



Ecologie en bestandschatting van de strandgaper (*Mya arenaria*) in de Waddenzee

Literatuurstudie naar de ecologie en de verbetering van de monitoring van het bestand in de westelijke Waddenzee

Auteur(s): Jildou Schotanus, Douwe van den Ende, Karin Troost, Margriet van Asch

Wageningen Marine Research
Rapport: C081/25

Ecologie en bestandschatting van de strandgaper (*Mya arenaria*) in de Waddenzee

Literatuurstudie naar de ecologie en de verbetering van de monitoring van het bestand in de westelijke Waddenzee

Auteur(s): Jildou Schotanus, Douwe van den Ende, Karin Troost, Margriet van Asch

Wageningen Marine Research
Den Helder, november 2025

Wageningen Marine Research rapport C081/25

Keywords: Strandgaper, *Mya arenaria*, bestandschatting, correctiefactor, sifonbreedte, Waddenzee.

Opdrachtgever: PO Mosselcultuur
T.a.v.: D.A.M. Risseuw
Dregweg 2
4400 AC Yerseke

Dit rapport is gratis te downloaden van <https://doi.org/10.18174/703522>
Wageningen Marine Research verstrekt *geen* gedrukte exemplaren van rapporten.

Wageningen Marine Research is ISO 9001:2015 gecertificeerd.

© Wageningen Marine Research

Wageningen Marine Research, instituut
binnen de rechtspersoon Stichting
Wageningen Research, hierbij
vertegenwoordigd door
Drs.ir. M.T. van Manen, directeur
bedrijfsvoering

KvK nr. 09098104,
WMR BTW nr. NL806511618B01
Code BIC/SWIFT address: RABONL2U
IBAN code: NL 73 RABO 0373599285

Wageningen Marine Research aanvaardt geen aansprakelijkheid voor
gevolgschade, noch voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de
resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van Wageningen
Marine Research. Opdrachtgever vrijwaart Wageningen Marine Research van
aanspraken van derden in verband met deze toepassing.
Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag weergegeven en/of
gepubliceerd worden, gefotokopieerd of op enige andere manier gebruikt worden
zonder schriftelijke toestemming van de uitgever of auteur.

A_4_3_1 V32 (2021)

Inhoud

Samenvatting	5
1 Inleiding	6
1.1 Aanleiding	6
1.2 Doelstelling	7
1.3 Leeswijzer	7
2 Ecologie van de strandgaper (<i>Mya arenaria</i>)	8
2.1 Korte omschrijving	8
2.2 Populatiedynamiek	8
2.2.1 Voortplanting en vestiging	9
2.2.2 Immigratie en emigratie	9
2.2.3 Sterfte	11
2.2.4 Groei	12
2.3 Effect omgevingsfactoren op verspreiding	12
2.3.1 Zoutgehalte	12
2.3.2 Substraat	12
2.3.3 Temperatuur	13
2.3.4 Stroming	13
2.3.5 Voedselbeschikbaarheid	14
2.3.6 Predatie	14
2.3.7 Intraspecifieke interacties	15
2.4 Nauwkeurigheid huidige bestandschattingen	15
3 Verspreiding en populatiedynamiek in de Waddenzee	16
3.1 Jaarlijkse bestandschatting sublitorale schelpdierbestanden	16
3.2 Populatiegrootte, ruimtelijke verspreiding, grootteklassen strandgapers	17
3.2.1 Totale populatiegrootte	17
3.2.2 Verspreiding	17
3.2.3 Grootteklassen	17
4 Vergelijking zuigkor en hydraulische happer strandgaper	20
4.1 Methode correctiefactor en relatie sifonbreedte en schelpgrootte	20
4.1.1 Veldwerk	20
4.1.2 Correctiefactor berekenen	21
4.1.3 Relatie sifonbreedte en schelpgrootte	22
4.2 Resultaten	22
4.3 Correctiefactor	22
4.3.1 Relatie sifonbreedte en schelpgrootte	23
5 Discussie en conclusies	26
5.1 Correctie van de zuigkor-efficiëntie	26
5.2 Verbetering van grootteclassificatie	26
5.3 Conclusies en aanbevelingen	27
6 Dankwoord	28

7	Kwaliteitsborging	29
	Literatuur	30

Samenvatting

De strandgaper (*Mya arenaria*) speelt een belangrijke rol in het ecosysteem van de Waddenzee. Deze soort kan in grote aantallen voorkomen en heeft daardoor waarschijnlijk een significante invloed op de draagkracht van het systeem. Het verkrijgen van betrouwbare bestandsschattingen blijkt echter een uitdaging. Sinds 1992 worden jaarlijks bestandsschattingen gemaakt van verschillende schelpdiersoorten. Hiervoor wordt de zogenoemde zuigkor gebruikt. Omdat deze echter niet diep genoeg in het sediment doordringt, wordt de diepgravende strandgaper vaak gemist, of worden alleen de ondiepere gelegen sifontoppen verzameld. Om toch bestandschattingen te kunnen maken, werd de afgelopen jaren de sifonbreedte gebruikt om de grootte van de strandgaper te schatten. Deze methode is echter beperkt door een gebrek aan kennis over de relatie tussen sifonbreedte, schelpgrootte en gewicht, wat leidt tot onnauwkeurige en vaak arbitraire schattingen.

Om de betrouwbaarheid van bestandsschattingen te verbeteren, hebben we in dit onderzoek drie belangrijke stappen ondernomen. Allereerst hebben we via een literatuurstudie meer inzicht verkregen in de populatiedynamiek, verspreiding en het habitat van de strandgaper. Vervolgens hebben we in de zomer van 2023 een aanvullende survey uitgevoerd, waarbij we een correctiefactor voor de zuigkor bepaalden door de vangstefficiëntie te vergelijken met die van een hydraulische happer. Tot slot hebben we biometrische correlaties, zoals de relatie tussen sifonbreedte, schelpplengte en natgewicht, verder verfijnd. Deze verbeteringen stellen ons in staat om in de toekomst betrouwbaardere schattingen te maken van de grootte en biomassa van strandgapers, zelfs wanneer alleen sifontoppen worden bemonsterd.

De resultaten tonen aan dat de zuigkor de aanwezigheid van strandgapers aanzienlijk onderschat, met name in harde sedimenten. De vergelijkende survey met een hydraulische happer leidde tot de vaststelling van een correctiefactor van 2.4. Daarnaast werd een nieuwe drempelwaarde van 9.1 mm voor de sifonbreedte vastgesteld, waarmee nauwkeuriger onderscheid kan worden gemaakt tussen kleine en grote strandgapers. Om de betrouwbaarheid van bestandsramingen verder te verhogen, wordt aanbevolen om meer vergelijkende bemonsteringen met de hydraulische happer uit te voeren in verschillende jaren en sedimenttypen en de relatie tussen sifonbreedte en schelpbiometrie periodiek te herzien voor een nauwkeurigere toekenning van individuele gewichten.

Hoewel de focus van dit onderzoek lag op bestandsschattingen, benadrukken de resultaten ook het belang van verder onderzoek naar de ecologische rol van strandgapers, zoals hun filtratiecapaciteit. Deze kennis is van cruciaal belang voor het verbeteren van draagkrachtberekeningen voor de Waddenzee als onderdeel van duurzaam beheer van natuurlijke hulpbronnen, zoals de schelpdierkweek in de Waddenzee.

1 Inleiding

1.1 Aanleiding

Draagkracht beschrijft de populatiegrootte van een soort die in een ecosysteem kan worden gehandhaafd zonder het functioneren van dat ecosysteem negatief te beïnvloeden (McKindsey et al., 2006; Weitzman & Filgueira, 2020). Dit concept is van groot belang voor duurzaam beheer van natuurlijke hulpbronnen, zoals de schelpdierkweek in de Waddenzee.

De westelijke Waddenzee, met name de kombergingen Vliestroom en Marsdiep, is een belangrijk gebied voor de mosselkweek. De groei van mosselen is afhankelijk van het natuurlijke voedselaanbod, voornamelijk fytoplankton, dat deels in de Waddenzee zelf wordt geproduceerd en deels vanuit de Noordzee wordt aangevoerd. Schelpdieren, waaronder kweekmosselen en wilde schelpdieren, filteren deze microalgen uit het water. Wanneer de totale filtratiedruk door schelpdieren boven een bepaalde drempel komt, kan de beschikbaarheid van fytoplankton afnemen. Dit kan resulteren in een verminderde groei en een slechtere conditie van de schelpdieren, wat duidt op het bereiken van de draagkracht van het systeem. Gekweekte mosselen en wilde schelpdierpopulaties concurreren daarom om dezelfde voedselbron. De draagkracht van het systeem wordt bepaald door een samenspel van het beschikbare voedselaanbod, de grootte van de schelpdierpopulaties en de graasdruk die deze populaties uitoefenen op het fytoplankton (Jansen et al., 2019; Craeymeersch et al., 2024).

Sinds 1992 worden schelpdieren in het sublitoraal van de westelijke Waddenzee jaarlijks geïnventariseerd in het kader van de sublitorale mosselzaadsurvey, uitgevoerd in opdracht van de Producentenorganisatie van de Nederlandse Mosselcultuur (PO Mosselcultuur). Hoewel deze inventarisatie primair gericht is op mosselen, biedt zij ook inzicht in andere schelpdierensoorten. De verspreiding van veel schelpdieren in het Marsdiep en de Vliestroom vertoont doorgaans overeenkomsten met die van mosselen (Troost et al., 2019; van den Ende & van Asch, 2024).

De huidige bemonsteringstechniek, de zuigkor, heeft echter een belangrijke beperking: deze dringt slechts 7 cm diep in het sediment door. Sommige schelpdieren, zoals strandgapers, graven zich veel dieper in en worden daardoor vaak gemist. Strandgapers behouden contact met het water via hun sifons, die meestal tot aan het sedimentoppervlak reiken. Bij bemonstering worden vaak alleen de toppen van de sifons verzameld, terwijl de diep ingegraven dieren achterblijven in het sediment. Om toch een schatting van de biomassa te maken, wordt de breedte van de verzamelde sifontoppen gebruikt als maat voor de grootte van het individu. Hierbij wordt een grove indeling gemaakt in grootteklassen, zoals "klein" en "groot". De relatie tussen sifonbreedte en schelpgrootte of natgewicht is echter onvoldoende bekend, wat leidt tot onnauwkeurigheden in de schatting van de biomassa.

Strandgapers kunnen een aanzienlijk deel van het totale schelpdierbestand uitmaken—gemiddeld $18 \pm 10\%$ in de Vliestroom en $28 \pm 12\%$ in het Marsdiep sinds 2004 (Kamermans & van Asch, 2018). De onzekerheid in hun bestandsbepaling heeft daardoor directe gevolgen voor de betrouwbaarheid van draagkrachtberekeningen voor het ecosysteem.

1.2 Doelstelling

In juli 2023 zijn aanvullende bemonsteringen uitgevoerd met een hydraulische happer om strandgapers die dieper in het sediment leven beter te bemonsteren. Tijdens deze survey zijn vangsten met de zuigkor en hydraulische happer vergeleken.

Dit rapport heeft drie doelen:

1. Het vergroten van kennis over de leefwijze, populatiedynamiek, verspreiding, habitat en migratiegedrag van strandgapers in de Waddenzee via een literatuurstudie. Deze inzichten bieden context voor de problematiek van onderschatting en vormen een basis voor het interpreteren van de bemonsteringsresultaten.
2. Het berekenen van een correctiefactor voor de zuigkor door vast te stellen welk percentage van de strandgapers gemist wordt.
3. Het verkrijgen van beter inzicht in biometrische correlaties, zoals de relatie tussen schelpenlengte, sifonbreedte en natgewicht van strandgapers, om de omvang van het bestand (de totale biomassa van de populatie) nauwkeuriger te kunnen schatten.

Deze inzichten dragen bij aan een nauwkeuriger beeld van de werkelijke strandgaperbestanden en daarmee aan een beter begrip van ecologische interacties, zoals hun rol in de voedselwebben van de Waddenzee. Dit is essentieel voor het ontwikkelen van robuuste draagkrachtschattingen en duurzaam beheer van het ecosysteem.

1.3 Leeswijzer

Dit rapport is opgebouwd uit verschillende hoofdstukken die gezamenlijk inzicht geven in de ecologie en bestandschatting van de strandgaper (*Mya arenaria*) in de westelijke Waddenzee.

- Hoofdstuk 2 bevat een literatuurstudie over de ecologie van de strandgaper, met nadruk op populatiedynamiek, habitatvoorkeuren en het effect van omgevingsfactoren op de verspreiding in de Waddenzee. Dit hoofdstuk legt de basis voor het identificeren van de knelpunten bij het nauwkeurig schatten van het bestand.
- Hoofdstuk 3 bespreekt de verspreiding en populatiedynamiek van strandgapers in de Waddenzee en licht de huidige methode voor bestandschatting toe. Hierbij wordt uitgelegd hoe grootteklassen worden bepaald en hoe ruimtelijke verspreiding in kaart wordt gebracht. Ook wordt ingezoomd op de impact van bemonsteringsbeperkingen, zoals het onvolledig bemonsteren van diep ingegraven individuen, en hoe dit bijdraagt aan onderschatting van de populatie.
- Hoofdstuk 4 beschrijft een aanvullende survey waarin vangsten met de zuigkor en de hydraulische happer zijn vergeleken. Dit hoofdstuk gaat in op het berekenen van een correctiefactor om het percentage gemiste strandgapers te bepalen. Daarnaast wordt de relatie tussen sifonbreedte, schelpgrootte en natgewicht onderzocht, en wordt een nieuwe drempelwaarde geïntroduceerd om onderscheid te maken tussen "kleine" en "grote" strandgapers om in de toekomst betere biomassa schattingen te kunnen maken.
- In de discussie worden de implicaties van de resultaten besproken, met aandacht voor hoe deze kennis kan bijdragen aan verbeterde bestandschattingen. Dit hoofdstuk sluit af met conclusies en aanbevelingen voor toekomstig onderzoek.

