



Ecologisch profiel van de draadworm *Heteromastus filiformis* (Polychaeta)

Ecoprofiel *Heteromastus filiformis*

R. Bijkerk¹⁾, P.I. Dekker¹⁾, P. Tydeman²⁾

Rapport RIKZ 96-024

Watersysteemverkenningen 1996

ISBN 90-369-0445-2

- 1) Koeman en Bijkerk bv
Hydro-ecologisch onderzoek en advies
Haren
- 2) Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ
Haren

Den Haag, juli 1996

Inhoud

Samenvatting	5
Summary	7
1. Inleiding	9
2. Ontwikkelen in populatiedichtheid en biomassa	11
2.1 Waddenzee en Eems-Dollard	11
2.2 Grevelingenmeer	18
2.3 Veerse Meer	20
2.4 Westerschelde	22
2.5 Oosterschelde	25
2.6 Discussie periode 1990-1994	26
3. Plaats in het voedselweb	29
4. Biologie en ecologie	31
4.1 Taxonomie	31
4.2 Morfologie	31
4.3 Leefwijze, voedsel en ademhaling	32
4.4 Geografische verspreiding	34
4.5 Verticale verspreiding	36
4.6 Verspreidingsfactoren	36
4.6.1 Droogvaltijd	36
4.6.2 Diepte in het sublitoraal	36
4.6.3 Sedimentsamenstelling	36
4.6.4 Zoutgehalte	36
4.6.5 Watertemperatuur	37
4.6.6 Zuurstofgehalte	37
4.7 Reproductie	37
4.8 Populatiodynamiek	38
4.8.1 Populatie-opbouw	38
4.8.2 Groei en sterfte	38
4.8.3 Seizoensverloop	39
4.9 Migratie	39
4.10 Predatoren	40
4.11 Begeleidende soorten	41
5. Effecten van menselijke activiteiten	43
5.1 Eutrofiëring	43
5.2 Microverontreinigingen	44
5.3 Olie	46
5.4 Visserij	47
5.4.1 Kokkelvisserij	47
5.4.2 Pierenspitterij	48
5.5 Baggerwerkzaamheden	48

6.	Discussie en conclusies	51
6.1	Toename door verminderde predatie?	51
6.2	Eutrofiëring een stuurvariabele?	51
6.3	Geschiktheid als monitoringsoort	52
6.4	Conclusies	53
	Literatuur	55

Samenvatting

Levenswijze

De borstelworm *Heteromastus filiformis* ("draadworm") komt algemeen voor in de intergetijdzone en het sublitoraal van de Nederlandse kustwateren en estuaria. De soort prefereert fijnzandige, slikkige sedimenten. Het dier leeft permanent ingegraven op een diepte van 10 tot 40 cm en voedt zich met organisch materiaal in de anaërobe zone. Zijn voedsel bestaat voor een belangrijk deel uit bacteriën geassocieerd met organische stof (detritus). Opgeloste organische stof levert vermoedelijk een bijdrage. Ook wierfragmenten worden geconsumeerd, maar de mate van vertering is onbekend. Twee eigenschappen van het dier maken het hem mogelijk door te dringen in milieu's rijk aan organische stof: zijn tolerantie voor langdurig lage zuurstofgehalten (tot ca. $1,5 \text{ mg.dm}^{-3}$) en zijn tolerantie voor langdurig lage zoutgehalten (tot 5,5‰ Cl⁻).

Heteromastus filiformis is een tweejarige soort die zich voortplant aan het eind van het tweede levensjaar. De voortplantingsperiode ligt in de periode januari-april. De larven leven enige tijd planktonisch en vestigen zich in de loop van het voorjaar in het sediment. De verspreiding van de soort vindt vooral plaats door deze planktonische stadia. Waarschijnlijk kunnen juveniele wormen nog een secundaire migratie ondernemen.

Populatieverloop en eutrofiëring

In intergetijdgebieden van de Waddenzee en de Westerschelde zijn de dichtheden van *Heteromastus* in de periode 1978 tot omstreeks 1987 toegenomen met circa een factor vijf. In het Grevelingenmeer en Veerse Meer zijn de dichtheden toegenomen direct na de afsluitingen (resp. in 1971 en 1961). Het Veerse Meer is sterk geëutrofiëerd. In het voorjaar van 1988 werden de hoogste aantallen *Heteromastus* gevonden in opeenhopingen van rottende zeesla.

Op de twee locaties in de westelijke en de oostelijke Waddenzee laten de biomassagegevens van *Heteromastus* uit de periode 1988-1994 een duidelijk overeenkomstig verloop zien. Het bestand aan *Heteromastus* in de Dollard fluctueert in deze periode min of meer op dezelfde wijze. De gemeenschappelijke terugval in biomassa in 1993 en 1994 op deze drie locaties kan niet worden verklaard uit een teruggedrongen nutriëntenbelasting vanuit het IJsselmeer, en ook niet uit de predator-proof relatie met de polychaet *Nephtys hombergii*.

In de periode 1990-1994 neemt de biomassa van *Heteromastus* op de platen van de Wester- en Oosterschelde af. Ook in het sublitoraal van de Westerschelde is een dergelijke teruggang te zien.

Verwacht mag worden dat de biomassa-productie van *Heteromastus* gerelateerd is aan het organisch-stofgehalte van het sediment. Meerjarige aantalsverlopen op een locatie op het Groninger wad bleken echter niet duidelijk gecorreleerd met het organisch-stofgehalte.

Sommige aantalstoenames zijn bovendien zo groot dat het onwaarschijnlijk is dat ze veroorzaakt worden door een toename van organische stof op de foerageerdiepte van *Heteromastus*.

Er zijn duidelijke aanwijzingen dat de populatie-ontwikkeling in het afgelopen decennium verband houdt met een verminderde predatiedruk uitgeoefend door de zandzager, *Nephtys hombergii*. Koude winters die gepaard gaan met ijsvorming op het wad leiden tot grote sterfte onder *Nephtys*. Een jaar later kunnen relatief hoge aantallen van *Heteromastus* worden aangetroffen.

In langere tijdreeksen kan dit verschijnsel geconstateerd worden, bijvoorbeeld op Schiermonnikoog (1964 en 1973), het Groninger wad (1973) en het Balgzand (1980, 1983, 1985).

In hoeverre de maximale dichtheden zijn toegenomen door eutrofiëring is niet met zekerheid te zeggen. Dichtheden in 1987/88 op plaatsen in de Westerschelde zijn 50-200% hoger dan het maximum op een voorkeursstandplaats in het Duitse Waddengebied in de dertiger jaren.

Andere effecten

Uit zijn voorkomen in vervuilde bodems kan enige tolerantie worden afgeleid voor zware metalen. Olieafzetting op sedimenten belemmert de vestiging en ontwikkeling van juveniele *Heteromastus*. Een aanzienlijke sterfte (50-90%) wordt veroorzaakt door de kokkelvisserij en pierenspitterij. Baggerspeciëstortingen die leiden tot enige depositie van fijn materiaal, kunnen gevolgd worden door een toename van *Heteromastus*.

Summary

Biology/ecology

Heteromastus filiformis is a common polychaete in Dutch intertidal and subtidal coastal and estuarine waters. The species has a preference for fine sandy and muddy sediments. It lives in the sediment at 10 - 40 cm depth and feeds on organic matter. Its food consists mainly of organic matter (detritus) associated bacteria. Dissolved organic matter and fragments of algae may also be taken up. The worm is adapted to living in organic enriched environments by its tolerance of long lasting low oxygen conditions (down to ca. 1.5 mg.dm^{-3}) and its tolerance to long lasting low salinities (down to 5.5 ‰ Cl⁻).

Heteromastus filiformis reproduces at the end of its second year. Reproduction is in January-April. Larvae are planktonic for some time until during spring they settle in the sediment. Dispersal is mediated by primarily through the larval phase. Juveniles may be able to migrate.

Population dynamics and eutrophication

In the intertidal areas of Wadden Sea and Westerschelde numerical densities have increased by factor almost Five in the period 1978-1987. In the saline lakes Grevelingenmeer and Veerse Meer, densities increased immediately after closure of these water bodies from the sea in 1971 and 1961 respectively. Veerse Meer is highly eutrophicated. In spring 1988 highest numbers were found in accumulations of decaying *Ulva*. At two locations in the Wadden Sea biomass shows parallel fluctuation patterns over the 1988-1994 period. In the Dollard, similar patterns were found. At these locations biomass decreased in 1993-1994. This decrease, however, can not be explained by the reduced nutrient load from lake IJsselmeer, and neither by a change in predator-prey relationship involving the polychaete *Nephtys hombergii*. In the Westerschelde and Oosterschelde biomass at the intertidal flats decreased in the period 1990-1994. A similar decrease was observed in the sublittoral of the Westerschelde.

It is supposed that biomass production by *Heteromastus filiformis* is related to the organic matter content of the sediment. Such a relationship, however, can not be demonstrated in the long-term data set from Groninger Wad. Sometimes increase in numbers of this worm is so large that it is unlikely to be caused by an increase of organic matter at its feeding depth.

There are clear indications that the population development during the last 10 years is related to decreased predation pressure by *Nephtys hombergii*. Cold winters with formation of ice on the tidal flats cause mortality among this predatory worm. One year later, large numbers of *Heteromastus filiformis* can be found. This phenomenon can be observed in long time series, e.g. at Schiermonnikoog (in 1964 and 1973), Groninger Wad (in 1973) and Balgzand (in 1980, 1983 and 1985).

No clearcut conclusion can be drawn with respect to eutrophication as the cause of the occurrence of maximal densities. In the Westerschelde, densities in 1987/88 are 50-200% higher than the maximal density at a preference location in the German Wadden Sea in the 1930s.

Other effects

The occurrence of *Heteromastus filiformis* in polluted sediments suggests some tolerance of heavy metal concentrations. Deposition of oil on sediments prevents settlement and development of juveniles. Fishery for cockles, and bait digging for lugworms causes a considerable (50-90%) mortality. Dumping of dredged material, leading to deposition of fine sediment, may cause an increase of the numbers of *Heteromastus filiformis*.

1. Inleiding

In het kader van het project Watersysteemverkenningen (WSV) (Anonymus, 1994) was het gewenst de informatie omtrent de daarin vastgestelde doelvariabele *Heteromastus filiformis* te actualiseren. Sinds de verschijning van het uitgebreide 'Ecologische profiel van de draadworm *Heteromastus filiformis* (Polychaeta)' van Bijkerk & Dekker (1990), is relatief weinig nieuwe literatuur verschenen over de draadworm. Het voorliggende ecoprofiel bestaat voornamelijk uit het "oude" eco-profiel, op diverse plaatsen aangevuld met recente gegevens (1990 t/m 1994) omtrent de bestanden van de draadworm in de voor deze soort van belang zijnde zoute watersystemen in Nederland:

- westelijke Waddenzee (litoraal)
- oostelijke Waddenzee (litoraal)
- Eems-Dollard estuarium (litoraal)
- Westerschelde (litoraal en sublitoraal)
- Veerse Meer (sublitoraal)
- Grevelingenmeer (sublitoraal)
- Oosterschelde (toegevoegd) (litoraal en sublitoraal)

Gezien de in de Watersysteemverkenningen (Anonymus, 1994) geformuleerde eenheid van deze doelvariabele (biomassa/m² op geselecteerde lokaties) wordt als aanvulling op hetgeen in hoofdstuk 2 (Ontwikkelingen in populatiedichtheid en biomassa) van het ecologisch profiel van Bijkerk & Dekker (1990) reeds is beschreven alleen ingegaan op het verloop in de tijd van de biomassa (asvrij-drooggewicht in grammen per m²). Nieuw zijn de gegevens van de Oosterschelde. Bijkerk & Dekker hadden destijds niet de opdracht om de toestandsbeschrijving van de Oosterschelde in hun ecoprofiel op te nemen. Van de biomassa van *Heteromastus* zijn de jaargemiddelde waarden en hun 5-jaarlijkse gemiddelden voor de diverse onderscheiden watersystemen achterin opgenomen (Tabellen 14 en 15).

Van nieuwe, relevante literatuur is in hoofdstuk 4 (Biologie en ecologie) in het kort informatie toegevoegd over de productie van faeces hoopjes (fecal pellets).

In hoofdstuk 5 (Effecten van menselijke activiteiten) wordt aanvullende informatie genoemd in verband met de invloed van het mechanisch pie-renspitten op de populatie-ontwikkeling van *Heteromastus* op het Balgzand (westelijke Waddenzee) en wordt de mogelijke invloed van baggerspecie-stortingen in de Bocht van Watum (Eems-Dollard estuarium) op de aldaar aanwezige draadwormpopulatie toegelicht.

Het aanvullend cijfermateriaal voor de westelijke Waddenzee (Balgzand) is welwillend beschikbaar gesteld door dr. J. J. Beukema (NIOZ, Texel). Recente gegevens (1990-1994) van de overige lokaties zijn afkomstig van het biologisch monitoringprogramma van Rijkswaterstaat in Waddenzee en Deltawateren.

Voor het verkrijgen van de gegevens vóór 1990 werd, zoals ook vermeld in het oorspronkelijke ecologische profiel van de draadworm *Heteromastus filiformis*, medewerking verleend door dr. K. Essink, dr. J.B. Hulscher, C. Swennen, dr. J.J. Beukema, A. Fortuin, dr. P. Meire, T. Ysebaert en J. Coosen.

2. Ontwikkelingen in populatiedichtheid en biomassa

2.1 Waddenzee en Eems-Dollard

Aanwijzingen omtrent het voorkomen van *Heteromastus filliformis* in de eerste helft van deze eeuw zijn niet gevonden. Horst (1922) vermeldt de soort niet in zijn beschrijving van de borstelwormen van de Zuiderzee. Volgens De Vos (1954) was *Heteromastus filliformis* hier één van de meest voorkomende sedentaire polychaeten van het mesohaliene deel.

De eerste kwantitatieve gegevens, voor zover bekend, zijn verzameld in de jaren 1954 tot 1958 door leden van de Vogelwerkgroep en Strandgroep van NJN en KNNV. Zij voerden bemonsteringen uit op diverse plaatsen langs de kust. Swennen (1960) vat de resultaten van dit onderzoek samen en noemt voor *Heteromastus* dichtheden van 100-1000 individuen per m² in het voorkeursbiotoop (gemengd tot slikkig wad). Gemengd wad werd aangetroffen op grote delen van het Balgzand en onder Vlieland, slikkig wad werd bemonsterd op Wieringen bij de Normert en in de Brielse Maas op Voorne. De aantallen *Heteromastus* werden bepaald door het tellen van de verse faeceshoopjes, minstens één uur nadat het wad was gladgemaakt (Swennen, pers. med.).

