van 2 soorten Pantopoda (Pycnogonida), die in de Zuiderzee voorkwamen, (Pelt, 1936) zijn geen verspreidingsgegevens met betrekking tot het zoutgehalte bekend.

Ook van het Deltagebied zijn de Pycnogonida beschreven (Wolff, 1976). De verspreiding van de 7 gevonden soorten beperkt zich tot zoutgehaltes van meer dan $11^0/00 \text{ Cl}^-$ (gemeten als de isohalien bij hoog tij en gemiddelde rivierafvoer), maar het centrum van het verspreidingsgebied van alle soorten ligt bij de monding der estuaria. Gegevens over de Crustacea van het Deltagebied zijn gepubliceerd door Den Hartog (1963, 1964), Heerebout (1964, Vader (1965, 1966, 1968, 1969), Vader & Wolff (1973), Venema & Creutzberg

(1973), Wolff & Sandee (1971). Hun aantal daalt bij afnemend zoutgehalte. Hetzelfde verschijnsel werd gevonden in de getijdebaai van Delaware Rivier (Maurer & Watling, 1973). In Milford Haven vonden Harvey et al. (1973) een afname van het aantal Isopoda met dalend zoutgehalte (Fig. 14f).

Geen afzonderlijke beschrijving werd aangetroffen voor de groep der Insecta. Uit vele verslagen blijkt, dat het aantal insektensoorten dikwijls afneemt bij stijgend zoutgehalte (Weeber, 1979; Van den Boogert, 1979; Trammer, 1979; Remane, 1934). Wanneer de gegevens van deze en andere groepen der Geleedpotigen zouden kunnen worden verwerkt, zou dit mogelijk tot ingrijpende veranderingen kunnen leiden van het verband tussen de soortenrijkdom en het zoutgehalte, zoals dat hier is voorgesteld.

III.3.8. Turbellaria (Fig. 14g)

Voor het Deltagebied is de verspreiding der Turbellaria beschreven (Den Hartog, 1977). Het grootste aantal soorten werd gevonden in het euhalinum, het kleinste aantal in het oligohalinum (Fig. 14g).

III.3.9. Manteldieren (Tunicata)

De Manteldieren zijn mariene dieren. Slechts zelden wordt een aanpassing ervan gevonden aan zeewater met een verlaagd zoutgehalte (Sluiter, 1922). In het Oostzeegebied komen 20 soorten voor in het Kattegat, maar in de Centrale Oostzee ontbreekt deze groep geheel (Zenkevitch, 1963). In het Deltagebied met zachte bodem worden geen soorten vermeld (Wolff, 1973). De twee soorten, die in de Zuiderzee voorkwamen, werden er regelmatig en in grote aantallen gevonden (Sluiter, 1922).

III.3.10. Overwegend mariene en andere groepen

De Stekelhuidigen, Mosdiertjes, Ribkwallen en Manteldieren hebben alleen vertegenwoordigers in het zoute water. De Sponzen en Neteldieren hebben het grootste aantal vertegenwoordigers in het zoute water, maar ook enkele zoetwatersoorten. Vrijwel al deze dieren leven op een vaste ondergrond, voorzover hun levensstadia zich bij de bodem ophouden.

Van de Stekelhuidigen wordt geen enkele soort meer gevonden beneden een zoutgehalte van 7⁰/oo S in de Oostzee, van de Manteldieren niet beneden 8⁰/oo S, van de Ribkwallen niet beneden 6⁰/oo S. Enkele soorten der

Mosdiertjes kunnen zich handhaven tot lagere dan deze zoutgehaltenes. De Neteldieren vertoonden in de Zuiderzee en het IJsselmeer een soortenminimum bij ongeveer $3^0/00$ S. In getijdewateren sterven deze groepen uit bij hogere zoutgehaltenes (uitgedrukt als de isohalien bij hoog water).

De Weekdieren, Hogere wormen en Geleedpotigen hebben soorten zowel in het zoute, als in het zoete water. Het zijn zeer soortenrijke fyla (zie Tabel I). Vele soorten ervan leven kortere of langere tijd geheel of gedeeltelijk in de bodem en niet er boven op. Ze zijn dus goed aangepast aan het leven in een zachte bodem. De Hogere wormen hebben zelfs vertegenwoordigers "in" het land, de Geleedpotigen op het land en in de lucht.

Deze groepen met vertegenwoordigers in zowel zout als zoet water vertonen soms een minimum aantal soorten in het overgangsgebied tussen deze watertypen. Soms echter ontbreekt zo'n minimum en schijnt het aantal soorten bij veranderend zoutgehalte nauwelijks te veranderen.

De Weekdieren hebben in alle gebieden een soortenminimum, maar op verscheidene plaatsen ook een klein maximum bij een zoutgehalte, iets lager dan dat van de zee. In binnenzeën zonder getijdebeweging werd een duidelijk minimum gevonden tussen 2 en $5^0/00$ S. In getijdewateren lag een onduidelijk soortenminimum binnen een breed traject van zoutgehaltenes (tussen ca. 2 en $17^0/00$ S) met het kleinste aantal soorten in de Delta estuaria bij $2-3^0/00$ Cl^- ($4-5^0/00$ S) (uitgedrukt als de isohalien bij hoog water en gemiddelde rivierafvoer of als het maximale zoutgehalte).

De Hogere wormen vertonen in getijdewateren een soortenminimum bij een zoutgehalte van minder dan ongeveer $16^0/00$ S. In binnenzeën zonder getijdebeweging ligt het minimum veel lager. In de Zuiderzee en het IJsselmeer werd nauwelijks verandering van het aantal soorten gevonden. Een nadere analyse voor dit gebied toonde aan, dat tijdens de verzoeting van het IJsselmeer in de loop van 7 jaar de Polychaeta geleidelijk werden vervangen door een evengroot aantal soorten Oligochaeta (Fig. 7c).

Van het zeer soortenrijke fylum der Geleedpotigen zijn relatief weinig gegevens beschikbaar. Vrij goed hiervan onderzocht zijn de Crustacea (Kreeftachtigen). Hun soortenrijkdom neemt in getijde-estuaria geleidelijk af met het zoutgehalte, maar in de Zuiderzee en het IJsselmeer werd nauwelijks een verandering in aantal gevonden. Als ook een andere groep, de Insekten, in de beschouwing betrokken wordt, verandert de relatie van de soortenrijkdom

der Geleedpotigen met het zoutgehalte ingrijpend. De soortenrijkdom in zoete en weinig verzilte binnenwateren wordt beheerst door het aantal insektensoorten en de daling daarvan bij toenemend zoutgehalte (III.2.4.). Pas bij een mediaan chloridegehalte in de orde van $8^0/00 \text{ Cl}^-$ ($\approx 15^0/00 \text{ S}$) verdwijnen de laatste Wanten-soorten (Van den Boogert, 1979), maar verscheidene insektensoorten kunnen nog bij hogere zoutgehaltes voorkomen.

Het verschil in verloop van de soortenrijkdom met het zoutgehalte van de overwegend mariene groepen en van de andere groep soorten was aanleiding om deze twee groepen afzonderlijk te bekijken. Voor beide werden van drie gebieden de gegevens verwerkt: van de Zuiderzee en IJsselmeer, van het Deltagebied en van de kleine Zeeuwse binnenwateren. Van het laatste gebied waren echter alleen de gegevens van Heerebout (1970) voor eenzelfde verwerking geschikt.

De soortenrijkdom in relatie tot het zoutgehalte is voor verschillende gebieden gemakkelijker vergelijkbaar, als het aantal soorten op een logaritmische schaal wordt uitgezet (Fig. 15). Het aantal soorten in de verschillende gebieden vermindert met dalend zoutgehalte op ongeveer dezelfde manier, met uitzondering van het zoutgehaltetrajekt tussen 3 en $10^0/00 \text{ Cl}^-$.

Hetzelfde verband is uitgezet voor de groep van overwegend mariene soorten en voor de andere groep soorten in Fig. 16a, resp. 16b. Bij zoutgehaltes van meer dan $10^0/00 \text{ Cl}^-$ vertoont het verband van de ene groep geen ander beeld, dan dat van de andere groep. Bij lagere zoutgehaltes treden verschillen tussen de twee groepen op.

Bij een chloridegehalte van minder dan $10^0/00 \text{ Cl}^-$ (uitgedrukt als de isohalien bij hoog water en bij gemiddelde rivierafvoer) daalt het aantal soorten van de overwegend mariene groep relatief sterk in de getijde-estuaria. In de binnenwateren zonder getijdebeweging en in de binnenzee blijft het aantal soorten geleidelijk met het zoutgehalte afnemen (Fig. 16a).

Daarentegen daalt het aantal soorten van de andere groep relatief weinig in de getijde-estuaria en de binnenwateren zonder getijdebeweging. In de binnenzee neemt het tot een chloridegehalte van $4^0/00 \text{ Cl}^-$ helemaal niet af.

Het trajekt met zoutgehaltes tussen 3 en $10^0/00 \text{ Cl}^-$ ligt in de getijde-estuaria binnen een geografisch klein gebied (Fig. 9a en b). Mogelijk is

het verloop van de isohaliën daar moeilijk vast te stellen of veranderlijk. Mogelijk treden er plaatselijk in het sediment andere zoutgehaltes op dan in het bodemwater, door verschillen in permeabiliteit. Van het interstitiële water werden noch in de Delta estuaria, noch in de Zuiderzee en IJsselmeer de zoutgehaltes gemeten. Toch lijkt het wel zeker, dat het verloop van de soortenrijkdom bij zoutgehaltes van minder dan $10^0/00 \text{ Cl}^-$ voor de overwegend mariene groep anders is dan dat van de fyta, waarvan vertegenwoordigers ook zijn aangepast aan het leven in het zoete water.

Bij zoutgehaltes van minder dan $3^0/00 \text{ Cl}^-$ schijnt het verband van de soortenrijkdom met het zoutgehalte nogmaals te veranderen. Bij deze lage chloridegehaltes zijn deze echter geen goede maat meer voor de totale saliniteit en de Knudsen-formule mag hierbij niet gebruikt worden om de waarde van de ene grootte in die van de andere om te zetten (Grasshoff, 1968). Het aantal soorten, dat bij deze lage zoutgehaltes is gerangschikt, komt in werkelijkheid waarschijnlijk bij een hogere totale saliniteit voor. Daarom kan over de betekenis van het verband van de soortenrijkdom met het totale zoutgehalte in dit traject geen uitspraak worden gedaan.

III.4. Diskussie over de gegevens van paragraaf III.2 en III.3

Het absolute aantal soorten

Aan het absolute aantal soorten, dat voor een gebied wordt opgegeven, mag slechts betrekkelijke waarde worden toegekend.

Ten eerste is het aantal niet konstant. Sommige soorten komen jaren lang niet voor en keren dan beperkte tijd in een gebied terug. De vraag is dan ook, wanneer een soort, die één of tweemaal in een gebied is aangetroffen, bijdraagt tot de soortenrijkdom van een gebied. De zee kan in het algemeen, maar vooral bij storm, soorten van elders aanvoeren, die tijdelijk de soortenrijkdom in een gebied vergroten, maar zich er niet kunnen handhaven (Saloman & Naughton, 1977).

Ten tweede raken meer soorten bekend, naarmate de duur en intensiteit van het onderzoek toenemen, naarmate meer goede en gespecialiseerde onderzoekers eraan deelnemen.

Ten derde is niet voor elke soort de ecologie met betrekking tot het zoutgehalte bekend of gepubliceerd. Bijvoorbeeld voor het Deltagebied zijn in

de loop van deze eeuw veel meer makrozoöbenthossoorten gevonden, dan het aantal waarvan de verspreiding en ecologie in de loop van de laatste tien jaar is gepubliceerd en waarvan de gegevens bij dit literatuuronderzoek zijn bewerkt.

De relatie van het zoutgehalte met de soortenrijkdom kan daarom het beste binnen één gebied worden bestudeerd en vervolgens met die van andere gebieden worden vergeleken.

De afname van het aantal soorten tussen de zee en het zoete water.

De soortenrijkdom van het makrozoöbenthos van grote en kleine binnenzeeën en van estuaria neemt af bij dalend zoutgehalte. De soortenrijkdom van afzonderlijke lokaties in een gebied vertoont vaak geen vloeiend verband met het zoutgehalte (Fig. 4, 12, 13), omdat in elke lokatie andere milieufactoren tevens hun invloed op de soortenrijkdom doen gelden. Echter als men het aantal soorten in een gebied vergelijkt, die bij de verschillende ranges van zoutgehalten voorkomen - ongeacht de lokatie - wordt een duidelijk verband met het zoutgehalte gevonden (Fig. 8, 10). Waarschijnlijk zijn ook de kromme van Remane (Fig. 3) en de bewerking daarvan door Kinne (Fig. 5) op deze wijze tot stand gekomen.

De afname van de soortenrijkdom werd gevonden zowel in het Oostzeegebied (Fig. 3 en 4) (Remane, 1934), in de Kaspische Zee, (Zenkevitch, 1963), in het Deltagebied (Wolff, 1973) (Fig. 10), in de Zuiderzee (Fig. 8), op de oesterbanken van Delaware Bay (Maurer & Watling, 1973), in het Medway estuarium (Wharfe, 1977) en in Schotse Lochs (Gage, 1974). Ook in kleine Russische binnenwateren, die via een nauwe watergang in verbinding staan met de Zee van Japan, nam het aantal soorten met dalende maximale saliniteit af (Volova, 1974). In Zeeuwse binnenwateren - vlak bij de zee gelegen, maar zonder direkte verbinding met de open estuaria, - nam het aantal makrofauna-soorten af met dalende saliniteit (Heerebout, 1970). Hetzelfde type wateren werd later in groter aantal onderzocht - waarvan verscheidene toen ook een verzoeting bleken te hebben ondergaan - en daarbij werd geen duidelijke verandering van het aantal soorten meer gevonden (Van den Boogert, 1979). Binnenwateren, die verder van zee gelegen zijn en daarvan hydrologisch meer zijn geïsoleerd, herbergen minder of geen mariene soorten (Volova, 1974) en vertonen een toename van het aantal makrofaunasoorten (Weeber, 1979; Tramper, 1979) met dalend zoutgehalte. De toename wordt vooral veroorzaakt

door het zeer grote aantal insektensoorten. Dit verschijnsel werd ook door Remane (1934, 1950, 1971) al voor kleine binnenwateren rond de Oostzeeesignaleerd. Tussen de zee en het zoete water bevindt zich dus een overgangsgebied met een geringer aantal soorten.

De plaats van het soortenminimum

Een minimum aantal soorten van de makrofauna of het makrozoöbenthos ligt in binnenzeeën met weinig of geen getijdebeweging bij een zoutgehalte van minder dan $5^0/00$ S of $3^0/00$ Cl^- . Dit is tevens de waarde, waarbeneden het chloridegehalte niet meer met behulp van de Knudsenformule mag worden geconverteerd tot een saliniteitswaarde. Omdat bovendien het zoutgehalte van het interstitiële water hoger (soms ook lager) kan zijn, dan dat van het open water erboven (zie II.2) kan over de werkelijke saliniteit van het biotoop der organismen meestal weinig met zekerheid worden gezegd.

In getijdewateren wordt een minimum aantal soorten bereikt binnen een breed traject van zoutgehaltes, waarbinnen het aantal soorten gering is. Dit kleine aantal soorten treedt al op bij een vrij hoog totaal zoutgehalte ($16-19^0/00$ S), als dit is uitgedrukt in de isohalien bij hoog water en gemiddelde rivierafvoer - zoals voor de Delta estuaria - of als de maximale saliniteit - zoals in Delaware Bay. Verondersteld wordt daarom, dat niet de gebruikte grootheden voor het zoutgehalte, maar eerder een gemiddeld of minimaal zoutgehalte de verspreiding der soorten in getijde-wateren bepalen.

In binnenwateren kon voor verschillende diergroepen het minimum niet worden nagegaan, omdat gegevens daarvoor ontbraken. Tijdens de verzoeting van het IJsselmeer werd een minimum aantal soorten gevonden in 1935 (Fig. 7b en c), toen het chloridegehalte daalde van 1 naar $0.5^0/00$ Cl^- . Ook de zoetwatergroepen vertoonden in dat jaar een minimum. Een dergelijk minimum werd - zij het bij andere zoutgehaltes - ook door Remane (1934) opgemerkt. Mogelijk wordt het door andere factoren dan het zoutgehalte veroorzaakt. Van kleine binnenwateren zonder historische of geografische binding met zee zegt Weeber (1979) - hoewel dit uit de bewerking van zijn gegevens in Fig. 13 niet duidelijk blijkt - dat het laagste aantal soorten werd gevonden bij $6^0/00$ Cl^- ($\approx 11^0/00$ S).

De plaats van het soortenminimum varieert dus sterk van gebied tot gebied. Voor binnenzeeën met weinig of geen getijdebeweging ligt deze plaats bij de kust met de laagste zoutgehaltes; voor estuaria net buiten de monding van de rivier; voor binnenwateren wordt verondersteld, dat het al dan niet voorkomen van bodemvegetatie van grote invloed zou kunnen zijn op de plaats van het soortenminimum.

De vorm van het verband tussen zoutgehalte en soortenrijkdom

Kinne (1971) veronderstelde impliciet, dat met een dalend zoutgehalte de afname van het aantal mariene soorten en de toename van het aantal zoetwatersoorten dubbel exponentieel verlopen en dat de brakwaterfauna daartussenin een maximum heeft met aan weerszijden een dubbel exponentiële daling (Fig. 17). In de afzonderlijke gebieden kan dit verband echter een heel ander beeld vertonen. In de Delta-estuaria lijkt de soortenrijkdom eerder exponentieel af te nemen met dalend zoutgehalte en wordt geen duidelijke toename aan de zoetwaterzijde gevonden (Fig. 10). Van dit gebied zijn echter geen insecten beschreven, waarvan er waarschijnlijk aan de zoetwaterzijde wel een aantal soorten voorkomen.

In het Zuiderzeegebied vertoont de toename van het aantal soorten met stijgend zoutgehalte geen exponentieel verloop en wordt al bij lage zoutgehaltes een verzadigingswaarde bereikt (Fig. 8). Hetzelfde beeld werd gevonden in kleine Zeeuwse binnenwateren, waar de mariene- en brakwaterfauna in soortenaantal toenam bij stijgend zoutgehalte (Heerebout, 1970; De Jonge, 1974). De zoetwaterfauna van deze binnenwateren lijkt wel dubbel exponentieel in soortenaantal te verminderen bij een stijgend zoutgehalte (Fig. 13).

Van geen van de beschreven gebieden kan men zeggen, dat met een volledige soortenlijst of met volledig vergelijkbare soortenlijsten de figuren zijn opgesteld. Ook uit de publikaties van Remane (1934) en Kinne (1974) blijkt niet, in hoeverre hun krommen voor het Oostzeegebied berusten op volledigheid. Toch schijnen er voldoende aanwijzingen te zijn om te stellen, dat de vorm van het verband tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos van gebied tot gebied nogal kan verschillen.

IV. De gevolgen van rampen voor het makrozoöbenthos

IV.1. Herstel na een periode van extreem hoge saliniteit

In de langdurig droge zomer van 1976 nam de saliniteit van kleine geïsoleerde binnenwateren op het Zeeuwse eiland Schouwen-Duiveland enorm toe. De saliniteit in het slotennetwerk op dat eiland steeg in die periode weinig. In het slotennetwerk werden geen significante veranderingen van de makrofauna-samenstelling gevonden. In de meeste geïsoleerde binnenwateren waren de gevolgen in de periode van juli 1976 tot december 1977 meer kwantitatief, dan kwalitatief. In één der binnenwateren, waar het chloridegehalte was toegenomen tot $160^{\circ}/\text{oo Cl}^{-}$, verdween de makrofauna geheel. Toen 9 weken later het chloridegehalte was gedaald tot $23^{\circ}/\text{oo Cl}^{-}$, kwamen de eerste dieren terug. Aan het einde van 1977 was daar de soortenrijkdom van de makrofauna echter nog steeds lager, dan vóór de periode van extreem hoge saliniteit (Borghouts et al., 1978).

In twee Afrikaanse zoutmeren werd het herstel van de makrofauna bestudeerd na een periode van uitdroging. Het onderzoek in het gebied van St. Lucia Meer begon in een periode van extreem hoge saliniteitswaarden. In het eerste half jaar daalden deze weer tot beneden de waarde van zeewater. In een deel ervan, False Bay, was de saliniteit $70-80^{\circ}/\text{oo S}$ en alleen enkele Chironomiden-soorten overleefden dit; na een half jaar werden weer 9 soorten gevonden. In een ander deel, North Lake, bedroeg de saliniteit $55-60^{\circ}/\text{oo S}$; hier overleefden een beperkt aantal soorten en kwamen na een half jaar weer 18 soorten voor. In South Lake met een saliniteit van $45-58^{\circ}/\text{oo S}$ overleefde bijna de hele fauna en werden na een half jaar 23 soorten gevonden. Het daarop volgende half jaar traden geen grote veranderingen meer op (Boltt, 1975). De snelste herbevolking gebeurde door soorten met vrijzwemmende larven en soorten met een hoge reproductiesnelheid. In dit gebied werd behalve de makrofauna ook de meiofauna onderzocht.

In het Chilwa Meer was de bodem ten dele begroeid met makrofyten en daartussen woonden 40 soorten ongewervelde dieren: 18 Chironomiden en 15 andere Insekten, 5 Weekdieren en 2 Hogere wormen. Al deze soorten leefden in de golfslagzone rond de plantenstengels. In de modder van het deel van de bodem zonder vegetatie van makrofyten leefden 11 soorten. Van één soort uit de modder-habitat (Chironomus transvaalensis Kieffer) en één uit de vegeta-

tie-habitat (Chironomus brevipalpus Kieffer) werden de eieren en larven verzameld en onder laboratorium-omstandigheden bij verschillende zoutgehaltes opgekweekt. De soort uit de vegetatie-habitat had een kleinere zouttolerantie, dan die uit de modder-habitat. Toch overleefde de laatste de periode van uitdroging in het meer niet, de eerste overleefde wel. Andere factoren dan het zoutgehalte moeten daarbij van invloed zijn geweest (McLachlan, 1975).

IV.2. Tijdelijke verzoeting

In Bramble Baai is de saliniteit gewoonlijk $32.5^{\circ}/\text{oo}$ S. Bij sterke regenval kan deze gedurende korte tijd dalen tot ongeveer $27.5^{\circ}/\text{oo}$ S.

In januari 1974 veroorzaakte sterke aanhoudende regenval een langdurige verlaging van de saliniteit tot ongeveer $24^{\circ}/\text{oo}$ S. Door het optreden van een orkaan in maart bleef de saliniteit tot in juli lager dan in andere jaren. De bodem van de baai werd door de grote rivierafvoer bedekt met een laag zachte modder van enkele cm dikte. De gevolgen van het gedurende meer dan een half jaar lage zoutgehalte werden bestudeerd door de structuur van de levensgemeenschappen van het makrozoöbenthos te vergelijken met de situatie van de jaren ervoor. Het aantal soorten per monsterplaats was bij de lage zoutgehaltes significant lager. 36 van de 74 veel voorkomende soorten vertoonden geen veranderingen in aantallen, maar de overige soorten waren minder vertegenwoordigd. De gevolgen van de daling van het zoutgehalte betroffen vooral de structuur van de levensgemeenschappen. Dicht bij de riviermonding was het effect het kleinste; verondersteld werd, dat deze levensgemeenschap zich het snelst heeft hersteld. De gemeenschap, die het meest zeewaarts leefde, werd het meeste getroffen (Stephenson et al., 1977).

IV.3. Het ontstaan van meren uit zee-armen

In het Deltagebied van de rivieren de Rijn, de Maas en de Schelde werden recent verscheidene zee-armen door dammen afgesloten van de direkte toevoer van zee- en rivierwater (Fig. 9c). Daarbij verdween de getijdebeweging. Enkele van deze gebieden zijn vóór en na de afsluiting op hun makrofauna onderzocht.