2 Ecologie van de strandgaper (*Mya arenaria*)

2.1 Korte omschrijving

De strandgaper (*Mya arenaria*) heeft een stevige, ovale schelp met onregelmatige concentrische groeilijnen aan de buitenkant. Wanneer de schelp gesloten is, sluiten de twee kleppen niet volledig op elkaar aan, wat de naam "gaper" verklaart. De schelp kan tot 15 cm lang worden en heeft meestal een witte tot beige kleur, afhankelijk van het sediment waarin deze wordt gevonden. De strandgaper leeft permanent begraven in het sediment, waarbij de diepte waarin ze zich bevinden, toeneemt met de leeftijd. Eénjarige schelpdieren worden meestal niet dieper dan 5-10 cm aangetroffen, terwijl schelpdieren van 10 jaar oud tot wel 40 cm diep kunnen zitten. De diepte waarop een strandgaper in het sediment wordt aangetroffen, hangt samen met de lengte van de sifons, die geleidelijk toenemen naarmate de schelp ouder wordt (Zwarts & Wanink, 1989; Camillini et al., 2019).

De strandgaper voedt zich door middel van suspensie- of filtervoeding: ze nemen zeewater op, filteren het over hun kieuwen en absorberen het benodigde voedsel. Strandgapers eten voornamelijk organisch materiaal, algen en microscopisch kleine planten en dieren. Omdat strandgapers zich ingraven, staan ze niet direct in contact met het omringende zeewater. Dankzij twee "trechters" of sifons kunnen ze ongefilterd water opnemen en het gefilterde water weer uitpomp. De strandgaper is de vroegst bekende geïntroduceerde soort aan de Noordzeekust (Strasser, 1998). De soort is nu wijdverspreid langs zowel de noordelijke kusten van de Atlantische Oceaan als langs de oostkust van de Noordelijke Stille Oceaan.

2.2 Populatiedynamiek

De populatiegrootte van een organisme in een ecosysteem wordt bepaald door de populatiedynamiek van de soort. Populatiedynamiek kan worden beschreven als de balans tussen verschillende factoren zoals voortplanting, sterfte, immigratie, emigratie en groei.

- Voortplantingscijfer: Het aantal individuen dat binnen een bepaalde periode in een populatie wordt geboren.
- Sterftcijfer: Het aantal individuen dat in dezelfde periode sterft.
- Immigratie: De instroom van individuen in de populatie vanuit externe bronnen.
- Emigratie: Het vertrek van individuen naar andere gebieden.
- Groei: De toename in grootte en massa van individuen binnen de populatie, wat invloed heeft op hun overleving en voortplantingscapaciteit.

Deze factoren beïnvloeden gezamenlijk de algehele populatieomvang, ook wel populatiegrootte genoemd. Hoge voortplantings- en immigratiecijfers dragen bij aan populatiegroei, terwijl hoge sterfte- en emigratiecijfers kunnen leiden tot een afname van de populatie. Groei speelt hierbij een cruciale rol, omdat individuen die sneller groeien vaak beter in staat zijn om te overleven en zich voort te planten, wat indirect de populatiegrootte beïnvloedt.

Het begrijpen van de complexe interactie tussen deze processen is essentieel om inzicht te krijgen in hoe populaties in de loop van de tijd en over verschillende gebieden fluctueren. Groeifactoren zoals de beschikbaarheid van voedsel, de kwaliteit van het habitat en omgevingsomstandigheden kunnen aanzienlijk bijdragen aan de dynamiek van een populatie.

In de volgende paragrafen gaan we kort in op de populatiedynamiek van de strandgaper. Aangezien de populatiedynamiek sterk afhankelijk is van de omgevingsomstandigheden, zullen we zoveel mogelijk literatuur gebruiken die specifiek is voor de Waddenzee, aangezien dit de populatie is waarin we geïnteresseerd zijn. Omdat de beschikbare literatuur hierover beperkt is (maar zie bijvoorbeeld Günther, 1992; Strasser et al., 1999; Strasser, 2002), zullen we echter ook voorbeelden uit andere gebieden gebruiken die waarschijnlijk vergelijkbare inzichten bieden voor de Waddenzee.

2.2.1 Voortplanting en vestiging

Zoals vele andere schelpdieren reproduceren strandgapers middels externe bevruchting. Tijdens het voortplantingsseizoen, laten volwassen mannetjes en vrouwtjes hun gameten, bestaande uit eieren en sperma, los in de waterkolom. Bevruchting vindt plaats wanneer het sperma de eieren binnendringt in het water, resulterend in de vorming van vrij zwemmende larven. Afhankelijk van de omgevingsomstandigheden vindt de eerste keer voortplanting meestal plaats als een individu een lengte heeft van 2-5 cm, waarbij het dier ergens tussen de 1 en 4 jaar oud is (Strasser et al., 1999). De grootte van het individu is belangrijker dan de leeftijd als het gaat om het moment waarop voortplanting voor het eerst plaatsvindt (Ledoux et al., 2023).

Observaties van larven in de westelijke Waddenzee wijzen er op dat de voortplantingsperiode van strandgapers plaatsvindt tussen half maart en september (Cardoso et al., 2009; Philippart et al., 2014). Daarbij moet wel vermeld worden dat de aanwezigheid van larven van strandgapers vanaf half maart is waargenomen na een periode met bovengemiddelde voedselomstandigheden vanaf half februari (Philippart et al., 2014). De piek in larvale aanwezigheid tijdens deze studie viel relatief vroeg, in vergelijking met andere waarnemingen in het oostelijke deel van de Atlantische Oceaan, waar de meeste voortplantingsperiodes zijn gerapporteerd in mei en juni (Brousseau, 1978; Strasser et al., 1999). De relatief lange voortplantingsperiode van maart tot september in de Waddenzee zou ook het resultaat kunnen zijn van meerdere overlappende voortplantingsperiodes, waarbij individuele strandgapers op verschillende momenten in het jaar gameten vrijlaten (Philippart et al., 2014). De studies laten zien dat *Mya arenaria* een flexibele voortplantingsstrategie heeft, waarbij de timing en de duur van de paaiperiodes kunnen variëren afhankelijk van omgevingsfactoren en de specifieke locatie.

Na de bevruchting ontwikkelen zich vrij zwemmende larven. Deze larven worden door de stroming meegevoerd en vestigen zich uiteindelijk op een geschikt substraat. Zodra ze zich op het substraat hebben gevestigd, ondergaan de larven een metamorfose, waarbij ze hun larvale vorm verliezen en zich ontwikkelen tot juveniele schelpdieren. Studies naar de vestiging van strandgapers in de Waddenzee tonen aan dat de vestiging van deze schelpdieren voornamelijk plaatsvindt aan het eind van mei en in juni (Günther, 1992; Cardoso et al., 2009). Het vrijlaten van de gameten in de waterkolom gebeurt waarschijnlijk 3 tot 4 weken eerder. Dit valt samen met de reproductiecyclus van andere schelpdieren in de Waddenzee en de piek in fytoplankton in het voorjaar (Cardoso et al., 2009).

De populatiedynamiek van strandgapers is in verschillende studies op diverse locaties onderzocht, waaronder de Waddenzee (Günther, 1992; Strasser et al., 1999, 2003). Deze onderzoeken hebben aangetoond dat de rekrutering van nieuwe individuen in de populatie aanzienlijke jaarlijkse variaties vertoont. Dit kan ertoe leiden dat strandgaper-banken gedurende meerdere jaren uitsluitend uit volwassen exemplaren bestaan, zonder significante nieuwe aanwas. De oorzaken van dit fenomeen zijn divers en worden hoogstwaarschijnlijk bepaald door een samenspel van verschillende omgevingsfactoren.

2.2.2 Immigratie en emigratie

Immigratie bij strandgapers is voornamelijk beperkt tot hun vroege levensstadia. Strandgapers met een lengte van meer dan 12 mm blijven permanent ingegraven in het sediment (Brousseau, 1978). Er is echter onzekerheid over in hoeverre jonge juveniele strandgapers zich actief kunnen verspreiden of dat ze zich voornamelijk laten meedrijven met de waterstromingen.

Jonge dieren, die zich net hebben gevestigd op het sedimentoppervlak, verspreiden zich voornamelijk als “bedload”, waarbij het transport wordt geïnitieerd door sedimenterosie (Commito et al., 1995; Hunt, 2004, 2005). Bedload-transport verwijst naar de verplaatsing van organismen samen met bodemdeeltjes over het sedimentoppervlak. Dit proces wordt aangedreven door stromingen of golven die de sedimentkorrels doen rollen, glijden of springen, waardoor de jonge strandgapers samen met het sediment langs de bodem worden getransporteerd. Deze manier van verspreiding is belangrijk in gebieden met sterke hydrodynamische dynamiek, zoals getijdegebieden of kustzones, waar de interactie tussen stromingen en sediment een sleutelrol speelt in de ruimtelijke verdeling van de juveniele populatie. Dit benadrukt de invloed van omgevingsfactoren, zoals stroomsnelheid en sedimenttype, op de verspreiding en succesvolle vestiging van strandgapers in hun vroege levensfasen.

Het beperkte actieve verspreidingsvermogen van juveniele strandgapers wordt ondersteund door observaties die laten zien dat het verspreidingspatroon van recent gevestigde juvenielen sterk overeenkomt met dat van volwassen dieren (Gosselin & Qian, 1997; Hunt & Scheibling, 1997). Dit wijst erop dat zowel jonge als volwassen strandgapers zich in vergelijkbare habitats bevinden, waarschijnlijk door gedeelde voorkeuren voor specifieke omgevingscondities zoals sedimenttype, voedselbeschikbaarheid of stromingsdynamiek.

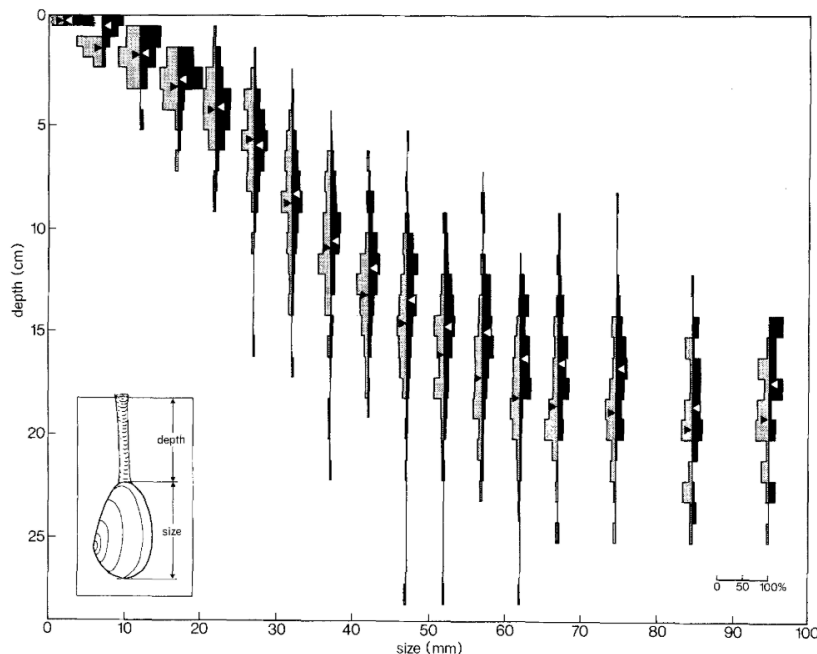
Tegelijkertijd zijn er tegenstrijdige bevindingen. Sommige studies, zoals die van Strasser et al. (1999), wijzen erop dat groepen strandgapers vaak bestaan uit slechts één of een beperkt aantal jaarklassen. Dit kan erop duiden dat er variatie is in vestigingssuccessen tussen jaren, bijvoorbeeld door fluctuaties in milieufactoren zoals temperatuur, voedselbeschikbaarheid of hydrodynamische processen, die invloed hebben op het vestigingsproces van larven of de overleving van juvenielen. De verspreidingspatronen van benthische organismen met pelagische larven, zoals strandgapers, worden over het algemeen bepaald door een combinatie van processen vóór en na vestiging. Pre-vestigingsprocessen omvatten factoren zoals larvale dispersie, transport door stromingen en het vinden van geschikte habitats. Post-vestigingsprocessen beïnvloeden de overleving en verspreiding na vestiging en omvatten factoren zoals predatie, concurrentie en abiotische omgevingsfactoren (bijv. temperatuur, zoutgehalte en substraateigenschappen).