Jaarlijkse, systematische bemonsteringen namen een aanvang in de zestiger jaren, op het wad onder Schiermonnikoog (1960-1974), het Groninger wad (1969-heden) en het Balgzand (1969-heden). In het Eems-Dollard estuarium werd in 1974 begonnen met monitoringonderzoek. Uit deze gegevens blijkt dat de dichtheden van *Heteromastus* in de Waddenzee van plaats tot plaats en van jaar tot jaar sterk kunnen verschillen.

Voor een beschrijving van de ontwikkelingen op langere termijn worden hieronder de waarnemingen van het Balgzand, Schiermonnikoog, het Groninger wad en het Eems-Dollard estuarium besproken.

Balgzand (westelijke Waddenzee)

Van het Balgzand is een lange serie gegevens verzameld over de periode 1970-heden, door dr. J.J. Beukema van het NIOZ.

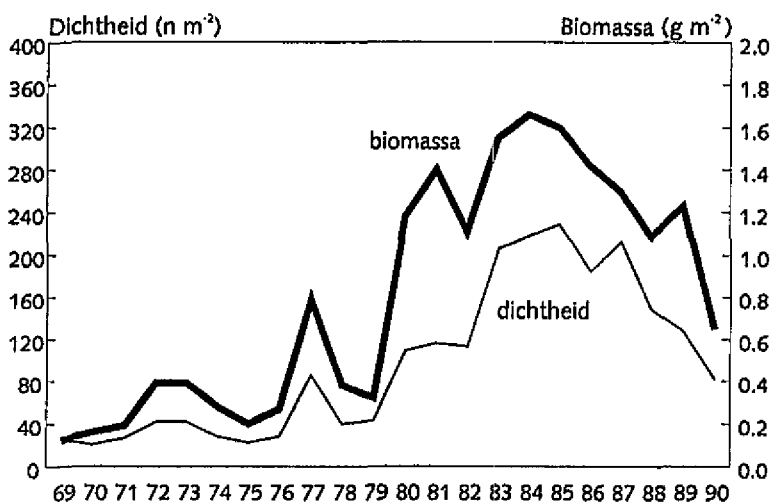
In dit platengebied zijn 12 transecten van 1 km lengte en 3 kwadraten van elk 900 m² gesitueerd (Beukema 1988). Bij de bemonstering worden steekbuizen gebruikt waarmee cores van 30 à 40 cm (sinds 1970) worden verzameld (Beukema 1974a). Langs de transecten worden één tot tweemaal per jaar 50 monsters genomen (totaal 0,7 of 0,45 m² per transect), in de kwadraten minstens viermaal per jaar 9-16 (elk van 0,1 m²). De monsters worden uitgezeefd over 1 mm.

Omstreeks de helft van het Balgzand is "gemengd wad" met een mediane korrelgrootte van 130-160 µm en 2-5% slib, hier gedefiniëerd als de deeltjes < 60 µm (Beukema 1974a). Op het hoger gelegen deel onder de kust komt slikkig wad voor met een mediane korrelgrootte van 80-130 µm en een siltgehalte van meer dan 5%; dit gebied beslaat een oppervlakte van ongeveer 20%. Het geëxponeerde, noordelijke deel van het Balgzand bestaat uit zandig wad met een mediane korrelgrootte van 160-200 µm

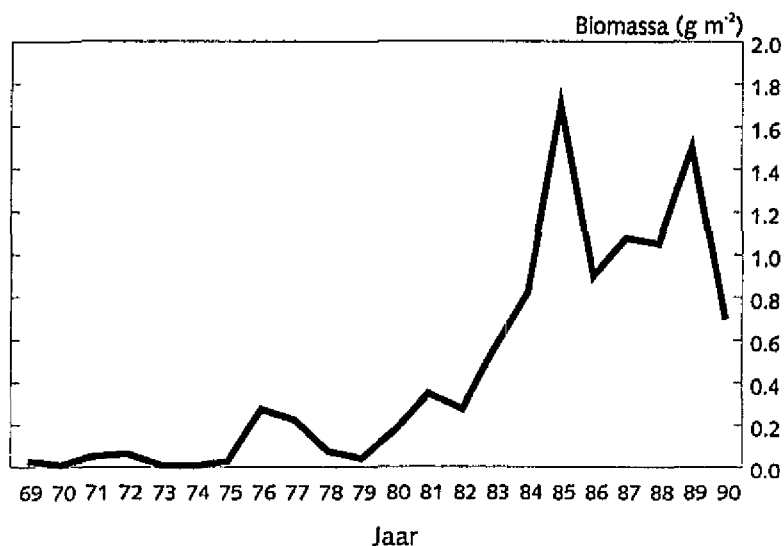
en minder dan 1% slib (Beukema 1974a). Deze sedimenteigenschappen zijn bepaald omstreeks 1970 en zijn in grote trekken ongewijzigd gebleven (Beukema, pers. med. 1990).

Het verloop van de dichtheid en biomassa van *Heteromastus filiformis* is weergegeven in figuur 1. De waarden in deze figuur zijn voorjaarsgemiddelden berekend over de 15 locaties (12 transecten, 3 kwadraten), dus met zowel zandige als slikkige sedimenten. Figuur 2 toont het tijdsverloop van de biomassa op de vrij zandige locaties t/m 1990. Uit deze figuren blijkt de biomassa van *Heteromastus* op het Balgzand-alsgeheel in de periode 1980-1985 te zijn toegeromen met een factor 5 ten opzichte van de waarden in de zeventiger jaren. De stijging is vooral sterk op de vrij zandige stations, waar de toename een factor 20 bedraagt. Vanaf 1987 tekent zich weer een daling af. De ontwikkeling van het *Heteromastus* bestand op het Balgzand met inbegrip van recentere jaren (t/m 1994) is te zien in figuur 3, boven. Hierin zijn de jaargemiddelde biomassawaarden uitgezet, berekend uit voorjaars- en zomerwaarden van 12 transecten en 3 kwadraten. Voor de periode 1971 t/m 1979 zijn de zomerwaarden gebruikt van alleen de drie kwadraten. De sterke reductie in biomassa die in 1987 begint, duurt voort tot 1990. Na een herstel in 1991 en 1992 neemt de biomassa in 1993 en 1994 weer wat af.

Figuur 1
Dichtheid en biomassa van *Heteromastus* op het Balgzand; voorjaarsgemiddelden van alle (15) locaties (bron: Beukema n.p.)

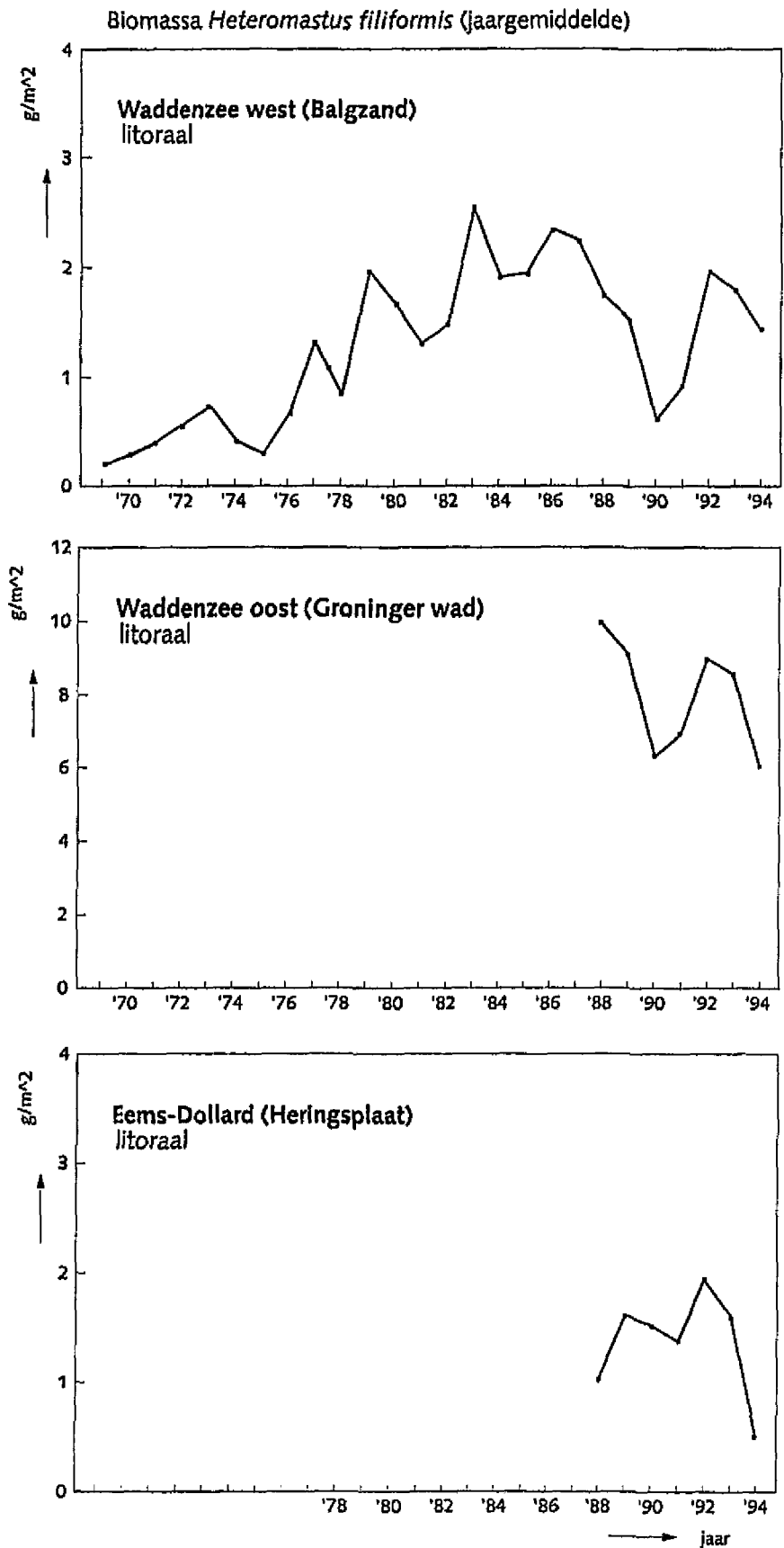


Figuur 2
Biomassa van *Heteromastus* op het Balgzand; voorjaarsgemiddelden van een zandig deelgebied (bron: Essink & Beukema 1988, Beukema n.p.)



Figuur 3

Het verloop van de jaargemiddelde biomassa van de draadworm *Heteromastus filiformis* in de westelijke Waddenzee (Balgzand), de oostelijke Waddenzee (Groninger wad) en het Eems-Dollard estuarium.
Bron van Balgzandgegevens: Beukema, NIOZ-Texel; van Groninger Wad en Eems-Dollard: RIKZ-Haren.



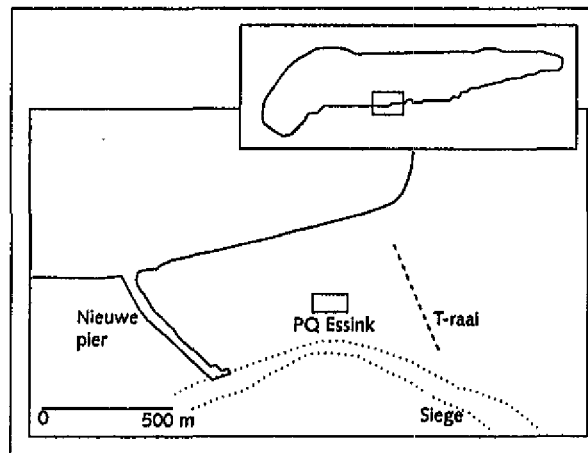
Schiermonnikoog

Van Schiermonnikoog stamt de tijdreeks die het verst terug gaat. De meest frequente bemonsteringen vonden plaats langs de "T-raai", een raai van ongeveer 800 m lengte in het verlengde van de palen T en de voormalige T' lopend van de kwelderrand tot de geul (figuur 4). In de periode 1960 tot 1968, werd deze raai jaarlijks bemonsterd, meestal in de maand juli, met een onderbreking in de jaren 1965-66. Aanvankelijk werden de monsternemingen verricht door leden van de NJN, later door medewerkers en studenten van het Zoölogisch Laboratorium van de RU Groningen. Het merendeel van de waarnemingen is alleen gerapporteerd in interne verslagen.

De reeks T-raai-waarnemingen sluit aan bij de maandelijkse bemonsteringen van Essink in de periode 1969-1974. Deze bemonsteringen werden uitgevoerd in een permanent kwadraat (PQ) gelegen in de nabijheid van de T-raai op ongeveer 300 m vanaf de kwelderrand (figuur 4). De mediane korrelgrootte in het PQ bedroeg ca. 150 μm (Essink 1978).

Figuur 4

Ligging van de T-raai en het PQ-Essink op het Wad onder Schiermonnikoog



De dichtheid van *Heteromastus* werd bepaald door het tellen van faeceshoopjes in proefvlakken van 0,25-1 m², door het uitzeven van steekbuismonsters over 1 mm, of door een combinatie van deze methoden.

Om actuele gegevens te verzamelen is de T-raai op 3 en 4 augustus 1990 opnieuw bezocht. Om de T-raai- en PQ-gegevens te kunnen integreren zijn de T-raai waarnemingen uitgesplitst over de trajecten 0-200 m, 200-400 m en 400 m tot verder, gerekend vanaf de kwelderrand. Van het PQ zijn alleen de juli-waarnemingen gebruikt of, indien ontbrekend, het gemiddelde van de mei- of juni-en augustuswaarnemingen (tabel 1).

Tabel 1 Gemiddelde dichtheid ($n \cdot m^{-2}$) van *Heteromastus filiformis* op het wad onder Schiermonnikoog berekend over drie trajecten van de T-raai; de waarnemingen van 1969-1974 hebben betrekking op een PQ van K. Essink. n.p. - not published.