Het Veerse Meer ontstond door de afsluiting van een dam aan de oostzijde in 1960 en een dam aan de westzijde in 1961. Het chloridegehalte, dat voorheen schommelde tussen 17 en 15⁰/oo Cl⁻, bedroeg in 1960 16-17⁰/oo Cl⁻ in het westen en 10⁰/oo Cl⁻ in het oosten. Gedurende de eerste jaren na de afsluiting schommelde het zoutgehalte tussen 9.5 en 12.5⁰/oo Cl⁻, in later jaren tussen 8 en 14,8⁰/oo Cl⁻. De grote verschillen in zoutgehalte ontstaan vooral, doordat het zomerpeil 70 cm hoger is dan het winterpeil van het water. Dit verschil wordt in de lente aangevuld met water uit de Oosterschelde. Als gevolg daarvan is het zoutgehalte in het oostelijk deel minder stabiel, dan in het westelijk deel. Door de lozing van polderwater, van afvalwater en door recreatie is het meer geëutrofeerd. De bodemsamenstelling veranderde van fijn modderig zand vóór de afsluiting tot modder direkt na de afsluiting en werd in de jaren daarna steeds slibbiger. Evenals voorheen blijft de bodem in het westelijk deel wat zandiger, dan in het oostelijk deel.

Vóór de afsluiting kwamen 68 soorten makrozoöbenthos voor in de zachte bodem. In 1959 waren er nog 46 soorten, in 1960 en 1961 35. In totaal zijn na de afsluiting tot 1976 37 soorten makrozoöbenthos op zachte bodem gevonden, 17 hiervan waren dezelfde als voorheen. Het grootste aandeel in de soortenrijkdom heeft de groep der Polychaeta (Tabel IV). Een groot aantal van deze soorten was betrekkelijk zeldzaam en kwam na de afsluiting niet meer voor. Overwegend mariene groepen, zoals de Stekelhuidigen en Zee-anemonen (Neteldieren) werden in later jaren alleen sporadisch aangetroffen.

Sinds de definitieve afsluiting is het aantal soorten per monsterpunt toegenomen. De soortenrijkdom per monsterpunt weerspiegelt niet de verschillen in bodemsediment, die tussen het oostelijk en het westelijk deel voorkomen (van Mansfeld, 1978).

De Grevelingen werd in 1964 door een dam aan de oostzijde afgesneden van de rivierinvloed, maar door de vrije verbinding met zee aan de westzijde bleef de getijdebeweging erin bestaan. Het zoutgehalte veranderde weinig: het fluktueerde tussen 16.5 en 9⁰/oo Cl⁻ met een gemiddelde van ongeveer 15⁰/oo Cl⁻. Door de afsluiting van een dam aan de westzijde in 1971 veranderde het gebied in een zoutwatermeer met stagnant water. Het zoutgehalte steeg kort na de afsluiting tot boven 17⁰/oo Cl⁻, maar daalde in 1974 tot minder dan 15⁰/oo Cl⁻ en in 1975-1976 tot minder dan 13⁰/oo Cl⁻. De

fluktuaties van het zoutgehalte blijven klein ten opzichte van het gemiddelde. Door het wegvallen van de matigende invloed van het zeewater op de watertemperatuur, stijgt de watertemperatuur van de Grevelingen 's zomers boven 22°C en daalt 's winters beneden 1°C . Door het wegvallen van de getijdestroming, die slib en plankton zwevend in het water hield, werd het water helderder dan voorheen.

De makrofauna van het gebied is pas sinds 1964 uitvoerig bestudeerd. In de periode tussen 1964 en 1970 werden ongeveer 120 soorten van het makrozoöbenthos gevonden (Tabel V). Na de afsluiting in 1971 vond massale sterfte van het makrozoöbenthos plaats en afbraak van het dode organische materiaal. Na enige maanden begon de opbouw van nieuwe levensgemeenschappen. In 1972 werden ongeveer 80`a 90 soorten gevonden (Tabel V). Sindsdien vertonen verschillende zoutwatersoorten, zoals Ophiothrix fragilis, een geleidelijke achteruitgang (Nienhuis, 1978). Terwijl de herbevolking door de fauna van de zachte bodem in 2 maanden vrijwel was voltooid, duurde de lange-termijn suksessie tenminste 3 jaren, misschien zelfs langer (Wolff, 1974). Hoe de soortenrijkdom van de Grevelingen zich in later jaren ontwikkeld heeft, is nog niet in artikelen vastgelegd.

IV.4. De afsluiting van een estuarium aan de rivierzijde

Het Krammer-Volkerak gebied was een zoutwig-estuarium van de rivieren de Rijn en de Maas. Het zoutgehalte schommelde tussen 0.3 en $15^{\circ}/\text{oo}$ Cl^{-} . Op sommige plaatsen werden in één getijdecyclus verschillen gevonden van meer dan $7^{\circ}/\text{oo}$ Cl^{-} . In het gebied lagen diepe getijdegeulen met hoge stroomsnelheden van het water en met een schuivend sediment, maar ook lagen er ondiepe getijdebanken. Na de afsluiting van een dam aan de noordzijde in 1969 werd de invloed van de rivier klein. Het gemiddelde zoutgehalte nam toe en bereikte op de minst zoute plaatsen een stabiel niveau tussen 9 en $13^{\circ}/\text{oo}$ Cl^{-} . De stroomsnelheid in de getijdegeulen nam af, maar op de getijdebanken traden geen grote veranderingen in stroomsnelheid op. Wel werd het hoogwaterpeil hoger en het laagwaterpeil lager dan voorheen. In de getijdezone veranderde de aard van het sediment weinig (Wolff, 1971b), maar in het sublittoraal werd het sediment rijker aan slib als gevolg van de kleinere stroomsnelheden en de grotere bezinking (Wolff & de Wolf, 1976).

Vóór de afsluiting kwamen vrij veel brakwatersoorten voor en had de fauna een estuarien karakter, vergelijkbaar met dat van andere estuaria langs de Noordzeekust. Na de afsluiting vond een invasie plaats van mariene soorten en nam het totale aantal soorten toe, vooral op de oorspronkelijk minder zoute plaatsen (Wolff, 1971b). De toename van het aantal soorten was vooral duidelijk binnen een raai. Het totale aantal soorten per raai nam meer toe, dan dat per monsterpunt. Van de 12 soorten, die in het sublittoraal vóór de afsluiting werden gevonden, waren er in 1972 nog 2 over en het totale aantal soorten bedroeg toen tenminste 22 (Tabel VI). De toename werd toegeschreven aan het meer stabiele zoutgehalte (Wolff & de Wolf, 1976).

V. Causale verbanden tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos

Verreweg de meeste diersoorten op aarde kunnen alleen leven en zich voortplanten binnen een beperkte range van zoutgehaltes. Het totale aantal zoutwatersoorten op aarde is groter dan het aantal zoetwatersoorten en veel groter dan het aantal brakwatersoorten. Men is dan ook geneigd, om numerieke verbanden, die worden gevonden tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos binnen het betrekkelijk soortenarme gebied tussen de zee en het zoete water, als causale verbanden te beschouwen.

Echter ook voor verschillende andere milieufactoren hebben de meeste diersoorten een beperkte range, waarbinnen zij zich kunnen handhaven. Het aantal soorten, dat bijvoorbeeld in zuurstofarm water kan leven, is vele malen kleiner dan dat, wat in zuurstofrijk water leeft. In hoeverre andere milieufactoren de soortenrijkdom in het overgangsgebied tussen de zee en het zoete water bepalen, en of zij daarbij interfereren met het zoutgehalte, is nog maar weinig onderzocht. Andere mogelijk belangrijke factoren voor de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos zijn fluktuaties van het zoutgehalte en de watertemperatuur, de aard van het bodemsediment, het zuurstofgehalte, de voedselvoorziening enzovoort. Enkele van de genoemde factoren worden hierna besproken.

V.1. De invloed van fluktuaties van het zoutgehalte

Remane (1934) merkte op, dat in het Oostzeegebied het soortenminimum niet optreedt op de plaats met de grootste saliniteitsfluktuaties, bij de "drempel" in de zeebodem ter hoogte van de Bocht van Kiel, maar in het gebied met de laagste saliniteit en zonder saliniteitsfluktuaties, nl. de Finse en Botnische Golf. Ook in het binnenzeegebied van de Zuiderzee werden lagere aantallen soorten gevonden in de Kom met relatief weinig getijdebeweging (III.2.). In de rivieren bij Delaware Bay, waar de saliniteitsfluktuaties als gevolg van getijdebeweging groot zijn, gaat een dalende maximale saliniteit samen met een afname van de jaar-amplitude van saliniteitsfluktuaties en daarbij wordt ook een afname van het aantal soorten makrozoöbenthos op oesterbanken gevonden (Maurer & Watling, 1973). Echter in de getijde-estuarium van het Deltagebied gaat een dalende maximale en mediane saliniteit samen met een toename van de amplitude der getijdefluktuaties (Fig.-9a. b), Maar wel neemt ook daarbij het aantal soorten van het makrozoöbenthos af (Fig. 10). In kleine Russische binnenwateren, die met een smal, ondiep kanaal in verbinding staan met de zee, nemen mét een dalend maximaal zoutgehalte ook de fluktuaties van het zoutgehalte af en daarbij daalt in het algemeen het aantal makrofaunasoorten (Volova, 1974). In kleine Zeeuwse binnenwateren, gelegen naast de zee, maar zonder verbinding met het oppervlaktewater van de zee en daarom zonder getijdebeweing, vond Heerebout (1970) een dalend aantal makrofaunasoorten bij een dalend mediaan chloridegehalte.

Van hetzelfde type wateren vielen na clusteranalyse van de makrofauna de grote clusters van locaties samen met het cluster van gemiddelde chloridegehalten en in veel mindere mate met een clusterindeling op grond van de afwijkingen van dit gemiddelde (Van den Boogert, 1979). In kleine Zeeuwse binnenwateren op ook iets grotere afstand van de zee nam het aantal zoutwatersoorten af bij toenemende jaar-amplitude van de fluktuaties van het chloridegehalte, maar deze afname scheen te worden gecompenseerd door een toename van het aantal brakwatersoorten (Weeber, 1979).

De invloed van fluktuaties van het zoutgehalte schijnt dus sekundair te zijn voor de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos van de brak- en zoutwaterfauna, als de range van mediane (of gemiddelde) zoutgehalten groot is.

Toch blijkt wel, dat het verspreidingsareaal van veel soorten inkrimpt bij een toename van de (amplitude der) chloridegehalte-fluktuaties (Den Hartog, 1964). Ook wordt de verspreiding der soorten binnen een gebied soms meer bepaald door de fluktuaties van de saliniteit, dan door de gemiddelde saliniteit. Dit laatste werd aangetoond voor het makrozoöbenthos van de zachte bodem in Loch Etive (Gage, 1974) en het werd ook voor kleinere benthische organismen later bevestigd (Warwick & Gage, 1975). Sommige onderzoekers veronderstellen dan ook, dat niet het mediaan (of gemiddelde) zoutgehalte bepalend is voor de soortenrijkdom van de brak- en zoutwaterfauna, maar het minimale zoutgehalte. De Jonge (1974) toonde een hogere correlatie aan tussen het minimale chloridegehalte en het aantal makrofauna-soorten in kleine Zeeuwse binnenwateren dan tussen het gemiddelde chloridegehalte en het aantal soorten. Als dit meer algemene geldigheid heeft, zou het verklaren dat in getijdewateren dezelfde soorten vaak niet voorkomen bij zo lage zoutgehaltes als waarbij ze in binnenzeeën zonder getijdebeweging gevonden worden. Dit verschijnsel werd lang geleden al opgemerkt voor het Oostzeegebied en bleek ook vaak voor de Zuiderzee.

Om deze veronderstelling nader te onderzoeken is de relatie berekend tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos voor die soorten, die zowel in het Oostzeegebied, als in het Deltagebied en/of de Zuiderzee en IJsselmeer voorkomen (of voorkwamen). Daarbij werd voor de Zuiderzee en het IJsselmeer het minimale chloridegehalte genomen, waarbij nog levende exemplaren van een soort werden aangetroffen. Voor de Oostzee zijn de chloridegehaltes genomen die in de literatuur als benedengrens van de verspreiding van een soort zijn opgegeven. Voor het Deltagebied zijn de chloridegehaltes genomen van de isohalien bij hoog water en gemiddelde rivierafvoer, die de grens van het verspreidingsgebied van een soort vormt. Voor ruim 50 van dergelijke soorten is de relatie met het zoutgehalte berekend (Fig. 18).

De relatie voor het Oostzeegebied (Fig. 18b) vertoont het beeld van de kromme van Remane voor de zout- en brakwaterfauna (Fig. 3). De kromme voor het Deltagebied verloopt trapsgewijze (Fig. 18a). De relatie voor de Zuiderzee en het IJsselmeer (Fig. 8a) vertoont een rechtlijnig verband met het chloridegehalte tot ongeveer $10/100 \text{ Cl}^-$; bij lagere chloridegehaltes daalt het soortenaantal sneller. Het verloop van het soortenaantal is geschematiseerd en

en uitgedrukt als percentage van het maximale aantal per gebied uitgeselekteerde soorten (Fig. 18c). De betekenis van deze figuur zou kunnen zijn, dat de beperking van de soortenrijkdom van de brak- en zoutwaterfauna in estuaria en binnenzeeën inderdaad gevormd kan worden door het minimale zoutgehalte én in dat geval een rechtlijnig verband met het zoutgehalte vertoont. Op veel plaatsen langs een zoutgradiënt zou de plaats met dit minimale zoutgehalte echter niet door alle soorten bereikt kunnen worden, omdat andere factoren daarvoor ongunstig zijn of met het zoutgehalte interferen.

De afname van de soortenrijkdom van de zoetwaterfauna met toenemend zoutgehalte is minder intensief onderzocht. Van sommige zoetwatersoorten, zoals bijvoorbeeld Limnaea peregra (Müller), is bekend, dat zij in het Oostzeegebied doordringen tot een hogere saliniteitswaarde dan in getijdewateren. In afgesloten binnenwateren komen verscheidene zoetwatersoorten voor bij aanzienlijk hogere zoutgehaltes dan in de Delta-estuaria: bijvoorbeeld Pseudamnicola confusa (Frauenfeld), Limnaea ovata (Drap.), Limnaea palustris (Müller), Trocheta bykowski Cedrořć en Orchestua cavimana (Heller) (Den Hartog, 1963) Hoewel Weeber (1979) daarvoor geen harde cijfers kan aandragen, heeft hij toch de indruk, dat het aantal zoetwatersoorten in kleine Zeeuwse binnenwateren afneemt bij toenemende amplitude van de fluktuaties van het chloridegehalte. De soortenrijkdom van de Neches Rivier nam in zeewaartse richting af en hield verband met de maximale saliniteit (Harrel et al., 1976); bij deze afname was het echter niet zeker, of deze in de eerste plaats door de saliniteit werd veroorzaakt of ook door verlaging van het zuurstofgehalte (zie V.5.). Er zijn dus wel aanwijzingen, dat de toename van de amplitude der fluktuaties van het zoutgehalte het aantal zoetwatersoorten doet afnemen omdat de verspreiding van de zoetwatersoorten bepaald wordt door het maximale zoutgehalte. Deze aanwijzingen zijn echter minder uitgebreid dan voor de fauna van het zoute water.

Het feit, dat de verspreiding van zout- en brakwatersoorten beperkt schijnt te worden door het minimale zoutgehalte lijkt in tegenspraak met de waarneming van verbanden tussen de soortenrijkdom en het maximale zoutgehalte. Omdat in publikaties zelden de fluktuaties van het zoutgehalte worden beschreven in termen van frekwentie en amplitude kan de volgende hypothese, die de schijnbare tegenstelling kan verzoenen, niet verder worden nagegaan.

Hypothese: de soortenrijkdom van een gebied is het resultaat van kolonisatie en sterfte als gevolg van te lage zoutgehaltes. Als kolonisatie

plaatsvindt in een gunstig seizoen, leidt dit tot uitbreiding van het verspreidingsareaal van een fauna. Wanneer in een later seizoen de zoutgehaltes ter plaatse dalen, moet het verspreidingsareaal inkrimpen en daalt het aantal soorten. Toch wordt bij het onderzoek, dat zich meestal uitstrekt over verscheidene seizoenen, het totale aantal gevonden soorten vermeld. In gebieden met sterke seizoensfluctuaties van het zoutgehalte, wordt dit aantal soorten dan bepaald door de kolonisatie tijdens de periode van maximale zoutgehaltes. Echter in gebieden, waar geen kolonisatie mogelijk is, wordt de verspreiding der soorten en de soortenrijkdom uitsluitend bepaald door het minimale zoutgehalte.

V.2. De temperatuur

In de oceanen en open zeeën is de range van de watertemperatuur veel kleiner dan die in kustwateren en hij neemt verder toe, naarmate het water ondieper wordt. Zeer extreem kunnen temperatuursveranderingen zijn op plaatsen, waar de bodem tijdelijk droogvalt. Waar zoet water in de zee stroomt gaat een toename van de fluctuaties van het zoutgehalte meestal samen met een toename van die van de watertemperatuur. Het effect van de ene factor op de soortenrijkdom is dan moeilijk te onderscheiden van het effect van de andere factor.

Zo werden beide factoren verondersteld de oorzaak te zijn van de afwijkende fauna in het noordelijk deel van de Adriatische Zee ten opzichte van de fauna in het midden en zuiden (Gamulin-Brida, 1972).

De verspreiding van de benthische fauna in Schotse Lochs zou ook wel in aanzienlijke mate door de range van temperatuurswaarden kunnen worden beïnvloed, maar vanwege de fluctuaties van de saliniteit kon dit niet worden aangetoond; aangezien echter de omvang der saliniteitsfluctuaties groter was, dan die van de watertemperatuur - vooral in vergelijking met de niet-estuariene kustwateren - konkludeerde Gage (1974) toch, dat de saliniteitsfluctuaties waarschijnlijk het meeste van invloed waren. In het Oostzeegebied zou de sterke afname van het aantal soorten, gaande van de Noordzee naar het Skagerrak (over een saliniteitsinterval van 3⁰/oo S) en van het Kattegat naar de Belts (over een saliniteitsinterval van 5⁰/oo S) (Fig. 5) misschien ook kunnen samenhangen met de steile dieptegradiënt daar ter plaatse (Fig. 2b) en de daarmee toenemende range van de watertemperatuur. In de monding der estuaria van het Deltagebied kunnen veel van de mariene soorten uit de

Noordzee niet ver doordringen, omdat - zoals Wolff (1973) veronderstelde - bij het ondieper worden van het water de range van de watertemperatuur te groot wordt.

Wanneer andere milieufactoren ongunstig zijn, kunnen fluktuaties van de watertemperatuur de soortenrijkdom misschien beslissend verminderen. In Galveston Bay werd de structuur van de levensgemeenschappen van de makrofauna geanalyseerd en vergeleken met de saliniteit, de watertemperatuur, het zuurstofgehalte van het water, de gehalten van 10 zware metalen in het sediment en met de gehalten van 15 pesticiden. Eén van de vijf onderzochte stations vertoonde een zeer lage diversiteit in warme maanden. Het lag in de buurt van een groot industrieel complex en de gehalten aan zware metalen in het sediment wezen ook op een zekere mate van watervervuiling. Omdat geen der onderzochte milieufactoren als primaire oorzaak van de lage diversiteit kon worden aangewezen, veronderstelden Holland et al. (1973), dat een gekombineerd effect van de vervuiling juist in de warme maanden schadelijk was voor de bodemfauna. In een ander station met een tijdelijk lagere diversiteit kon de vervuiling niet als oorzaak worden aangemerkt, maar werd verondersteld, dat de sterke fluktuaties van watertemperatuur en saliniteit de natuurlijke oorzaken waren.

In wateren zonder snelle fluktuaties van het zoutgehalte kan de invloed van temperatuursfluktuaties iets duidelijker worden aangetoond. Zo was de soortenrijkdom van de makrofauna in Lanchasy Meer erg laag ondanks de stabiele (lage) saliniteit en werden de extreme temperatuursfluktuaties in dit ondiepe water daarvoor verantwoordelijk gehouden (Volova, 1974). In een estuarium-lagoon aan de Indiase westkust kwamen overal Echinodermata voor in een periode met een uniform hoog zoutgehalte (32.5-34.5⁰/oo S). Alle soorten van deze groep verdwenen gedurende de intense moessonregens, waarbij het zoutgehalte op de meeste plaatsen sterk daalde. Aangezien de verschillen in watertemperatuur niet groter waren dan 2 à 4⁰C, veronderstelde Kurian (1972), dat deze geen faktor van belang kan zijn geweest bij het verdwijnen van de Echinodermata en dat de saliniteit daarvoor een belangrijker factor is geweest. Ook in perioden van ongewoon lage watertemperatuur, kan deze meer dan het zoutgehalte de soortenrijkdom doen veranderen. Dit bleek duidelijk na de strenge winter van 1962-1963 in het Deltagebied, toen verscheidene soorten van het makrozoöbenthos hier niet meer voorkwamen en

sommige soorten zelfs tot op heden er niet zijn teruggekeerd (Wolff, 1973).

V.3. De stroomsnelheid

In de nauwe doorgang tussen de Borgenfjord en de Trondheimsfjord treden hoge stroomsnelheden op en de saliniteit varieert er van 14.4 tot 34.0⁰/oo S. Het bodemmateriaal bestaat uit grove kiezel en stenen. Het grootste aantal soorten werd hier gevonden op plaatsen met lage stroomsnelheid, het kleinste aantal op plaatsen met hoge stroomsnelheid (Lande & Gulliksen, 1973). In de zachte bodem van Doboy Sound schijnt de verspreiding van de makrofauna grotendeels te worden bepaald door stroompatronen en stroomsnelheden: de diversiteit is het grootste langs de randen van de stroomgeulen, waar geen hoge stroomsnelheid optreedt, maar wel het water goed wordt gemengd. De diversiteit daalt snel op plaatsen met lagere stroomsnelheid en weinig watercirculatie of naar de diepte van de stroomgeulen (Mayou & Howard, 1975). Mogelijk waren de hoge stroomsnelheid en het daardoor mobiele sediment ook (mede) de oorzaak van de geringe soortenrijkdom in de stroomgeulen van het Krammer-Volkerak-gebied vóór de sluiting van de Volkerakdam (Wolff & de Wolf, 1976) (IV.4.).

Ook in de getijdenzone langs de zeekust speelt de stabiliteit van het sediment een rol bij de verspreiding der soorten. De verspreiding der Oligochaeta in de getijdenzone van de waddenkust bij Sylt werd bepaald door - in volgorde van afnemende belangrijkheid - de stabiliteit van het sediment, het zuurstofgehalte van het interstitiële water en de voeding. De saliniteitswaarden varieerden hier van 25 tot meer dan 125.10³ µS, maar deze fluktuaties schenen bij de verspreiding van deze groep geen rol te spelen (Giere, 1971). Op de ondiepe Shelf bij Washington was de diversiteit van het makrozoöbenthos lager dan die in diepere delen van de zee. Bij een stabiele saliniteit en watertemperatuur scheen deze gemeenschap in de eerste plaats te worden beheerst door de aan- of afwezigheid van golfbeweging (Lie & Kisker, 1970).

Een goede watercirculatie kan in het algemeen dus wel leiden tot een hogere diversiteit, maar te snel stromend water schijnt de soortenrijkdom te verlagen, omdat voor vele benthische organismen de vestiging in het substraat niet mogelijk is.

V.4. Het sediment

De aard van het sediment speelt bij de verspreiding der afzonderlijke soorten een belangrijke rol. Verschillen tussen de levensgemeenschappen van bodemdieren in Puget Sound bij Washington werden bepaald door de aard van het substraat (Lie, 1974), maar op de gekozen monsterplaatsen heerste weinig verschil in saliniteit en watertemperatuur en werd een grote verscheidenheid van substraten gevonden. Van een traject tussen twee van deze monsterplaatsen werd de Polychaeta-fauna intensief onderzocht. Daarbij bleek, dat overeenkomsten in levensgemeenschappen van deze groep vooral samenhang en met het kleigehalte van het sediment (Nichols, 1970).