Verticale verspreiding

De verticale verspreiding van strandgapers, oftewel de diepte waarop deze schelpdieren zich in het sediment bevinden, wordt sterk beïnvloed door zowel fysiologische als ecologische factoren. In de vroege levensfase zijn de schelpen van strandgapers relatief dun en licht, waardoor ze vaak minder diep in het sediment kunnen graven. Naarmate ze groeien en hun schelpen dikker en zwaarder worden, kunnen ze dieper in het sediment graven, tot wel 40 cm diep bij oudere exemplaren (Zwarts & Wanink, 1989). Zwarts en Wanink (1989) gebruikten een steekbuis die 40 cm het sediment in werd geduwd om de sedimentdiepte van strandgapers in de Waddenzee te meten. De steekbuis werd voorzichtig omhoog gehaald en het sediment werd horizontaal opengebroken om zo de lengte van de sifon te meten, vanaf de bovenkant van de schelp tot het sedimentoppervlak. **Figuur 1**, afkomstig uit het onderzoek van Zwarts en Wanink (1989), toont de resultaten. Hierin is af te lezen dat volwassen strandgapers met een schelpenlengte van meer dan 6 cm zich doorgaans op een sedimentdiepte van ongeveer 20 cm bevinden. Zwarts en Wanink (1989) verzamelden gedurende zeven jaar gegevens in zowel de zomer als de winter. Hun onderzoek toonde minimale seizoensvariatie in de sedimentdiepte van strandgapers. De diepte waarop de strandgapers zich bevonden bleef relatief constant gedurende het jaar, met in de winter slechts een lichte toename. Dit patroon verschilt van andere schelpdiersoorten zoals het nonnetje (*Macoma balthica*) en de platte slijkgaper (*Scrobicularia plana*). Deze soorten, die als “deposit-feeders” leven en zich voeden met organisch materiaal in of op de bodem, verplaatsen zich afhankelijk van de voedselbeschikbaarheid op het sediment oppervlak (Zwarts & Wanink, 1989). Strandgapers, daarentegen, zijn filterfeeders en behouden het hele jaar door een constante toegang tot de waterkolom om voedseldeeltjes te filteren, ongeacht het seizoen.

De sedimentstructuur kan daarnaast ook een rol spelen in de verticale verspreiding van strandgapers. Zacht, fijn sediment maakt het voor strandgapers gemakkelijker om dieper te graven, terwijl grof

sediment of hoge dichtheden van andere schelpdieren hun graafdiepte kunnen beperken. Daarnaast kan de aanwezigheid van organisch materiaal in het sediment de stabiliteit ervan beïnvloeden door de cohesie te verhogen, wat kan leiden tot een stevigere bodemstructuur. Dit kan indirect de habitatgeschiktheid voor strandgapers beïnvloeden, bijvoorbeeld door de graafweerstand te veranderen of de zuurstofbeschikbaarheid in de bodemlagen te beïnvloeden (Zwarts & Wanink, 1989). Door deze interactie van factoren blijft de sedimentdiepte van strandgapers relatief stabiel, maar kan deze lokaal variëren afhankelijk van het sedimenttype en de omgeving.



Figuur 1: Grafiek uit Zwarts en Wanink (1989). Frequentieverdeling van diepte per grootteklasse in de winter (grijze histogrammen; $n=1056$) en in de zomer (zwarte histogrammen; $n=1472$). Gemiddelde diepte aangegeven met pijltjes.

2.2.3 Sterfte

Meerdere studies tonen aan dat de sterfte onder strandgapers afneemt naarmate ze groter worden (Günther, 1992; Zaklan & Ydenberg, 1997; Hunt & Mullineaux, 2002). Vooral de larven van strandgapers zijn bijzonder kwetsbaar voor predatie. Daarnaast is de periode direct na vestiging op een substraat een kritieke fase met hoge sterftepercentages (Gosselin & Qian, 1997; Hunt & Scheibling, 1997; Hunt & Mullineaux, 2002). Deze hoge sterfte in de vroege levensfasen kan ervoor zorgen dat de verspreiding en lokale dichtheden van volwassen strandgapers niet altijd overeenkomen met de patronen die tijdens de vestiging zijn waargenomen (Gosselin & Qian, 1997; Hunt & Scheibling, 1997).

De oorzaken van sterfte bij juvenielen verschillen vaak van die bij volwassen exemplaren, omdat de kwetsbaarheid voor verschillende sterfteoorzaken doorgaans afneemt met de grootte van de schelp (Hunt & Mullineaux, 2002). Voor juvenielen kunnen factoren zoals vertraagde metamorfose, fysieke verstoring, hydrodynamische omstandigheden, fysiologische stress en predatie een belangrijke rol spelen bij sterfte na vestiging. Deze factoren beïnvloeden de uiteindelijke verspreidingspatronen en dichtheden aanzienlijk, waardoor vroege vestigingssucces niet altijd garant staat voor een duurzame populatie (Hunt & Scheibling, 1997).

Sterftecijfers onder juveniele strandgapers zijn bovendien niet constant gedurende het eerste levensjaar (Brousseau, 1979; Günther, 1992). In de Waddenzee observeerde Günther (1992) in augustus een significante daling van de sterfte 94 dagen na vestiging, wat samenviel met een sterke toename in de gemiddelde schelpenlengte. Deze correlatie tussen sterfte en groei kan worden verklaard

door selectieve predatie op kleinere individuen. Kleinere strandgapers zijn kwetsbaarder voor predatie door epibenthische roofdieren, terwijl schelpen met een lengte van 3 mm of meer waarschijnlijk groot genoeg zijn geworden en/of diep genoeg in het sediment zijn ingegraven (ongeveer 10-15 cm) om niet langer aantrekkelijk te zijn als prooi. Dit benadrukt hoe morfologische groei en gedrag, zoals dieper ingraven, bijdragen aan de overlevingskansen van strandgapers in hun vroege ontwikkeling.

2.2.4 Groei

De groeipatronen van de strandgaper zijn in verschillende delen van hun geografische verspreidingsgebied uitgebreid bestudeerd. Strandgapers hebben een levensduur die varieert van 4 tot 28 jaar en hun maximale lengte kan uiteenlopen van 27 tot 125 mm, afhankelijk van de omstandigheden en het onderzoeksgebied (Brousseau, 1979; MacDonald & Thomas, 1980; Emerson et al., 1988; Maximovich & Guerassimova, 2003). Uit eerder onderzoek is gebleken dat strandgapers kleiner dan 2-3 cm meestal onvolwassen zijn, met niet te onderscheiden gonaden (Brousseau, 1978; Ledoux et al., 2023). De groeisnelheid en uiteindelijke grootte van strandgapers worden beïnvloed door een verscheidenheid aan ecologische en fysische factoren. Belangrijke factoren zijn: temperatuur, stroomsnelheid, blootstellingsduur aan de lucht, type sediment waarin ze leven, zoutgehalte van het water en de voedselbeschikbaarheid.

2.3 Effect omgevingsfactoren op verspreiding

Bij benthische ongewervelde zeedieren, zoals strandgapers, wordt vaak een onregelmatige verspreiding waargenomen. Dit patroon wordt gekenmerkt door kleine schaalvariëaties waarin gebieden met hoge dichtheden van individuen worden afgewisseld met plekken waar deze dieren volledig afwezig zijn (Emerson et al., 1988). Deze ruimtelijke variëaties kunnen wijzen op een complexe interactie tussen biologische en abiotische factoren die de habitatkeuze en overleving van deze soorten beïnvloeden. In de onderstaande alinea's wordt nader ingegaan op de rol van abiotische omgevingsfactoren, zoals sedimenttype, stromingsdynamiek en temperatuur. Deze factoren kunnen niet alleen bepalen waar juveniele en volwassen strandgapers zich vestigen en overleven, maar mogelijk ook bijdragen aan het ontstaan van de waargenomen ruimtelijke patronen.

2.3.1 Zoutgehalte

Strandgapers leven doorgaans in kustgebieden waar het zoutgehalte matig tot hoog is. Ze worden vaak aangetroffen in estuaria of gebieden waar zoet en zout water zich vermengen. Strandgapers kunnen dan ook bij een relatief laag zoutgehalte van 4-5 PSU leven, waardoor ze brak water kunnen koloniseren (Powers et al., 2006). Ter vergelijking; de Noordzee heeft een gemiddeld zoutgehalte van 32 PSU (Larsen & Francesconi, 2003). Het gemiddelde zoutgehalte van de Waddenzee varieert, afhankelijk van locatie en invloeden van zoetwater uit rivieren. Over het algemeen ligt het tussen 15 en 30 PSU.

2.3.2 Substraat

De strandgaper kan zich in verschillende substraten vestigen, maar geeft de voorkeur aan fijn sediment (Zwarts & Wanink, 1989; Zaklan & Ydenberg, 1997). Een onderzoek in de Sylt-Rømø Bight, een semi-ingesloten bassin tussen het Duitse eiland Sylt en het Deense eiland Rømø, categoriseerde bemonsteringslocaties als zandig of slikkig. Hieruit bleek dat het aantal volwassen strandgapers aanzienlijk hoger was in slik dan in zand (Strasser et al., 1999). Opvallend genoeg waren locaties met hoge dichtheden van volwassen exemplaren (>50 ind/m²) echter niet uitsluitend beperkt tot slikkig substraat. Strasser et al. (1999) toonden aan dat er geen significant verschil was in de dichtheden van juveniele strandgapers tussen zandige en slikkige substraten. In beide substraattypen werden hoge dichtheden waargenomen, wat suggereert dat jonge strandgapers tijdens hun vroege levensfase niet sterk gebonden zijn aan een specifiek sedimenttype. Dit verschil kan wijzen op een leeftijdsafhankelijke verandering in substraatvoorkeur of op omgevingsfactoren die de verspreiding van juvenielen en volwassenen anders beïnvloeden. Uit experimenten blijkt dat strandgapers zich dieper ingraven wanneer ze worden blootgesteld aan krabben als een reactie om predatie te

vermijden. Opvallend is dat ze zich het diepst ingraven in fijnere sedimenten. Naast dit gedrag is het opvallend dat strandgapers in grovere sedimenten dikkere schelpen hebben en dat ze minder predatie ondervinden dan exemplaren in modderig sediment (Thomson & Gannon, 2013).

Deze bevindingen wijzen op een afweging tussen kosten en baten die afhankelijk is van het sedimenttype. Grof sediment brengt waarschijnlijk hogere metabole kosten met zich mee, doordat strandgapers meer energie moeten investeren in ingraven. Tegelijkertijd verlaagt dit sedimenttype het risico op predatie, doordat predatoren minder effectief kunnen graven. In fijnere sedimenten daarentegen is het ingraven minder inspannend, maar lopen strandgapers een groter risico op predatie, omdat predatoren hier gemakkelijker kunnen graven en diepere schuilplaatsen minder effectief kunnen zijn. Dit onderstreept hoe sedimentkenmerken het vestigings- en graafgedrag, evenals de overlevingsstrategieën van strandgapers beïnvloeden (Thomson & Gannon, 2013).

2.3.3 Temperatuur

Temperatuur heeft een significante invloed op de gametogenese (vorming van ei- en spermacellen) en het voortplantingssucces van strandgapers. Hoewel het nog niet volledig duidelijk is of er een specifieke "kritische" watertemperatuur is die bepalend is voor de rijping van de gonaden of het vrijkomen van gameten, wordt algemeen aangenomen dat de voortplanting van strandgapers begint wanneer de watertemperatuur stijgt tot ongeveer 12°C (Ledoux et al., 2023). Dit lijkt echter niet de enige bepalende factor te zijn, aangezien er ook larven zijn waargenomen bij temperaturen van 4–6°C in Massachusetts, terwijl andere studies in dezelfde regio een piek in gametenvorming bij 22°C rapporteerden (Brousseau, 1978). Daarnaast zijn er aanwijzingen voor voortplanting bij verschillende temperaturen in het oorspronkelijke verspreidingsgebied van strandgaper, variërend van 4°C tot 25°C (Cross et al., 2012).

Na de winter kunnen verminderde predatie door krabben en garnalen gunstig zijn voor de aanwas van schelpdieren in verschillende gebieden van de Waddenzee (Strasser, 2002; Strasser et al., 2003). Hoewel het fenomeen van hoge schelpdieraanwas na bijvoorbeeld de strenge winter in 1996 inderdaad werd waargenomen voor kokkels (*Cerastoderma edule*) in alle delen van de Waddenzee werd dit niet gezien voor nonnetjes (*Macoma balthica*) en strandgaper. Deze soorten vertoonden duidelijke verschillen in regionale aanwas (Strasser et al., 2003). Regionale verschillen kunnen te maken hebben met (i) de verschillen in topografie van de noordelijke Waddenzee (met barrière eilanden ten westen van het vasteland) in vergelijking met de zuidelijke Waddenzee (met barrière eilanden ten noorden van het vasteland) en de daaropvolgende verschillende effecten van wind gedreven stromingen op de larvenverspreiding en schelpdieraanwas, (ii) verschillen in biotische factoren zoals de omvang van de populaties, het aanbod van larven of predatie, of (iii) veranderingen in fysisch-chemische omgevingsfactoren, zoals temperatuur, zoutgehalte, voedselbeschikbaarheid of sedimentkarakteristieken. Een koude winter is dus geen garantie voor een verhoogde aanwas van alle soorten in alle gebieden (Strasser, 2002; Strasser et al., 2003).