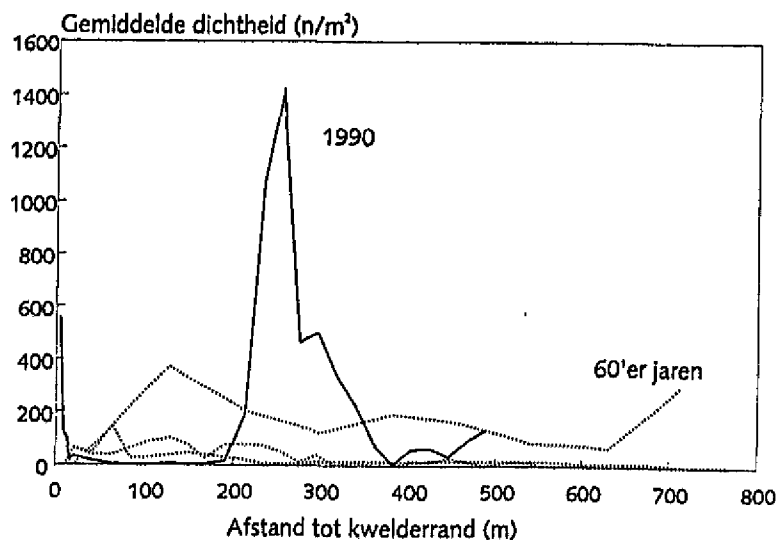
datum	0-200 m	200-400 m	400-.. m	Methode	Bron
1960 juli	223,5	0,0	0,0	zeef	Vader (1961)
1961 aug	58,5	28,1	7,1	zeef	Kanis & Vader (n.p.)
1962 juli	4,6	1,3	0,0	faeces	Beukema & Emeis (n.p.)
1963 april	1,0	0,3	0,0	faeces	Beukema (n.p.)
1964 juli	124,3	174,3	153,3	faeces	Hulscher (n.p.)
	772,0	514,7	483,2	zeef	Hulscher (n.p.)
1967 juli	44,5	40,0	43,3	faeces	Hulscher (n.p.)
	64,3	43,0	0,1	zeef	Hulscher (n.p.)
1968 juni	56,8	0,0	7,0	faeces	Hulscher (n.p.)
1969 juli		0,0		faeces	Essink (n.p.)
1970 mei/aug		3,8		faeces	Essink (n.p.)
1971 jun/aug		4,3		faeces	Essink (n.p.)
1972 jun/sep		26,8		faeces	Essink (n.p.)
1973 juli		103,7		faeces	Essink (n.p.)
1974 mei/aug		47,8		faeces	Essink (n.p.)
1990 aug	40,8	386,5	64,0	faeces	Bijkerk (n.p.)
Mediane korrelgrootte (μm) ¹⁾	150				Essink (1978)
Siltgehalte (% W/W <16 μm) ¹⁾	5				Essink (1978)

1) Bepaald in 1973

Tabel 1 laat zien dat de dichtheden van *Heteromastus* van jaar tot jaar sterk konden verschillen, zonder dat dit kan worden teruggevoerd op de gehanteerde methoden.

Bij de interpretatie van de gegevens van tabel 1 moet bedacht worden dat de verspreiding van *Heteromastus* langs de raai onregelmatig is. De gepresenteerde gemiddelden geven daardoor geen goed beeld van de reële dichtheden. In de zestiger jaren werden de hoogste dichtheden gevonden in de eerste 100 m van het transect. In augustus 1990 echter, werd op 250 m een scherpe piek gevonden van 1412 individuen per m^2 (figuur 5). Ook *Pygospio* was hier talrijk. De gemiddelde dichtheid buiten deze zone, op het echte "Arenicola-wad", bedroeg in augustus 1990 slechts 1 tot 10 individuen per m^2 . Alleen in de eerste 15 m van de raai werden hogere dichtheden van 100-600 m^2 aangetroffen. Ook in de zestiger jaren kwamen dergelijke dichtheden voor op het hogere deel van dit wad.

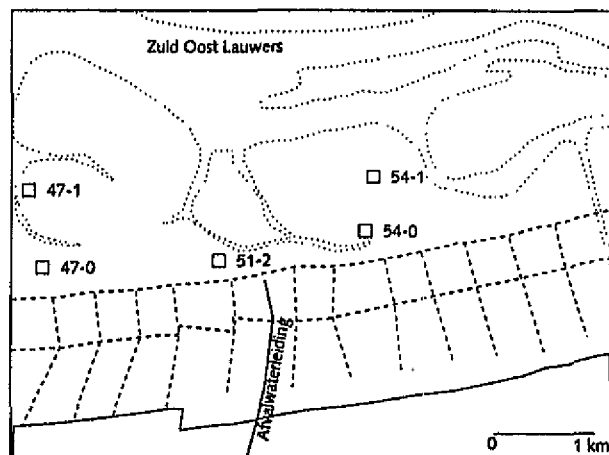
Figuur 5
Verspreiding van *Heteromastus filiformis* langs de T-raai, Schiermonnikoog, in de zestiger jaren en in 1990.



Het Groninger wad (oostelijke Waddenzee)

Door Essink is in de periode 1968-1974 onderzoek verricht naar de effecten op de bodemfauna, van afvalwaterlozingen via de persleiding van Hoogkerk (zie Essink 1978). Bij dit onderzoek werd een aantal permanente quadraten (PQ's) meerdere malen per jaar bemonsterd. Figuur 6 toont de ligging op het Groninger wad. Na 1974 zijn deze PQ's opgenomen in een monitoringprogramma voor bodemfauna van het RIZA, later DGW, nog weer later RIKZ. De gegevens over *Heteromastus* vormen helaas geen consistente reeks. Kwantitatieve gegevens zijn alleen beschikbaar voor de periode 1969-1974 (abundantieschattingen op basis van faecestellingen) en voor het jaar 1976 en de periode 1988-1994 (biomassabepalingen aan steekbuismonsters). In de periode september 1982-1987 is alleen de aanwezigheid of afwezigheid in steekbuismonsters vastgesteld. Gegevens van vier van deze PQ's (t/m 1989) zijn samengevat in tabel 2. In figuur 3, midden, is het verloop van de jaargemiddelde biomassa uitgezet voor de jaren 1988 t/m 1994. Hiervoor zijn de voorjaarswaarden (maart) en de nazomerwaarden (aug/sep) van de biomassa van *Heteromastus filiformis* in vijf PQ's gebruikt (deze PQ's worden aangeduid met de codes 47-0, 47-1, 51-2, 54-0 en 54-1).

Figuur 6
Ligging van de PQ's op het Groninger wad.



Ook uit de PQ-gegevens komt een aanzienlijke variatie naar voren in de ruimtelijke en temporele verspreiding van *Heteromastus* (zie tabel 2). De populatietoename na 1969 in de PQ's 54-0 en 54-1 zou verband kunnen houden met de ingebruikname, in september 1969, van de persleiding waarmee afvalwater werd aangevoerd van de suikerfabrieken te Groningen en Hoogkerk. De aantalsvariaties correleerden echter niet met het organisch-stofgehalte van het sediment (Essink 1978). Opvallend is ook dat op Schiermonnikoog een vergelijkbare aantalsontwikkeling optrad in de periode 1969-1974 (tabel 1).

Gaat men uit van een individuele biomassa van 1,5 mg AFDW (Essink *et al.* 1987), dan liggen de dichtheden in 1989 in de orde van < 70 (54-1) tot 10.000 per m² (54-0).

Uit figuur 3, midden, valt te zien dat na een terugval in biomassa aan het eind van de jaren '80 een herstel optreedt tot 1992. Daarna neemt de biomassa van *Heteromastus* wederom af.

Tabel 2 Dichtheid en biomassa van *Heteromastus filiformis* in vier proefvlakken op het Groninger wad (de getallen uit 1969-1976 zijn zomergemiddelden, die uit 1988 en 1989 zijn gemiddelden van bepalingen in voorjaar en herfst) (Bron: Essink 1978, DGW).

Variabele	Jaar	47-0	47-1	54-0	54-1
Dichtheid (n.m ⁻²)	1969	11	0	53	< 1
	1970	104	1	219	17
	1971	77	< 1	235	180
	1972	98	< 1	317	438
	1973	18	< 1	2180	286
	1974	3	< 1	937	2780
Biomassa (g AFDW.m ⁻²)	1976	<0,1	0	2,6	1,5
	1988	12,4	0,8	19,3	0,3
	1989	11,6	0,4	15,6	< 0,1
Mediane korrelgrootte (µm)	1973	120-145	125	110-135	120-140
Silt-gehalte (% W/W < 16 µm)	1973	5-12	5-9	9-16	6-14
Organische stofgehalte (%W/W)	1973	7-15	< 7	7-15	< 7

Het Eems-Dollard estuarium

Heteromastus filiformis komt in het gehele estuarium voor, zowel in de geulen als op de droogvallende platen. In de zeventiger jaren troffen Van Arkel & Mulder (1979 en 1982) de hoogste dichtheden aan in het middengebied (op de Hond, de Paap en in het zuidelijk deel van de Bocht van Watum) en in het westelijk deel van de Dollard (op de Heringsplaat, De Laagte en de Hooge plaat). Voor enkele locaties werden dichtheden berekend van 1200 tot meer dan 2000 m². In 1985 is de Dollard opnieuw bemonsterd, door medewerkers van DGW (Essink *et al.* 1987). Tabel 3 geeft de gemiddelde dichtheden en biomassa's uit de drie onderzoeken.

Tabel 3 Dichtheid en biomassa van *Heteromastus filiformis* op de platen in het Eems-Dollard estuarium, in 1974 (okt-nov)/1975 (mrt-apr), 1979 (zomer) en 1985 (jun-jul). AFDW = asvrij drooggewicht (Bronnen: Van Arkel & Mulder 1979, 1982; Essink *et al.* 1987).

Variabele	1974	Dollard		Middengebied	
		1979	1985	1975	1979
Totaal aantal plaatmonsters	106	60	155	60	35
Frequentie van <i>Heteromastus</i> (%)	70,8	48,3	73,5	68,3	91,4
Gemiddeld over alle monsters					
Dichtheid (n.m ⁻²)	425	378	287	356	836
Biomassa (g AFDW.m ⁻²)	0,40	0,24	0,43	0,39	0,69
Gemiddeld over de monsters met <i>Heteromastus</i>					
Dichtheid (n.m ⁻²)	600	782	390	521	914
Biomassa (g AFDW.m ⁻²)	0,57	0,50	0,58	0,68	0,91

Op de platen in de Dollard blijkt de biomassa in 1985 overeen te komen met die in 1974. De dichtheid echter lijkt afgenomen. In alledrie de studies werden de monsters gespoeld over een 1 mm zeef. Overigens leiden de gegevens uit 1974 en 1979 tot opvallend lage individuele biomassa's

(resp. 0,9 en 0,6 mg AFDW). Wat het middengebied betreft waren de waarden in 1979 significant hoger dan in 1974 (Van Arkel & Mulder 1982). De auteurs wijzen op de moeilijkheid deze soort kwantitatief te bemonsteren.

Voor de periode 1988-1994 is het verloop van de biomassa van *Heteromastus* in de Dollard weergegeven in figuur 3, onder. De biomassa-gegevens hiervoor zijn afkomstig van het bodemfauna monitoringprogramma van Rijkswaterstaat. Langs drie raaien op de Heringsplaat (centrale Dollard) wordt in voorjaar (maart) en nazomer (aug/sep) het macrobenthos onderzocht. De jaargemiddelde biomassa van *Heteromastus* vertoont van 1992 tot 1994 een reductie. Deze afname zagen we ook al op het Balgzand en het Groninger wad (zie figuur 3, boven en midden).

2.2 Grevelingenmeer

Het huidige, getijloze Grevelingenmeer kwam tot stand door de afsluiting van de Grevelingendam, aan de zijde van de Krammer, in 1964 en de voltooiing van de Brouwersdam, aan de Noordzeekant, in 1971. In de daaropvolgende zeven jaar daalde het chloridegehalte van 17‰ naar 12‰ in 1978 (Nienhuis 1986). In mei 1978 kwam een doorlaatwerk in de Brouwersdam gereed, waarmee Noordzeewater opnieuw in het Grevelingenmeer kon worden gelaten. De watertoevoer vanuit de Noordzee via deze Brouwerssluis bedraagt omstreeks 85% van de totale waterbelasting op het Grevelingenmeer (Nienhuis 1986). Al in de loop van 1979 kwam het chloridegehalte hierdoor weer terug op het niveau van 16 à 17‰, zonder de fluctuaties van vóór 1964 (zie Peelen 1967).

De verspreiding en productie van de bodemfauna in de jaren voor de afsluiting van de Brouwersdam zijn gerapporteerd door Wolff & De Wolf (1977). *Heteromastus filiformis* werd aangetroffen op 19% van de locaties in het intergetijdegebied en was hier een relatief minder talrijke soort. Anders dan bij de meeste andere polychaeten was de frequentie van voorkomen in het sublitoraal slechts weinig lager: 16,5%. De bijdrage van *Heteromastus* in de macrozoöbenthosbiomassa van de Grevelingen was gering, zodat de soort niet geselecteerd werd in het productie-onderzoek van Wolff en De Wolf.

Ook na de afsluiting is *Heteromastus filiformis* een algemene soort gebleven in het Grevelingenmeer (Lambeck & Pouwer 1986), die alleen op de slibrijkere locaties een behoorlijke aantalsdichtheid bereikt (Valentijn 1981). Het bestandsonderzoek dat sinds 1981 is uitgevoerd door het DIHO en in 1989 is voortgezet door DGW, concentreert zich op organismen groter dan *Heteromastus*. Bodemdieren die een belangrijke bijdrage leveren aan de zoöbenthosbiomassa in het huidige Grevelingenmeer zijn de schelpdieren *Crepidula fornicata*, *Nassarius reticulatus*, *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *Ostrea edulis* en *Cerastoderma spp.* en de polychaeten *Nephtys hombergii* en *Nereis spp.* (Lambeck et al. 1985, 1986, 1987 en 1989; Fortuin & Altena 1990). Om twee redenen is de gebruikte methode niet gericht op een kwantitatieve bemonstering van *Heteromastus filiformis*. Op de locaties dieper dan 2 m wordt gebruik gemaakt van een Van Veenhapper. Afhankelijk van het sediment zal deze happer 5 cm tot omstreeks 10 cm diep in de bodem doordringen (Beukema 1974b), terwijl zo'n 60 tot 90% van de *Heteromastus*-biomassa tussen 5 en 20 cm diepte gevonden wordt (Valentijn 1981).