In het estuarium van de Newport Rivier werd de verspreiding van de sessiele schelpmollusken in het sublittoraal bestudeerd. Daarbij werden zowel de levende, als de dode exemplaren geteld. De gemiddelde jaarlijkse saliniteit varieerde hier van 19 tot 32⁰/oo S, met uitzondering van het meest landinwaarts gelegen monsterpunt, waar de gemiddelde saliniteit 8⁰/oo S bedroeg. De meeste invloed op de verspreiding had de saliniteit; in mindere mate waren ook de diepte, de korreldiameter, en de samenstelling van het sediment van belang (Bird, 1970).

In het algemeen schijnt sediment met een grotere korreldiameter een hogere diversiteit van de fauna te hebben, dan sediment met een kleinere korreldiameter (Sanders, 1968). Dit werd in enkele gevallen later bevestigd. In Chesapeake Bay was de saliniteit op de monsterplaatsen vrij stabiel en varieerde per jaar niet meer dan 5⁰/oo S. Over de brede range van gemiddelde saliniteiten gezien, werd de diversiteit van de makrofauna op de zachte bodem beïnvloed door de korreldiameter en door vervuiling (Boesch, 1972). In Long Island Sound was de saliniteit van de monsterplaatsen niet lager dan 29⁰/oo S en werd een brede range van substraten onderzocht. De diversiteit van Mollusca-gemeenschappen was groter in grove sedimenten, dan in zeer fijne sedimenten (Fransz, 1976).

In het deel van de Raritan Rivier, stroomafwaarts gelegen van een punt, waar ongezuiverd stedelijk afvalwater werd geloosd, werd de bodemfauna onderzocht vanaf het ogenblik, dat deze lozing beëindigd werd. De lozing werd vervangen door die van een rioolwaterzuiveringsinstallatie stroomafwaarts van het onderzochte traject. Na de in bedrijfstelling van de installatie trad snelle

herbevolking van de getijderivier op. De invasie van mariene dieren was in 2 jaar voltooid, die van de limnische zette zich daarna nog voort. Na 2 jaar vertoonde het aantal soorten een minimum op de plek met een saliniteitsrange van 10.3-13.3⁰/oo S. Dit was tevens de plaats met het fijnste sediment (en minder dan 40% zuurstofverzadiging van het wateroppervlak) (Dean & Haskin, 1964).

Een lage soortenrijkdom kan vooral optreden op plaatsen met een hoge bezinkingssnelheid van het sediment (Seibold, 1973). Voor de interstitiële meiofauna, waarvan de organismen tussen de sedimentkorrels moeten bewegen, meestal zonder de korrels te kunnen verschuiven, vormt de poriediameter (die afhankelijk is van de korreldiameter) een barrière. De vestiging van een rijke interstitiële fauna schijnt beperkt te worden door een korreldiameter van minder dan 200 μ (Pollock, 1971).

Voor het Deltagebied waren een groot aantal gegevens beschikbaar om na te gaan, of de relatie van het zoutgehalte met de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos beïnvloed wordt door de aard van het sediment. Hierbij is alleen onderscheid gemaakt tussen harde of vaste substraten, en zachte substraten - zoals beschreven in II.2. Het verloop van de soortenrijkdom met het zoutgehalte schijnt niet door de aard van het sediment te worden beïnvloed (Fig. 19). Het aantal soorten op hard substraat is bij de hoogste zoutgehaltes in het gebied wel iets kleiner dan het aantal bij zacht substraat. Bij de interpretatie van Fig. 19 moet er wel op gewezen worden, dat een groot deel van de gebruikte gegevens afkomstig zijn van een intensief onderzoek naar de fauna van de zachte bodem (Wolff, 1973). Van de diersoorten in dit gebied, die op hard substraat leven, zijn de verspreidingsgegevens met betrekking tot het zoutgehalte maar in enkele gevallen gepubliceerd (bijvoorbeeld door Braber & Borghouts, 1977; Wolff, 1968a; Wolff, 1976; ten dele ook door Wolff, 1973).

V.5. Het zuurstofgehalte

Vermindering van de soortenrijkdom als gevolg van onderverzadiging van het water met zuurstof is een algemeen bekend verschijnsel. Het treedt vooral op in diepe delen van wateren, waar zout- of temperatuurs-stratificatie heerst. Bijvoorbeeld in de diepe geulen van de Oostzee (Zenkevitch, 1963), diepe fjorden in Schotland (Gage, 1974) en Zweden (Rosenberg, 1977),

uitgediepte havenbekkens, smalle estuaria en diepere stagnante wateren, zoals het Veerse Meer (Van Mansfeld, 1978). Een onderzoek naar de invloed van de saliniteit op de fauna beperkt zich in zo'n geval meestal tot de hogere waterlagen, waar nog voldoende zuurstof voor de organismen aanwezig is. Toch blijkt een zuurstofgebrek in diepere waterlagen wel z'n weerslag te kunnen hebben op de soortenrijkdom van een gebied als geheel. In de Byfjord, waar de saliniteit van het oppervlaktewater vrij hoog is (meer dan 23^0 /oo S), wordt een goede watermenging bemoeilijkt door een ondiepe drempel aan de ingang van de fjord en door het ontbreken van getijdebeweging. Een groot deel van het jaar kan er stratificatie optreden en dan wordt het water onder de spronglaag bijna volledig zuurstofloos. Het aantal soorten neemt, evenals het zuurstofgehalte, af met de diepte. In mei werden als gevolg van onvoldoende zuurstofvoorziening in de gehele fjord slechts 44 soorten (bijna uitsluitend Polychaeta en Mollusca) gevonden. In de daarop volgende maanden nam het zuurstofgehalte toe en steeg het aantal soorten tot 55 (Rosenberg, 1977).

Door de lozing van afvalwater kan echter ook in goed gemengde wateren het zuurstofgehalte dalen tot ver beneden de verzadigingswaarde in de hogere en diepere waterlagen. De invloed daarvan kan dan interfereren met die van de saliniteit, of deze zelfs overheersen. In vier estuaria aan de Zweedse westkust - Saltkällefjord, Byfjord, Gothenburg estuarium en Kungsbackafjord - varieert de saliniteit van resp. $25-31^0$ /oo S, $23-33^0$ oo S, $21-24^0$ /oo S en $18-25^0$ /oo S. De soortsaamenstelling van de makro- en meiofauna van de estuaria was onderling goed vergelijkbaar. Deze vertoonde een grotere overeenkomst op plaatsen van dezelfde diepte en op dezelfde afstand van de riviermonding in de verschillende estuaria, dan binnen een estuarium. De diversiteit was hoog in het minst vervuilde estuarium én in de andere estuaria op plaatsen ver van de riviermonding, waar vervuild water toestroomde. De diversiteit was laag op vervuilde plaatsen. Weliswaar kwam op deze plaatsen ook een betrekkelijk lage saliniteit voor, maar deze werd van minder invloed geacht, dan de vervuiling (Olsson et al., 1973).

In Salt Creek - een rivierengebied met hoog totaal zoutgehalte van het water - werd de waterkwaliteit plaatselijk beïnvloed door de lozing van effluent van een zuiveringsinstallatie. De invloed van deze lozing werd onderzocht bij benthische makro-organismen op kunstmatige substraten. Van

de onderzochte milieufactoren - het zuurstofgehalte, de saliniteit en de watertemperatuur - scheen het zuurstofgehalte de verspreiding der soorten het meeste te beïnvloeden. Maar zowel lage zuurstofgehaltenes als hoge saliniteitswaarden leidden tot een lagere diversiteit. Het effect van de twee factoren was eerder synergistisch, dan additief (Pesek & Hergenrader, 1974).

In de Neches River aan de Golf van Mexico fluktueert het zoutgehalte als gevolg van getijdebeweging en door het tijdelijk afsluiten van een stuw in de getijdenzone. De saliniteitsrange loopt van die van zoet water tot ongeveer $21^{\circ}/\text{oo S}$. Bij afgesloten stuw verzamelt zich bovenstrooms geloosd industrieel afvalwater. Benedenstrooms treden door het verdwijnen van de invloed van de lozing ook verschillen in zuurstofgehalte op. De bodemfauna der ongewervelde dieren bestaat in dit traject uit zoetwater- en estuariene soorten. Als de stuw afgesloten is, komt benedenstrooms het grootste aantal soorten voor in de zoutwaterwig. Zoetwatersoorten komen tijdelijk voor op plaatsen, waar later de saliniteit oploopt tot $21^{\circ}/\text{oo S}$. Het totale aantal soorten neemt af met toenemend maximaal zoutgehalte en daarbij verdwijnen vooral de zoetwatersoorten (Fig. 20a). De invloed van de lozing werd van geen belang geacht voor de soortenrijkdom van de bodemdieren in dit gebied (Harrel et al., 1976).

Vergelijkt men de resultaten van dit laatste onderzoek met die van een ander estuarium aan de Amerikaanse westkust, waarvoor dezelfde gegevens ter beschikking stonden (Maurer & Watling, 1973), dan vallen twee feiten op:

- 1) Een ongeveer gelijk aantal soorten van de benthische makrofauna vertoonde in beide gebieden een relatie met het maximale zoutgehalte, maar het soortenminimum bij de zoetwater- en estuariene fauna van de Neches Rivier lag bij een zoutgehalte van meer dan $21^{\circ}/\text{oo S}$, terwijl dat van de mariene- en estuariene fauna van Delaware Baai bij een zoutgehalte van minder dan $17^{\circ}/\text{oo S}$ lag (Fig. 20a).
- 2) De soortenrijkdom van beide gebieden samen vormt met betrekking tot het maximale zuurstofgehalte misschien een optimumkromme (Fig. 20b).

Deze feiten illustreren, dat men misschien te snel geneigd is om bij het vinden van enig verband tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos in een gebied, het zoutgehalte als belangrijkste bepalen-

de factor voor de soortenrijkdom te beschouwen. Andere milieufactoren, dan het zoutgehalte kunnen in een gebied de soortenrijkdom evenzeer en in sommige gevallen wellicht meer dan het zoutgehalte bepalen.

VI. Samenvatting - Summary

Een literatuuronderzoek is uitgevoerd naar de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos in relatie tot het zoutgehalte. Een numeriek verband tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom werd opgesteld voor zeven groepen van het makrozoöbenthos. Dit gebeurde voor het Zuiderzeegebied, waarin na de afsluiting met een dijk een geleidelijke en onomkeerbare verzoeting heeft plaatsgevonden, en voor de getijde-estuaria van het Deltagebied van de rivieren de Rijn, de Maas en de Schelde. Deze relaties werden vergeleken met die van de Oostzee, een binnenzee zonder getijdebeweging, en die van kleine binnenwateren in Zeeland.

De zeven fauna-groepen zijn voor de verschillende gebieden niet even intensief onderzocht en beschreven. Met name is erg weinig bekend over de soortenrijkdom der Insekten. Rekening houdend met deze factor van onzekerheid, schijnt de relatie tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom van het makrozoöbenthos toch een verschillende vorm te hebben en een minimum aantal soorten te bereiken bij een verschillende waarde van het zoutgehalte in de verschillende gebieden.

Het verband tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom verschilt voor groepen met uitsluitend of overwegend mariene organismen van dat voor groepen met vertegenwoordigers in zowel de zee als het zoete water.

Over de invloed van zoutgehalte-fluctuaties op de soortenrijkdom is erg weinig bekend. De beschikbare informatie suggereert, dat zowel het minimale als het maximale zoutgehalte een rol kan spelen.

Per gebied kan de soortenrijkdom beperkt worden door andere milieufactoren dan het zoutgehalte. Als zodanig zijn de temperatuur, de snelheid van de waterbeweging, de aard van het sediment en het zuurstofgehalte in beschouwing genomen. De invloed van deze factoren ten opzichte van die van het zoutgehalte is niet precies bekend, vooral omdat erg weinig gegevens verzameld zijn in en bij het bodemsediment waar het makrozoöbenthos leeft.

Summary

The literature concerning the species richness of benthic makrofauna in relation to salinity was reviewed. A numerical relationship between salinity and species richness was set up for seven groups of benthic makrofauna both in the Zuiderzee-area (Netherlands), in which after the enclosure by a dam salinity has gradually and irreversibly decreased, and in the tidal estuaries of the Delta region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt (Netherlands). These relationships were compared to those found in the Baltic Sea - an inland sea without tidal watermovement - and those found in small inland waters in Zeeland (Netherlands).

The investigation and description of the seven fauna-groups have not been equally intensive in each of these areas. Especially the species richness of Insects is hardly known in several of the areas. Taking into account this factor of uncertainty, the relationship of salinity to species richness of benthic makrofauna yet seems to be of a different shape and to reach the minimum number of species at a different level of salinity in the distinct areas.

The relationship between salinity and species richness differs for groups with exclusively or mainly marine organisms from those with representatives in both sea and fresh water.

Knowledge about the influence of salinity fluctuations on the species richness is very limited. The available information suggests, that the minimal salinity as well as the maximal salinity values may play a role.

Per area the species richness can be limited by other environmental factors than salinity. Temperature, the rate of watermovement, the nature of sediments and the oxygen concentration are considered as such. The influence of these factors in relation to the influence of salinity is not exactly known, mainly because very few data have been recorded inside and at the surface of the bottom-sediments, where the benthic makrofauna lives.

VII. Literatuurverwijzingen

- Beaufort, L.F. de, 1954. Changes in the flora and fauna of the Zuiderzee (now IJsselmeer) after the closure in 1932. In: Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932. De Boer, Den Helder, pp-326-339.
- Beeftink, W.G., M.C. Daane, J.M. van Liere & J. Nieuwenhuize, 1977. Analysis of estuarine soil gradients in salt marshes of the southwestern Netherlands with special reference to the Scheldt estuary. *Hydrobiologia* 52(1): 93-106.
- Bentham Jutting, T. van, 1922. Bryozoën. In: Flora en fauna der Zuiderzee. De Boer, Den Helder, pp. 411-417.
- Bentham Jutting, T. van, 1936. Brakwatermollusken. In: Flora en fauna der Zuiderzee - Supplement. De Boer, Den Helder, pp. 137-144.
- Bentham Jutting, T. van, 1954. Mollusca. In: Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932. De Boer, Den Helder, pp. 233-252.
- Bird, S.O., 1970. Shallow-marine and estuarine benthic molluscan communities from area of Beaufort, North Carolina. *Am. Ass. Pet. Geol. Bull.* 54 (9): 1651-1676.
- Boesch, D.F., 1972. Species diversity of marine macrobenthos in the Virginia Area. *Chesapeake Science* 13 (3): 206-211.
- Boltt, R.E., 1975. The benthos of some southern African lakes. Part V: the recovery of the benthic fauna of St. Lucia Lake following a period of excessive high salinity. *Trans. R. Soc. Afr.* 41(3): 295-323.
- Boogert, J.J. van den, 1979. Klassifikatie van brakke binnenwateren in Zeeland op grond van hun makrofauna. Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. Studentenverslagen D5-1979.
- Borghouts. C.H., R.H. Bogaards & J.W. Francke, 1978. Recolonization after hypersalinity in some biotopes on Schouwen-Duiveland (B 4). *Verh. Kon. Ned. Ak. Wetensch. Afd. Natuurkunde, Tweede Reeks deel 71*: 142.

- Braber, L. & C.H. Borghouts, 1977. Distribution and ecology of Anthozoa in the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Hydrobiologia* 52(1): 15-21.
- Brujewicz, S., 1937. Hydrochemistry of the middle and south Caspian at the investigations of 1934. Tr. Complex studies of the Caspian Sea, 4 (E.s.) Cited by Zenkevitch (1963).
- Dean, D. & H.H. Haskin, 1964. Benthic repopulation of the Raritan River estuary following pollution abatement. *Limnol. Oceanogr.* 9: 551-563.
- Driscoll, E.G., 1975. Sediment - animal - water interaction, Buzzards Bay, Massachusetts. *J.mar. Res.* 33(3): 275-302.
- Engel, H., 1922. Echinodermen. In: Flora en fauna der Zuiderzee. De Boer, Den Helder, pp. 418-420.
- Engel, H., 1932. Echinodermata. Fauna van Nederland VI, Sijthoff, Leiden.
- Engel, H., 1936. Echinodermata. In: Flora en fauna der Zuiderzee - Supplement. De Boer, Den Helder, pp. 150-152.
- Franz, D., 1976. Benthic molluscan assemblages in relation to sediment gradients in northeastern Long Island Sound, Connecticut. *Malacologia* 15(2): 377-399.
- Friedman, G.M. & E. Gavish, 1970. Chemical changes in interstitial waters from sediments of lagoonal, deltaic, river, estuarine and salt water marsh and cove environments. *Journ. Sediment. Petrol.* 40(3): 930-953.
- Funke, H.C., 1922. Hydroiden. In: Flora en fauna der Zuiderzee. De Boer, Den Helder, pp. 185-210.
- Gage, J., 1974. Shallow-water zonation of sea-loch benthos and its relation to hydrographic and other physical features. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 54: 223-249.
- Gamulin-Brida, H., 1968. Mouvement des masses d'eau et distribution des organismes marins et des biocoenoses benthique en Adriatique. *Sarsia* 34: 149-161.
- Gautier, Y.V., 1962. Recherches écologiques sur les Bryozoaires chilostomes en Méditerranée occidentale. *Rec. Trav. Stn. mar. Endoume* 32: 1-434.

- Giere, O., 1971. Beziehungen zwischen abiotischen Faktorensystem, Zonierung und Abundanz mariner Oligochaeten in einem Küstengebiet der Nordsee. *Thalassia Jugosl.* 7(1): 67-77.
- Giesztor, M., H. Klimowics, & A. Praszkievics, 1958. Recherches sur le zooplankton et les mollusques des eaux saumâtres de la Pologne hors de la mer Baltique. *Verh. Intern. Ver. Limnol.* XIII: 950-952.
- Grasshoff, K., 1968. Chemische methoden. In: *Methoden der Meeresbiologischen Forschung*. Ed. C. Schlieper, Fischer Verlag, Jena 1968.
- Groenewegen, Jr. J.A.W., 1922. Cirripediën. In: *Flora en fauna der Zuiderzee*. De Boer, Den Helder, pp. 311-315.
- Harrel, R.C., J. Ashcraft, R. Howard & L. Patterson, 1976. Stress and community structure of macrobenthos in a gulf coast riverine estuary. *Contr. mar. Sci.* 20: 69-81.
- Hartog, C. den, 1963. The Amphipods of the Deltaic region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. II. The Talitridae. *Neth. J. Sea Res.* 2(1): 40-67.
- Hartog, C. den, 1964. The Amphipods of the Deltaic region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. III. The Gammaridae. *Neth. J. Sea Res.* 2(3): 407-457.
- Hartog, C. den, 1970. Some aspects of brackish water biology. *Comm. Biol. Soc. Sci. Fenn.* 31(9): 1-15.
- Hartog, C. den, 1977. Turbellaria from intertidal flats and salt marshes in the estuaries of the southwestern part of the Netherlands. *Hydrobiologia* 52(1): 29-32.
- Harvey, C.E., M.B. Jones & E. Naylor, 1973. Some factors affecting the distribution of estuarine Isopods (Crustacea). *Estuarine and Coastal Marine Science* 1: 113-124.
- Havinga, B., 1922. Mariene Mollusken. In: *Flora en fauna der Zuiderzee*. De Boer, Den Helder, pp. 373-390.

- Havinga, B., 1936. Mariene Mollusken. In: Flora en fauna der Zuiderzee - Supplement, De Boer, Den Helder, pp. 135-136.
- Havinga, B., 1954. Hydrografie van het IJsselmeer. In: Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932. De Boer, Den Helder, pp. 1-24.
- Hedgpeth, J.W., 1959. Some preliminary considerations of the biology of inland mineral waters. Arch. Oceanogr. Limnol. (Suppl.) 11: 111-141.
- Heerebout, G.R., 1970a. Verspreidingsoecologie van de Bryozoa in het Delta-gebied, speciaal in relatie tot het brakke water. Yerseke, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek. Studentenverslagen D1-1970.
- Heerebout, G.R., 1970b. A classification system for isolated brackish inland waters, based on median chlorinity and chlorinity fluctuation. Neth. J. Sea Res. 4(4): 494-503.
- Heerebout, G.R., 1974. Distribution of the Decapoda Natantia of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. Neth. J. Sea Res. 8(1): 73-93.
- Holland, J.S., N.J. Maciolek & C.H. Oppenheimer, 1973. Galveston Bay benthic community structure as an indicator of water quality. Contr. mar. Sci. 17: 169-188.
- Holthuis, L.B., 1954a. Crustacea Isopoda. In: Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932. De Boer, Den Helder, pp. 205-212.
- Holthuis, L.B., 1954b. Crustacea Decapoda. In: Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932. De Boer, Den Helder, pp. 220-232.
- Horst, R., 1922. Polychaete Anneliden. In: Flora en fauna der Zuiderzee. De Boer, Den Helder, pp. 262-275.
- I.C.W., 1976. Regionale studies no. 9: Hydrologie en waterkwaliteit van Midden-West-Nederland. Instituut voor Cultuurtechniek en Waterhuishouding, Wageningen.
- I.C.W., 1978. Regionale studies no. 13: Fysisch-chemische samenstelling van het oppervlakte- en grondwater in het Noorden des Lands. Instituut voor Cultuurtechniek en Waterhuishouding, Wageningen.

- Johansen, A.C., 1918. Om hydrografieke faktorerens Indyflydelse paa Mollusker-
nes Ubredelse i Ostersjøen. Forh. Skand. Naturf. Möde 16
(Kristiana).
- Jonge, V.N., de, 1974. Classification of brackish coastal inland water. Hydro-
biol. Bull. 8(1/2): 29-39.
- Kampen, P.N. van, 1922. Hydromedusen, Actiniën en Ctenophoren. In: Flora
en fauna der Zuiderzee. De Boer, Den Helder, pp. 211-213.
- Khlebovich, V.V., 1968. Some peculiar features of the hydrochemical regime
and the fauna of mesohaline waters. Marine Biol. 2: 47-
49.
- Khlebovich, V.V., 1969. Aspects of animal evolution related to critical salinity
and internal state. Marine Biol. 2: 338-345.
- Kinne, O., 1971. Salinity - animals - invertebrates. In: Marine Ecology Vol.
I, part 2. Ed. O. Kinne, Wiley-Interscience, London. pp.
821-995.
- Koulman, J.C. & W.J. Wolff, 1977. The Mollusca of the estuarine region of the
rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the
hydrography of the area. V The Cardiidae. Basteria 41: 21-
32.
- Kuiper, J.G.J. & W.J. Wolff, 1970. The Mollusca of the estuarine region of the
rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the
hydrography of the area. III The genus Pisidium. Basteria
34: 1-42.
- Kurian, C.V., 1972. Ecology of benthos in a tropical estuary. Proc. Indian.
Nat. Sci. Acad. Part B. Biol. Sci. 38: 156-163.
- Lande, E. & B. Gulliksen, 1973. The benthic fauna of the tidal rapids to
Borgenfjorden, North-Trøndelag, Norway. K. Nor. Vid.
Selsk. Skr. 1: 1-6.
- Lie, U., 1974. Distribution and structure of benthic assemblages in Puget
Sounds, Washinton, USA. Mar. Biol. 26(3): 203-223.
- Lie, U. & D. Kisker, 1970. Species composition and structure of benthic infau-
na communities off the coast of Washington. J. Fish. Res.
Bd. Canada 27: 2273-2285.