2.3.4 Stroming

De larven van de strandgaper worden voornamelijk door de waterstroom meegevoerd, waardoor de verspreiding van deze soort grotendeels afhankelijk is van stromingen. Er bestaat echter onzekerheid over de mate waarin jonge juveniele strandgapers zich toch actief zouden kunnen verspreiden of vooral afhankelijk zijn van waterstromingen voor hun verplaatsing. Kleine strandgapers kunnen zich, net al mosselen, met byssus draden aan het sediment bevestigen (Günther, 1992), ze spoelen na vestiging dus minder makkelijk weg. Juveniele dieren die zich net op het sediment hebben gevestigd, kunnen als "bedload" worden verplaatst, waarbij het transport wordt geïnitieerd door sedimenterosie. Ze schuiven dan als het ware mee met de omliggende sedimentkorrels. Emerson & Grant, 1991 hebben aangetoond dat dit transport verantwoordelijk kan zijn voor significante fluctuaties in de dichtheid van strandgapers. Naast de invloed op de verspreiding, kan de snelheid van de waterstroom ook de beschikbaarheid van voedseldeeltjes en het sedimenttype beïnvloeden, wat op zijn beurt de groei van strandgapers beïnvloedt (Emerson, 1990).

2.3.5 Voedselbeschikbaarheid

De hoeveelheid en kwaliteit van het beschikbare voedsel, zoals fytoplankton en organisch materiaal in het sediment, beïnvloeden de groei en gezondheid van strandgapers. Een hogere voedselbeschikbaarheid kan leiden tot snellere groei en grotere volwassenen (Weiss et al., 2002; Haider et al., 2020). De filtratiesnelheden van schelpdieren kunnen sterk variëren, afhankelijk van omgevingsfactoren zoals voedselbeschikbaarheid, zoutgehalte en temperatuur, maar ook van de lichaamsgrootte.

Riisgård en Seerup (2003) onderzochten de filtratiesnelheden van strandgapers met een schelpenlengte tussen 21 en 45 mm. De relatie tussen filtratiesnelheid (F , l u⁻¹) en schelpenlengte (L , mm) kan volgens deze studie als volgt worden beschreven: $F = 0.0007L^{2.47}$ (Riisgård & Seerup, 2003). Dit suggereert dat de filtratiesnelheid exponentieel toeneemt met de lichaamsgrootte. Echter, deze relatie is niet zomaar toepasbaar op veel kleinere, juveniele strandgapers (Du Clos & Jiang, 2018).

Du Clos & Jiang (2018) onderzocht juveniele strandgapers met een schelpenlengte van slechts 1,8–2,8 mm en vond dat hun pompsnelheid veel sneller toeneemt met de lichaamsgrootte dan bij volwassen exemplaren. Dit komt doordat bij jonge dieren de diameter van de inhalerende sifon de belangrijkste beperkende factor is, terwijl bij volwassen exemplaren vooral het kieuwoppervlak bepaalt hoeveel water ze kunnen filteren. Daarnaast blijkt dat bij juvenielen de inhalerende sifon in verhouding sneller groeit dan bij volwassen exemplaren. Dit helpt om de aanvankelijke beperkingen in waterstroming te compenseren en zorgt ervoor dat jonge dieren hun filtratiecapaciteit sneller kunnen opschalen. Bij volwassen dieren is de filtratiesnelheid vooral afhankelijk van hun lichaamsgewicht en het oppervlak van hun kieuwen, terwijl de sifondiameter een minder grote rol speelt (Du Clos & Jiang, 2018). Dit laat zien dat de manier waarop grootte en filtratiesnelheid samenhangen, verandert tijdens de ontwikkeling van de strandgaper.

Bij lage algenconcentraties verminderen strandgapers de opening van hun sifon en sluiten ze hun schelp enigszins. Wanneer de algenconcentratie toeneemt, kunnen strandgapers hun sifon alweer binnen 5 tot 20 minuten openen (Riisgård & Seerup, 2003). De oriëntatie van strandgapers is doorgaans loodrecht op de hoofdrichting van de waterstroom, zodat hun sifonen in lijn liggen met de stroom en inademing van uitgeademd water wordt vermeden, wat de efficiëntie van hun voedselopname verbetert (Vincent et al., 1988).

2.3.6 Predatie

Predatie wordt vaak gezien als een belangrijke regulator van de populatiestructuur van bodemfauna. Dit geldt ook voor soorten zoals de strandgaper (Günther, 1992; Bourque et al., 2001; Hunt & Mullineaux, 2002). Deze regulerende rol van predatie is met name van belang in gebieden met een hoge predatiedruk, waar het aantal succesvolle vestigingen van larven aanzienlijk kan worden beïnvloed.

In de literatuur worden strandkrabben (*Carcinus maenas*) niet vaak expliciet genoemd als predatoren van strandgapers in de Waddenzee. Toch toonden Jensen & Jensen (1985) aan dat deze krabben een sleutelrol speelden bij het elimineren van de 0-jarige (juvenielen van dat jaar) strandgapers in de Deense Waddenzee in 1982. Strasser (1999) beschreef daarnaast dat een vertraagde vestiging van strandkrabben na een strenge winter leidde tot een grotere rekrutering van strandgapers in de Duitse Waddenzee. Dit onderstreept hoe predatie door strandkrabben een aanzienlijke invloed kan hebben op de populatie in deze regio. Naast krabben voeden ook garnalen (*Crangon crangon*) zich met jonge strandgapers tot een schelpenlengte van 3 mm (Möller & Rosenberg, 1983). Platvissen, zoals schollen, zijn eveneens belangrijke predatoren en kunnen grote aantallen juveniele strandgapers consumeren met een schelpenlengte tussen de 2 en 12 mm (Strasser et al., 1999; Hunt & Mullineaux, 2002).

Waar krabben, garnalen en vissen vooral jonge dieren eten, richten vogels zich meer op grotere juveniele strandgapers. Onder de steltlopers, die vrijwel uitsluitend in het litoraal foerageren, zijn scholeksters (*Haematopus ostralegus*) belangrijke predatoren. Zij richten zich vooral op exemplaren groter dan 17 mm, die zich in de bovenste 5-6 cm van het sediment bevinden (Zwarts & Wanink,

1989; Meire, 1993). Wulpen (*Numenius arquata*) zijn een andere belangrijke predator en concentreren zich op strandgapers van meer dan 30 mm, die vaak in de bovenste 14-15 cm van het sediment voorkomen (Zwarts & Wanink, 1989). In het sublitoraal vormen duikende eidereenden een andere belangrijke predator. Het is echter onduidelijk tot welke maximale schelpgrootte eidereenden strandgapers kunnen consumeren en of ze niet alleen de sifon afknabbelen in plaats van de hele schelp (Cervencel et al., 2015).

De gecombineerde impact van predatie door krabben, garnalen, vissen en vogels beïnvloedt sterk de populatiedynamiek en ruimtelijke verdeling van strandgapers. Predatoren zoals strandkrabben, garnalen en platvissen oefenen een aanzienlijke selectiedruk uit op jongere leeftijdsgroepen, wat leidt tot hogere sterfte onder juvenielen en een mogelijke beperking van de populatiegroei. Vogels, die zich richten op grotere strandgapers, dragen eveneens bij aan het reguleren van de populatie. Daarnaast spelen omgevingsfactoren, zoals seizoensgebonden variaties in predatiedruk, voedselbeschikbaarheid en abiotische omstandigheden, een belangrijke rol. Deze factoren kunnen predatie versterken of compenseren, wat invloed heeft op de kans op succesvolle rekrutering en de dynamiek van de strandgaperpopulatie als geheel.

2.3.7 Intraspecifieke interacties

Strandgapers komen in de Waddenzee vaak in hoge dichtheden voor, variërend van 500 tot 1000 individuen per vierkante meter (Günther, 1992). Bij dergelijke dichtheden is het waarschijnlijk dat individuen met elkaar concurreren om zowel ruimte als voedsel. Deze concurrentie kan hun groei en overleving beïnvloeden. Omdat strandgapers filtervoeders zijn, kunnen ze vooral tijdens perioden met lage voedselbeschikbaarheid strijden om fytoplankton. Dit effect wordt versterkt binnen dichte populaties, waar de gezamenlijke filtratie de voedselconcentratie in het water verder kan verlagen.

Volgens Emerson & Grant (1991) werd op een beschutte zandplaat een negatieve correlatie gevonden tussen de dichtheid van strandgapers en de kans dat jonge individuen op hun plek blijven. Dit betekent dat bij hogere dichtheden juveniele strandgapers vaker door de stroming worden verplaatst. Dit kan komen door intensere interacties tussen individuen of door verhoogde competitie om ruimte of voedsel, waardoor jonge dieren minder goed in staat zijn zich te vestigen.

Hoewel dit wijst op mogelijke nadelige effecten van hoge dichtheden, blijkt uit onderzoek van Strasser et al. (1999) dat volwassen strandgapers geen directe negatieve invloed lijken te hebben op de rekrutering van juvenielen. Dit kan erop wijzen dat larven zich niet direct binnen dichte populaties van volwassenen vestigen, waardoor de mate van competitie tussen volwassen en jonge individuen beperkt blijft. Toch blijft het mogelijk dat filterende volwassen strandgapers indirect bijdragen aan een verhoogde sterfte van larven, bijvoorbeeld door deze tijdens het filteren op te zuigen (Günther, 1992).

2.4 Nauwkeurigheid huidige bestandschattingen

De ecologie van de strandgaper, zoals besproken in hoofdstuk 2, heeft directe gevolgen voor de nauwkeurigheid van de gebruikte bestandschattingen. Het diepgravende gedrag van deze soort maakt het moeilijk om een volledig beeld te krijgen van de populatie, aangezien de standaard bemonsteringsmethode, de zuigkor, slechts tot 7 cm diep het sediment binnendringt. Hierdoor worden diep ingegraven individuen gemist en blijft de werkelijke dichtheid van de populatie onderschat. Daarnaast is de afhankelijkheid van sifonbreedte als maat voor schelpgrootte en biomassa een bron van onzekerheid, omdat de relatie tussen deze parameters niet eenduidig is. De variabele rekrutering en sterftepatronen van de soort, beïnvloed door omgevingsfactoren zoals voedselbeschikbaarheid, predatie en concurrentie binnen dichte populaties, versterken deze onzekerheid. In hoofdstuk 3 wordt verder onderzocht hoe deze ecologische kenmerken bijdragen aan de verspreidingspatronen en populatiedynamiek van strandgapers in de Waddenzee, en hoe dit de huidige bestandschattingen beïnvloedt.

3 Verspreiding en populatiedynamiek in de Waddenzee

3.1 Jaarlijkse bestandschatting sublitorale schelpdierbestanden

Een schatting van het bestand aan strandgapers wordt jaarlijks gemaakt op basis van bemonsteringen die worden uitgevoerd tijdens de jaarlijkse "sublitorale mosselzaadsurvey" (van den Ende & van Asch, 2024). Deze survey, die sinds 1992 in opdracht van PO Mosselcultuur wordt uitgevoerd, vindt plaats in het sublitoraal van de westelijke Waddenzee, specifiek in de kombergingen van het Marsdiep en de Vliestroom. De survey is gestratificeerd op basis van het voorkomen van mosselen, wat betekent dat in gebieden waarvan bekend is dat er mosselen liggen, de monsterpunten dichter bij elkaar liggen. In het overige gebied waar mosselen voor zouden kunnen komen, liggen de monsterpunten verder uit elkaar.

In het sublitoraal van het Marsdiep en de Vliestroom komt de verspreiding van veel schelpdierensoorten grotendeels overeen met die van mosselen, die zowel harde oppervlakken als slibrijke gebieden kunnen koloniseren (Troost et al., 2021). Dit maakt de sublitorale mosselzaadsurvey ook geschikt om soorten zoals de strandgaper te monitoren, die qua voorkeuren voor het habitat overlap vertoont met de mossel (Strasser et al., 1999). Gebieden waar zowel mosselen als strandgapers kunnen voorkomen, worden daarom goed meegenomen in de monitoring.

Voor de bemonstering wordt vooral gebruik gemaakt van de zuigkor, tot een diepte van ongeveer 11 meter. Dit is een aangepaste kokkelkor met een versmald mes van 20 cm breedte, dat op een diepte van 7 cm door de bodem snijdt. Voor een paar dieper gelegen locaties wordt de bodemschaaf (ofwel guts) gebruikt. Dit apparaat is uitgerust met een mes van 10 cm breed en snijdt ook 7 cm diep. Uit de mesbreedte en de geviste afstand met beide tuigen wordt het bemonsterde bodemoppervlak berekend. Hiermee worden de resultaten uit de vangst omgerekend naar een dichtheid per vierkante meter. Echter, bij diepgravende soorten zoals de Amerikaanse zwaardschede en de strandgaper, wordt verwacht dat een deel van de individuen gemist wordt, wat kan leiden tot een onderschatting van hun bestand.

Voor de Amerikaanse zwaardschede is in 2015 een aanvullende survey gestart als onderdeel van de Wettelijke Onderzoekstaken in opdracht van het ministerie van LNV (Troost et al., 2023), omdat de verspreiding van deze soort afwijkt van de meeste andere soorten schelpdieren en de mosselzaadsurvey dus onvoldoende is (Troost et al., 2021). Hierbij is het zoekgebied uitgebreid en is geschat in welke mate het bestand wordt onderschat door gebruik van de zuigkor. Er is vergelijkend gevist met de zuigkor en een hydraulische happer, die dieper in de bodem doordringt. Met de happer werden gemiddeld 3x zoveel zwaardschedes gevonden, waaruit een correctiefactor van 3,0 is bepaald voor vangsten met de zuigkor. Deze correctiefactor wordt niet standaard toegepast op de bestandsberekeningen, maar wel voor specifieke toepassingen zoals bijvoorbeeld draagkrachtberekeningen (Craeymeersch et al., 2024). Een zelfde vergelijking tussen zuigkor en hydraulische happer is nu ook gemaakt voor de strandgaper en wordt in hoofdstuk 4 gerapporteerd.