Op de tweede plaats wordt de verzamelde fauna bij de verwerking in het lab nagespoeld op een 3 mm/1 mm zeefcombinatie. Alleen van de dieren die achterblijven op een 3 mm zeef worden per soort de aantallen en de biomassa (AFDW) bepaald. De 1 mm-fractie, met daarin het grootste deel van de *Heteromastus*-biomassa (Valentijn 1981, p 104), wordt alleen gebruikt voor kwalitatieve beschrijvingen. De grotere *Heteromastus*-individuen die nu en dan achterblijven op de 3 mm zeef worden niet bij deze fractie gerekend (Fortuin & Altena 1990).

Kwantitatieve gegevens omtrent de verspreiding van kleinere polychaeten zijn verzameld door Valentijn (1981) in 1977. In de periode maart-oktober werden drie permanente stations bemonsterd, die representatief werden geacht voor het Grevelingenmeer. De monsters werden genomen met steekbuizen en verdeeld in een toplaag (0-5 cm) en een "bodem"laag (5-20 cm). De toplaag werd uitgezeefd over 0,3 mm en de bodemlaag over 1 mm, nadat gebleken was dat het uitspoelen van deze laag over 0,3 mm vrijwel geen dieren opleverde. De gevonden abundantie en biomassa's, gemiddeld over de periode maart-oktober, staan in tabel 4. De totale biomassa van het macrozoöbenthos in het meer vertoonde in 1977 een absolute piek van omstreeks 45 g AFDW per m² (Lambeek 1986). Deze piek werd geïnterpreteerd als een fors herstel van de inzinking die optrad na de sluiting van de Brouwersdam.

Bij een vergelijking met eerdere bemonsteringsgegevens van Sandee, gepresenteerd in Valentijn (1981, pp 86-87) en opgenomen in tabel 4, lijkt ook *Heteromastus* een toename te hebben doorgemaakt in de jaren na de afsluiting (in aanmerking genomen dat Sandee op de stations B en C gebruik maakte van een Van Veenhapper). Station C, waar de hoogste dichtheden werden geconstateerd, onderscheidde zich van de andere twee door een sediment van relatief fijn, slibrijk zand, met relatief veel detritus en een relatief dunne aërobe bovenlaag (Valentijn 1981).

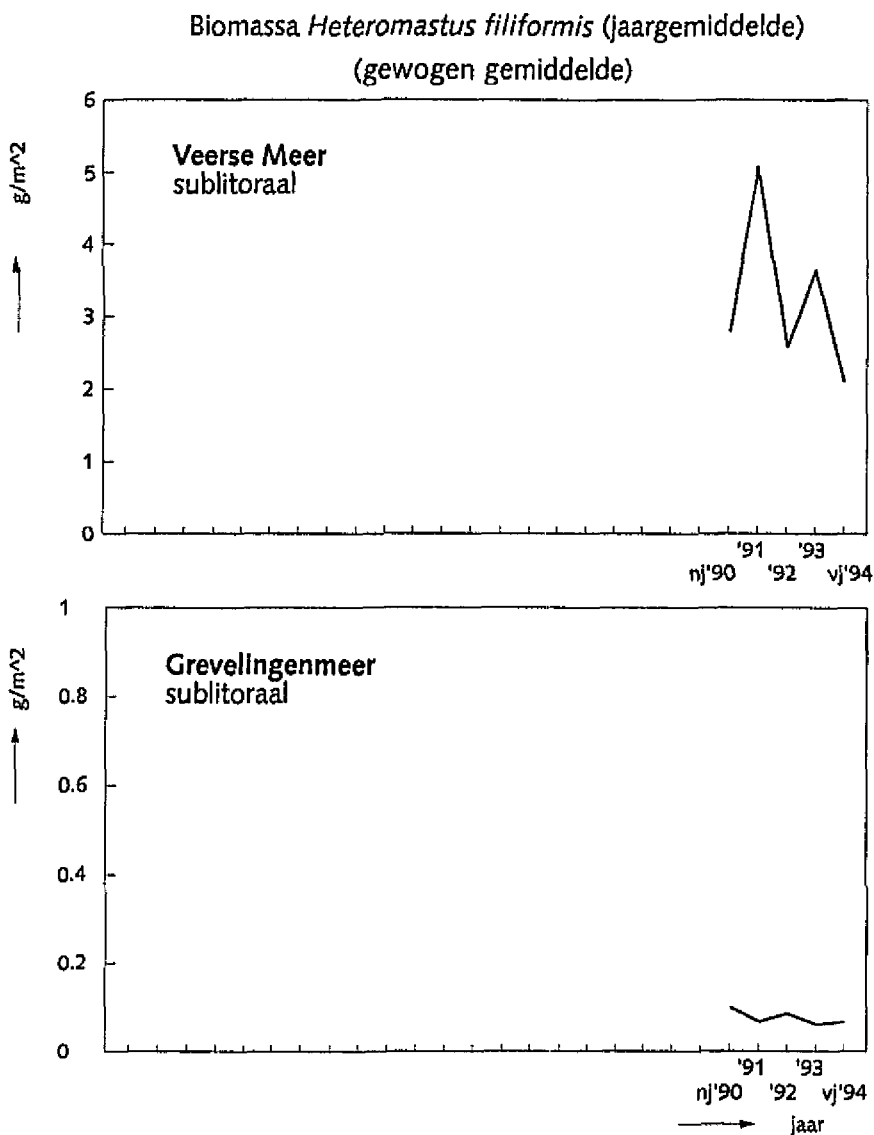
Tabel 4 Dichtheid en biomassa van *Heteromastus filiformis* in het Grevelingenmeer; de gepresenteerde waarden zijn gemiddelden over de periode maart-oktober (Bron: Valentijn 1981).

Station	Jaar	Dichtheid (n.m ⁻²)			Biomassa (g AFDW.m ⁻²)			methode
		05- cm	5-20 cm	totaal	05- cm	5-20 cm	totaal	
A	1973			0				Steekbuis
	1974			207,1				Steekbuis
	1977	7,8	72,5	80,2	24,1	274,8	298,9	Steekbuis
B	1971			5,0				Happer
	1972			10,9				Happer
	1973			10,5				Happer
	1974			107,0				Happer
	1977	25,9	191,5	217,4	58,5	340,1	398,6	Steekbuis
C	1973			707,3				Happer
	1974			784,3				Happer
	1977	864,4	804,9	1669,3	830,5	1129,4	1959,9	Steekbuis

Vanaf 1990 wordt de bodemfauna in het Grevelingenmeer onderzocht in het kader van het monitoringprogramma van Rijkswaterstaat. Uit voor- en najaarswaarden zijn de jaargemiddelde biomassa's berekend. Vanwege de

verschillende oppervlaktes van de strata van de plots, zijn gewogen gemiddelden berekend. Te zien is in figuur 7, onder, dat de biomassa in het getijloze Grevelingenmeer van 1990 t/m 1994 weinig fluctueert rond de waarde van 0,1 g AFDW/m².

Figuur 7
 Het verloop van de jaargemiddelde biomassa van de draadworm *Heteromastus filiformis* in het Veerse Meer (sublitoraal) en het Grevelingenmeer (sublitoraal), in de periode 1990-1994.
 nj = alleen najaarswaarde
 vj = alleen voorjaarswaarde
 Bron: RIKZ-Middelburg.



2.3 Veerse Meer

Door de voltooiing van de Zandkreekdam in 1960 en de Veersedam in 1961, werd het huidige Veerse Meer afgesloten van Oosterschelde en Noordzee. Sinds die tijd kent het waterbeheer een zomerpeil op NAP en een winterpeil op NAP -0,70 m, met sinds 1970 een tussenpeil van NAP -0,30 m in de nazomer en herfst (Directie Zeeland 1990). De peilverhoging komt tot stand door het inlaten van Oosterscheldewater via de Zandkreekdam. Bepalend voor de kwaliteit van het meer is het voedselrijke water uit de omringende polders en uit het kanaal door Walcheren, dat in het meer terecht komt. Het chloridegehalte in g.l⁻¹ schommelt de laatste tien jaar (ca. 1980-1990) tussen 8 ('s winters) en 12 ('s zomers; Seys & Meire 1988b). In dit getijloze, brakke en sterk geëutrofiëerde meer ontwikkelt zich elke zomer een omvangrijke zeesla-vegetatie, zijn grote delen van de bodem bedekt met een laag slib rijk aan organische stof en is

de zuurstofhuishouding problematisch, met name in de diepere putten. Momenteel wordt dan ook gezocht naar een alternatief waterkwantiteitsbeheer.

Met het oog op deze beheerswijziging zijn in 1987 en 1988 inventarisaties uitgevoerd van het macrozoöbenthos (Seys & Meire 1988a, Seys *et al.* 1988). In 1989 is een bestandsopname verricht ten behoeve van het DGW-project BIOMON (Fortuin & Brummelhuis, 1990). Voorts hebben Seys & Meire (1988b) een overzicht gemaakt van de benthische macrofauna over de periode 1959-1988.

Tabel 5 Dichtheid, biomassa en individuele biomassa (+/- S.D.) van *Heteromastus filliformis* binnen drie delen van het Veerse Meer; data: 15 okt. 1987, 30 mrt. 1988, eind augustus 1989. (Bronnen: Seys & Meyre 1988a; Seys *et al.* 1988; A. Fortuin (ongepubl.)).

Variabele	Jaar	West		Midden		Oost		Significantie
Dichtheid (n m ⁻²)	1987	724	± 572	583	± 809	572	± 760	ns
	1988	1520	± 1198	2134	± 1631	1756	± 1825	ns
	1989	1759	± 2107	1363	± 1403	2407	± 3871	ns
Biomassa (g m ⁻²)	1987	0,71	± 0,91	0,35	± 0,49	0,47	± 0,62	ns
	1988	1,09	± 1,21	1,57	± 1,12	1,17	± 1,10	ns
	1989	1,70	± 2,09	1,55	± 2,36	1,48	± 1,41	ns
Indiv. biomassa (mg)	1987	0,74	± 0,57	0,70	± 0,60	0,96	± 1,19	ns
	1988	0,96	± 0,94	0,88	± 0,62	0,74	± 0,44	ns
	1989	1,80	± 2,80	1,38	± 1,77	3,04	± 7,41	ns
Aantal waarnem. (n)	1987	17		14		17		
	1988	17		14		17		
	1989	19		15		14		

Tabel 6 Dichtheid, biomassa en individuele biomassa van *Heteromastus filliformis* binnen vijf dieptezones in het Veerse Meer; data: 15 okt. 1987, 30 mrt. 1988, eind augustus 1989. (Bronnen: Seys & Meyre 1988a; Seys *et al.* 1988; A. Fortuin (ongepubl.)).

Variabele	Jaar	0-1 m	1-2 m	2-4 m	4-7 m	7-∞ m	Significantie
Dichtheid (n m ⁻²)	1987	nd	580	724	688	478	ns
	1988	nd	1620	2377	1658	737	ns
	1989	480	1766	3845	1786	484	p < 0,001
Biomassa (g m ⁻²)	1987	nd	0,51	0,44	0,52	0,62	ns
	1988	nd	0,81	1,60	1,40	1,01	ns
	1989	2,66	1,28	2,32	1,20	0,25	p < 0,001
Indiv. biomassa (mg)	1987	nd	0,58	0,60	0,53	1,50	ns
	1988	nd	0,71	0,71	0,87	1,60	ns
	1989	7,64	0,85	0,61	0,96	0,62	p < 0,01
Aantal waarnem. (n)	1987	0	8	15	13	12	
	1988	0	13	18	10	7	
	1989	9	7	13	9	10	

Heteromastus filiformis is één van de soorten die voor de afsluiting van het Veerse Meer vrijwel ontbraken (Seys & Meire 1988b). Direct na de afsluiting trad een sterke populatietoename op. Tabel 5 laat zien dat er in de laatste jaren geen aantoonbaar verschil is tussen de drie onderscheidende gebiedsdelen: West (Veersedam-Veere), Midden (Veere-Middelplaten) en Oost (Middelplaten-Zandkreekdam), wanneer de gegevens onderworpen worden aan een non-parametrische Kruskal-Wallis analyse. Wat naar voren komt is een aanzienlijke bestandsfluctuatie, die gedeeltelijk het gevolg zou kunnen zijn van het verschil in bemonsteringstijdstip. Seys & Meire (1988b) constateren dat in het voorjaar van 1988 de hoogste biomassa's voorkwamen in monsters met veel dood, gefragmenteerd wier. De invloed van de diepte is alleen in 1989 significant (tabel 6). Net als in de voorgaande twee jaar was de gemiddelde dichtheid het hoogst in de dieptezone NAP -2 tot -4 m. Opvallend is de hoge individuele biomassa in de zone NAP 0 tot -1 m, een zone die alleen in 1989 werd bemonsterd. Feit is dat juist op deze meest ondiepe locaties gebruik werd gemaakt van steekbuizen, terwijl de overige monsters verzameld werden met behulp van een Van Veenhapper (Seys & Meire 1988a, Seys *et al.* 1988, Fortuin & Brummelhuis, 1990).

Op dezelfde wijze als voor het Grevelingenmeer zijn voor het Veerse Meer jaargemiddelde biomassawaarden van *Heteromastus* berekend voor de periode 1990-1994 met behulp van biomonitoringgegevens van Rijkswaterstaat. Het verloop van dit gemiddelde is weergegeven in figuur 7, boven. Te zien is dat in het Veerse Meer, brak en evenals het Grevelingenmeer getijloos, de biomassa-waarden van *Heteromastus filiformis* in de jaren 1990-1994 schommelen tussen 2 en 5 g AFDW/m².