- Mansfeld, M.J.M. van, 1978. Verandering in de samenstelling van het zoöbenthos van het zachte substraat in het Veerse Meer sinds 1959. Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. Studentenverslagen D2-1978.
- McLachlan, A.J., 1975. The role of aquatic macrophytes in the recovery of the benthic fauna of a tropical lake after a dry phase. *Limnol. Oceanogr.* 20(1): 54-63.
- Maurer, D. & L. Watling, 1973. Studies on the Oyster Community in Delaware: the effects of the estuarine environment on the associated fauna. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 58(2): 161-201.
- Mayou, T.V. & J.D. Howard, 1975. Estuaries of the Georgia Coast, USA: sedimentology and biology VI Animal-sediment relationships of a salt marsh estuary - Doboy Sound. *Senckenb. mar.* 7: 205-236.
- Morris, A.W., R.F.C. Mantoura, A.J. Bale & R.J.M. Howland, 1978. Very low salinity regions of estuaries: important sites for chemical and biological reactions. *Nature* 274: 678-680.
- Mortensen, Th., 1927. Handbook of the Echinoderms of the British Isles - Oxford, Univ. Press.
- Munck, W. de, A.J.J. Sandee, J.M. Verschuure & L. de Wolff, 1978. Chloridegehalte, peilvariatie en zuurgraad van een aantal binnenwateren in het Deltagebied gedurende de periode 1968-1975. Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. Rapporten en Verslagen 1978-8
- Nichols, F.H., 1970. Benthic polychaete assemblages and their relationship to the sediment in Port Madison, Washington. *Mar. Biol.* 6(1): 48-51.
- Nienhuis, P.H., 1978. De Grevelingen, een afgesloten zeearm, een overzicht van 10 jaar aquatisch oecologisch onderzoek. Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. Rapporten en Verslagen 1978-3.
- Nierstrasz, H.F., 1922. Isopoden. In: Flora en fauna der Zuiderzee. De Boer, Den Helder. pp. 316-325.

- Olsson, I., R. Rosenberg, & E. Olundh, 1973. Benthic fauna and zooplankton in some polluted Swedish estuaries. *Ambio* 2(5): 158-163.
- Peelen, R., 1967. Isohalines in the Delta area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. Classification of waters in the delta area according to their chlorinity and the changes in these waters caused by hydro-technical constructions. *Neth. J. Sea Res.* 3(4): 575-597.
- Pelt, W.C., 1936. Pantopoda. In: *Flora en fauna der Zuiderzee*, Supplement. De Boer, Den Helder, pp. 131-133.
- Pesek, T. & G.L. Hergenrader, 1974. The influence of water quality upon the benthic macro-invertebrates of salt creek Lancaster County, Nebraska. *Biological and Medical Sciences Transac. Nebrask. Ac. Sci.* 3: 45-60.
- Pollock, L.W., 1971. Ecology of intertidal meiobenthos. *Smithson. Contrib. Zool.* 76: 141-148.
- Postma, H., 1957. Size frequency distribution of sands in the Dutch Wadden Sea. *Arch. néerl. Zool.* 12: 319-349.
- Postma, H., 1974. Hydrography and hydrochemistry of brackish waters. *Hydrobiol. Bull.* 8 (1/2): 40-45.
- Redeke, H.C., 1922. Aantekeningen over de hydrografie. In: *Flora en fauna der Zuiderzee*. De Boer, Den Helder, pp. 33-43.
- Redeke, H.C., 1933. Über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. *Verh. intern. Ver. Limnol.* 6: 46-61.
- Remane, A., 1934. Die Brackwasserfauna. *Verh. Dt. Zool. Ges.* 7: 34-74.
- Remane, A., 1950. Das vordringen limnischer Tierarten in das Meeresgebiet der Nord- und Ostsee. *Kieler Meeresforsch.* 7: 5-23.
- Remane, A., 1971. Ecology of brackishwater. In: A. Remane & C. Schlieper, *Biology of brackish water. Die Binnengewässer Bd. XXV*, Stuttgart. Schweizerbart'sche Verlag.
- Rosenberg, R., 1977. Benthic macrofaunal dynamics, production and dispersion in an oxygen-deficient estuary of West Sweden. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 26: 107-133.

- Saloman, C.H. & S.P. Naughton, 1977. Effect of hurricane eloise on the benthic fauna of Panama City beach, Florida, USA. *Mar. Biol.* 42: 357-363.
- Sanders, H.I., 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Nat.* 102 (925): 243-282.
- Schuurmans Stekhoven, Jr. J.H. & J.W. De Marees van Swinderen, 1936. Isopoda. In: *Flora en fauna der Zuiderzee - Supplement. De Boer, Den Helder*, pp. 119-120.
- Schijfsma, K., 1936. Amphipoda. In: *Flora en fauna der Zuiderzee - Supplement. De Boer, Den Helder*, pp. 121-125.
- Schijfsma, K., 1954. Amphipoda. In: *Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932. De Boer, Den Helder*, pp. 195-204.
- Seibold, E., 1973. Biogenic sedimentation of the Persian Gulf. In: Zeitzschel, B. (ed.) *Ecological studies, Analysis and synthesis vol. 3: the biology of the Indian Ocean, Symposium*, pp103-114.
- Sluiter, C.Ph., 1922. Tunicaten. In: *Flora en fauna der Zuiderzee. De Boer, Den Helder*. pp. 421-425.
- Snijders, J.H., 1931. Het landelijk verziltingsonderzoek na 1956. Rapport no. 7 van het Instituut voor Cultuurtechniek en Waterhuishouding, Wageningen.
- Stephenson, W., S.D. Cook & Y.I. Raphael, 1977. The effect of major flood on the macrobenthos of Bramble Bay Queensland. *Mem. Qd. Mus.* 18(1): 95-119.
- Tesch, J.J., 1922a. Amphipoda. In: *Flora en fauna der Zuiderzee. De Boer, Den Helder*, pp. 326-336.
- Tesch, J.J., 1922b. Schizopoden en Decapoden. In: *Flora en fauna der Zuiderzee. De Boer, Den Helder*, pp. 337-362.
- Tramper, N.N., 1979. Veedrinkputten als instabiele aquatische ecosystemen; een onderzoek naar de makrofauna en de daarop van invloed zijnde milieufactoren van Zeeuwse veedrinkputten. Yerseke, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek. Studentenverslagen D2-1979.

- Vader, W.J.M., 1965. Intertidal distribution of Haustoriid Amphipods in the Netherlands. *Bot. Gothoburgensia* III: 233-246.
- Vader, W.J.M., 1966. Een overzicht van de zandbewonende Amphipoden uit het Oosterscheldegebied. *Het Zeepaard* 26: 102-124.
- Vader, W.J.M., 1968. De strandvlo *Talorchestia brito* in Nederland (Amphipoda, Talitridae). *De Levende Natuur* 71: 234-239.
- Vader, W.J.M., 1969. Verspreiding en biologie van *Haustorius arenarius*, de Zandvlokreeft, in Nederland (Crustacea, Amphipoda). *Zool. Bijdr. Leiden* 11: 49-58.
- Vader, W. & W.J. Wolff, 1973. The Cumacea of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt (Crustacea, Malacostraca). *Neth. J. Sea Res.* 6(3): 365-375.
- Venema, S.C. & F. Creutzberg, 1973. Seasonal migration of the swimming crab *Macropipus holsatus* in an estuarine area controlled by tidal streams. *Neth. J. Sea Res.* 7: 94-102.
- Volova, G.N., 1974. Macrozoobenthos of brackish lakes in the Southern Maritime Province (Sea of Japan). *Hydrobiol.* 22: 2327.
- Vorstman, A., 1922. Sponzen. In: *Flora en fauna der Zuiderzee*, de Boer, Den Helder. p. 184.
- Vorstman, A.G., 1936. Bryozoa. In: *Flora en fauna der Zuiderzee - Supplement*, de Boer, Den Helder, pp. 145-149.
- Vorstman, A.G., 1954. Spongiaria en Bryozoa. In: *Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932*. de Boer, Den Helder, pp. 156-157.
- Vos, N. de, 1922. Oligochaeten. In: *Flora en fauna der Zuiderzee*, de Boer, Den Helder, pp. 276-278.
- Vos, A.C.P. de, 1936. Chaetopoda. In: *Flora en fauna der Zuiderzee - Supplement*, de Boer, Den Helder, pp. 85-96.
- Vos, A.C.P. de, 1954. Polychaeta en Oligochaeta. In: *Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932*. de Boer, Den Helder, pp. 186-188.

- Wagenaar Hummelinck, P., 1936. Hydropoliepen. In: Flora en fauna der Zuiderzee - Supplement, de Boer, Den Helder, pp. 41-64.
- Wagenaar Hummelinck, P., 1954. Coelenterata. In: Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932. de Boer, Den Helder, pp. 158-168.
- Warwick, R.M. & J.D. Gage, 1975. Nearshore zonation of benthic fauna, especially Nematoda, in Loch Etive. J. mar. biol. Ass. U.K. 55: 295-311.
- Weeber, I.J., 1979. Typologie van een aantal Zeeuwse binnenwateren, voornamelijk sloten en watergangen, op grond van de soortensamenstelling van hun makrofauna. Yerseke, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek. Rapporten en Verslagen, 1979-2.
- Wharfe, J.R., 1977. An ecological survey of the benthic invertebrate macrofauna of the lower Medway estuary, Kent. J. Anim. Ecol. 46: 93-113.
- Winston, J.E., 1977. Distribution and ecology of estuarine ectoprocts: a critical review. Chesapeake Sci. 18(1): 34-57.
- Wolff, W.J., 1968a. The Echinodermata of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt, with a list of species occurring in the coastal waters of the Netherlands. Neth. J. Sea Res. 4(1): 59-85.
- Wolff, W.J., 1968b. The Mollusca of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. I The Unionidae. Basteria 32(1-3): 13-47.
- Wolff, W.J., 1969. The Mollusca of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. II The Dreissenidae. Basteria 33(5-6): 93-103.
- Wolff, W.J., 1971a. Distribution of four species of Nephtys (Polychaeta) in the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. Vie et Milieu (suppl.) 22: 677-699.
- Wolff, W.J., 1971b. Changes in intertidal benthos communities after an increase in salinity. Thalassia Jugosl. 7(1): 429-434.

- Wolff, W.J., 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. Zool. Verh. Leiden, no. 126.
- Wolff, W.J., 1974. Benthic diversity in the Rhine-Meuse estuary. Hydrobiol. Bull. 8: 242-252.
- Wolff, W.J., 1976. Distribution of Pantopoda in the estuarine area in the southwestern part of The Netherlands. Neth. J. Sea Res. 10(4): 472-478.
- Wolff, W.J., A.J.J. Sandee, 1971. Distribution and ecology of the Decapoda Reptantia of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. Neth. J. Sea Res. 5(2): 197-226.
- Wolff, W.J., & L. de Wolf, 1976. Veranderingen in de bodemfauna van het Volkerak na de sluiting van de Volkerakdam in 1969. Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. Rapporten en Verslagen. 1976-2.
- Zenkevitch, L.A., 1963. Biology of the seas of the USSR. George Allen & Unwin, London.

Lijst van enkele termen en definities

Benthisch	: bij, op of in de bodem levend
Brine (Eng.)	: met een zoutgehalte van meer dan 80 ⁰ /oo S (vgl. Kinne, 1971), met een hoog totaal zoutgehalte, dat het gevolg is van sterke verdamping van rivierwater (Heerebout, 1970).
Chloridegehalte $\text{g Cl}^- \text{ l}^{-1}$	
(chlorosity	(Eng.) is het chloridegehalte per liter bij 20°C " Cl l_{20}^{-1} "
chlorinity	(Eng.) is het gewicht in grammen van het chloride in 1 kg water (vacuümgewicht), als alle bromide en jodide vervangen is door de ekwivalente hoeveelheid chloride.
Epifauna	: fauna levend op de bodem
Euhalien	: met een zoutgehalte van $\pm 30 - \pm 40$ ⁰ /oo S (Venice system).
Euhalinicum	: met een zoutgehalte van meer dan 16.5 ⁰ /oo Cl^- (den Hartog, 1970).
Eulittoraal	: getijdenzone
Euryhalien	: in staat om te leven onder sterk schommelende zoutgehal- ten (in de orde van meer dan 10 ⁰ /oo S).
Geleidingsvermogen:	een maatstaf voor het totale zoutgehalte, de som van het geleidend vermogen van alle opgeloste ionen.
Homoiohalien	: met een stabiel zoutgehalte (Dahl, 1956).
Hyperhalien	: met een zoutgehalte van meer dan 40 ⁰ /oo S (Venice systeem), geconcentreerd zeewater (den Hartog, 1970), gebied met zeewater, waar de verdamping groter is dan de watertoevoer (Heerebout, 1970).
Infauna	: fauna levend in de bodem
Infrahalien	: met een zoutgehalte van minder dan 1.8 ⁰ /oo Cl^- (den Hartog, 1963).
Instabiel	: niet konstant en niet voorspelbaar in de tijd
Knudsenformule	: formule voor de conversie van de saliniteit in het chloridegehalte, voor waarden van $S \geq 5$ à 6 ⁰ /oo. $S = 0.03$ + 1.805 Cl^- .

Limnisch	: van het zoete water
Marien	: van de zee
Mesohalien	: met een zoutgehalte tussen ± 5 en $\pm 18^0$ /oo S (Venice systeem)
Mesohalinicum	: met een zoutgehalte van minder dan 10^0 /oo Cl^- (den Hartog, 1963)
Mixohalien	: met een zoutgehalte van $(\pm 40) \pm 30 - \pm 0.5^0$ /oo S (Venice systeem), verdund zeewater (den Hartog, 1970)
Oligohalien	: (mixo-ilogohalien) met een zoutgehalte van $\pm 5 - \pm 0.5^0$ /oo S

Legenda bij de Tabellen

- Tabel I : De stammen en klassen van het dierenrijk met vertegenwoordigers bij het makrozoöbenthos. Achter een aantal groepen is aangegeven, hoeveel soorten hiervan bekend zijn. De verspreiding in zeewater en zoet water is ruwweg aangeduid met +: veel soorten, o: enkele soorten, -: geen soorten.
- Tabel II : Het aandeel in gewichtsprocenten van de kwantitatief dominerende zouten aan de totale saliniteit in zeewater en de gewichtshoeveelheden per kg water (ontleend aan Brujevitch, 1937 resp. Kinne, 1971 p. 888).
- Tabel III : Het zoutgehalte van oceanen en sekundaire zeeën (bewerkt naar Kinne, 1971 p. 688 en aangevuld).
- Tabel IV : Het aantal makrofaunasoorten van de zachte bodem in het Veerse Meer, voor of tijdens de afsluitingswerkzaamheden en na de definitieve afsluiting. De gegevens zijn ontleend aan de tekst (Van Mansfeld, 1978) en de cijfers zijn niet voor alle groepen het totaal, omdat dat niet steeds kon worden nagegaan.
- Tabel V : Het aantal soorten van de bodemmakrofauna in de Grevelingen, vóór en na de afsluiting (ontleend aan Nienhuis, 1978).
- Tabel VI : Het aantal soorten van het makrozoöbenthos in het sublittoraal in het Volkerak-gebied, vóór en na de sluiting van de Volkerak-dam (ontleend aan Wolff & de Wolf, 1976).

Tabel I. De stammen en klassen van het dierenrijk met vertegenwoordigers bij het makrozoöbenthos. Achter een aantal groepen is aangegeven, hoeveel soorten hiervan bekend zijn. De verspreiding in zeewater en zoet water is ruwweg aangeduid met + : veel soorten, 0 : enkele soorten, -: geen soorten.

Fylum (Stam)	Classis (Klasse)	Vertegenwoordigers	
		zeewater	zoetwater
Porifera (Sponzen)		+	0
Cnidaria (Neteldieren)	Hydrozoa (Poliepen)	+	0
	Scyphozoa (Kwallen) 200	+	-
	Anthozoa (Zeeanemonen, koralen)	+	-
Ctenophora (Ribkwallen)		+	-
Platyhelminthes (Platwormen) o.a. Turbellaria 3000		+	0
Aschelminthes (Rondwormen) o.a. Nematoda (Draadwormen)		+	+
Annelida (Gelede wormen)	Polychaeta 5300	+	0
	Oligochaeta 3100	0	+
	Hirudinea (Bloedzuigers)		
	300	-	+
Mollusca (Weekdieren) 120.000 (waarvan 35.000 fossiel)	o.a. Gastropoda (Slakken) 40.000	0	+
	Bivalvia of	+	+
	Lamellibranchiata 20 000		
	Cephalopoda (Inktvissen)	+	-
	Arthropoda (Geleedpotigen) o.a. Crustacea (Krabben en 800.000 Kreeftachtigen)	+	+
	Insecta (Insekten)	-	+
Echinodermata (Stekelhuidgen) o.a. Asteroidea (Zeesterren)	Pycnogonida (Zeespinnen)	+	-
	Ophiuroidea		
	(Slangsterren)	+	-
	Echinoidea	+	-
	(Zeëgels en -appels)		
Ectoprocta (Mosdiertjes) 3500		+	-
Echiuroidea			
Sipunculoidea			
Chordata (Gewervelden) Subfylum Tunicata (Manteldieren)		+	-

Tabel II: Het aandeel in gewichtsprocenten van de kwantitatief dominerende zouten aan de totale saliniteit in zeewater en de gewichtshoeveelheden per kg water (ontleend aan Brujevitch, 1937 resp. Kinne, 1971 p. 888).

Zout	Aandeel in totale saliniteit (= 35 ⁰ /oo S) %	mg-ion kg ⁻¹
Na	30,593	11,31
K	1,106	0,409
Ca	1,197	0,432
Mg	3,725	1,364
Cl	55,292	20,38
Br	0,188	
SO ₄	7,692	2,845
CO ₃	0,207	

Tabel III: Het zoutgehalte van oceanen en sekundaire zeeën (bewerkt naar Kinne, 1971 p. 688 en aangevuld).

Oceanen	Maximum zoutgehalte, ‰	Minimum zoutgehalte, ‰
Atlantische Oceaan	> 37,5‰	< 20‰ Noordpoolzee
Indische Oceaan	> 36,5‰ Arabische Zee	< 34‰ Golf van Bengalen
Stille Zuidzee	> 36,5‰	< 33‰
<u>Sekundaire zeeën</u>		
Middellandse Zee	> 39‰	
Rode Zee	> 41‰ Golf van Suez	
Perzische Golf	> 40‰	
Oostzee	32‰	< 2‰ Botnische Golf
Noordzee	35‰	
Zwarte Zee		10‰
Zuiderzee	30‰	

Tabel IV: Het aandeel makrofaunasoorten van de zachte bodem in het Veerse Meer, voor of tijdens de afsluitingswerkzaamheden en na de definitieve afsluiting. De gegevens zijn ontleend aan de tekst (Van Mansfeld, 1978) en de cijfers zijn niet voor alle groepen het totaal, omdat dat niet steeds kon worden nagegaan

Groep dieren en fylum, waar deze toe behoort	Aantal gevonden soorten	
	vóór afsluiting	na afsluiting
Zeeanemonen (Neteldieren)	4	sporadisch
Bivalvia (Weekdieren)	11	7
Slakken (Weekdieren)	-	3
Polychaeta (Hogere wormen)	33	12
Kreeftachtigen en krabben (Geleedpotigen)	13	4
Stekelhuidigen	4	-
Totaal	68	37

Tabel V: Het aantal soorten van de bodemmakrofauna in de Grevelingen, vóór en na de afsluiting (ontleend aan Nienhuis, 1978)

Groep dieren	Aantal soorten gevonden in	
	1964-1970	1972
Zeeanemonen	6	-
Bivalvia	19	18
Slakken	20	16
Borstelwormen	ongev. 60	30-40
Krabben en kreeften	10	5- 6
Stekelhuidigen	6	5
Totaal	ongev. 121	77-89

Tabel VI: Het aantal soorten van het makrozoöbenthos in het sublittoraal in het Volkerak-gebied, vóór en na de sluiting van de Volkerak-dam (ontleend aan Wolff & de Wolf, 1976).

Groep dieren	Aantal soorten gevonden in	
	1968-1969	1972
Zeeanemonen	-	-
Bivalvia	1	5
Slakken	-	1
Borstelwormen	tenminste 7	12
Krabben en kreeften	4	3
Stekelhuidigen	-	1
Totaal	tenminste 12	22

Legenda bij de Figuren

Fig. 1 : De wateren in Europa en Noord-Amerika, vanwaar gegevens genoemd worden.

a: 1 Finse Golf, 2 Botnische Golf, 3 Centrale Oostzee, 4 Golf van Gdansk (lagune van de Weichsel), 5 Sont, 6 Bocht van Kiel, 7 Grote en Kleine Belt, 8 Randersfjord, 9 Kattegat, 10 Kungsbackafjord, 11 Gothenburg estuarium, 12 Byfjord, 13 Saltkällefjord, 14 Skagerrak, 15 Trondheimsfjord en Borgenfjord, 16 Noordzee, 17 Sylt, 18 IJsselmeer, 19 Delta-estuaria van de rivieren de Rijn, de Maas en de Schelde, 20 Kleine Zeeuwse binnenwateren, 21 Medway estuarium, 22 Bristol Channel, 23 Severn estuarium, 24 Milford Haven, 25 Loch Etive en Loch Creran.

b: 26 Buzzards Bay, 27 Long Island Sound, 28 Raritan Bay, 29 Delaware Bay, 30 Puget Sound en Port Madison, 31 Hood Canal, 32 Chesapeake Bay, 33 Newport Rivier estuarium 34 Doboy Sound, 35 Apalachicola Bay, 36 Panama City Beach, 37 Galveston Bay, 38 Neches Rivier estuarium, 39 Salt Creek.

Fig. 2 : Plattegrond en diepteprofiel van het Oostzeegebied vanaf de Noordzee tot de Finse en Botnische Golf (ontleend aan Zenkevitch, 1963).

a: Plattegrond van het Oostzeegebied. In verschillende streken is aangegeven het zoutgehalte van het oppervlaktewater in februari en het totale aantal makrofaunasoorten (niet alleen het zoöbenthos).

b: Diepteprofiel van het traject tussen het Skagerrak en de Centrale Oostzee met de verandering van het zoutgehalte naar de diepte in augustus (Remane en Wattenberg) (geciteerd door Zenkevitch, 1963).

Fig. 3 : Schematische afbeelding van het verloop van het aantal soorten met het zoutgehalte. Op de verticale as is het aantal soorten in niet nader omschreven eenheden uitgezet. Het aandeel van verschillende groepen diersoorten is aangegeven: limnische (zoetwater) soorten schuin gestreept, brakwatersoorten vertikaal gestreept, mariene (zoutwater) soorten niet gestreept, holoeurialiëne soorten zwart.

Fig. 4 : Het aantal soorten makrozoöbenthos van zeven soortenrijke groepen (Echinodermata, Cnidaria en Ctenophora, Ectoprocta, Mollusca, Annelida, Crustacea) in verschillende delen van het Oostzeegebied, vergeleken met het gemiddelde zoutgehalte per gebied (gegevens ontleend aan Tabel 126 van Zenkevitch, 1963).

Fig. 5 : De numerieke relatie tussen het zoutgehalte en het aantal soorten ongewervelde dieren. Voor elke saliniteit is het relatieve aantal soorten aangegeven door de verticale hoogte van de kromme. De zoetwater-soorten zijn schuin gearceerd, de brakwatersoorten zwart, de mariene soorten licht gestippeld, de hypersaliene soorten schuin gearceerd en de "brine" soorten donker gestippeld. Ruwe schatting, gebaseerd op gegevens van Remane (1934), Hedgpeth (1959) en Kinne (ontleend aan Kinne, 1971).

Fig. 6 : Plattegrond van het Zuiderzeegebied met de isohalienen.

- a : Plattegrond van de Zuiderzee met isohalienen van het totale zoutgehalte, gemeten op 7 juli 1905 en uitgedrukt in ‰ S. Gepubliceerd in de Nieuwe Rotterdamsche Courant van 14 juli 1905. Ontleend aan Redeke, 1922.
- b : Plattegrond van het IJsselmeer met isohalienen, gemeten op 25-27 oktober 1948 en uitgedrukt in ‰ Cl⁻. Gepubliceerd in het Driemaandelijks Bericht betreffende de Zuiderzee-werken XXIX 3/4, 1948. Ontleend aan Havinga, 1954.