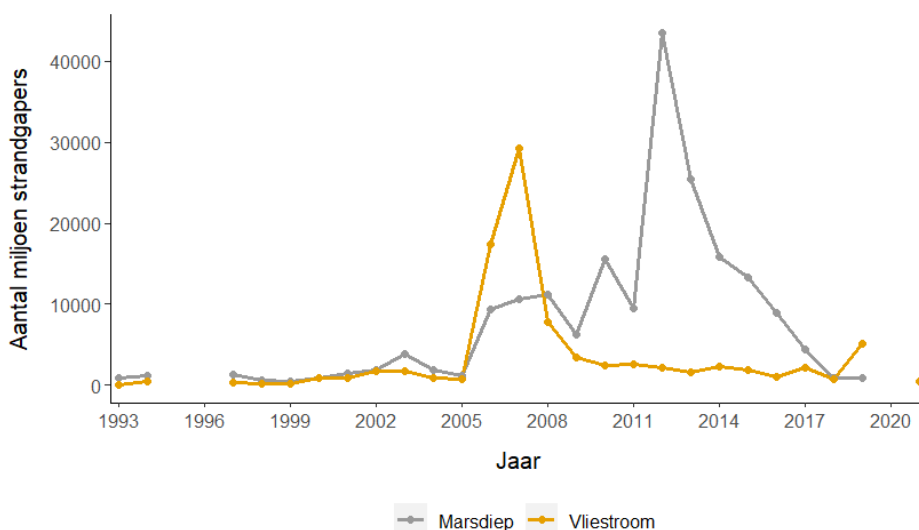
Tijdens de mosselzaadsurvey worden strandgapers ingedeeld in twee grootteklassen: "klein" en "groot." Omdat vaak alleen de uiteinden van de sifons van strandgapers in de monsters worden aangetroffen, wordt de breedte van de sifon gebruikt als maat voor de grootte van de strandgaper. Vervolgens wordt aan beide klassen een standaard individueel gewicht toegekend om een schatting te maken van de totale biomassa van de populatie. Tot nu toe is gerekend met een individueel gewicht

van 1 gram voor kleine en 5 gram voor grote exemplaren (Kamermans & van Asch, 2018). Aangezien de relatie tussen de dikte van de sifon en het natgewicht van de strandgaper onduidelijk is, blijft deze indeling tamelijk arbitrair. Het dient dan ook vooral als indicatie en is daardoor sterk kwalitatief van aard. De relatie tussen sifonbreedte en schelpgrootte is onderzocht en ook daarvan worden de resultaten gerapporteerd in hoofdstuk 4.

3.2 Populatiegrootte, ruimtelijke verspreiding, grootteklassen strandgapers

3.2.1 Totale populatiegrootte

Het bestand van strandgapers vertoont sterke jaarlijkse variaties in de Waddenzee en er zijn duidelijke verschillen tussen de kombergingen van het Marsdiep en de Vliestroom (**Figuur 2**). In de Vliestroom nam de populatie toe tot een piek rond 2007, gevolgd door een afname. In het Marsdiep daarentegen groeide de populatie gestaag tussen 2005 en 2012, waarna een plotselinge afname werd waargenomen. Door deze fluctuaties varieert ook de bijdrage van strandgapers aan de totale schelpdierbiomassa in de Waddenzee. Sinds 2004 bedroeg deze bijdrage gemiddeld $18 \pm 10\%$ in de Vliestroom en $28 \pm 12\%$ in het Marsdiep (Kamermans & van Asch, 2018).



Figuur 2: Schatting totale aantallen strandgapers per kombergingsgebied - Marsdiep (grijs) en Vliestroom (oranje) - door de jaren heen (zonder correctiefactor). De bestandschatting is in 2020 niet uitgevoerd vanwege de coronabeperkingen.

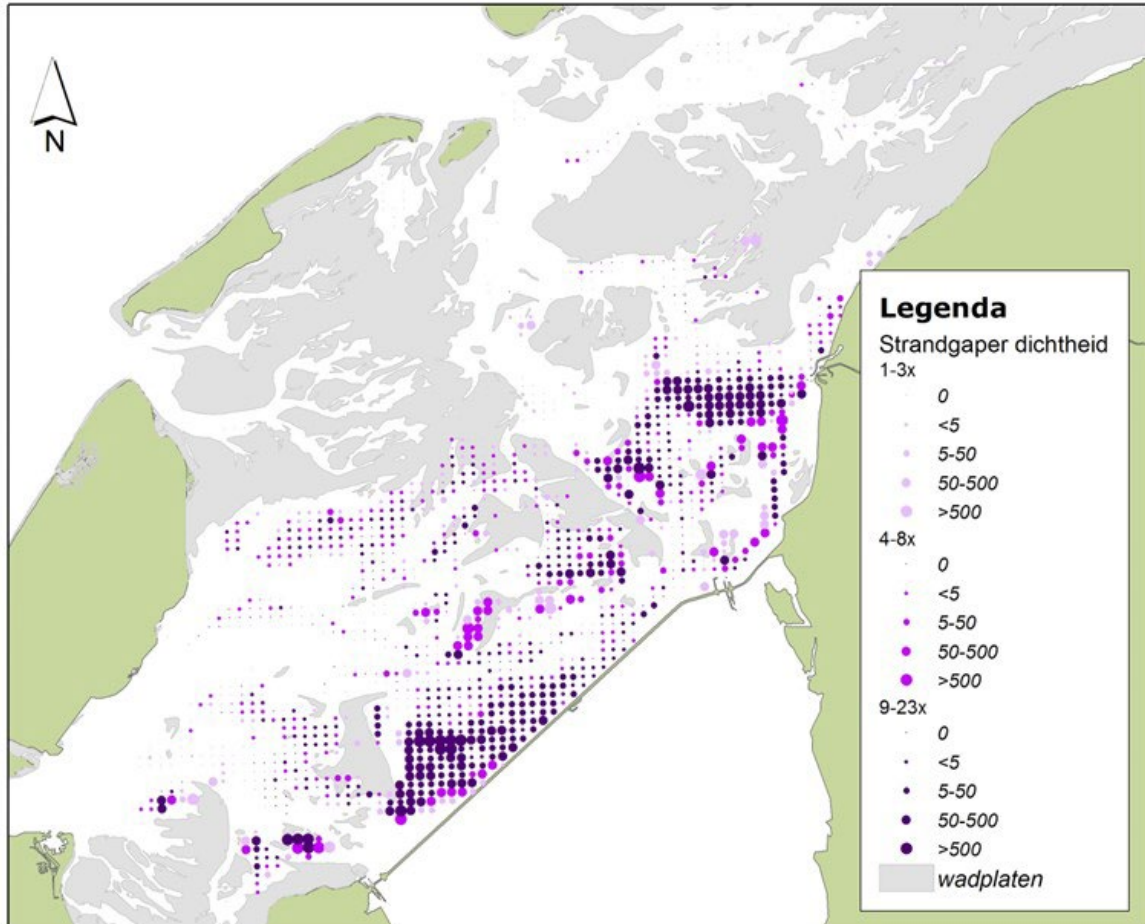
3.2.2 Verspreiding

Volgens de jaarlijkse surveys is de strandgaperpopulatie in de Waddenzee voornamelijk geconcentreerd in de middelste en lagere getijdenzone (Troost et al., 2019). In het sublitoraal komt de soort vooral voor in gebieden die ver van de zeegaten liggen, met de hoogste dichtheden nabij de Afsluitdijk (www.wur.nl/schelpdiermonitor). Langjarige bemonsteringen in de westelijke Waddenzee (1993-2017) laten zien dat de gemiddelde dichtheid van strandgapers per vierkante meter varieert (**Figuur 3**). Deze observaties komen overeen met eerdere bevindingen van Strasser et al. (1999), die eveneens rapporteerden dat de verspreiding en dichtheden van strandgapers in de Waddenzee sterk variabel zijn.

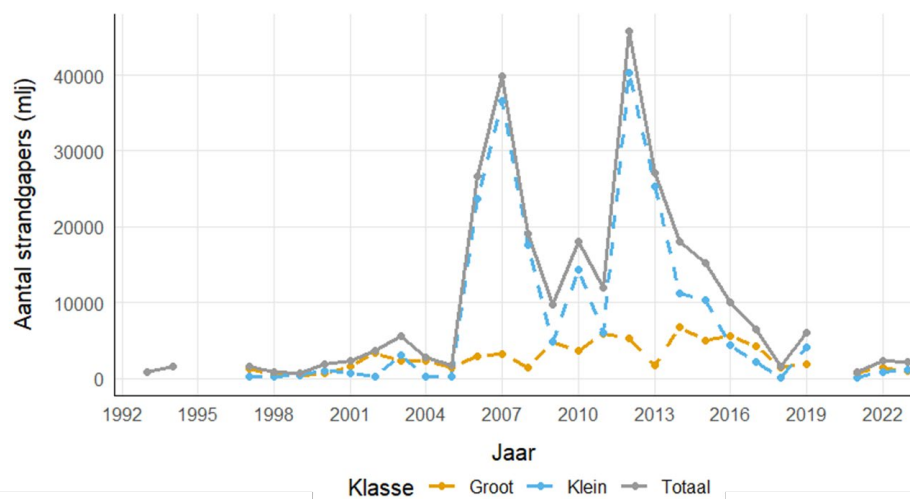
3.2.3 Grootteklassen

De locaties waar strandgapers voorkomen worden vaak gedomineerd door specifieke jaarklassen (Strasser et al., 1999). Dit patroon kan worden verklaard door de aanzienlijke variatie in rekrutering van jaar tot jaar (Maximovich & Guerassimova, 2003). Hoewel strandgapers een hoge vruchtbaarheid

en reproductief potentieel hebben, is de daadwerkelijke aanvoer van larven sporadisch en is de sterfte onder juvenielen hoog (Beukema, 1982). Ondanks dat elk jaar grote aantallen larven zich zouden kunnen vestigen, blijft de overleving van het broed in de vroege levensfase laag, wat kan leiden tot de opvallende onregelmatigheid en dominantie van enkele jaarklassen in de populatie. Deze observatie wordt ondersteund door de data uit de jaarlijkse mosselsurvey. **Figuur 4** laat zien dat er in de jaren met hoge populatiepieken, met name in 2007 en 2012, er vooral veel kleine (juvenile) strandgapers zijn geteld, die in de daaropvolgende jaren niet uitgroeien tot een groot bestand aan grote (en dus oudere) individuen.



Figuur 3: Gemiddelde dichtheid van strandgapers (aantal per m^2) in het sublitoraal van de westelijke Waddenzee, berekend over alle jaren waarin een monsterpunt bemonsterd is in de periode 1993-2017, opgedeeld in drie categorieën van bemonsteringsfrequentie (1-3x, 4-8x en 9-23x bemonsterd; de soort is niet geregistreerd in 1995 en 1996) (Troost et al., 2019).



Figuur 4: Schatting van het totale aantal strandgapers in de westelijke Waddenzee (Marsdiep en Vlietstroom) opgedeeld in klein (oranje) en groot (blauw).

4 Vergelijking zuigkor en hydraulische happer strandgaper

4.1 Methode correctiefactor en relatie sifonbreedte en schelpgrootte

4.1.1 Veldwerk

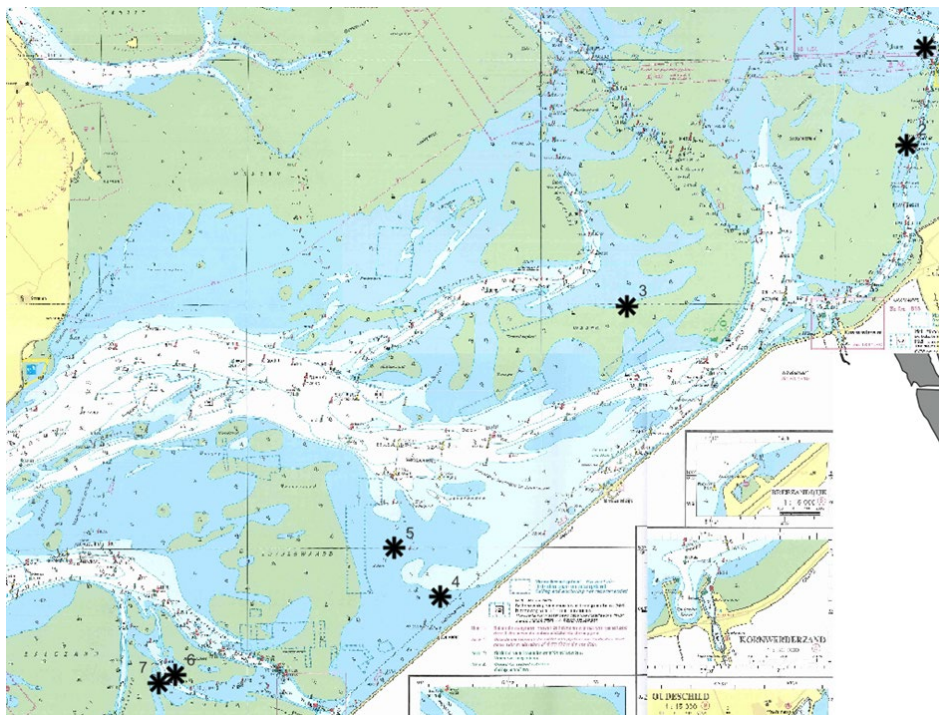
De vergelijking van de vangst efficiëntie tussen de zuigkor en hydraulische happer heeft tussen 10 en 13 juli 2023 plaats gevonden in het westelijke deel van de Waddenzee. Met het schip de Ye42 werden op 7 verschillende plekken (**Figuur 5**) in totaal 13 locaties met beide monstertuigen bemonsterd. De locaties zijn geselecteerd op basis van de uitkomsten van de mosselzaad sublitoraal survey in het voorjaar van 2023.