2.4 Westerschelde

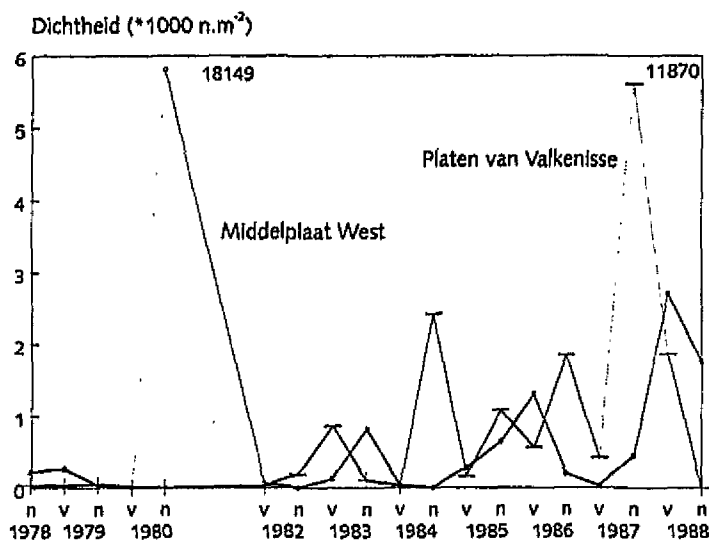
Veel meer dan het Eems-Dollard estuarium wordt de dynamiek in de Westerschelde beheerst door baggerwerkzaamheden, met name in het oostelijk deel. In de periode 1960-1990 is het onderhoudsbaggerwerk op de drempels in de Zeeschelde en Westerschelde verdubbeld. Momenteel wordt jaarlijks 10 à 12 miljoen m³ gebaggerd (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde 1989a, p 13-15). Het grootste deel van de gebaggerde specie wordt weer teruggestort in het estuarium. De belangrijkste stortlocaties bevinden zich in de Schaar van de Noord, de Schaar van Waarde, in het Speelmansgat en op het Konijneschor. Deze ingrepen in de morfologie leiden tot een versterking van de natuurlijke dynamiek, waardoor gebieden ontstaan die op een kleine tijdschaal morfologisch instabiel zijn. Vanaf de stortlocatie in de Schaar van Waarde bijvoorbeeld, worden tijdens vloed grote hoeveelheden sediment getransporteerd naar de Platen van Walsoorden en Valkenisse. Sinds 1970 is hierdoor het oppervlakte van dit platengebied toegenomen met een factor drie (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde 1989a, p 30). Dit gebied is arm aan macrofaunasoorten. De aan bodemfauna rijkste gebieden zijn te vinden op de slikken langs de zuidelijke oever, op de Rug van Baarland en de Brouwerplaat, op de Middelplaten en op het zuidelijk deel van de Hooge Platen en Lage Springer. Het aantal soorten in het brakke deel is al enkele tientallen jaren lager dan men op grond van gradiënten in andere estuaria zou verwachten; microverontreinigingen en de tot 1981 optredende lage zuurstofgehalten zijn mogelijke oorzaken (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde 1989b).

Intergetijdegebieden

Vanaf 1978 zijn vrijwel jaarlijks bemonsteringen verricht van bodemfauna in de intergetijdezone. Gegevens van voor die tijd hebben voornamelijk betrekking op het sublitoraal (bemonsteringen van Wolff in de periode 1970-1973) of op slikgebieden nabij de Belgisch-Nederlandse grens (Leloup & Konietzko 1956). Een tijdreeks van tien jaar is echter alleen beschikbaar voor twee locaties, één op de westelijke Middelpaat en één op de Platen van Valkenisse.

Figuur 8 toont het verloop van de dichtheid van *Heteromastus*. Duidelijk is het verschil tussen de lagere dichtheden in het voorjaar (maart/april) en de hogere in het najaar (september) op de Platen van Valkenisse. Ten opzichte van 1978 is sprake van een stijgende tendens op beide locaties. Vreemd genoeg werd in het najaar van 1988 in de monsters van Valkenisse nauwelijks *Heteromastus* gevonden, terwijl de dichtheid in februari hier nog geschat werd op 1851 m⁻². De bemonsteringen werden in dit jaar door twee verschillende instituten verricht op nabijgelegen, maar niet identieke stations (zie Janssen *et al.* 1988 en Vanhooren 1989).

Figuur 8
Verloop van de dichtheid van *Heteromastus* op twee plaatsgebieden in de Westerschelde (v=voorjaar; n=najaar) (bronnen: Help *et al.* 1986, Janssen *et al.* 1988, Vanhooren 1989).



Voor een beeld van de ruimtelijke verspreiding van *Heteromastus* zijn er resultaten van najaarsbemonsteringen door Vermeulen (1980), Meire & Develter (1988) en Vanhooren (1989).

Tabel 7 Dichtheid (n.m.⁻²) en biomassa (g AFDW m⁻²) van *Heteromastus* in het najaar op slikken in de Westerschelde, gerangschikt van west naar oost (Bronnen: Vermeulen 1980; Meire & Develter 1988; Bollebakker *et al.* 1989; Vanhooren 1989). nb = niet bepaald.

	Hoofd plaat	Paulina polder	Slikken Waarde	Baalhoek	Saeftinghe	Bath	Appelzak
Dichtheid							
1978	440			1403			
1987	12458	3687	829	5016	652	1948	2664
1988	15450	11947	3327				
Biomassa							
1978	1,64			4,72			
1987	10,48	6,39	16,75	7,34	1,82	1,12	0,39
1988	43,28	18,66	nb				

Tabel 8 Dichtheid ($n.m^{-2}$) en biomassa (g AFDW m^{-2}) van *Heteromastus* in het najaar op plaatgebieden in de Westerschelde, gerangschikt van west naar oost (Bronnen: Vermeulen 1980; Janssen *et al.* 1988; Meire & Develter 1988; Vanhooren 1989). nb = niet bepaald.

	Lage Springer	Middel platen W	Middel platen O	Molen plaat	Ossenisse West	Ossenisse Oost	Valkenisse
Dichtheid							
1978		217	0	37	13	10	37
1987	14424	437	629	6144	7409	?	11870
1988	3773	899	0		377	0	?
Biomassa							
1978		0,03		0,27	0,03	0,01	0,13
1987	13,28	nb	0,18	7,37	4,02	0,06	1,63
1988	16,94	2,86			1,10		0,12

Uit de diverse bemonsteringslocaties zijn alleen de punten uit overeenkomstige gebiedsdelen geselecteerd (tabel 7 en 8). De interpretatie van temporele ontwikkelingen blijft natuurlijk moeilijk, maar over de hele linie lijken de dichtheden van *Heteromastus* in de afgelopen tien jaar (ca. 1980-1990) te zijn toegenomen. Alleen de in 1988 geconstateerde toename op de Slikken van Waarde kan direct in verband worden gebracht met speciëstoringen (zie 5.4).

Opvallend tenslotte, zijn de grote discrepanties tussen dichtheden en corresponderende biomassa's.

In 1990 werd het biomonitoringprogramma benthos Delta gestart. Uit de verzamelde gegevens zijn voor het intergetijdegebied van de Westerschelde de jaargemiddelde biomassawaarden berekend uit voor- en najaarswaarden en in de tijd uitgezet in figuur 9, boven. De populatie in het litoraal van de Westerschelde vertoont een sterke achteruitgang na het jaar 1992. In 1994 treedt een licht herstel op.

Sublitoraal

Bemonsteringen in het sublitoraal zijn in het najaar van 1988 verricht door Ysebaert c.s. Wij beperken ons hier tot hun conclusies. In het westelijk deel van het estuarium is het aantal soorten in het sublitoraal hoger dan in het litoraal; dichtheid en biomassa zijn echter lager. Dit geldt ook voor *Heteromastus*, al kan een effect van de gebruikte Van Veenhapper niet uitgesloten worden. *Heteromastus* is hier de meest voorkomende soort. Zijn gemiddelde dichtheid en biomassa bedragen respectievelijk $174 m^{-2}$ en $0,31 g$ AFDW m^{-2} (Ysebaert & Meire 1990).

In het sublitoraal rond de Platen van Valkenisse zijn dichtheid en vooral biomassa van het zoëbenthos nog lager; in de beginjaren 70 was dit ook het geval. De meest voorkomende taxa zijn *Bathyporeia* en *Haustorius*. Voor *Heteromastus* bedroegen de gemiddelden resp. $11 m^{-2}$ en $0,058 g$ AFDW m^{-2} (Ysebaert *et al.* 1990).

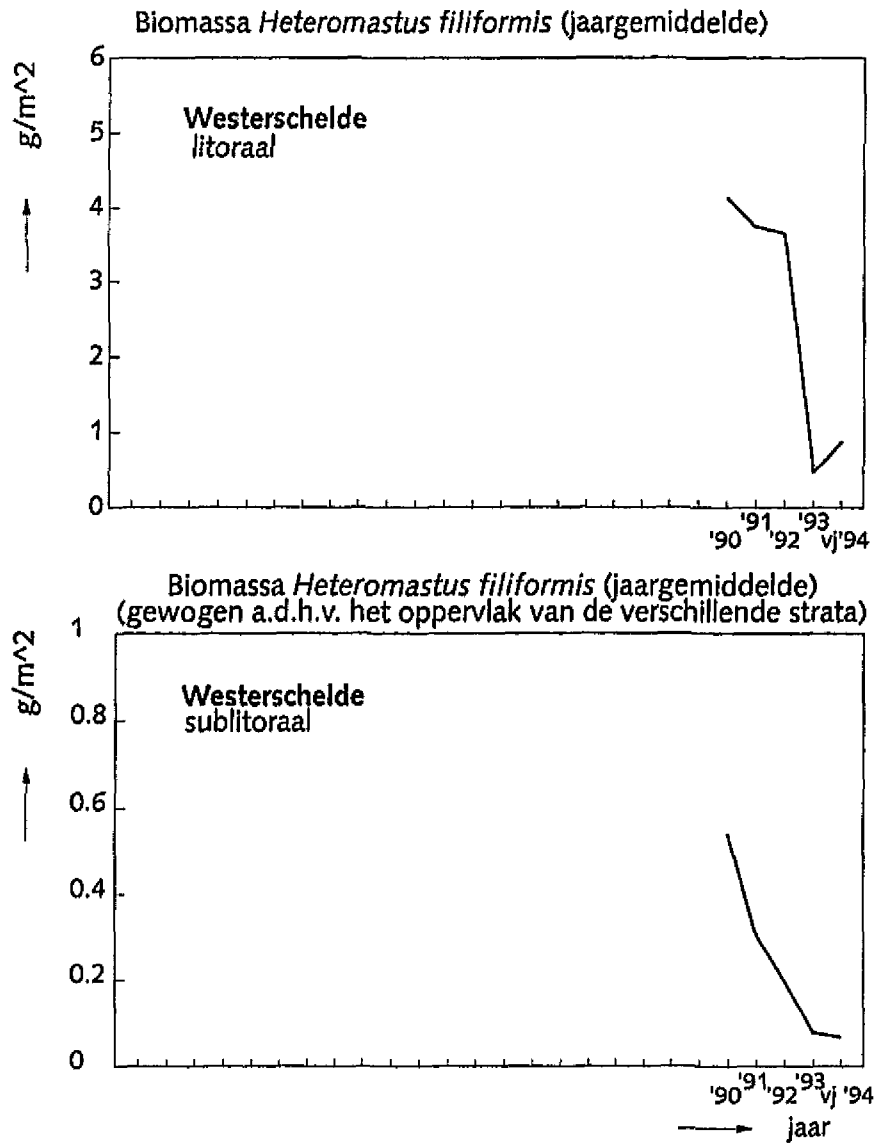
In figuur 9, onder, is ook voor het sublitoraal van de Westerschelde het verloop weergegeven van de jaargemiddelde (gewogen aan de hand van het oppervlak van de verschillende strata) biomassa's van *Heteromastus*, berekend m.b.v. de gegevens uit het biomonitoring-programma Benthos Delta. De biomassa in het sublitoraal laat een continue achteruitgang zien in de periode 1990-1994 tot een waarde van minder dan $0,1 g$ AFDW/ m^2 .

Figuur 9

Het verloop van de jaargemiddelde biomassa van de draadworm *Heteromastus filiformis* in het litorale en het sublitorale gedeelte van de Westerschelde, in de periode 1990-1994.

vj = alleen voorjaarswaarde

Bron: RIKZ-Middelburg.



2.5 Oosterschelde

Ook de Oosterschelde is vanaf 1990 opgenomen in het biomonitoring-programma Benthos Delta. De biomassagegevens die hierbij voor *Heteromastus* werden verkregen, zijn gebruikt om (op dezelfde wijze als voor de Westerschelde) jaargemiddelde waarden te berekenen. In figuur 10 is het verloop hiervan uitgezet voor de periode 1990-1994.

- litoraal

In figuur 10, boven, valt af te lezen, dat op de droogvallende delen vanaf 1991 de biomassawaarde van *Heteromastus* daalt van iets meer dan 0,2 g AFDW/m² naar vrijwel 0 g AFDW/m²

- sublitoraal

De hoeveelheden in het sublitoraal zijn, afgezien van een waarde 0,06 g AFDW/m² in 1991, vrijwel nihil (figuur 10, onder).