Fig. 7 : Ontwikkelingen na de afsluiting van de Zuiderzee.

- a : Het verloop van het maandgemiddelde van het chloridegehalte in het IJsselmeer vanaf het moment van afsluiting in 1932 tot en met 1949. Gegevens ontleend aan Havinga, 1954.
- b : De verandering van het aantal soorten Weekdieren in de jaren 1931 tot en met 1940. Brakwatermollusken helder, zoetwatermollusken schuin gearceerd. Gegevens ontleend aan Van Benthem Jutting (1954).

- c : De verandering van het aantal soorten Polychaeta (helder) en Oligochaeta (schuin gearceerd) in een aantal jaren van de periode 1922 tot 1948. Gegevens ontleend aan De Vos, 1954.

Fig. 8 : Het aantal makrozoöbenthos soorten van zeven diergroepen (Stekelhuidigen, Mosdiertjes, Weekdieren, Hogere wormen, Krabben en Kreeftachtigen, Neteldieren en Ribkwallen), dat voorkwam in het gebied van de Zuiderzee en/of het IJsselmeer tot 1954 bij een veranderend zoutgehalte. Als de benedengrens van het verspreidingsgebied is het laagste chloridegehalte genomen, waarbij een soort nog levend werd aangetroffen. Het aantal soorten is berekend bij intervallen van het chloridegehalte van $0.5^{\circ}/\text{oo Cl}^{-}$.

Fig. 9 : Plattegrond van de Delta van de rivieren de Rijn, de Maas en de Schelde.

- a : Plattegrond van de open estuaria met isohaliënen bij hoog tij en gemiddelde rivierafvoer, gemeten in het bodemwater en uitgedrukt in $^{\circ}/\text{oo Cl}^{-}$ (Ontleend aan Wolff, 1973).
- b : Plattegrond van de open estuaria met isohaliënen bij laag tij en gemiddelde rivierafvoer, gemeten in het bodemwater en uitgedrukt in $^{\circ}/\text{oo Cl}^{-}$ (ontleend aan Wolff, 1973).
- c : Plattegrond van het Deltagebied met geheel en gedeeltelijk afgesloten estuaria, zoals deze in 1978 ten dele waren gerealiseerd en ten dele voor de toekomst zijn voorzien (ontleend aan "De nieuwe Delta: Milieu en Inrichting").

Fig. 10 : Het aantal makrozoöbenthos-soorten van zeven diergroepen (Stekelhuidigen, Mosdiertjes, Weekdieren, Hogere wormen, Geleedpotigen, Neteldieren en Ribkwallen), dat voorkwam in de open estuaria van het Deltagebied bij een veranderend zoutgehalte. De beneden- of bovengrens van het verspreidingsgebied der soorten is uitgedrukt als de isohaliënen bij hoog tij en gemiddelde rivierafvoer. Het aantal soorten is berekend bij intervallen van het chloridegehalte van $0.5^{\circ}/\text{oo Cl}^{-}$.

Fig. 11 : Plattegrond van een aantal kleine Zeeuwse binnenwateren, voornamelijk kreken, welen en inlagen (Ontleend aan Van den Boogert, 1979).

Fig. 12 : Het aantal makrofaunasoorten in kleine Zeeuwse binnenwateren, voornamelijk kreken, welen en inlagen, bij het mediaan chloridegehalte van de binnenwateren (Gegevens ontleend aan Heerebout, 1970).

Fig. 13 : Het aantal makrofaunasoorten in kleine Zeeuwse binnenwateren, voornamelijk sloten en watergangen, bij het mediaan chloridegehalte van de binnenwateren (ontleend aan Weeber, 1979).

Fig. 14 : Een numeriek verband tussen het zoutgehalte en het aantal soorten van het makrozoöbenthos van 9 fyla afzonderlijk. Voor de gebieden:

- x Oostzeegebied. Gegeven is het gemiddeld zoutgehalte van een lokatie
- + Deltagebied. In het algemeen in de grens van een verspreidingsgebied van een soort aangegeven als de isohalien bij hoog tij en gemiddelde rivierafvoer.
- Zuiderzee en IJsselmeer. Als grens van het verspreidingsgebied van een soort is het laagste zoutgehalte genomen, waarbij deze soort nog levend werd aangetroffen.
- o Delaware Bay. De grens van het verspreidingsgebied is aangegeven als het maximale zoutgehalte van een lokatie.
- Medway estuarium. Alleen abundant soorten zijn beschreven.
- ▲ Randersfjord

a: Holtedieren (Cnidaria en Ctenophora)

b: Stekelhuidigen

c: Mosdiertjes (Ectoprocta). De ononderbroken lijn geeft het verloop van het aantal soorten ter wereld aan (uitgedrukt in relatieve eenheden), de onderbroken lijn het verloop van het aantal soorten in het Oostzeegebied - gegevens bewerkt naar Winston (1977) en Gautier (1962). In absolute waarden zijn de aantallen soorten van de verschillende gebieden in deze figuur dus niet vergelijkbaar.

d: Weekdieren

e: Hogere wormen

f: Geleedpotigen (Crustacea en Pantopoda). Voor het Oostzeegebied zijn de Malacostraca (x) en overige Crustacea (v) afzonderlijk weergegeven.

g: Turbellaria

Fig. 15 : Het aantal makrozoöbenthos-soorten van zeven diergroepen in het gebied van de Zuiderzee en het IJsselmeer ($\square$), in het Deltagebied (+) en in kleine Zeeuwse binnenwateren (met behulp van de gegevens van Heerebout, 1970) (o) bij een veranderend zoutgehalte, uitgezet op halflogaritmische schaal. De bewerking van de gegevens is gebeurd, zoals aangegeven bij de figuren 8, 10 en 12. De kromme van Remane (1934) (Fig. 3) is getekend tot een chloridegehalte van 3⁰/oo Cl⁻, omdat deze in de oorspronkelijk figuur saliniteitswaarden zijn aangegeven, die bij een waarde van minder dan 5⁰/oo S niet kunnen worden omgerekend in chloridegehalten; het aantal soorten hierbij is niet in absolute zin gegeven.

Fig. 16 : Het aantal makrozoöbenthos-soorten, zoals verwerkt op de wijze van Fig. 15 uitgesplitst naar de groep van overwegend mariene soorten (Fig. 16a) (Stekelhuidigen, Mosdiertjes, Neteldieren en Ribkwallen) en naar de groep van de andere soorten (Weekdieren, Hogere wormen en Geleedpotigen) (Fig. 16b).

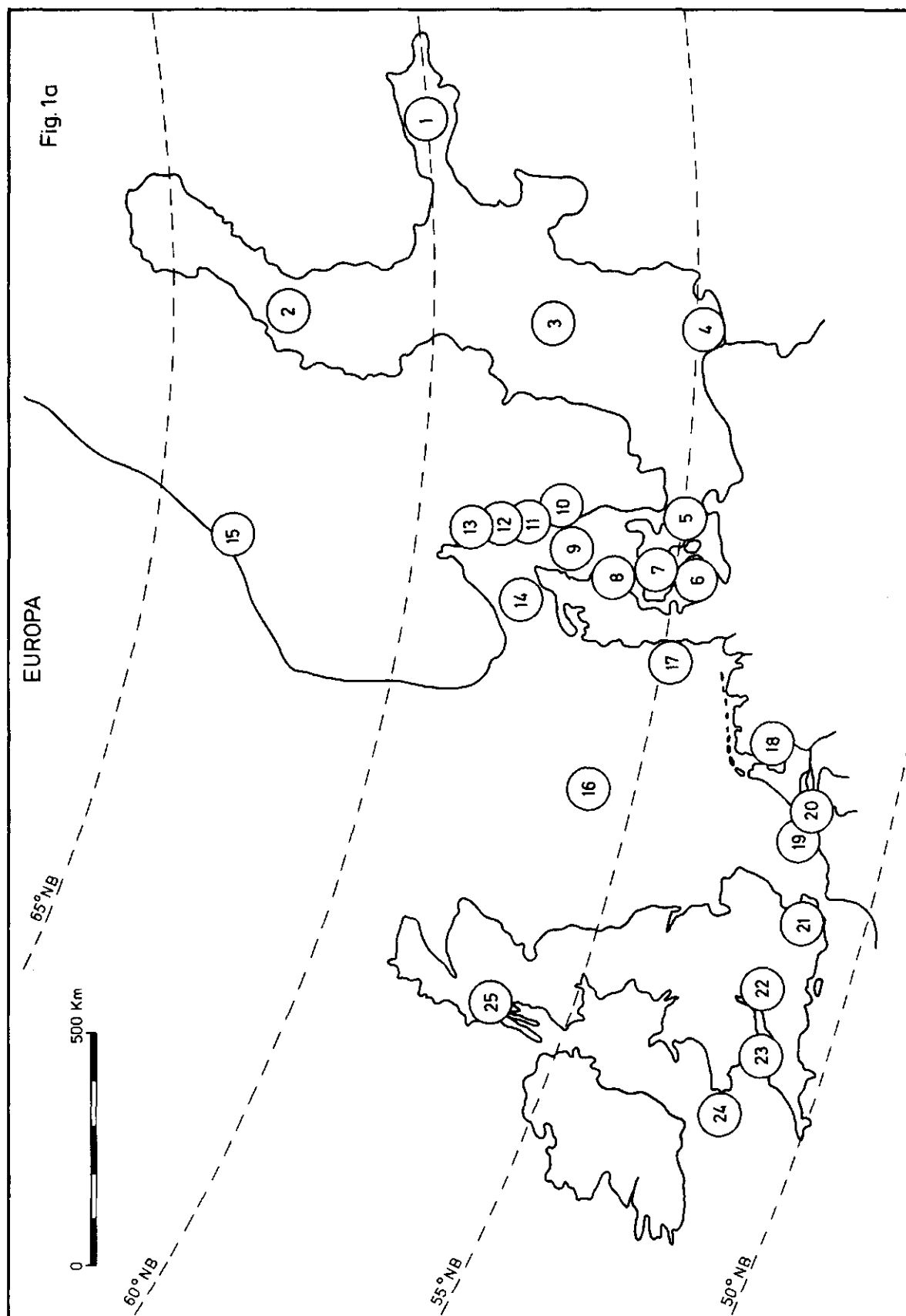
Fig. 17 : De krommen van Fig. 5 binnen de saliniteitsrange van 0 tot 35⁰/oo S, uitgezet op dubbel-logaritmische schaalverdeling. Aangegeven zijn de mariene soorten ($\square$), zoetwatersoorten (x), brakwatersoorten (●) en het totaal aantal soorten (o).

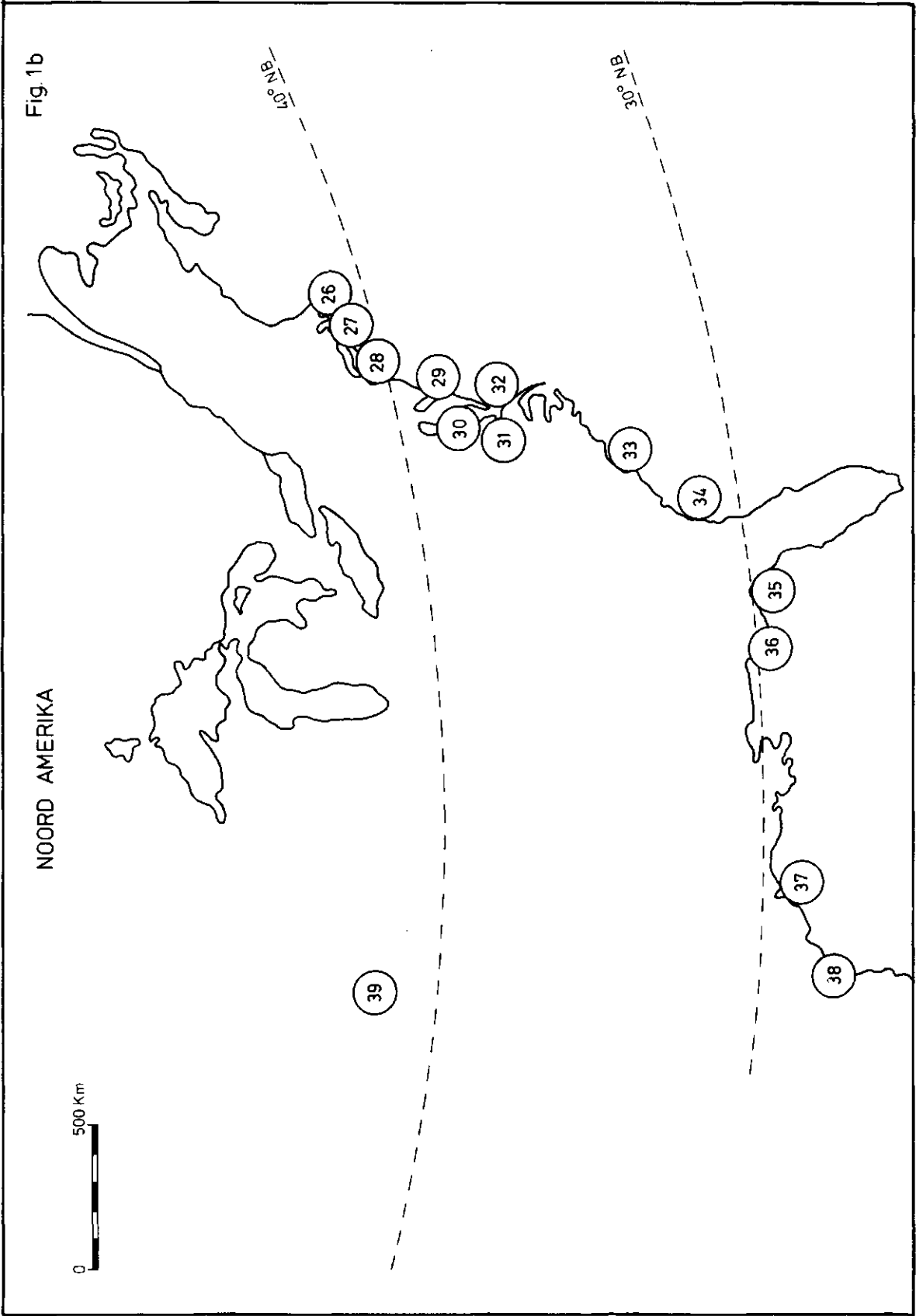
Fig. 18 : Het voorkomen van ruim 50 makrozoöbenthos-soorten, die zowel in het Oostzeegebied, als in het Deltagebied en/of de Zuiderzee en het IJsselmeer leven (of leefden) bij een veranderend zoutgehalte.

- a : De bewerking van de gegevens is gebeurd, zoals aangegeven bij Fig. 8 voor de Zuiderzee en het IJsselmeer (□) en zoals bij Fig. 10 voor het Deltagebied (+).
- b : De bewerking van de gegevens is voor de Zuiderzee en het IJsselmeer gebeurd, zoals aangegeven bij Fig. 8 (□). Voor het Oostzeegebied zijn de chloridegehalten van de grenzen van het verspreidingsgebied van deze soorten in de literatuur afzonderlijk aangetroffen (x).
- c : Het verloop van het aantal soorten bij een veranderend zoutgehalte (zoals aangegeven in de figuren 18a en 18b) is per gebied uitgedrukt als een percentage van het toale aantal soorten. De Zuiderzee en het IJsselmeer —————, het Oostzeegebied:, het Deltagebied - - - - -.

Fig. 19 : Het aantal makrozoöbenthos-soorten van hard (o) en van zacht (●) substraat van zeven diergroepen in het Deltagebied bij een veranderend zoutgehalte. De bewerking van de gegevens is gebeurd, zoals aangegeven bij Fig. 10. In twijfelgevallen is een soort gerekend als voorkomend bij zowel hard, als zacht substraat; dit leidt in het gebied met lage chloridegehalten tot een iets andere vorm van de kromme, dan in Fig. 10.

Fig. 20 : Het aantal makrozoöbenthos-soorten op oesterbanken in Delaware Bay (o) en langs het getijde-trajekt van de Neches Rivier (o), uitgezet tegen het maximale zoutgehalte per lokatie (Fig. 20a) en tegen het maximale zuurstofgehalte per lokatie (Fig. 20b). Gegevens ontleend aan Maurer & Watling (1973) en Harrel et al., 1976).





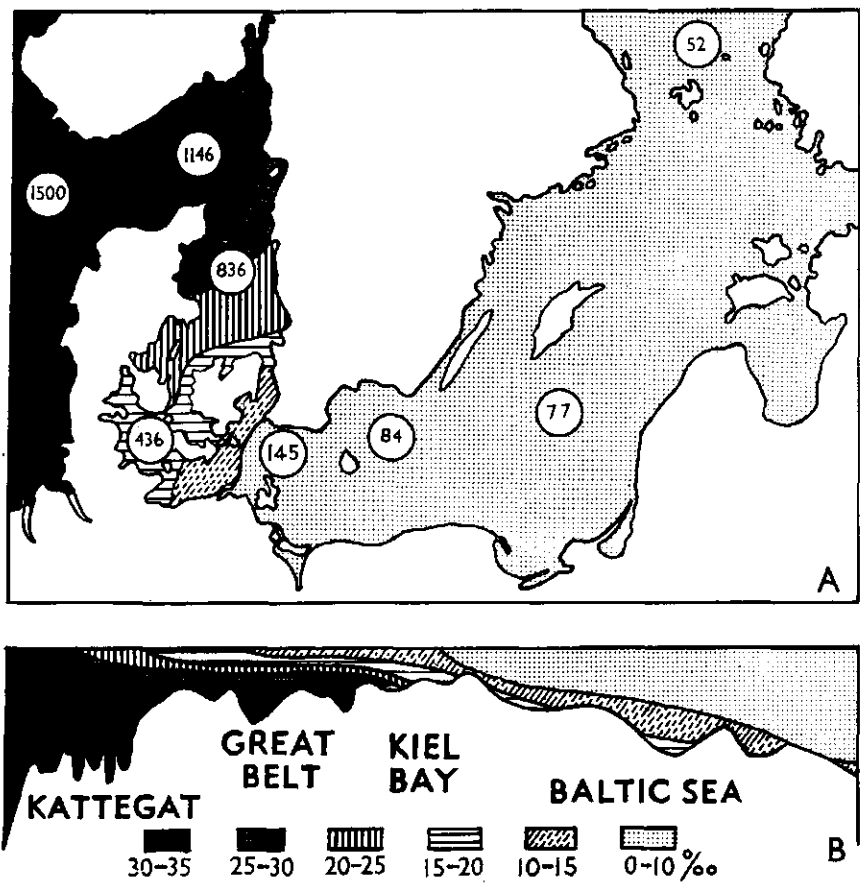


Fig.2

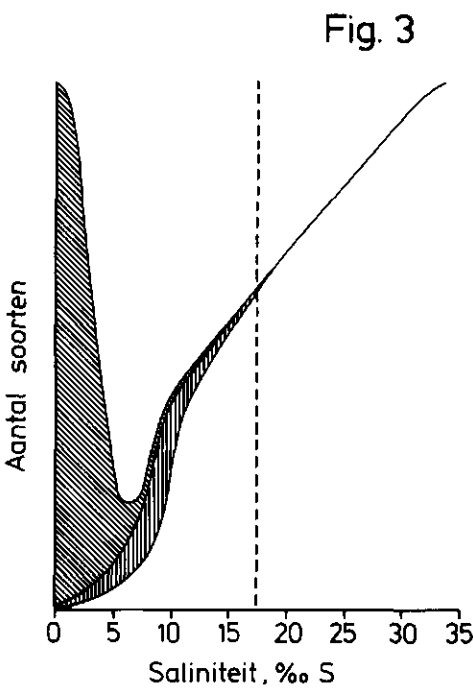


Fig. 3

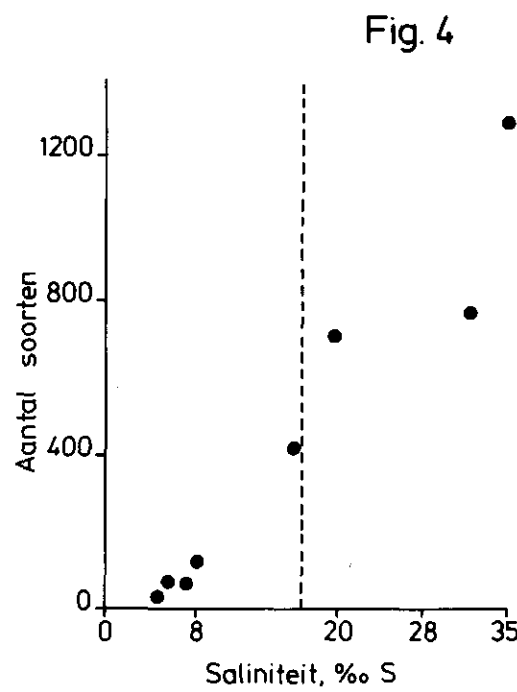
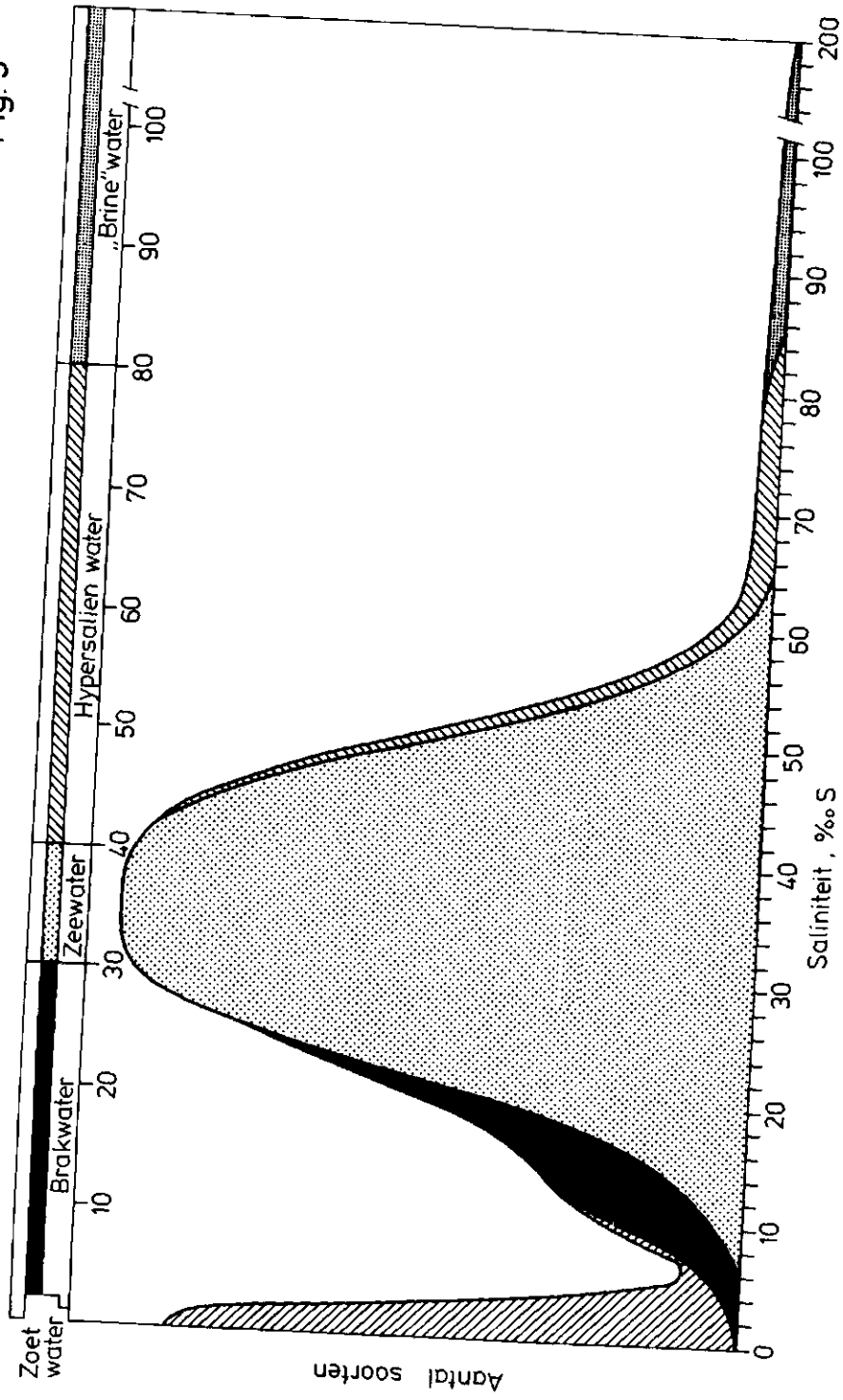