Op elke locatie werd eerst een monster genomen met de zuigkor. De zuigkor is een aangepaste kokkelkor met een mesbreedte van 20 cm en een diepgang van 7 cm in de bodem. De trek lengte en exacte locatie van elke trek werden geregistreerd met behulp van gps apparatuur en het geografische informatie systeem QGIS. De gemiddelde trek lengte was 104 m, wat resulteerde in een bemonsterd oppervlak van gemiddeld 21 m² per trek. Tijdens de trek wordt het materiaal dat door de zuigkor verzameld wordt, via een buis aan dek gezogen, waar het wordt gespoeld in een zeeftrammel met een maaswijdte van 5 mm alvorens het wordt verzameld voor verdere verwerking. Het gehele monster werd aan boord uitgezocht op de aanwezigheid van strandgapers. De strandgapers werden geteld, gesorteerd per lengteklasse en geregistreerd in een Access-database. Omdat strandgapers vaak diep in het sediment zitten worden meestal alleen de uiteindes van de sifons in de monsters gevonden. Daarom is er alleen met dichtheid gerekend en niet met biomassa. Bij vangsten van grote volumes ander materiaal of met een groot aantal strandgapers werd een deelmonster genomen, om binnen de beschikbare tijd zoveel mogelijk monsters te kunnen verwerken. Als er op een locatie gemiddeld vijf of meer strandgapers per vierkante meter werden gevonden, werd de locatie geschikt bevonden voor de vergelijking met de hydraulische happer.

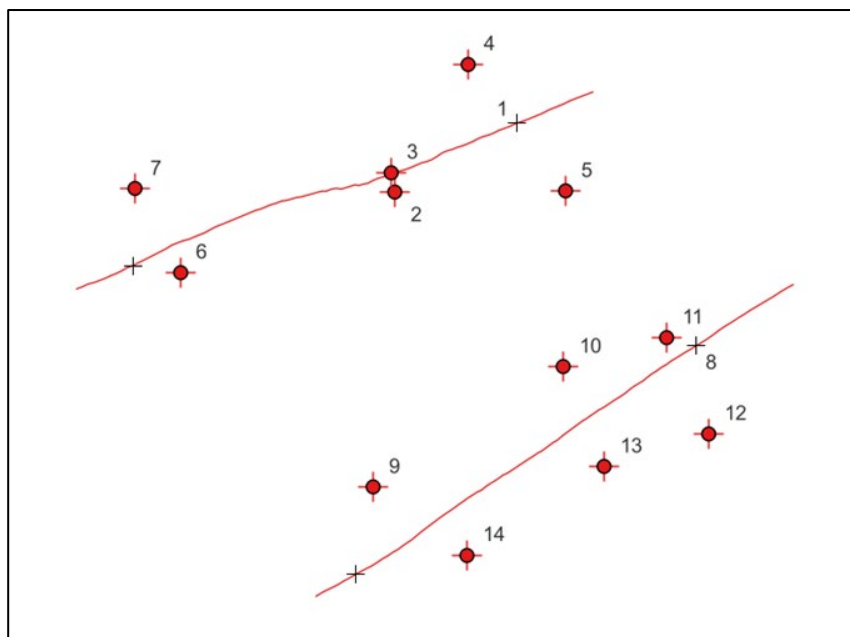
Indien de locatie geschikt bleek, werden zo dicht mogelijk langs het sleepspoor van de zuigkor zes happen genomen met de hydraulische happer (**Figuur 6**). De hydraulische happer wordt bediend vanuit de kraan aan dek en hapt, afhankelijk van de bodemgesteldheid, tot een diepte van 0,5 meter. Het bemonsterde oppervlak van de happer is 1,06 m². Per hap werden het type sediment (zacht of hard) en de graafdiepte geregistreerd. Als proxy voor de graafdiepte werd, alvorens het monster in de zeefbak te storten, de afstand gemeten tussen het oppervlak van het sediment en de bovenkant van de schalen van de happer (**Figuur 7**). In harde bodems is de graafdiepte relatief gering en ligt het sediment oppervlak lager dan de bovenkant van de schalen, wat een negatief getal oplevert. Het totale volume aan gehapt sediment is groter dan het volume binnen de gesloten schalen, waardoor bij een grote graafdiepte het gehapte sediment boven de rand van de schalen uit kan komen. Het getal is dan positief. Dit laatste wordt vooral gezien in zachte sedimenten, waarin de zware happer zelfs nog wat dieper kan wegzinken. De happen werden uitgespoeld in een zeefbak met een maaswijdte van 5 mm. Per monster werden de strandgapers verzameld en op schatting van de sifonbreedte gesorteerd per lengteklasse "klein" en "groot", en geregistreerd in een Access-database. In totaal zijn op de 13 bemonsterde locaties 77 happen genomen. Op de laatste locatie in de Boontjes is er helaas een hap vergeten en zijn er 5 in plaats van 6 happen genomen.

4.1.2 Correctiefactor berekenen

Per locatie is de dichtheid strandgapers per vierkante meter berekend, voor de zuigkor en de hydraulische happer. Hierbij is gecorrigeerd voor de totale bemonsterde oppervlakte per monstertuig. Uit het verschil tussen de tuigen is de correctiefactor per locatie bepaald.



Figuur 5: Locaties vergelijkend vissen **1** Molenrak (2 slepen 12 happen), **2** Boontjes (3 slepen 17 happen), **3** Scheurrak Omdraai (2 slepen 12 happen), **4** en **5** Vlieter (3 slepen 18 happen), **6** en **7** Wierbalg (3 slepen 18 happen).



Figuur 6: Twee zuigkorttrekken (rode lijn) in het Molenrak met start en stop (+ symbool) en aan weerszijde de locaties met de hydraulische happer (rode punt met nummer).



Figuur 7: Hydraulische happer, met behulp van een maatstok wordt de afstand tussen het sediment en de bovenkant van de happer opgemeten.

4.1.3 Relatie sifonbreedte en schelpgrootte

De intacte strandgapers, verzameld tijdens de aanvullende survey van 2023, zijn aan boord visueel ingedeeld in twee grootteklassen: "klein" en "groot". Deze indeling is gebaseerd op een visuele inschatting, omdat dit ook de gebruikelijke methode is tijdens de mosselzaadsurvey. Om de grootte van strandgapers nauwkeuriger te bepalen aan de hand van de breedte van de sifontop, is van alle intacte exemplaren het volgende gemeten: schelpenlengte, natgewicht en breedte van de sifontop. Bij gevangen intacte strandgapers is de sifon vaak volledig ingetrokken, wat vooral bij grotere exemplaren de indruk kan wekken van een verdikking net achter de sifonopening. Omdat de visuele inschatting van de grootteklassen vaak op deze waargenomen dikte lijkt te zijn gebaseerd, is ervoor gekozen om altijd het breedste gedeelte van de sifontop te meten in plaats van de breedte van de sifonopening. In totaal zijn 215 intacte strandgapers op deze manier gemeten. Bij een aantal strandgapers (n=9) leek de sifontop beschadigd; bij deze exemplaren is de sifonbreedte niet gemeten.

Om een objectieve scheiding tussen de grootteklassen "klein" en "groot" te bepalen, hebben we verschillende drempelwaarden voor sifonbreedte getest op de 215 gemeten strandgapers. Dit houdt in dat we drempels instellen bij specifieke sifonbreedtes en analyseren hoe de indeling verandert. Bijvoorbeeld, als de drempel op 5 mm wordt gesteld, vallen alle strandgapers met een sifonbreedte van ≤ 5 mm in de categorie "klein" en de rest in "groot". Bij een drempel van 10 mm worden opnieuw andere exemplaren heringedeeld. Voor elke drempelwaarde hebben we de spreiding in schelpafmetingen (lengte en natgewicht) binnen beide groepen berekend. Dit proces is herhaald voor meerdere drempelwaarden om te onderzoeken welke grens de meest consistente indeling oplevert. Een optimale drempelwaarde zorgt ervoor dat de variabiliteit binnen elke groep zo klein mogelijk is, terwijl de verschillen tussen de groepen zo groot mogelijk blijven. Het doel is een grenswaarde te vinden die de indeling zo nauwkeurig en reproduceerbaar mogelijk maakt, zodat deze in toekomstige surveys consistent kan worden toegepast.

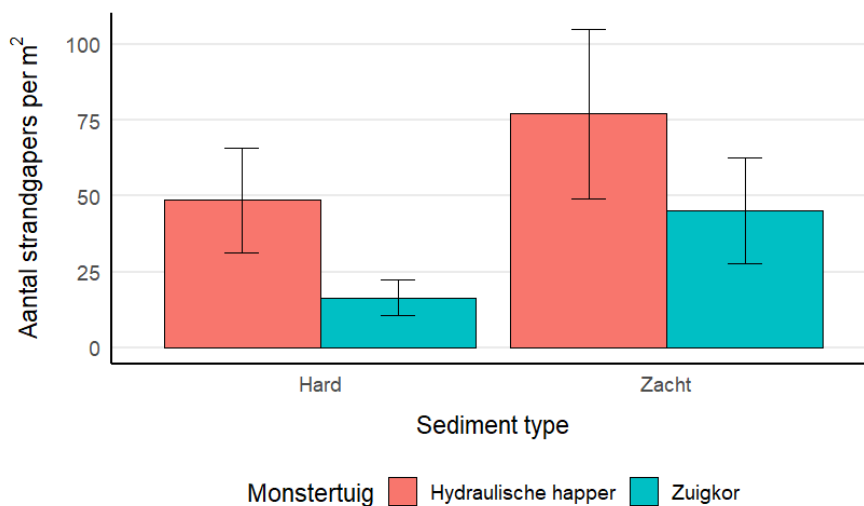
4.2 Resultaten

4.3 Correctiefactor

Tabel 1 toont de gemiddelde dichtheid van strandgapers per locatie voor elk monstertuig. Gemiddeld verschilden deze dichtheden met een factor 2,4 tussen beide tuigen, met een standaarddeviatie van 1,1. Dit betekent dat de hydraulische happer gemiddeld 2,4 keer efficiënter is dan de zuigkor. In hard sediment was het verschil groter (3,05) dan in zacht sediment (1,87). Er kon echter geen statistisch significant verschil aangetoond worden, vanwege de grote variatie tussen (**Figuur 8**) en binnen (**Tabel 1**) locaties.

Tabel 1: Resultaten uit het vergelijkend vissen. Per locatie is de dichtheid (met standaard deviatie) afkomstig uit beide tuigen weergegeven (happer: gemiddelde van 5-6 happen), en de resulterende omrekenfactor (happer/zuigkor). Daarnaast is er een splitsing gemaakt tussen hard en zacht substraat.

Dichtheid							
Substraat	Locatie en trek (zie figuur 6)	Zuigkor (n/m ²)	SD	Happer (n/m ²)	SD	Correctie	SD
Hard	Boontjes 3	36.2		90.9	54.4	2.5	
	Wierbalg 7	38.4		114.6	47.1	3	
	Scheurrak 10	3.9		10.5	4.6	2.7	
	Scheurrak 11	6.4		15.3	6.4	2.4	
	Boontjes 12	6.3		23	28.9	3.7	
	Boontjes 13	20.4		82.3	46.1	4	
Gem. hard sediment:		18.6	56.1	56.1	45.1	3.05	0.66
Zacht	Molenrak 1	6.8		9.3	5.4	1.4	
	Molenrak 2	6		12.9	4.3	2.2	
	Vlieter 4	27.9		119.5	63.9	4.3	
	Wierbalg 5	2.7		3.9	2.6	1.4	
	Wierbalg 6	33.8		23.6	16.1	0.7	
	Vlieter 8	89.4		151.9	28.2	1.7	
	Vlieter 9	106.2		145.2	29.3	1.4	
Gem. zacht sediment:		39.0	42.1	66.6	68.6	1.87	1.16
Gemiddeld totaal:		30.6	33.2	61.8	56.8	2.42	1.11



Figuur 8: Gemiddelde dichtheid per vierkante meter van strandgapers met de zuigkor en de hydraulische happer (gemiddelde van 6 of 5 happen per locatie) op hard of zacht sediment.