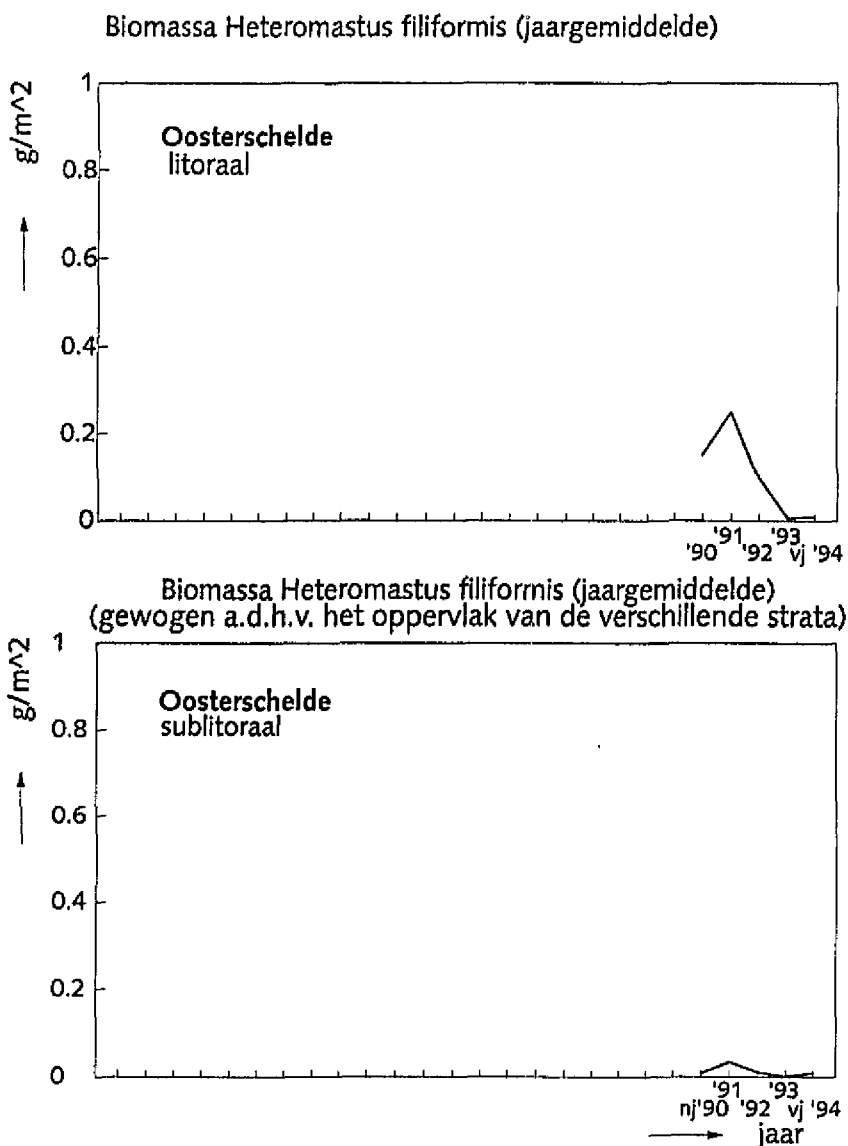
Figuur 10

Het verloop van de jaargemiddelde biomassa van de draadworm *Heteromastus filiformis* in het litorale en het sublitorale gedeelte van de Oosterschelde, in de periode 1990-1994

vj = alleen voorjaarswaarde

nj = alleen najaarswaarde

Bron: RIKZ-Middelburg.



2.6 Discussie periode 1990-1994

Over het verloop van de biomassa aan *Heteromastus* op de 9 bemonsterde lokaties (5 litoraal en 4 sublitoraal) kan het volgende worden opgemerkt:

- Op de droogvallende platen vindt een afname in biomassa plaats in de periode 1992-1994. In de Oosterschelde is die afname al in 1991 begonnen. In de Westerschelde is in 1994 weer een lichte toename te zien.
- In het sublitoraal treedt alleen een afname op in de Westerschelde, en wel vanaf het begin der monsternames in 1990.

Elders in het sublitoraal is het verloop van de biomassa van de draadworm weinig aan verandering onderhevig.

Opmerkelijk is het parallelle verloop in oostelijke en westelijke Waddenzee. De Eems-Dollard sluit daar goed bij aan, echter zonder de duidelijke terugval in 1990 te vertonen, zoals op het Balgzand (westelijke Waddenzee) en het Groninger wad (oostelijke Waddenzee).

Aantals- of biomassaschommelingen in populaties van de draadworm *Heteromastus filiformis* worden wel in verband gebracht met eutrofiëring (Beukema & Essink, 1986) en ook met fluctuaties in de aantallen van een van zijn predatoren: de zandzager *Nephtys hombergii* (Schubert & Reise, 1986; Beukema, 1987).

Eutrofiëring

In de periode 1965-1986 nam de productie aan algen in de (westelijke) Waddenzee toe als gevolg van de toegenomen vrachten aan stikstof (N) en fosfor (P) vanuit het IJsselmeer. Hierdoor nam ook de biomassa van het macrozoöbenthos toe en één van de macrobenthos-soorten die hieraan bijdroegen was *Heteromastus* (zie figuur 1). In de 70- en 80-er jaren zijn maatregelen genomen om de belasting van het milieu met nutriënten te verminderen. Het zou nu voor de hand liggen de afname in biomassa van *Heteromastus*, zoals die van 1992-1994, toe te schrijven aan de teruggedrongen eutrofiëring. Echter, ondanks dat de fosforbelasting vanuit het IJsselmeer in de afgelopen vijf tot tien jaar is gezakt, blijkt dat er in de Waddenzee nog steeds een verhoogde productie aan algen bestaat (De Jonge *et al.*, 1995). Deze blijvend hoge primaire productie wordt toegeschreven aan een geleidelijke toename van nutriënten die vanuit de Atlantische Oceaan naar de Noordzee worden getransporteerd. Daarnaast is sinds de tweede helft van de jaren tachtig een sterke verbetering van het lichtklimaat in de Waddenzee waargenomen (zie De Jonge *et al.*, 1995). Mogelijk is de verlaging van het gehalte aan zwevende stof indirect van invloed op de voedselsituatie van *Heteromastus* en daardoor op het biomassabestand van deze polychaet in de Waddenzee.

Relatie met Nephtys hombergii

De zandzager *Nephtys hombergii* is een borstelworm die in staat zou zijn populaties van andere borstelwormen te reguleren, zoals die van de draadworm *Heteromastus filiformis* en de wapenworm *Scoloplos armiger* (Schubert & Reise, 1986; Beukema, 1987). De zandzager is gevoelig gebleken voor strenge winters (Beukema, 1979). Na een strenge winter zijn de aantallen van deze predator gedecimeerd, wat kan resulteren in een dichtheids-toename van zijn prooi-soorten. Na een zachte winter zijn de rollen juist omgedraaid. De biomassa-afname van *Heteromastus* op het Balgzand in de periode 1988-1990 wordt dan ook toegeschreven aan de toename van zijn predator na de serie van drie zachte winters (1985/86, 1986/87 en 1987/88): zie figuur 11, overgenomen uit Beukema *et al.*, 1996). In figuur 11 zijn de fluctuaties uitgezet van *Nephtys*-populaties op drie locaties in de Nederlands/Duitse Waddenzee. Daaruit valt echter ook af te lezen dat in de periode 1992-1994 niet alleen de prooi (*Heteromastus*) maar ook de predator *Nephtys* in biomassa afneemt. Zoals eerder werd opgemerkt verloopt de biomassa-afname van *Heteromastus* in de Dollard in de periode 1992-1994 overeenkomstig die op de locaties Balgzand en Groninger Wad (zie ook figuur 3). Opmerkelijk is echter dat er in de Dollard van de zandzager geen dichtheden van enige betekenis voorkomen (zie Dekker, 1992, 1993, 1994).

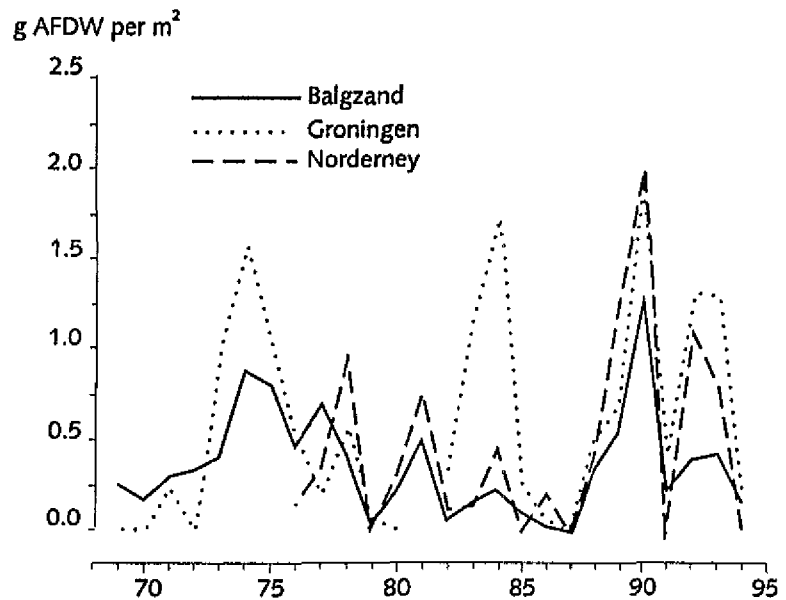
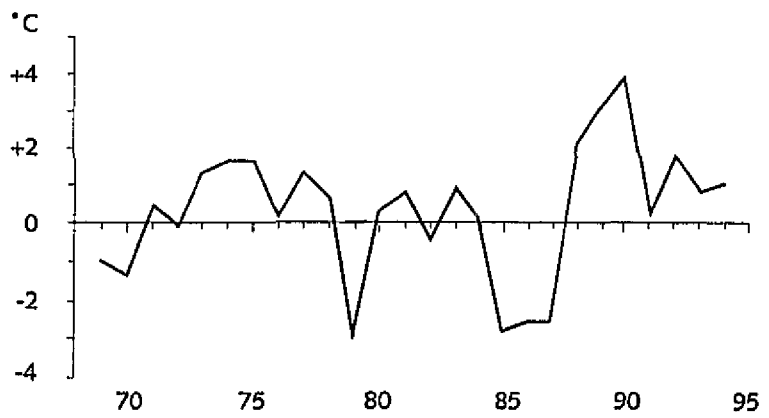
Mogelijk spelen er naast de invloed van eutrofiëring en de predatiedruk door *Nephtys hombergii* dus nog andere factoren een rol in de regulatie van *Heteromastus*-populaties.

Om de geconstateerde afnames in biomassa van *Heteromastus* in de Oosterschelde en de Westerschelde te kunnen verklaren zal aanvullend onderzoek nodig zijn.

Figuur 11

boven:
Gemiddelde wintertemperatuur
(Dec-Febr), gemeten in de
westelijke Waddenzee in de
periode 1969-1994 (bron:
Beukema *et al.*, 1996).

onder:
Verloop van de biomassa van
Nephtys hombergii (zandzager)
op drie lokaties in de
(Nederlands/Duitse) Waddenzee
in de periode 1969-1994 (bron:
Beukema *et al.*, 1996).



3. Plaats in het voedselweb

De tekst in dit hoofdstuk vormt een beknopte toelichting (zonder referenties) bij figuur 12, waarin de koolstofstromen van en naar het volwassen dier zijn geschematiseerd. In hoofdstuk 4 wordt dieper ingegaan op de ecologie van deze polychaet.

Voeding

Heteromastus filiformis leeft als volwassen dier ingegraven in de bodem van zoute tot brakke wateren. Het dier eet het sediment in de anaërobe zone op 10 tot 40 cm onder het bodemoppervlak en voedt zich met de organische fractie hiervan.

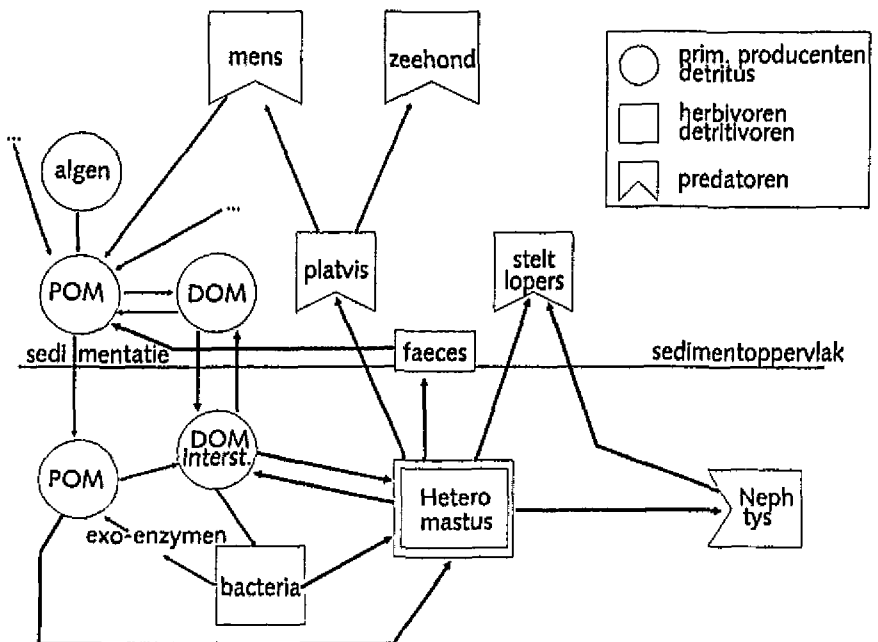
In het algemeen zijn het waarschijnlijk in hoofdzaak bacteriën die *Heteromastus* tot voedsel dienen, omdat het detritus op deze diepte in hoge mate refractair zal zijn. Wel zijn in het Veerse Meer relatief hoge aantallen gevonden in dode pakketten zeesla. *Heteromastus* is vermoedelijk in staat tot een netto opname van opgeloste organische stof via de lichaamswand, zoals bekend is van onder andere *Capitella capitata*. De relatief hoge oppervlakte/volume-verhouding van het dier kan hierbij belangrijk zijn.

Predatie

Juvenielen worden gegeten door platwormen, krabben, garnalen en bodemvissen. Het volwassen dier wordt gepreëdeerd door carnivore polychaeten als *Nephtys hombergii* en door platvissen als schol en bot. In de meeste gevallen happen deze vissen alleen de staarteinden af. Hetzelfde zal gelden voor steltlopers, omdat de worm gemakkelijk afbreekt. Het dier wordt gegeten door de Rosse grutto; gegevens over andere, Europese vogelsoorten zijn niet bekend.

Figuur 12

Plaats van *Heteromastus filiformis* in het voedselweb; de pijlen geven de richting van de meest relevante koolstofstromen.



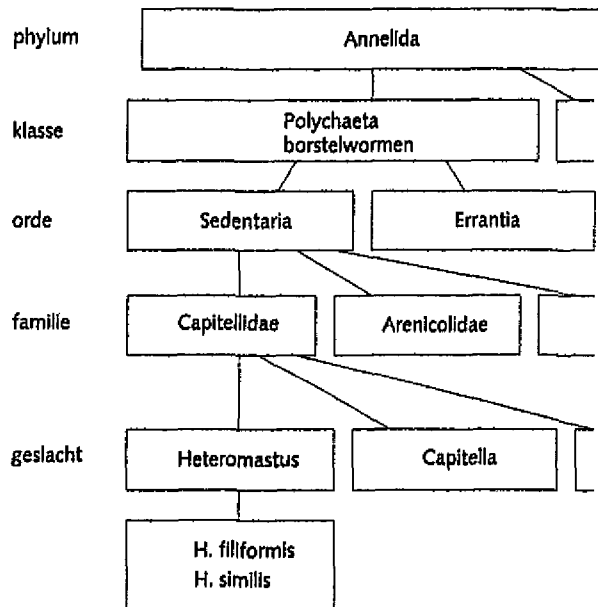
4. Biologie en ecologie

4.1 Taxonomie

Heteromastus filiformis werd in 1864 beschreven door Claparède onder de soortnaam *Capitella filiformis*. De geslachtsnaam *Heteromastus* (McIntosh 1885) werd voor deze soort het eerst gebruikt door Eisig (1887; zie Hartmann-Schröder 1971). De taxonomische status van dit genus naast *Capitella* is wellicht nog een punt van discussie (cf. Hutchings & Rainer 1982).