Fig. 4

Fig. 5



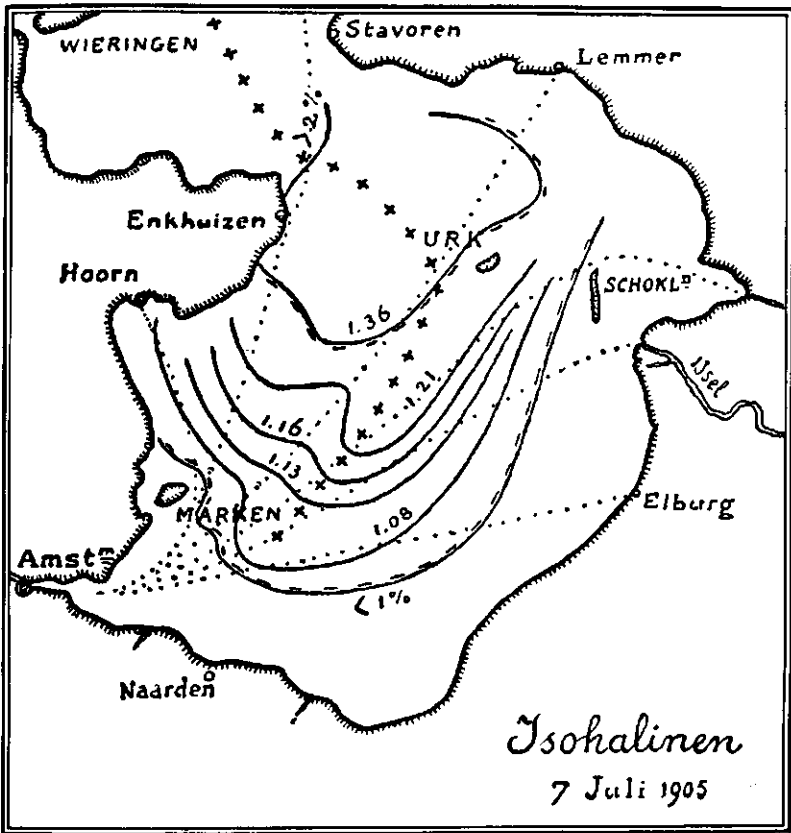


Fig. 6a

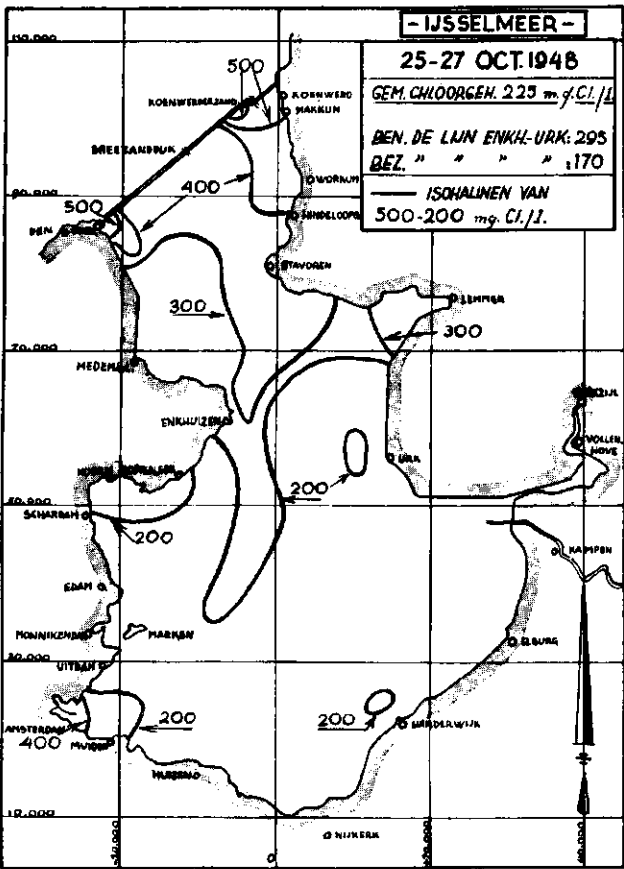
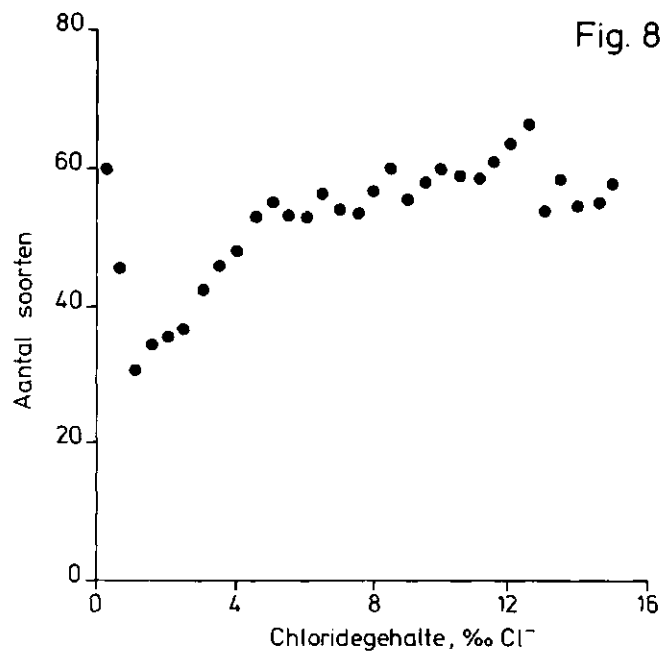
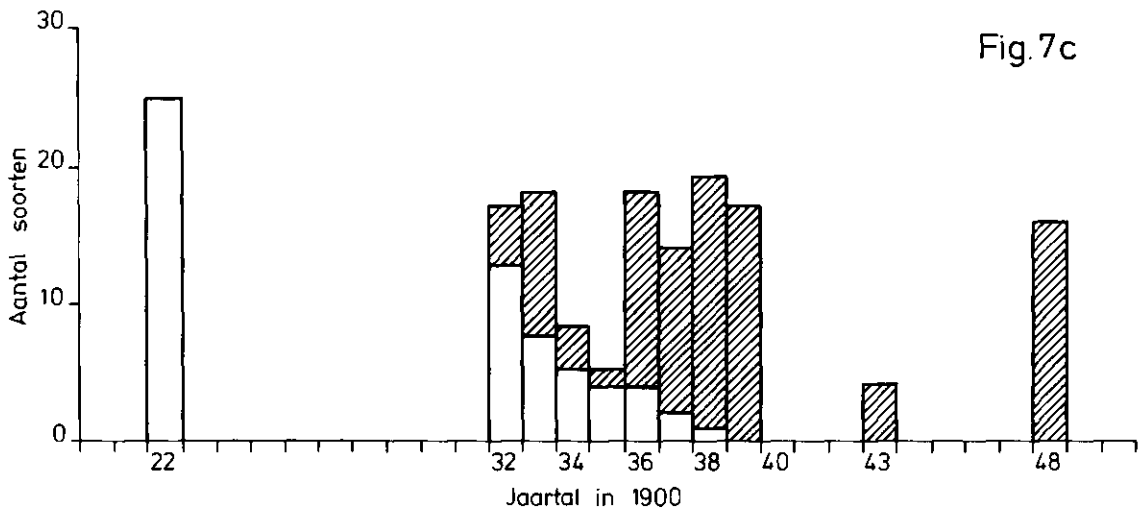
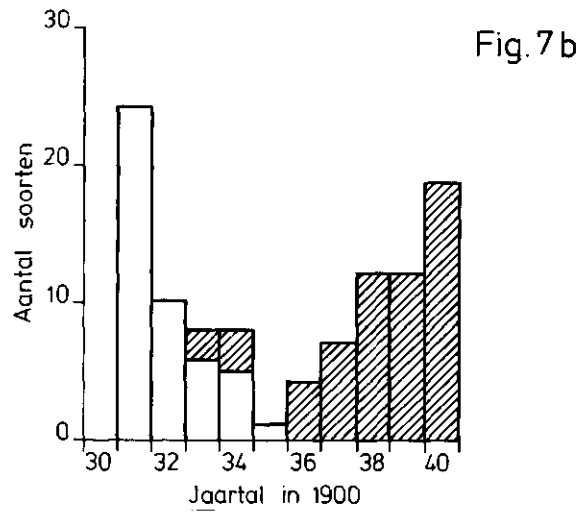
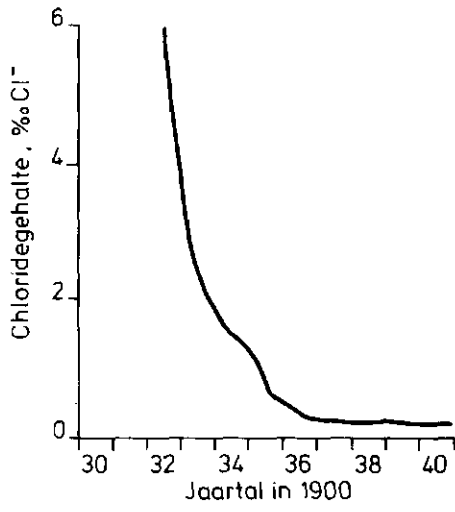
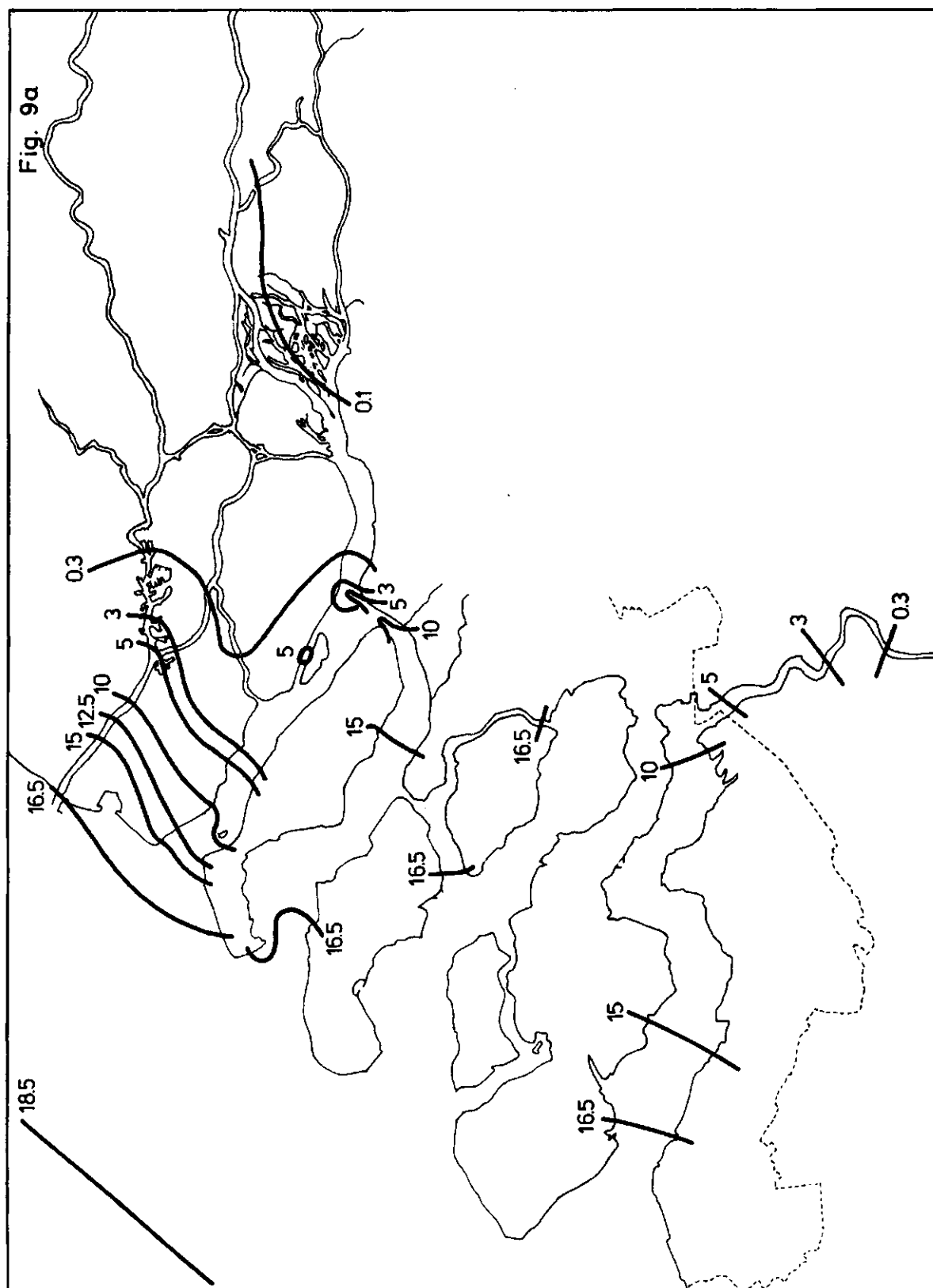
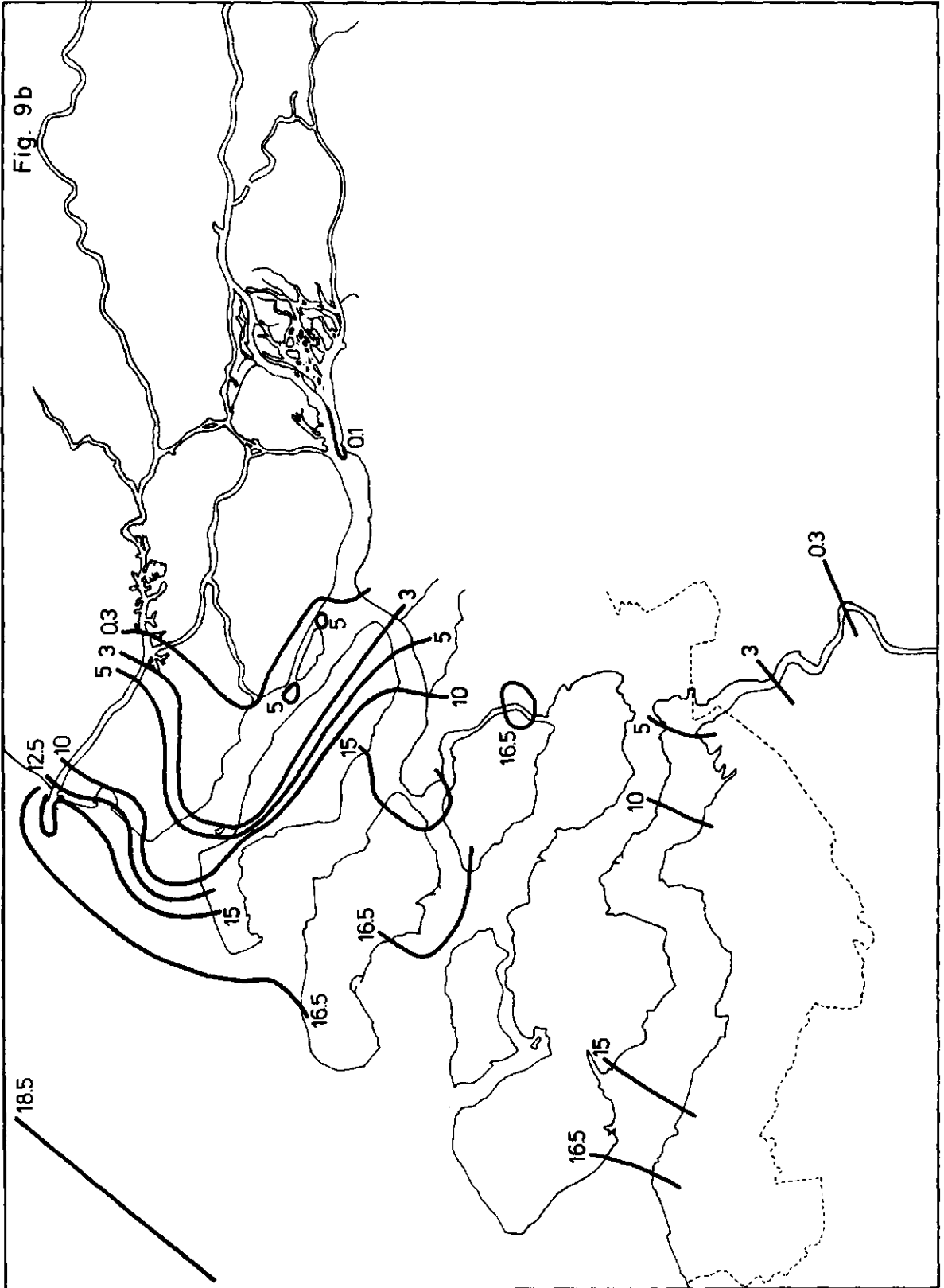
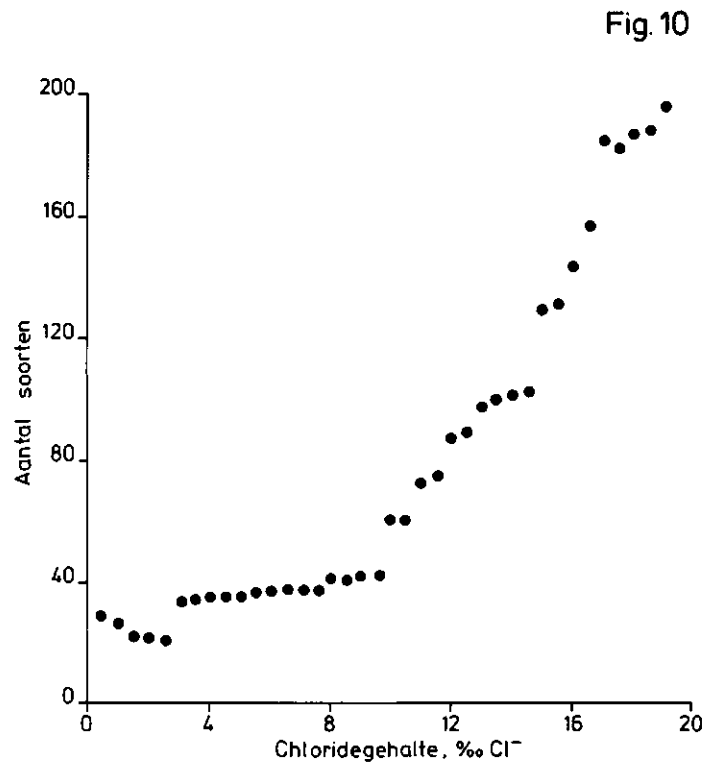
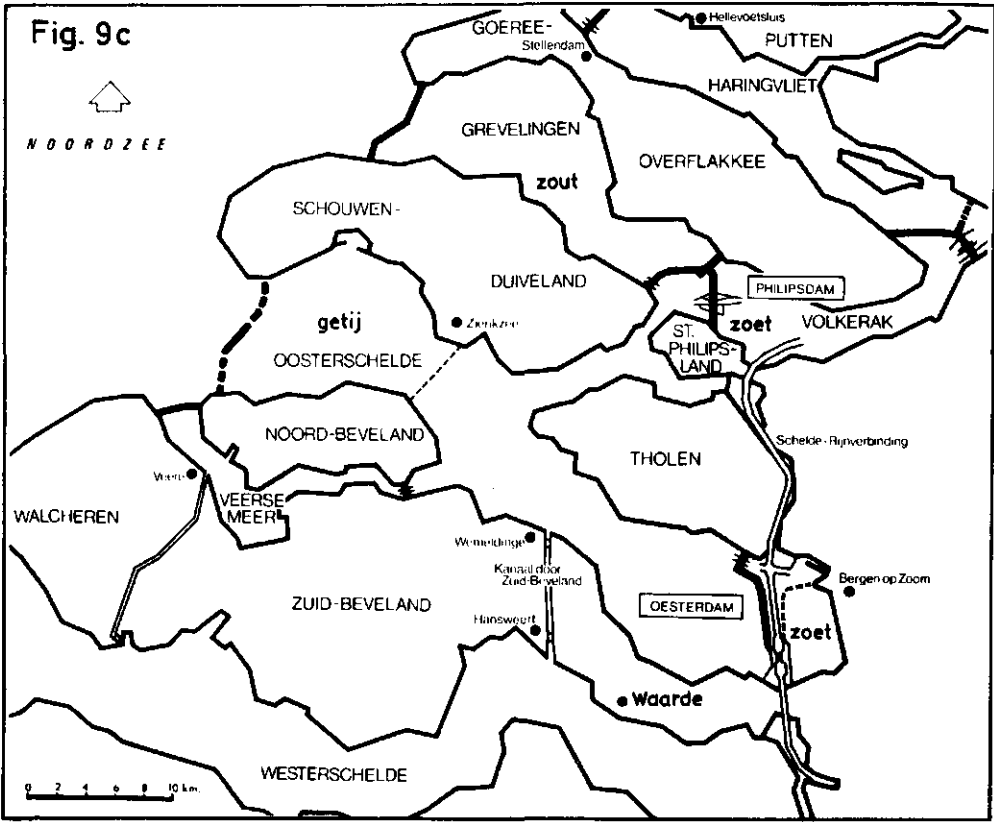