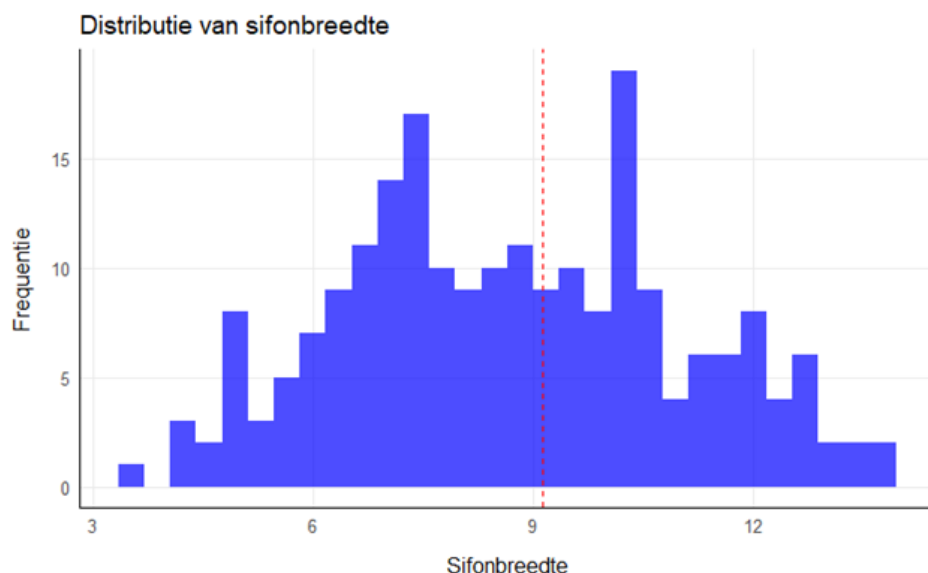
4.3.1 Relatie sifonbreedte en schelpgrootte

4.3.1.1 Drempelwaarde grootteklasse

Figuur 9 toont de frequentieverdeling van de gemeten sifonbreedtes van 215 intacte strandgapers. Op basis van deze verdeling is de meest geschikte drempelwaarde voor de sifonbreedte vastgesteld op 9,1 mm. Strandgapers met een sifonbreedte van $\leq 9,1$ mm worden geclassificeerd als "klein," terwijl

exemplaren met een grotere sifonbreedte als "groot" worden beschouwd. Deze drempelwaarde zorgt voor minimale variatie binnen de groepen en maximaliseert het onderscheid tussen de twee categorieën.

Tabel 2 vergelijkt de indeling op basis van visuele schatting en de nieuwe, objectieve classificatie. De bovenste twee rijen tonen het gemiddelde van sifonbreedte, schelpenlengte en natgewicht voor de oorspronkelijke, visueel geschatte grootteklassen. Hierbij werden aan boord meer grote strandgapers (186) dan kleine (29) genoteerd. De onderste twee rijen geven de herverdeling weer op basis van de drempelwaarde van 9,1 mm, waarbij het aantal kleine strandgapers toeneemt tot 123 en het aantal grote afneemt tot 92. De kleine strandgapers hebben in deze indeling een gemiddelde schelpenlengte van 38.6 mm en de grote strandgapers van 67.8 mm.



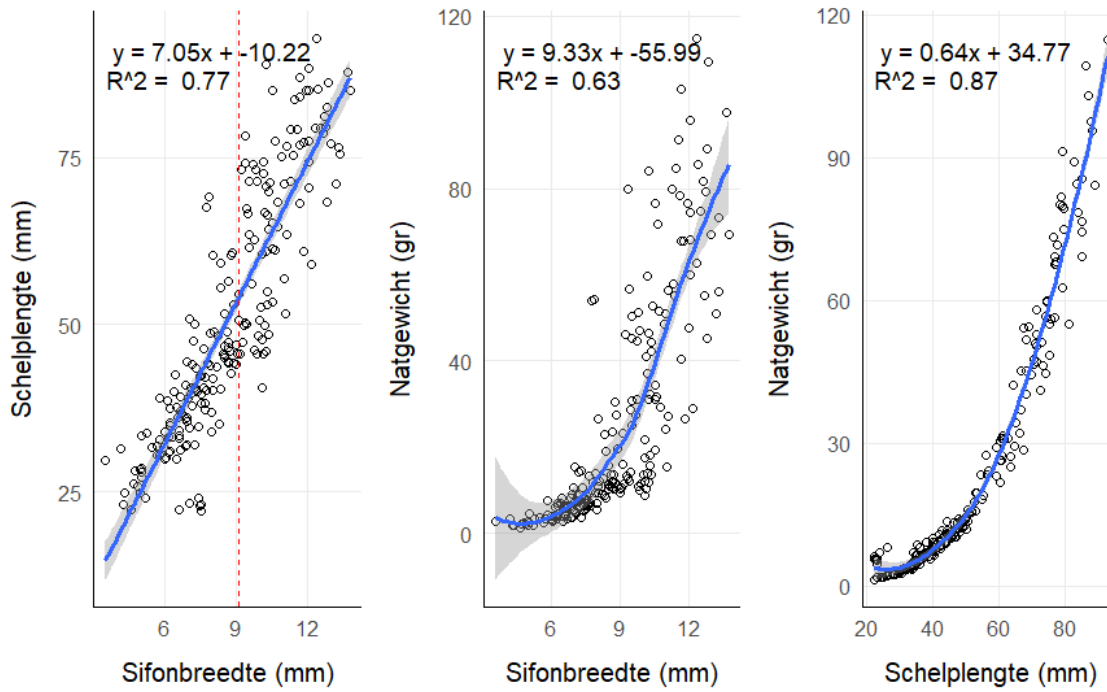
Figuur 9: Frequentieverdeling van de gemeten sifonbreedtes van strandgapers in de zomer van 2023. De rode stippellijn geeft de drempelwaarde om de schelpen te verdelen in "klein" en "groot".

Tabel 2: Overzicht van de gemiddelde sifonbreedte, schelpenlengte en natgewicht voor de visueel geschatte grootteklasse-indeling gemaakt aan boord in de zomer van 2023 en de nieuwe indeling op basis van de berekende drempelwaarde van 9.1 mm.

	Klasse	Sifonbreedte (mm)	Schelpenlengte (mm)	Natgewicht (gr)	Aantal (n)
Visuele schatting	Groot	9.2 ± 2.0	54 ± 17	28 ± 27	186
	Klein	5.5 ± 0.9	29 ± 3	3 ± 0.8	29
Nieuwe indeling, op basis van drempelwaarde	Groot	10.9 ± 1.2	67.8 ± 13.1	47 ± 27.3	92
	Klein	7.0 ± 1.3	38.6 ± 9.6	8.7 ± 8	123

4.3.1.2 Biometrische correlaties

Figuur 10 toont de verbanden tussen de morfologische metingen. De eerste grafiek laat een duidelijk positief lineair verband zien: naarmate de sifonbreedte toeneemt, wordt de schelpenlengte groter. De rode lijn in de grafiek markeert de drempelwaarde van 9,1 mm voor de sifonbreedte en scheidt de "kleine" schelpen (links) van de "grote" schelpen (rechts). Deze lijn kruist de regressielijn van het lineaire verband bij een schelpenlengte van 54,1 mm.



Figuur 10: Verbanden tussen de morfologische metingen van de gemeten schelpen. De rode lijn in grafiek 1, is getekend op een sifonbreedte van 9.1 en scheidt visueel de "kleine" schelpen links en de "grote" schelpen rechts.

5 Discussie en conclusies

5.1 Correctie van de zuigkor-efficiëntie

De resultaten van dit onderzoek laten zien dat de standaard bemonsteringstechniek met de zuigkor zoals verwacht leidt tot een onderschatting van de werkelijke dichtheid van strandgapers. Vergelijking met de hydraulische happer resulteerde in een correctiefactor van 2.4, wat betekent dat de werkelijke aantallen naar schatting sowieso 2,4 keer hoger liggen dan de tellingen verkregen met de zuigkor. Deze correctiefactor varieerde echter per locatie, afhankelijk van het sedimenttype.

Uit de aanvullende survey bleek dat de dichtheid van strandgapers sterk varieerde tussen locaties en dat er duidelijke verschillen waren tussen harde en zachte sedimenten voor de twee verschillende monstertuigen. De correctiefactor van 2.4 was dan ook niet overal gelijk: in harde bodems was de onderschatting groter, met correctiefactoren tot 3.05, terwijl in zachtere sedimenten een lagere factor van 1.87 werd gevonden.

De strandgaper is een diepgravende soort die zich mogelijk beter kan vestigen en ingraven in zachter, slijkgig sediment (Thomson & Gannon, 2013). In dit type sediment zakt de zuigkor ook dieper weg, waardoor mogelijk een groter deel van de populatie wordt bemonsterd. In harde bodems kan het voor strandgapers moeilijker zijn om diep te graven, wat zou kunnen resulteren in een hogere detectiekans met de hydraulische happer. Dit onderstreept het belang van sedimentkenmerken bij de interpretatie van bestandsramingen. Naast een hoge ruimtelijke variabiliteit blijkt uit de literatuur dat zowel de dichtheden als de verdeling van grootteklassen sterk temporeel variëren (Bowen & Hunt, 2009; Strasser, 1999). De vestigingspatronen (spatfall) en herverdeling van jonge strandgapers volgen een grotendeels stochastisch proces, vergelijkbaar met die van kokkels (*Cerastoderma edule*) en nonnetjes (*Macoma balthica*) (Armonies, 1996;). Zelfs op kleine schaal (< 300 m) kunnen populatiedynamieken sterk verschillen tussen locaties, bijvoorbeeld tussen hydrodynamisch beschutte en blootgestelde zandplaten (Emerson, 1991).

Vanwege deze hoge variabiliteit in ruimte en tijd is het belangrijk om te erkennen dat de huidige correctiefactor gebaseerd is op één onderzoeksjaar en een beperkt aantal locaties. Toekomstige studies moeten aantonen hoe robuust deze factor is onder verschillende omstandigheden en in meerdere jaren.

5.2 Verbetering van grootteclassificatie

Naast de correctie voor vangstefficiëntie is ook de methode voor het bepalen van individuele schelpgrootte verbeterd. Tijdens de mosselzaadsurvey worden vaak alleen de toppen van de sifons van strandgapers aangetroffen. Op basis van de breedte van deze toppen werd visueel een inschatting gemaakt van het aantal "kleine" en "grote" strandgapers. Dit was echter een kwalitatieve methode, wat kon leiden tot onnauwkeurigheden in de biomassa-inschatting. In voorgaande jaren werd de biomassa van strandgapers geschat door het aantal kleine strandgapers te vermenigvuldigen met 1 gram en het aantal grote strandgapers met 5 gram (Kamermans & van Asch, 2018). De 1 gram voor kleine strandgapers lijkt een onderschatting te zijn in vergelijking met de meetgegevens verzameld in 2023, deze hadden namelijk een gemiddeld natgewicht van ongeveer 3 gram. De 5 gram voor grote strandgapers blijkt echter een aanzienlijke onderschatting, aangezien het gemiddelde gewicht van de grote strandgapers 28 gram bedroeg, met zelfs een maximum van 114,7 gram.

Het huidige onderzoek introduceert een objectieve drempelwaarde van 9,1 mm sifonbreedte, waarbij strandgapers met een sifonbreedte $\leq 9,1$ mm als "klein" worden geclassificeerd en exemplaren met een bredere sifon als "groot" worden beschouwd. Deze nieuwe drempel minimaliseert de variatie binnen de groepen en maximaliseert het onderscheid, wat leidt tot een betere toekenning van individuele gewichten en daarmee een nauwkeurigere schatting van de totale biomassa. Wanneer deze drempelwaarde wordt toegepast, komt de nieuwe indeling uit op een gemiddeld natgewicht van $8,7 \pm 8$ gram voor kleine strandgapers en $47 \pm 27,3$ gram voor grote strandgapers. Omdat de lengtefrequentie van strandgapers per jaar kan variëren door verschillen in broedval, is het belangrijk om de toepasbaarheid van deze drempelwaarde in toekomstige surveys te blijven evalueren.

5.3 Conclusies en aanbevelingen

Dit onderzoek richtte zich op de twee belangrijkste bronnen van onnauwkeurigheid in de bestandsbepaling van strandgapers:

- 1) De correctie van de zuigkor-efficiëntie: De zuigkor onderschat het aantal strandgapers, vooral in harde sedimenten. Een correctiefactor van 2,4 is vastgesteld, maar deze varieert per locatie. In zachtere bodems presteert de zuigkor beter doordat deze dieper wegzakt en een groter deel van de populatie bemonstert.
- 2) Verbetering van de grotenclassificatie: De nieuwe drempelwaarde van 9,1 mm sifonbreedte biedt een objectieve methode om strandgapers in grootteklassen te verdelen. Dit draagt bij aan een betere schatting van de totale biomassa en moet in toekomstige jaren worden geëvalueerd om rekening te houden met natuurlijke variatie.

Voor verdere verfijning van de correctiefactor en de biomassa-inschatting wordt aanbevolen om:

- 1) Meer vergelijkende bemonsteringen met de hydraulische happer uit te voeren in verschillende jaren en sedimenttypen.
- 2) De relatie tussen sifonbreedte en schelpbiometrie periodiek te herzien om te zorgen voor een nauwkeurige toekenning van individuele gewichten.