Heteromastus filiformis maakt deel uit van de familie der Capitellidae, met onder andere *Capitella capitata* en *Notomastus latericeus* (figuur 13). *H. filiformis* is in het paelearctische gebied de enige soort van dit geslacht. De soort *H. similis* is bekend uit Japan (Nakao 1979) en Brazilië (Orensanz & Gianuca 1974).

Figuur 13
Systematische positie van
Heteromastus filiformis.



4.2 Morfologie

Uitwendig

Heteromastus filiformis is een lange, dunne worm, zonder opvallende aanhangsels (figuur 14); draadworm zou een toepasselijke Nederlandse benaming kunnen zijn. Volwassen exemplaren hebben een lengte van 8 tot 18 cm en zijn maximaal 1 mm in doorsnede (Hartmann-Schröder 1971). Het lichaam is opgebouwd uit meer dan 150 segmenten. Het voorste gedeelte is rood van kleur en het achterste deel gelig tot roodachtig-groen. Door de darminhoud maakt deze doorschijnende worm echter meestal een grauwe indruk.

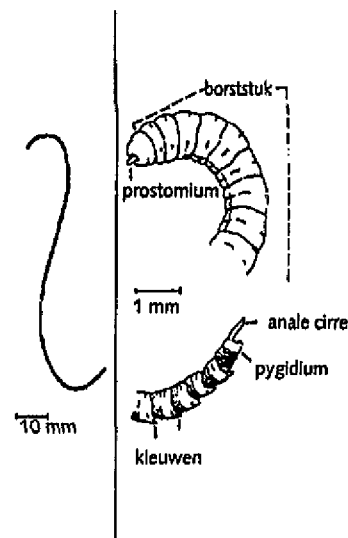
Heteromastus bezit geen kaken, evenals de andere leden van de familie Capitellidae. Het prostomium (de "kop") is vaak gedeeltelijk teruggetrokken in het peristomium, dat de overgang vormt naar het borststuk. Juvenielen bezitten op de kop twee velden van kleine oogvlekken, die bij het ouder worden kunnen verdwijnen (Hartmann-Schröder 1971).

Het borststuk wordt gevormd door 12 segmenten, waarvan de laatste vijf tot zes aan buik- en rugzijde haken bezitten. De achterste vier segmenten zijn elk voorzien van een paar geslachtsopeningen. De eerste segmenten van het achterlijf zijn langer dan die van de borst. Naar achter toe worden zij geleidelijk korter. Vanaf het 80e segment bevinden zich aan de buikzijde kleine, tongvormige aanhangsels die als kieuwen worden beschouwd (Hartmann-Schröder 1971). Na het laatste segment volgt het pygidium met de anus.

Het aantal borstsegmenten en de aanwezigheid van kieuwen vormen systematische kenmerken binnen de familie.

Figuur 14

Heteromastus filiformis; habitus met de kop en het achterlijf in detail (naar: Hartman-Schröder 1971).



Inwendig

Het verteringskanaal van *H. filiformis* is, overeenkomstig de bouw der Annelida, een rechte buis lopend van de mond tot de anus (Barnes 1980). Excretie vindt plaats via nephridia (vergelijkbaar met nieren), waarvan zich in elk segment 1 paar bevindt. Capitellidae hebben geen bloedvatensysteem; intern transport loopt via de vloeistof in de lichaamsholte. De voortbeweging vindt plaats door golven van peristaltische samentrekkingen van de lengte- en kringspijeren, die zich in elk van de lichaamssegmenten bevinden.

4.3 Leefwijze, voedsel en ademhaling

Subsurface deposit-feeder

H. filiformis leeft permanent ingegegraven in de anaërobe sedimentzone, waar hij fijne, onregelmatig vertakte gangen aanlegt (zie omslagfiguur). Het gangenstelsel bestaat uit een defaecatiekanaal dat van het oppervlak min of meer loodrecht naar beneden loopt tot een diepte van 10 tot 40 cm. Vanaf dit punt lopen een aantal onregelmatig vertakte voedselgangen, die gevormd worden door het etende dier. Deze voedselgangen worden voortdurend verlegd. De opname van sediment vindt plaats met behulp van de uitstulpbare, zakvormige "slok darm". Bij de Capitellidae scheidt het slokdarmepitheel mucus af, die volgens Fauchald & Jumars (1979) een rol zou kunnen spelen bij de selectie van particulier organisch materiaal uit de matrix van zwaardere, anorganische sedimentdeeltjes. De vraag is of *Heteromastus* mucus produceert. Volgens Linke (1939, p 314) en Jepsen (1965, p 278) zijn de wanden van de gangen met slijm verstevigd, terwijl Pals & Pauptit (1979) beweren dat een mucineuze laag ontbreekt.

In het algemeen zijn bacteriën vermoedelijk het voornaamste voedsel voor *Heteromastus*. Aller & Yingst (1985) vonden in de faeces van deze worm een beduidend lager gehalte aan bacteriën dan de $8 \cdot 10^{10} \text{ g}^{-1}$ in het sediment rond de voedselgangen. Het verschil bedroeg minstens een factor tien, maar is uit hun publicatie niet exact af te leiden.

Onderzoek naar de opname van detritus door depositfeeders, zowel epi- als suprabenthisch, heeft aangetoond dat de opgenomen koolstof primair afkomstig is van de bacteriën die bij de afbraak van het detritus betrokken zijn; het detritus zelf wordt weer uitgescheiden met de faeces (Newell 1965, Fenchel 1972). Een dier als *Capitella capitata* bezit geen cellulolytische enzymen (en kauwwerktuigen) nodig om dood wiermateriaal direct te kunnen benutten (Warren 1977), terwijl het plantaardige detritus op de foerageerdiepte van *Heteromastus* in hoofdzaak zal bestaan uit moeilijk afbreekbare koolhydraten en porphyrienen (Darnell 1967). Relatief hoge aantallen van zowel *Capitella* (Reise 1983, Thrush 1986) als *Heteromastus* (Seys & Meire 1988b) zijn aangetroffen op plaatsen met opeenhopingen van rottend darmwier en zeesla. Deze wieren bevatten weinig resistent steunweefsel en bezitten een hoge calorische waarde (Littler & Littler 1980). Wellicht dat in dergelijke situaties een belangrijker deel van het voedsel direct afkomstig is van wiermateriaal, hetzij door de opname van thallusfragmenten (Stephens 1975, Fauchald & Jumars 1979), hetzij door de opname van subparticulaire en opgeloste organische detritus (zie Darnell 1967).

Waarschijnlijk is *Heteromastus* in staat tot de opname van eenvoudige organische verbindingen (aminozuren, monosacchariden, vetzuren) via de lichaamswand. Bij de verwante soort *Capitella capitata* is een netto import van opgeloste organische stof vastgesteld (Stephens 1972, 1975). Afwezigheid van een mucineuze laag rond de gangen (Pals & Pauptit 1979) en de relatief hoge oppervlakte/volumeverhouding van *Heteromastus*, zouden in theorie kunnen leiden tot een relatief hoge opname per eenheid lichaamsgewicht van opgeloste stof uit het interstitiële water.

Sedentaire bodemdieren als *Heteromastus*, die zich voeden met het dieper gelegen sediment, worden wel gerekend tot de functionele groep van de "conveyer-belt feeders" (Rhoads 1974). Deze groep vormt met de "funnel-feeders", zoals *Arenicola*, de "subsurface deposit-feeders" binnen de hiërarchische indeling in feeding guilds. De benaming "stationary subsurface deposit-feeders" (Lee & Swartz 1980) voor deze conveyer-belt feeders wekt onterecht de indruk dat deze dieren zich niet zouden verplaatsen; verplaatsing is noodzakelijk bij en inherent aan het consumeren van dieper gelegen sediment. Fauchald & Jumars (1979) rekenen deze wormen dan ook tot de "burrowing, motile and non-jawed subsurface deposit-feeders". Omtrent de omvang en frequentie van verplaatsing is weinig bekend. Eenzelfde defaecatiegang kan minstens vijf dagen achtereen in gebruik zijn (Linke 1939, p 316).

Faecesproduktie

Bij defaecatie kruipt het dier achterwaarts door de defaecatiegang naar boven, waarna aan het sedimentoppervlak kleine, 0.5-0.6 mm lange en 0,25 mm dikke, zwarte faeces-pillen worden afgezet, omgeven door een dun slijmkapsel (Linke 1939, p 314). Per defaecatie worden 6-18 pellets geproduceerd. 's Winters is de productie kleiner dan 's zomers. De tijd tussen twee defaecaties kan variëren van enkele tot meer dan 30 minuten (Linke 1939, p 315).

Door het tellen van de faeceshoopjes tijdens laagwater, minstens twee uur na het droogvallen en gladstrijken van het proefvlakje (NB. in juli; Cadée 1979), kan een schatting worden gemaakt van de populatiedichtheid. Bij rustig water blijven de faeceshoopjes gedurende langere tijd intact, waarbij de zwarte kleur van de pellets geleidelijk verdwijnt.

De hoeveelheid faeceshoopjes, gevormd door *Heteromastus*, vertoont een 6-uurs cyclus. Uit laboratoriumproeven bleek, dat de produktie tijdens vloed het hoogst was en afnam bij eb.

Bij een dichtheid van 1200 individuen per m² werd in de Jadebusen (Duitse Waddenzee) ca 175 ml/m²/dag aan sediment omgezet ofwel ca 64 l/m²/jaar. Dat is bij benadering een sedimentlaag van 6 cm die jaarlijks vanuit de diepere delen naar de oppervlakte wordt gewerkt (Neira & Höpner, 1993).

Een jaarlijks gemiddeld aantal van 1200 ind/m² produceert in een jaar gemiddeld 36 kg drooggewicht aan faeceshoopjes, waarin het koolstofgehalte gemiddeld 2% bedraagt. Aan koolstof transporteert *Heteromastus* middels deze sedimentomwerking 2 g C/m²/dag van ongeveer 20 cm diepte naar het sedimentoppervlak. Per jaar is dat 730 g C/m².

In verse faeceshoopjes bleek het aandeel aan fijnere partikels 2 keer zo hoog te zijn als in de voedselzone. Het aandeel organisch koolstof in de hoopjes was bijna 2,5 keer zo hoog. De fijnere partikels in de faeceshoopjes zijn rijker aan organisch koolstof en eiwit dan die in het diepe sediment. Dit zou duiden op een selectief voedselgedrag. Meiofauna versnelt de afbraak van de faeceshoopjes. Verondersteld wordt dat *Heteromastus* de vertakte gangen waarin hij verblijft afwisselend bezoekt om zo gelegenheid te bieden tot bacteriegroei langs de wanden van de andere takken (Neira & Höpner, 1994).

Ademhaling

Algemeen wordt aangenomen dat *Heteromastus* geen ventilatiebewegingen uitvoert om een zuurstofrijke waterstroom door zijn gangenstelsel te voeren; het sediment rond de gangen is niet geoxideerd en het zuurstofgehalte in de woongang neemt naar beneden toe af tot nul (Pals & Pauptit 1979).

Heteromastus neemt de zuurstof in het bovenste deel van de gang op via het achterlijf. Door de circulatie van coelomocyten (equivalent aan bloedlichaampjes) wordt zuurstof getransporteerd naar de rest van het lichaam. De haemoglobine in deze coelomocyten bezit een zeer hoge affiniteit voor zuurstof (Pals & Pauptit 1979).

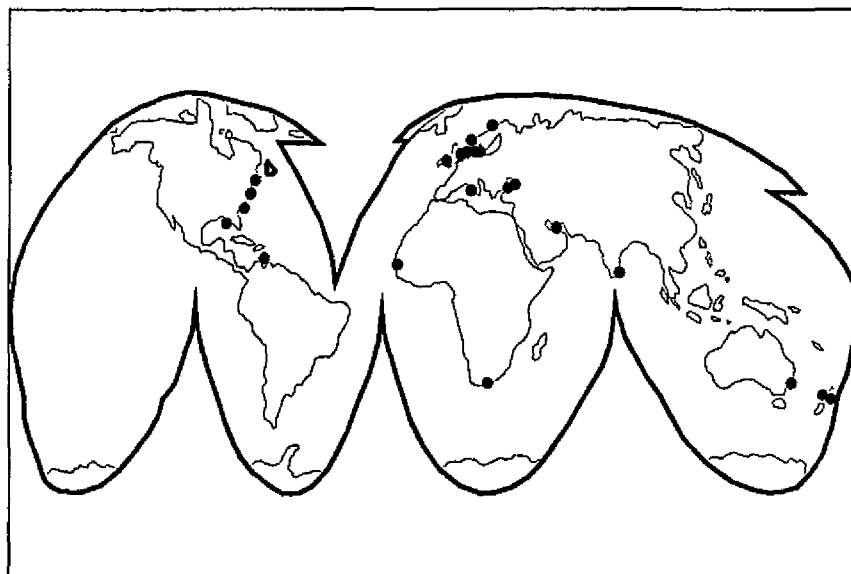
4.4 Geografische verspreiding

Mondiaal

Heteromastus filiformis komt in een groot deel van de wereld voor (figuur 15). Zijn verspreidingsgebied op het noordelijk halfrond beslaat beide zijden van de noordelijke Pacific en de Atlantische Oceaan, van het arctische deel tot in de Golf van Mexico en de Caribische Zee (Antillen), resp. Mauretanië en de Middellandse Zee oostwaarts tot in de Zwarte Zee en de Zee van Azov; de gehele Noordzee tot in de Baltische Zee; de Indische Oceaan tot in de Perzische Golf en de Golf van Bengalen (o.a. Hartmann-Schröder 1971 en 1980, Moroz 1977, Turk *et al.* 1980, Evans 1981, Sheridan & Livingston 1983, Dhevendaran 1984, Jensen 1986, Kiseleva 1987, Gravina *et al.* 1989, Wolff & Smit 1990).