Fig. 6b









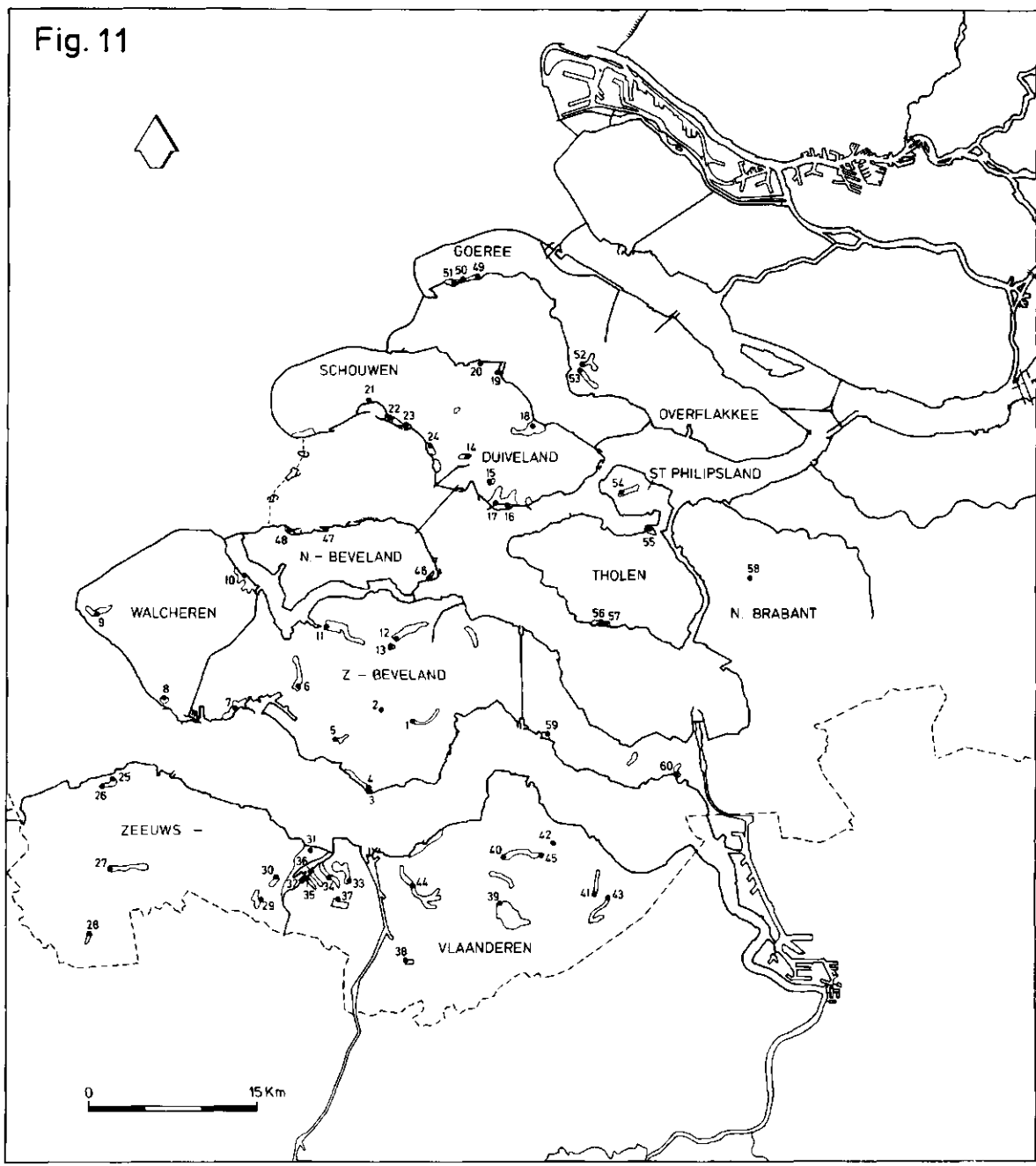


Fig. 12

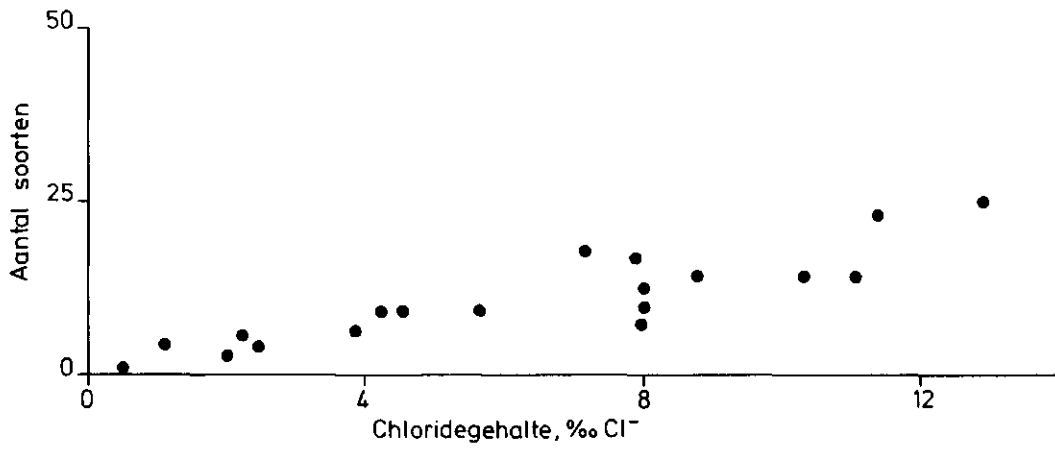


Fig. 13

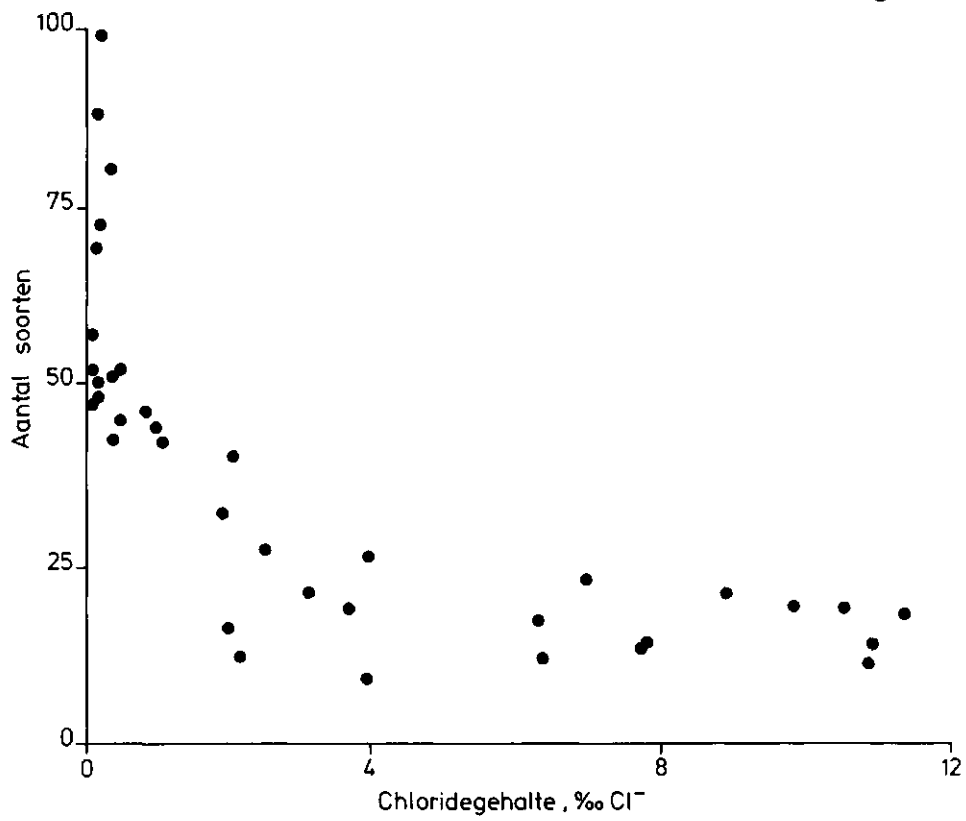


Fig. 14 A

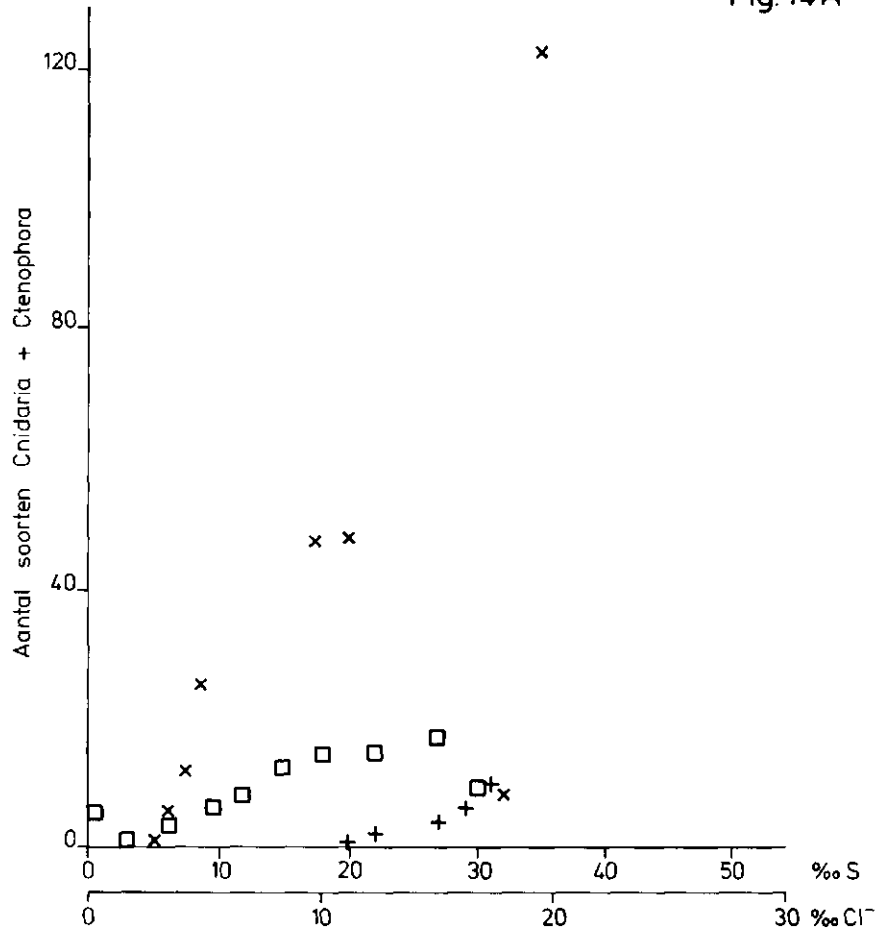
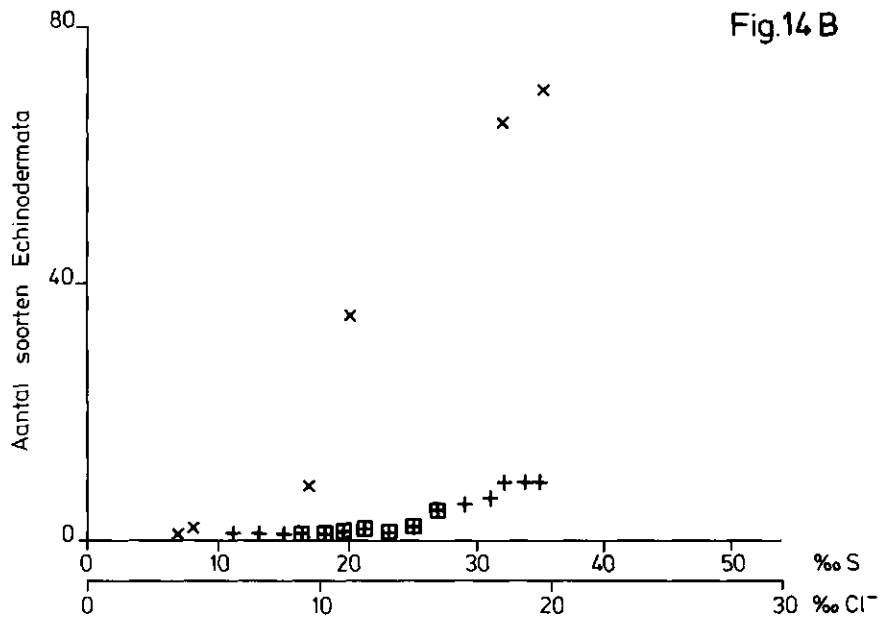
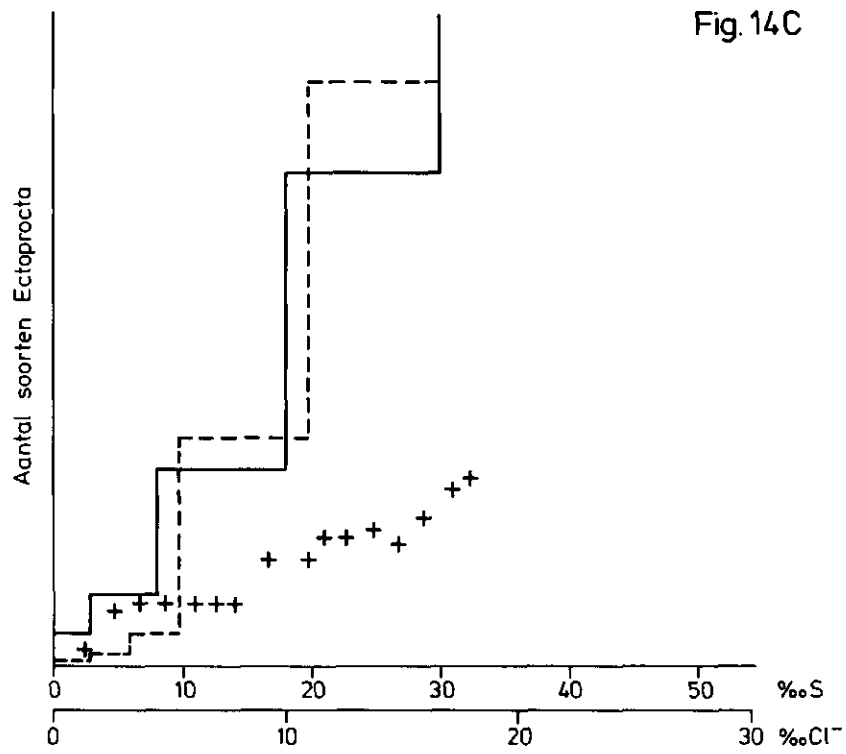


Fig. 14 B





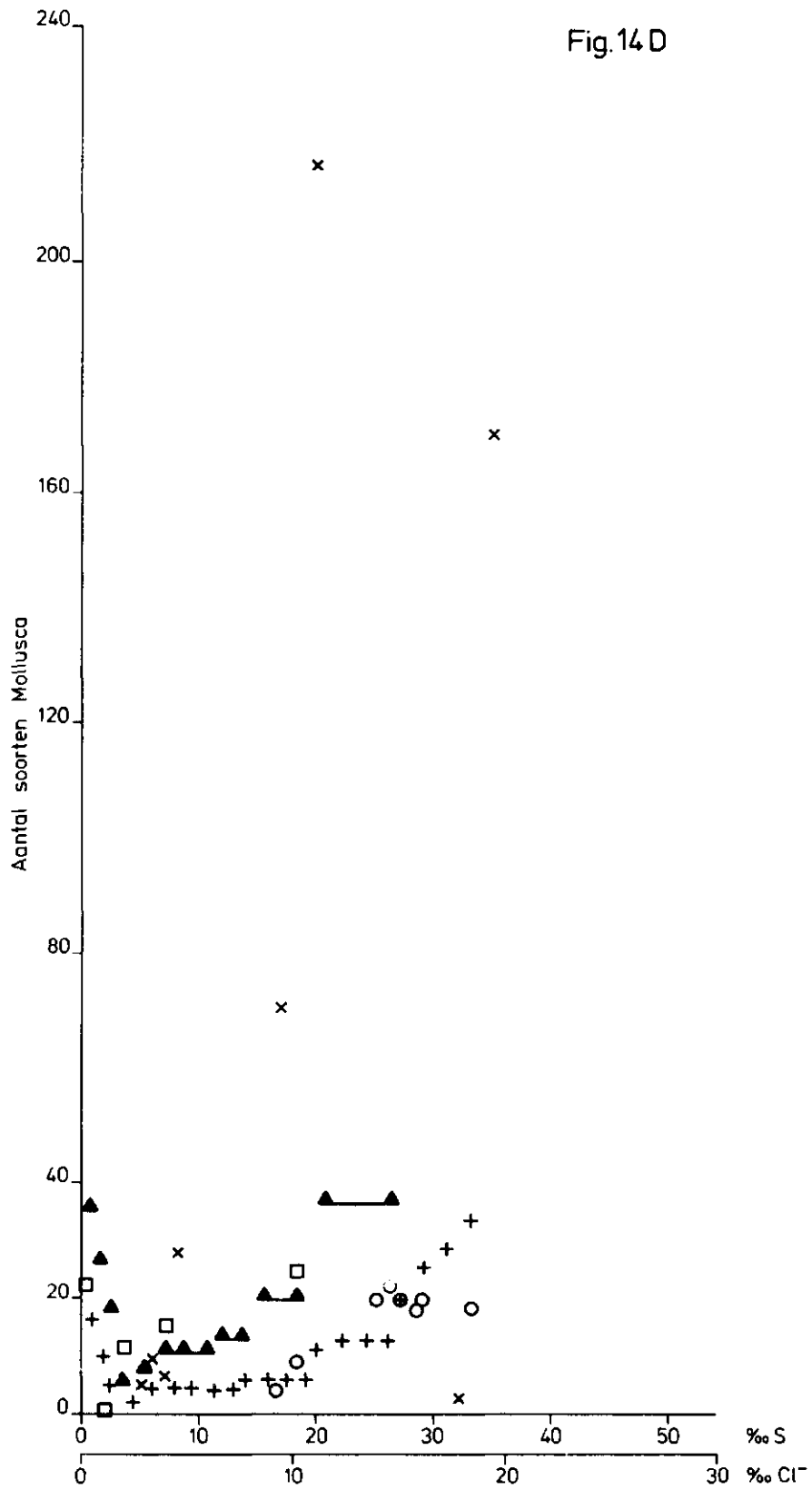


Fig. 14 E

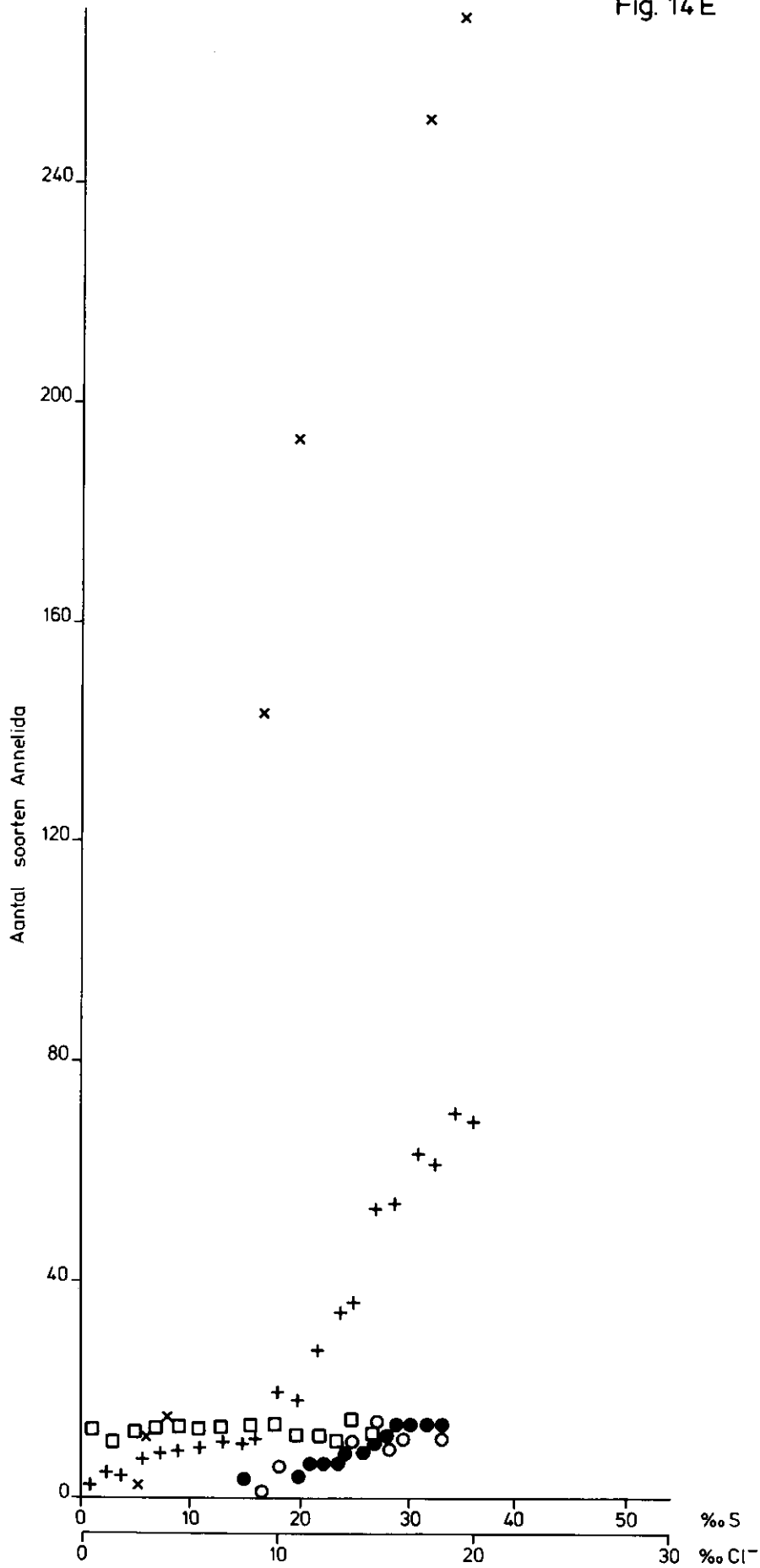
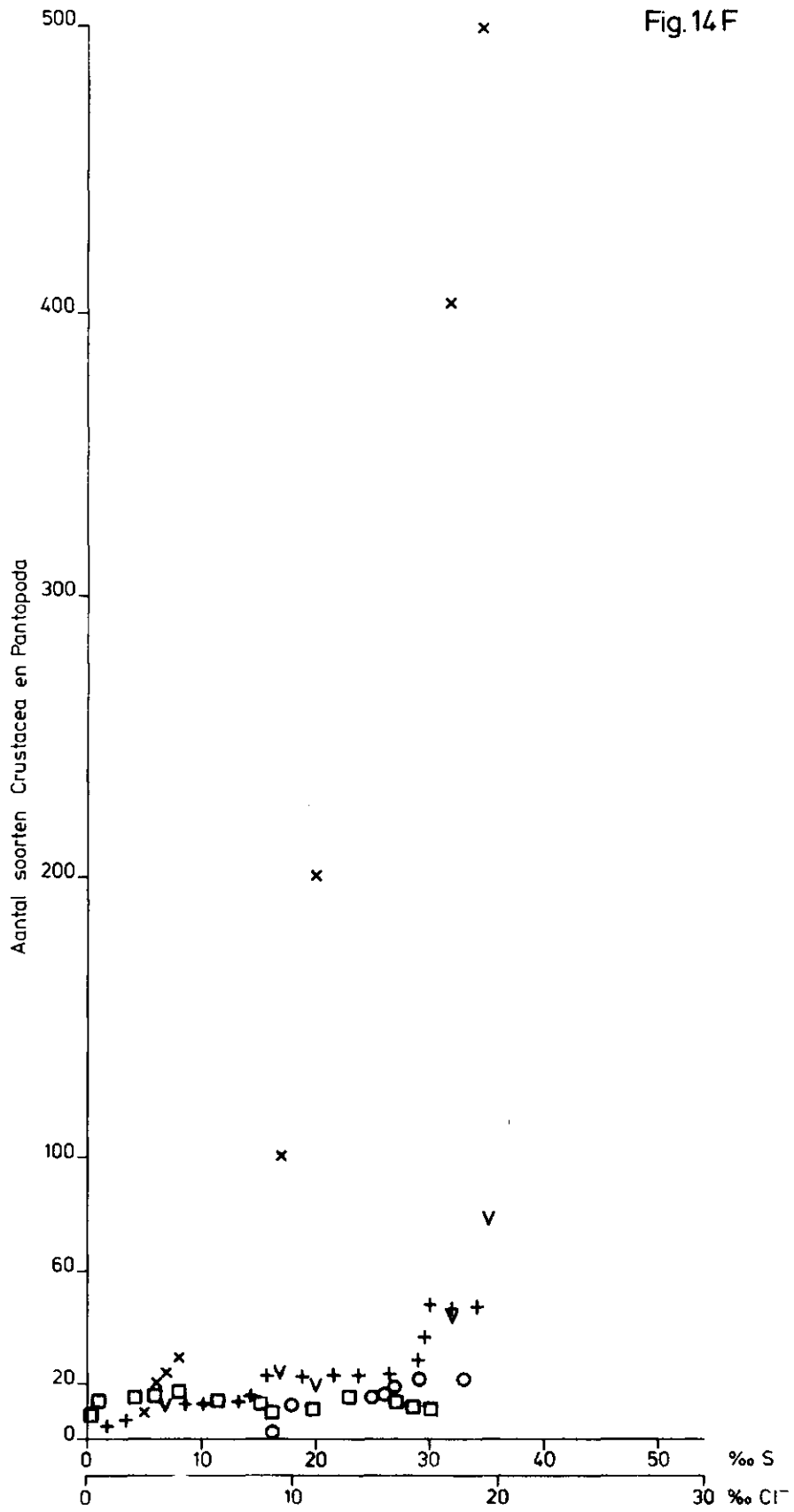