De strandgaper speelt een belangrijke rol in het ecosysteem van de Waddenzee. Deze soort kan in grote aantallen voorkomen en heeft daardoor waarschijnlijk een significante invloed op de draagkracht van het systeem. Dit onderzoek heeft een eerste stap gezet in het verbeteren van de bestandsbepaling van strandgapers. Om beter te begrijpen hoe strandgapers de draagkracht van het ecosysteem beïnvloeden, is echter meer informatie nodig over hun filtratiecapaciteit en graasdruk. In paragraaf 2.3.6 is kort besproken hoe de filtratiecapaciteit samenhangt met de grootte van strandgapers, maar deze informatie is gebaseerd op slechts één studie (Riisgård & Seerup, 2003). Op dit moment wordt aanvullend onderzoek uitgevoerd naar de invloed van seizoensvariaties in voedselbeschikbaarheid op de filtratiecapaciteit en de specifieke rol van strandgapers in de Waddenzee. Dit onderzoek kan bijdragen aan een beter inzicht in de ecologische functies van strandgapers en hun rol in de draagkracht van het ecosysteem.

6 Dankwoord

Graag bedanken wij de bemanning van de YE42 voor de aanvullende strandgaper bemonsteringen uitgevoerd in de westelijke Waddenzee.

7 Kwaliteitsborging

Wageningen Marine Research beschikt over een ISO 9001:2015 gecertificeerd kwaliteitsmanagementsysteem. De organisatie is gecertificeerd sinds 27 februari 2001. De certificering is uitgevoerd door DNV.

Literatuur

- Beukema, J. J. (1982). ANNUAL VARIATION IN REPRODUCTIVE SUCCESS AND BIOMASS OF THE MAJOR MACROZOOBENTHIC SPECIES LIVING IN A TIDAL FLAT AREA OF THE WADDEN SEA. *Netherlands Journal of Sea Research*, 16, 37–45. Retrieved from <http://eprints.uanl.mx/5481/1/1020149995.PDF>
- Bourque, D., Miron, G., & Landry, T. (2001). Predation on soft-shell clams (*Mya arenaria*) by the nemertean *Cerebratulus lacteus* in Atlantic Canada: Implications for control measures. *Hydrobiologia*, 456, 33–44.
- Brousseau, D. J. (1978). Spawning cycle, fecundity, and recruitment in a population of soft-shell clam, *Mya arenaria*, from Cape Ann, Massachusetts. *Fishery Bulletin*, 76(1), 155–166. Retrieved from <http://fishbull.noaa.gov/76-1/brousseau.pdf>
- Brousseau, D. J. (1979). Analysis of growth rate in *Mya arenaria* using the Von Bertalanffy equation. *Marine Biology*, 51(3), 221–227.
- Camillini, N., Larsen, M., & Glud, R. N. (2019). Behavioural patterns of the soft-shell clam *Mya arenaria*: Implications for benthic oxygen and nitrogen dynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 622, 103–119.
- Cardoso, J. F. M. F., Witte, J. I., & van der Veer, H. W. (2009). Differential reproductive strategies of two bivalves in the Dutch Wadden Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84(1), 37–44.
- Cervenc, A., Troost, K., Dijkman, E., de Jong, M., Smit, C. J., Leopold, M. F., & Ens, B. J. (2015). Distribution of wintering Common Eider *Somateria mollissima* in the Dutch Wadden Sea in relation to available food stocks. *Marine Biology*, 162(1), 153–168.
- Commuto, J. A., Thrush, S. F., Pridmore, R. D., Hewitt, J. E., & Cummings, V. J. (1995). Dispersal dynamics in a wind-driven benthic system. *Limnology and Oceanography*, 40(8), 1513–1518.
- Craeymeersch, J. A., Schotanus, J., van Asch, M., Capelle, J. J., Troost, K., & Jansen, H. M. (2024). *De draagkracht van de Oosterschelde en westelijke Waddenzee voor schelpdieren*.
- Cross, M. E., Lynch, S., Whitaker, A., O'Riordan, R. M., & Culloty, S. C. (2012). The Reproductive Biology of the Softshell Clam, *Mya arenaria*, in Ireland, and the Possible Impacts of Climate Variability. *Journal of Marine Biology*, 2012, 1–9.
- Du Clos, K. T., & Jiang, H. (2018). Overcoming hydrodynamic challenges in suspension feeding by juvenile *Mya arenaria* clams. *Journal of the Royal Society Interface*, 15(138).
- Emerson, C. W. (1990). Influence of Sediment Disturbance and Water Flow on the Growth of the Soft-Shell Clam, *Mya arenaria* L. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47, 1655–1663.
- Emerson, C. W., & Grant, J. (1991). The control of soft-shell clam *Mya arenaria* recruitment on intertidal sandflats by bedload sediment transport.pdf. *Limnol. Oceanogr.*, 36(7), 1288–1300.
- Emerson, C. W., Minchinton, T. E., & Grant, J. (1988). Population structure, biomass, and respiration of *Mya arenaria* L. on temperate sandflat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 115(2), 99–111.
- Gosselin, L. A., & Qian, P. Y. (1997). Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 146(1–3), 265–282.
- Günther, C. P. (1992). Settlement and recruitment of *Mya arenaria* L. in the Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 159(2), 203–215.
- Haider, F., Timm, S., Bruhns, T., Noor, M. N., & Sokolova, I. M. (2020). Effects of prolonged food limitation on energy metabolism and burrowing activity of an infaunal marine bivalve, *Mya arenaria*. *Comparative Biochemistry and Physiology -Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 250(August), 110780.
- Hunt, H. L. (2004). Transport of juvenile clams: Effects of species and sediment grain size. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 312(2), 271–284.
- Hunt, H. L. (2005). Effects of sediment source and flow regime on clam and sediment transport. *Marine Ecology Progress Series*, 296(October), 143–153.
- Hunt, H. L., & Mullineaux, L. S. (2002). The roles of predation and postlarval transport in recruitment of the soft shell clam (*Mya arenaria*). *Limnology and Oceanography*, 47(1), 151–164.
- Hunt, H. L., & Scheibling, R. E. (1997). Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 155(May), 269–301.
- Jansen, H., Kamermans, P., Glorius, S., & van Asch, M. (2019). *Draagkracht van de Oosterschelde en westelijke Waddenzee voor schelpdieren : evaluatie van veranderingen in de voedselcondities en schelpdierbestanden in relatie tot de mosselkweek in de periode 1990-2016*.
- Jensen, K. T., & Jensen, J. N. (1985). The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 89(2–3), 157–174.
- Kamermans, P., & van Asch, M. (2018). *Monitoring draagkracht voor schelpdieren in relatie tot opschaling*

- Larsen, E. H., & Francesconi, K. A. (2003). Arsenic concentrations correlate with salinity for fish taken from the North Sea and Baltic waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(2), 283–284.
- Ledoux, T., Clements, J. C., Maillet, M., Gallant, D., Sonier, R., & Miron, G. (2023). Reproductive ecology of the soft-shell clam (*Mya arenaria*) in Eastern New Brunswick, Canada: Assessing size-at-maturity and spawning time to inform fisheries management. *Fisheries Research*, 265.
- MacDonald, B. A., & Thomas, M. L. H. (1980). Age determination of the soft-shell clam *Mya arenaria* using shell internal growth lines. *Marine Biology*, 58(2), 105–109.
- Maximovich, N. V., & Guerassimova, A. V. (2003). Life history characteristics of the clam *Mya arenaria* in the White Sea. *Helgoland Marine Research*, 57(2), 91–99.
- McKindsey, C. W., Thetmeyer, H., Landry, T., & Silvert, W. (2006). Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management. *Aquaculture*, 261(2), 451–462.
- Meire, P. M. (1993). THE IMPACT OF BIRD PREDATION ON MARINE AND ESTUARINE BIVALVE POPULATIONS: A SELECTIVE REVIEW OF PATTERNS AND UNDERLYING CAUSES. *NATO ASI Series*, G 33.
- Möller, P., & Rosenberg, R. (1983). Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, Western Sweden. *Ophelia*, 22(1), 33–55.
- Philippart, C. J. M., Van Bleijswijk, J. D. L., Kromkamp, J. C., Zuur, A. F., & Herman, P. M. J. (2014). Reproductive phenology of coastal marine bivalves in a seasonal environment. *Journal of Plankton Research*, 36(6), 1512–1527.
- Powers, S. P., Bishop, M. A., Grabowski, J. H., & Peterson, C. H. (2006). Distribution of the invasive bivalve *Mya arenaria* L. on intertidal flats of southcentral Alaska. *Journal of Sea Research*, 55(3), 207–216.
- Riisgård, H. U., & Seerup, D. F. (2003). Filtration rates in the soft clam *Mya arenaria*: Effects of temperature and body size. *Sarsia*, 88(6), 416–428.
- Strasser, M. (1998). *Mya arenaria* - an ancient invader of the North Sea coast. *Helgolander Meeresuntersuchungen*, 52(3–4), 309–324.
- Strasser, M. (2002). Reduced epibenthic predation on intertidal bivalves after a severe winter in the European Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 241, 113–123.
- Strasser, M., Dekker, R., Essink, K., Günther, C. P., Jaklin, S., Kröncke, I., Madsen, P. B., Michaelis, H., & Vedel, G. (2003). How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea after a severe winter? *Journal of Sea Research*, 49(1), 47–57.
- Strasser, M., Walensky, M., & Reise, K. (1999). Juvenile-adult distribution of the bivalve *Mya arenaria* on intertidal flats in the Wadden Sea: Why are there so few year classes? *Helgoland Marine Research*, 53(1), 45–55.
- Thomson, E., & Gannon, D. P. (2013). Influence of Sediment Type on Antipredator Response of the Softshell Clam, *Mya arenaria*. *Northeastern Naturalist*, 20(3), 498–510.
- Troost, K., van Asch, M., Brummelhuis, E., van den Ende, D., Es, Y. Van, Perdon, K. J., ... van Zwol, J. (2023). *Schelpdierbestanden in de Nederlandse kustzone, Waddenzee en zoute deltawateren in 2022*. Retrieved from Wageningen University & Research, CVO rapport: 23.009 website: <https://edepot.wur.nl/538895>
- Troost, K., van Asch, M., Brummelhuis, E., van den Ende, D., van Es, Y., Perdon, K. J., van der Pool, J., van Zweeden, C., & van Zwol, J. (2021). *Schelpdierbestanden in de Nederlandse kustzone, Waddenzee en zoute deltawateren in 2020*. Retrieved from Wageningen University & Research, CVO rapport: 21.001 website: <https://edepot.wur.nl/538895>
- Troost, K., van den Ende, D., van Asch, M., & van Stralen, M. (2019). *Ontwikkeling en verspreiding van schelpdieren en andere bodemdieren in het sublitoraal van de westelijke Waddenzee in de periode 1992-2017*. Retrieved from Wageningen Marine Research rapport C001/20 website: <https://research.wur.nl/en/publications/a1206af2-2537-4d4f-b31b-b354b16d08bd>
- van den Ende, D., & van Asch, M. (2024). *Inventarisatie van het wilde sublitorale mosselbestand van de westelijke Waddenzee in het voorjaar van 2024*. Retrieved from Wageningen University & Research rapport: C021/24 website: <https://research.wur.nl/en/publications/96245731-5d5b-47e2-8c9d-422f208d255c>
- Vincent, B., Desrosiers, G., & Gratton, Y. (1988). Orientation of the infaunal bivalve *Mya arenaria* L. in relation to local current direction on a tidal flat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 124(3), 205–214.
- Weiss, E. T., Carmichael, R. H., & Valiela, I. (2002). The effect of nitrogen loading on the growth rates of quahogs (*Mercenaria mercenaria*) and soft-shell clams (*Mya arenaria*) through changes in food supply. *Aquaculture*, 211(1–4), 275–289.
- Weitzman, J., & Filgueira, R. (2020). The evolution and application of carrying capacity in aquaculture: towards a research agenda. *Reviews in Aquaculture*, 12(3), 1297–1322.

-
- Zaklan, S. D., & Ydenberg, R. (1997). The body size-burial depth relationship in the infaunal clam *Mya arenaria*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 215(1), 1–17.
- Zwarts, L., & Wanink, J. (1989). Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. *Marine Biology*, 100(2), 227–240.

Verantwoording

Rapport C081/25

Projectnummer: 4313200017

Dit rapport is met grote zorgvuldigheid tot stand gekomen. De wetenschappelijke kwaliteit is intern getoetst door een collega-onderzoeker en het verantwoordelijk lid van het managementteam van Wageningen Marine Research

Akkoord: Pauline Kamermans
Senior onderzoeker

Handtekening:

Signed by:

A111EDC192B04EB...

Datum: 11 november 2025

Akkoord: Dr. C.J. Wiebinga
Business Manager Projecten

Handtekening:

Signed by:

D41E9304A710493...

Datum: 11 november 2025

Wageningen Marine Research
T: +31 (0)317 48 70 00
E: marine-research@wur.nl
www.wur.nl/marine-research

Bezoekers adres:

- Ankerpark 27 1781 AG Den Helder
- Korringaweg 7, 4401 NT Yerseke
- Haringkade 1, 1976 CP IJmuiden

Wageningen Marine Research levert met kennis, onafhankelijk wetenschappelijk onderzoek en advies een wezenlijke bijdrage aan een duurzamer, zorgvuldiger beheer, gebruik en bescherming van de natuurlijke rijkdommen in zee-, kust- en zoetwatergebieden.



Wageningen Marine Research is onderdeel van Wageningen University & Research. Wageningen University & Research is het samenwerkingsverband tussen Wageningen University en Stichting Wageningen Research en heeft als **missie**: 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'