Fig. 14 F



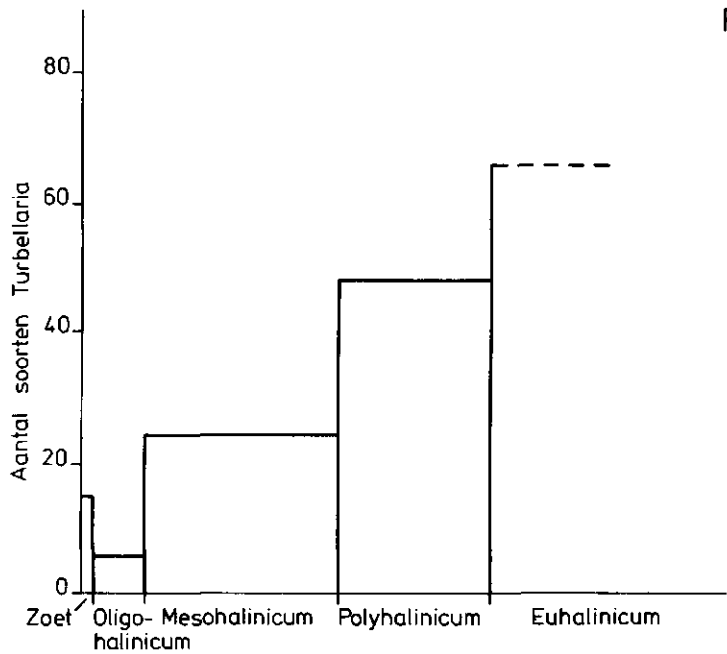


Fig.14 G

Fig.15

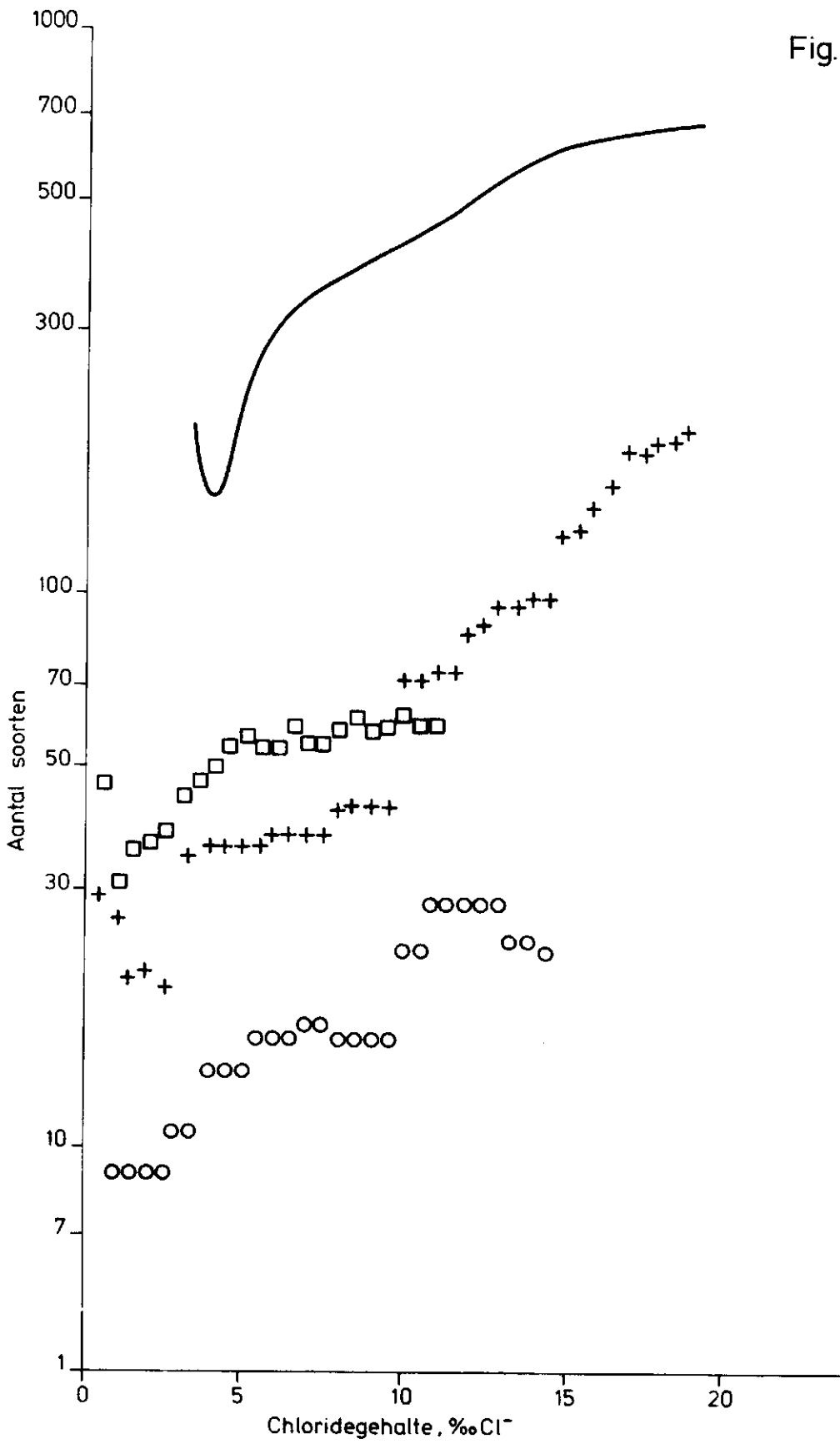


Fig. 16 B

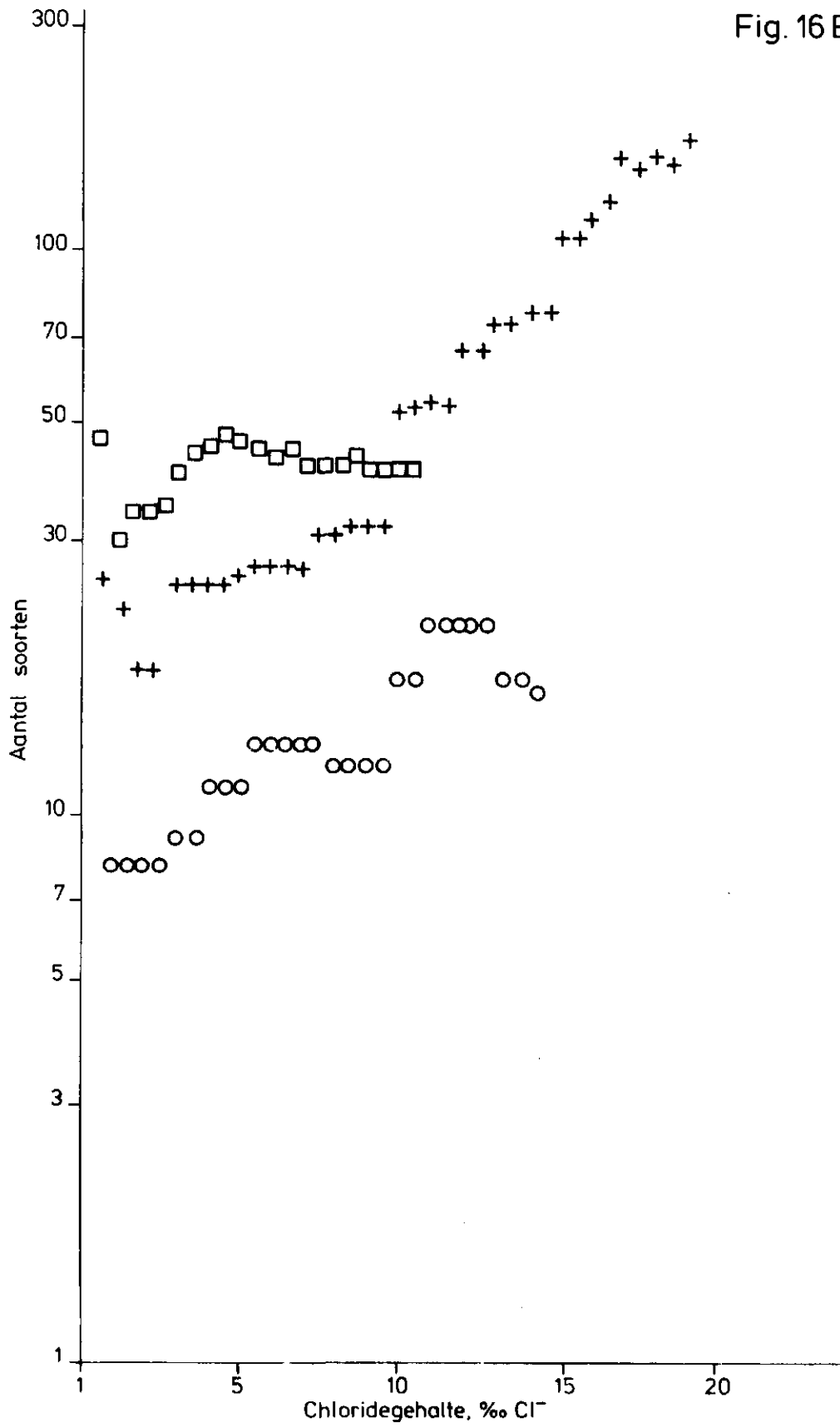


Fig. 17

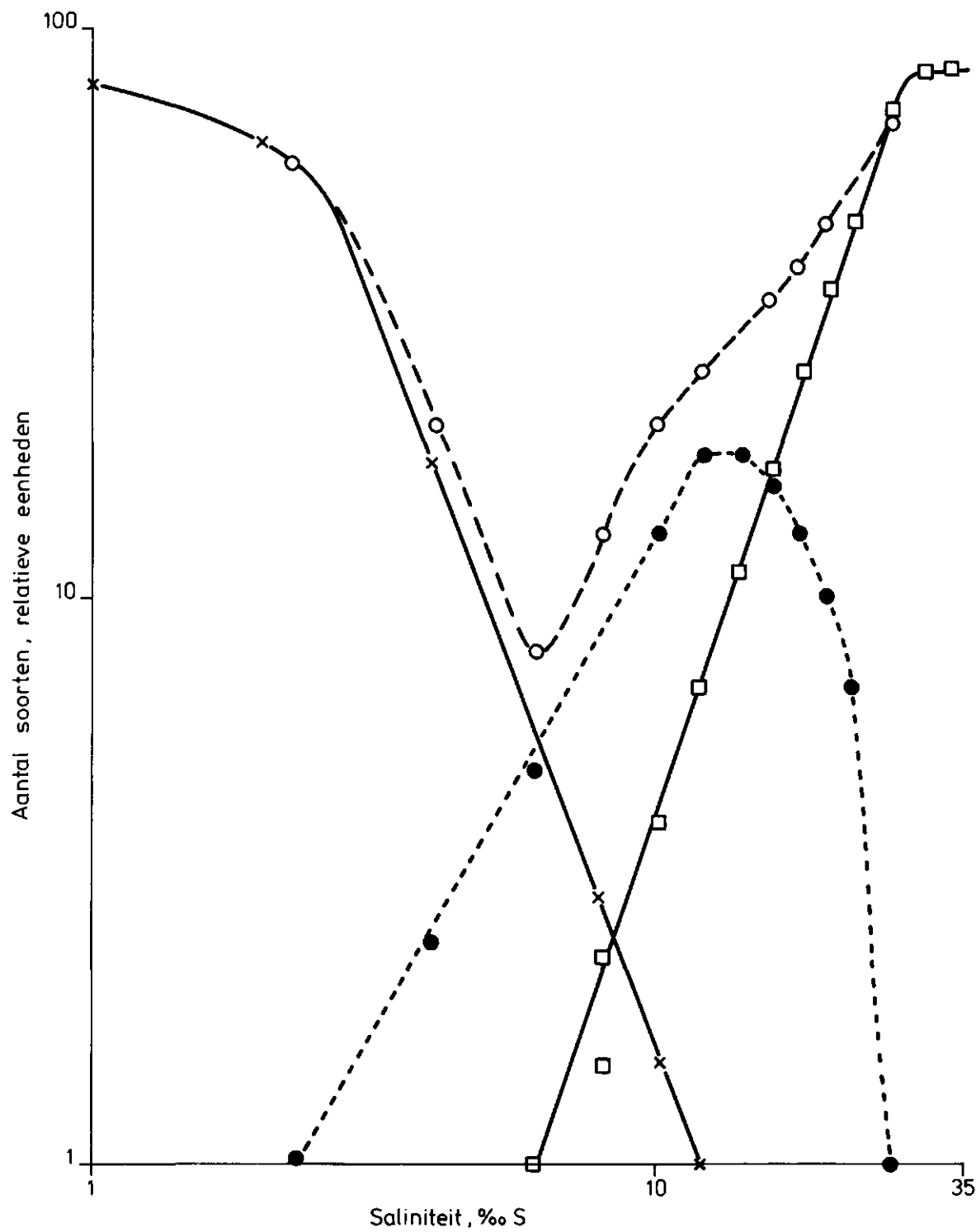


Fig.18A

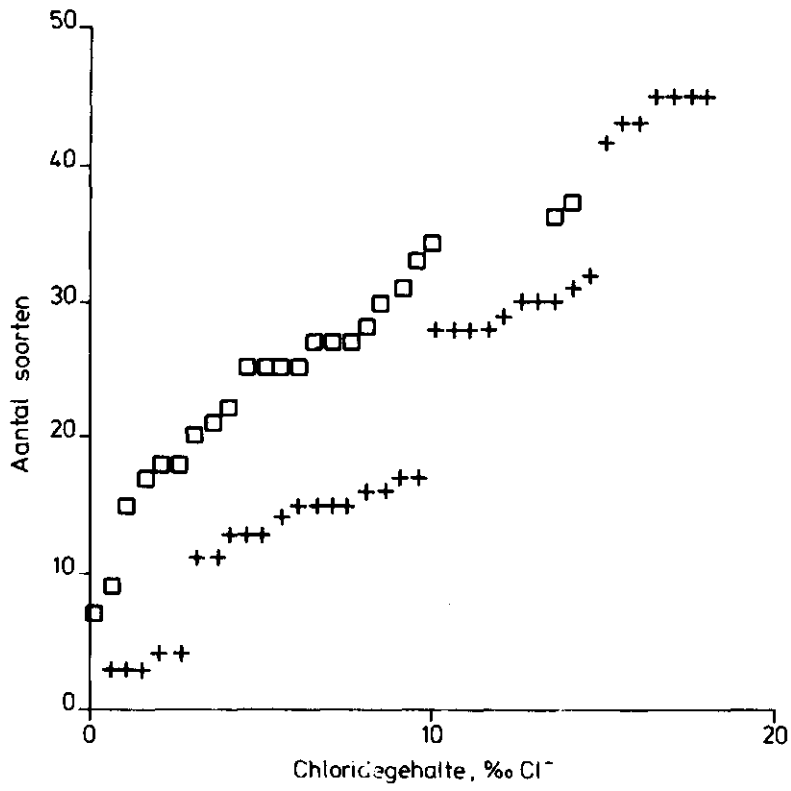
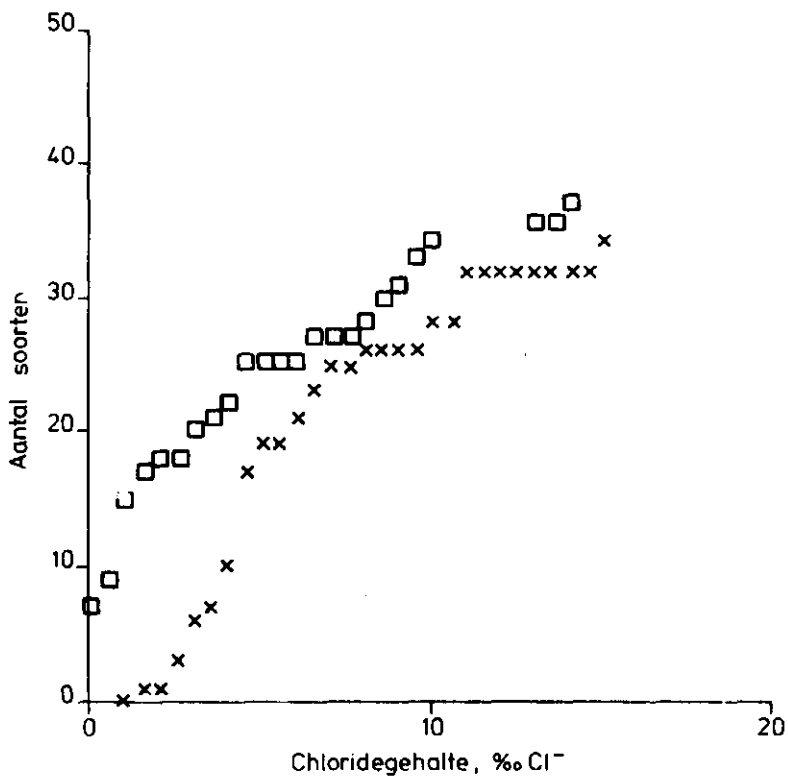
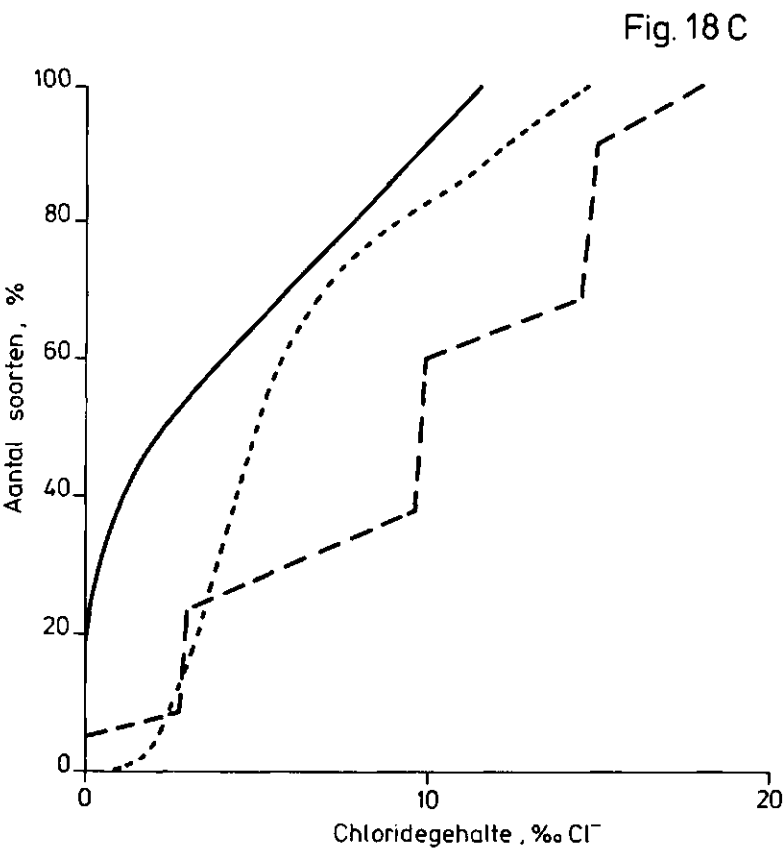


Fig.18 B





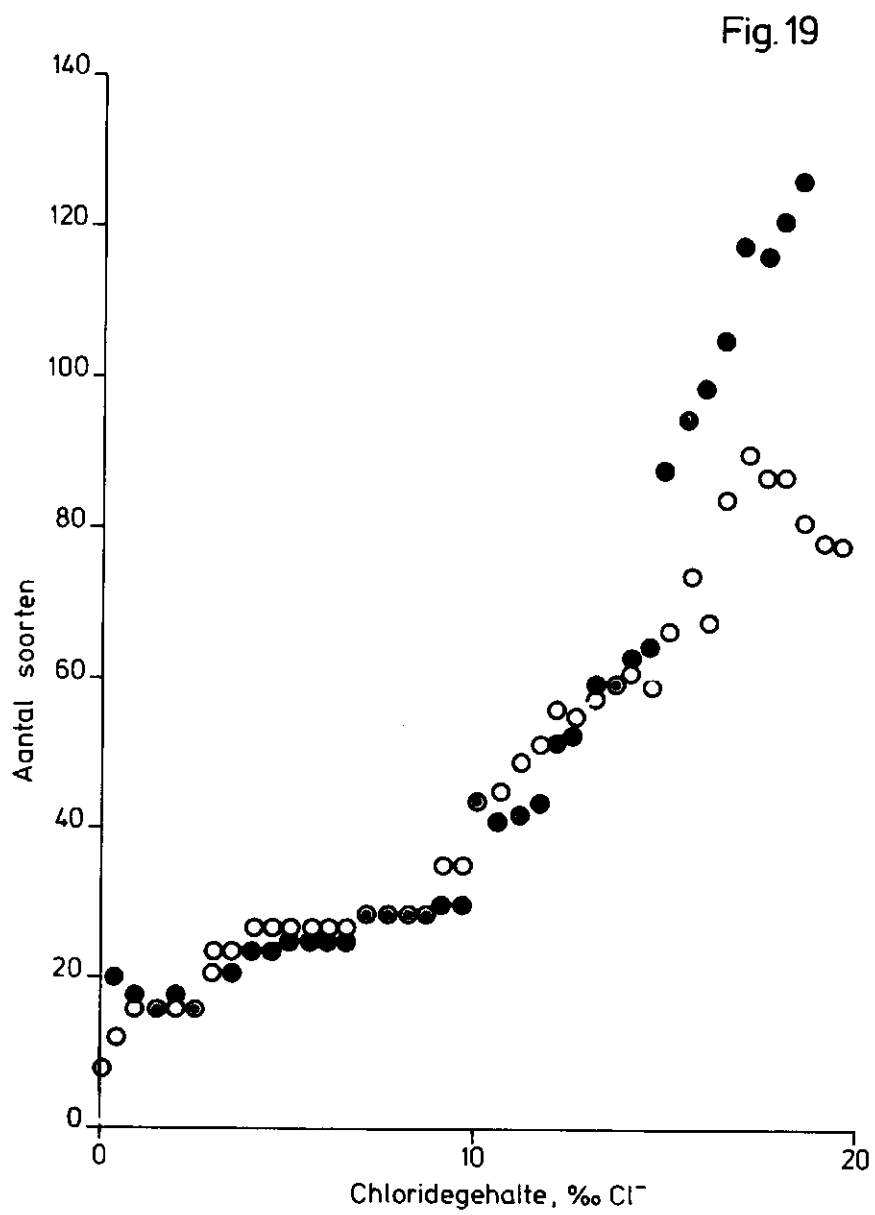


Fig. 20A

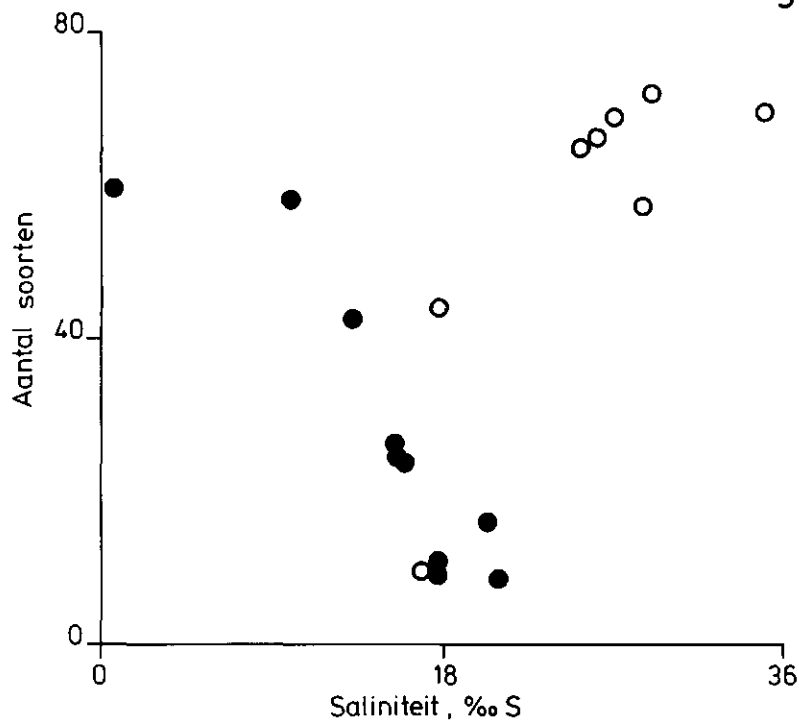


Fig. 20 B