Op het zuidelijk halfrond is de soort bekend uit kustwateren van Zuid-Afrika (Day 1967) en sinds 1979 uit kustwateren en brakwater-visvijvers in Australië (Hutchings & Rainer 1979, Maguire *et al.* 1984) en kustwateren van Nieuw-Zeeland (Knox & Fenwick 1981, Read 1984).

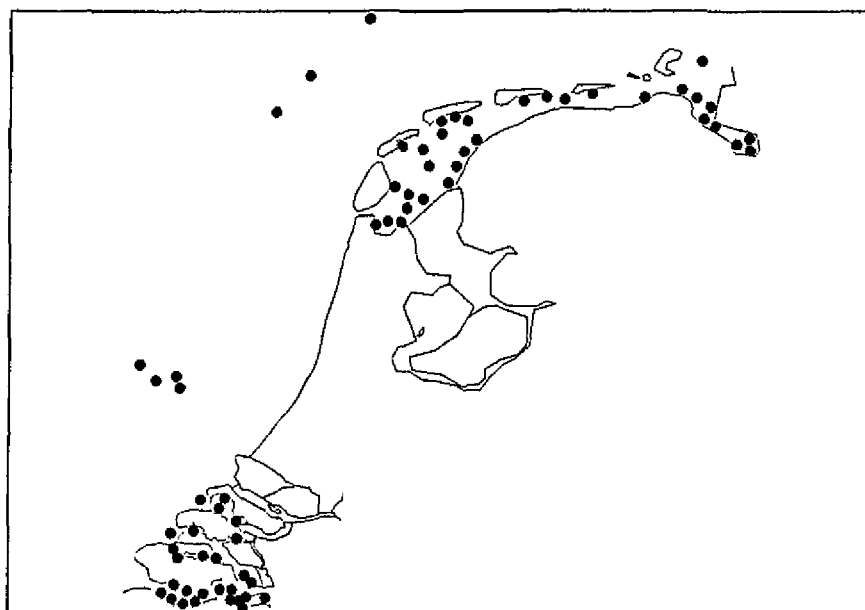
Figuur 15
Mondiale verspreiding van *Heteromastus filiformis*.



Nederlandse wateren

In en rond Nederland is *Heteromastus filiformis* aanwezig in alle zoute tot brakke kustwateren, zowel in stagnante als in getijdewateren en zowel in het eu- als het sublitoraal (figuur 16): Waddenzee (Beukema 1989, Dekker 1989), Eems-Dollard estuarium (Van Arkel & Mulder 1982, Essink *et al.* 1987), Voordelta (Craeymeersch *et al.* 1989, Buijs *et al.* 1989), Grevelingenmeer (Valentijn 1981), Oosterschelde (Coosen & Van den Dool 1983, Coosen 1986), Veerse Meer (Seys & Meire 1988b, Fortuin & Brummelhuis 1990) en Westerschelde (Meire & Develter 1988, Vanhooren 1989). De soort komt in ieder geval plaatselijk voor in de Noordzee (Mulder 1986, Mulder *et al.* 1988), maar wordt niet genoemd in het verslag van de synoptische bemonstering in 1986 (De Wilde & Duineveld 1988).

Figuur 16
Verspreiding van *Heteromastus filiformis* in Nederlandse wateren.



4.5 Verticale verspreiding

De verticale verspreiding van *Heteromastus filiformis* omvat het hele intergetijdegebied (eulitoraal) en het sublitoraal tot op dieptes van 3000 m (Hartman-Schröder 1971).

4.6 Verspreidingsfactoren

4.6.1 Droogvaltijd

De verspreiding van *Heteromastus* binnen het eulitoraal is niet direct afhankelijk van de droogvaltijd, i.c. de hoogte ten opzichte van getijniveau; van primair belang is de sedimentsamenstelling (Dankers & Beukema 1981). Ook op plaatsen hoog in het eulitoraal kunnen behoorlijke dichtheden gevonden worden (figuur 5).

4.6.2 Diepte in het sublitoraal

In het Veerse Meer worden relatief hoge dichtheden en biomassa's gevonden in de zone NAP -2 tot -4 m (zie paragraaf 2.3). Dieper nemen de waarden af. Ook in de Waddenzee zijn relatief hoge biomassa's gevonden in de zone van 2-4 m diepte (Dekker 1989). Mogelijke verklaringen zijn sedimentsamenstelling en accumulatie van detritus.

4.6.3 Sedimentsamenstelling

Heteromastus wordt aangetroffen in verschillende sedimenttypen, maar geeft de voorkeur aan fijnzandige, slibhoudende bodems. In de Waddenzee worden dichtheden $> 100 \text{ m}^{-2}$ gevonden in sedimenten met een siltgehalte van 2-60 % (silt gedefiniëerd als de fractie deeltjes met een diameter $< 60 \mu\text{m}$; Dankers & Beukema 1981). Op slibrijke platen, in dichtgeslibde prieldalen en in het slib op mossel- en oesterbanken kan het dier hoge dichtheden bereiken. Op het slikkige wad langs prielen in de Jadebusen trof Linke dichtheden aan van gemiddeld 2000-4000 volwassen dieren per m^2 ; hij noemde dit goed bezette locaties (Linke 1939, p 317). Op grofzandige platen in de zeegaten en zandige sedimenten in het sublitoraal is de soort schaars (Van Arkel & Mulder 1979, Seys & Meire 1988b).

4.6.4 Zoutgehalte

Heteromastus filiformis is een euryhalie soort die gevonden wordt binnen een saliniteitsrange van ca. 10-34 ‰ S, dat is een chloriniteit van 5,5-19 ‰ Cl^- . Ten minste tijdelijke dalingen tot mesohaliene concentraties van 3-6 ‰ Cl^- kunnen worden verdragen (Hartmann-Schröder 1971, Sheridan & Livingston 1983). In het mesohaliene deel van de Zuiderzee, met een chloridegehalte van 5,5-10 ‰, was *Heteromastus* zeer algemeen (Redeke 1939). Na de afsluiting verdween de soort. Het laagste gehalte waarbij het dier werd aangetroffen was 1,8 ‰ Cl^- (De Vos 1954). Bij de verwante soorten *Capitella capitata* en *Notomastus latericeus* bezitten juvenielen een hogere tolerantie voor lage zoutgehalten dan de adulten (Lyster 1965, Warren 1977). Door deze tolerantie van lage en fluctuerende zoutgehalten behoort *Heteromastus filiformis* met *Polydora ligniciliata* en *Nereis diversicolor*, tot de polychaeten die het diepst doordringen in estuaria en wel tot de isohaline van 3-7 ‰ Cl^- (jaargemiddeld); alleen *Nereis* wordt nog tot in het oligohalien gevonden (Kühl 1972, Wolff 1973, Michaelis 1981). Overigens zullen korte-termijn

fluctuaties in de saliniteit van het bovenstaande water gedempt worden in het sediment, in een mate die toeneemt met de diepte (Sanders *et al.* 1965, Aller & Yingst 1985).

4.6.5 Watertemperatuur

Uit zijn geografische verspreiding kan afgeleid worden dat *Heteromastus filiformis* voorkomt in zowel continentale als tropische klimaatsgebieden, met jaarisothermen van respectievelijk 0-5 °C en 28 °C (luchttemperatuur). Het dier wordt zowel aangetroffen in diepere wateren waar de temperatuur gedurende het gehele jaar 4 à 5 °C bedraagt (Gerlach 1981, p 21-22), als in estuaria waar de watertemperatuur omstreeks 29 °C is (Dhevendaran 1984).

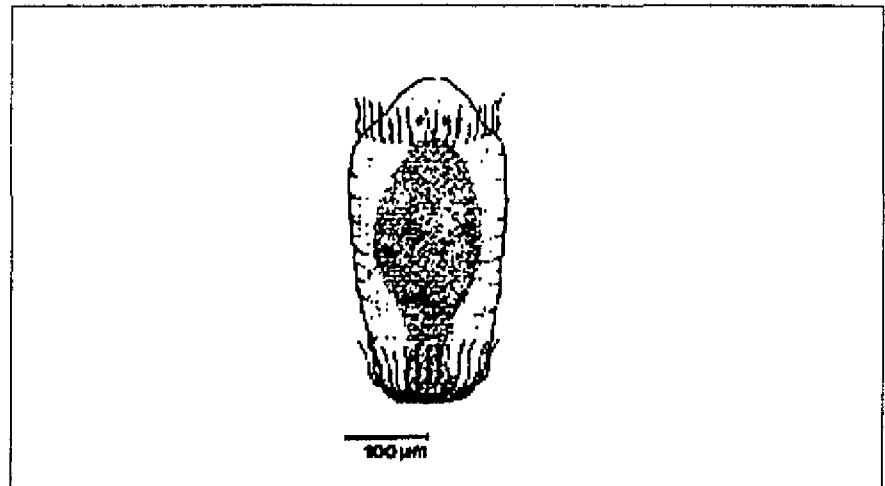
4.6.6 Zuurstofgehalte

Heteromastus voert geen ventilatiebewegingen uit en is dus voor de zuurstoftoevoer afhankelijk van waterbeweging en diffusieprocessen. Het dier bezit een hoge affiniteit voor zuurstof. In de Baltische Zee rond Bornholm komt de soort voor bij zuurstofgehalten van gemiddeld 1 à 2 cm³.dm⁻³ (Gerlach 1981, Jensen 1986), dat is 1,4-2,8 mg.dm⁻³. *Heteromastus* verdween met de andere macrofauna toen het zuurstofgehalte in het hypolimnion gedurende een half jaar vrijwel nul was (Gerlach 1981). In Lindåspollene (Noord-Noorwegen) was *Heteromastus* afwezig op een locatie die zich onderscheidde door de lage zuurstofgehalten in de zomer van 1,5 cm³.dm⁻³, ca. 2 mg.dm⁻³. Wel aanwezig waren de polychaet *Ophiodromus flexuosus* en de mollusk *Mysella bidentata* (Evans 1981).

4.7 Reproductie

Bij *Heteromastus filiformis* zijn de geslachten gescheiden, evenals bij de meeste andere polychaeten. Sex ratio's bepaald door Shaffer (1983) lagen om en nabij 0,5. De voortplantingsperiode in de Noordzee valt ruwweg in de periode januari-april (Rasmussen 1956, Buchanan & Warwick 1974). Individuen nemen slechts éénmaal, aan het einde van hun tweede levensjaar, aan de reproductie deel. Daarna sterven ze binnen een half jaar (Buchanan & Warwick 1974). In de Waddenzee worden geslachtsrijpe dieren aangetroffen in de winter en het vroege voorjaar (Linke 1939, p 316). Langs de Amerikaanse oostkust (litoraal; South-Carolina) kunnen vanaf december dieren met gameten worden aangetroffen; vanaf eind maart neemt dit aantal hier weer af (Shaffer 1983). De eieren worden door het wijfje in gelige, kogelvormige massa's afgezet op het sedimentoppervlak en met een slijmdraad verankerd boven de opening van de gang (Hartmann-Schröder 1971). De eimassa bevat enige honderden eieren en is ongeveer 8 mm in doorsnede. De trochophora-larven (figuur 17) komen vermoedelijk na 2 of 3 dagen uit het ei en zijn dan omstreeks 150 µm lang (Hartmann-Schröder 1971). De larven leven planktonisch. Vermoedelijk vestigen zij zich kort voor de metamorfose in het sediment (Scheltema 1974). De juveniele wormpjes zijn direct na de metamorfose ca. 0,50-0,65 mm lang en bestaan uit 11-13 segmenten (Hartmann-Schröder 1971).

Figuur 17
Trochophoralarve van een capitellide polychaet (naar: Smith 1977).



4.8 Populatiedynamiek

4.8.1 Populatie-opbouw

In North Inlet (intergetijdegebied, Georgetown, USA) vindt de vestiging van planktonische larven plaats van half maart tot in mei. Shaffer (1983) vond hier kolonisatiesnelheden tot een maximum van 2000 juvenielen $m^{-2}.d^{-1}$, einde maart.

Voor de kust van Northumberland (sublitoraal, 80 m) worden de eerste juvenielen niet voor april in de sedimentmonsters aangetroffen (Buchanan & Warwick 1974). De populatie dieren dikker dan 0,4 mm bestaat hier van juli-maart uit minstens twee jaarklassen: Eén van 0,5-1 jaar en één van 1,5-2 jaar oud. In de periode maart-september sterft de 2-jarige klasse en ontwikkelt zich een nieuw cohort.

Ook in de Waddenzee kunnen 's zomers twee cohorten onderscheiden worden, maar niet ieder jaar even duidelijk (Cadée 1979). Het is denkbaar dat in sommige jaren de populatie is opgebouwd uit slechts één leeftijdsklasse: 2-jarige dieren in het vroege voorjaar, 0,5-jarige in de nazomer; de figuren van Cadée (1979) wijzen in deze richting. Een voor de hand liggende verklaring zou zijn dat de recrutering van juvenielen onderhevig is aan jaarlijkse en/of locale variaties.

Op plaatsen waar vestiging van juvenielen optreedt zullen de dichtheden dus in korte tijd sterk op kunnen lopen: Mokbaai 1978: maximum van 9300 m^{-2} (Cadée 1979); Jadebusen prielranden: maximum van 30.000 m^{-2} (Linke 1939, p 317); North Inlet: maximum van 66.500 m^{-2} (Shaffer 1983).

4.8.2 Groei en sterfte

Na hun vestiging in het sediment groeien de juveniele dieren snel. In minder dan twee maanden tijd verdubbelt hun lichaamsomvang, gemeten als de dikte van het tweede borsteldragende segment (Shaffer 1983). De oudere dieren groeien veel langzamer, waardoor het grootteverschil tussen de 0-en 1-jarige klasse al in de loop van de zomer snel afneemt. Tijdens de winter staat de groei waarschijnlijk stil (Shaffer 1983).

In het bodemleven van *Heteromastus* doen zich twee perioden met een hoge mortaliteit voor: de eerste heeft betrekking op de juvenielen, de tweede op 2-jarige dieren. Voor pas gevestigde juvenielen berekende Shaffer (1983) een intrinsieke mortaliteit van 0,03 d^{-1} . Deze waarde nam exponentieel af met de tijd en was na 100 dagen < 0,001 d^{-1} . De

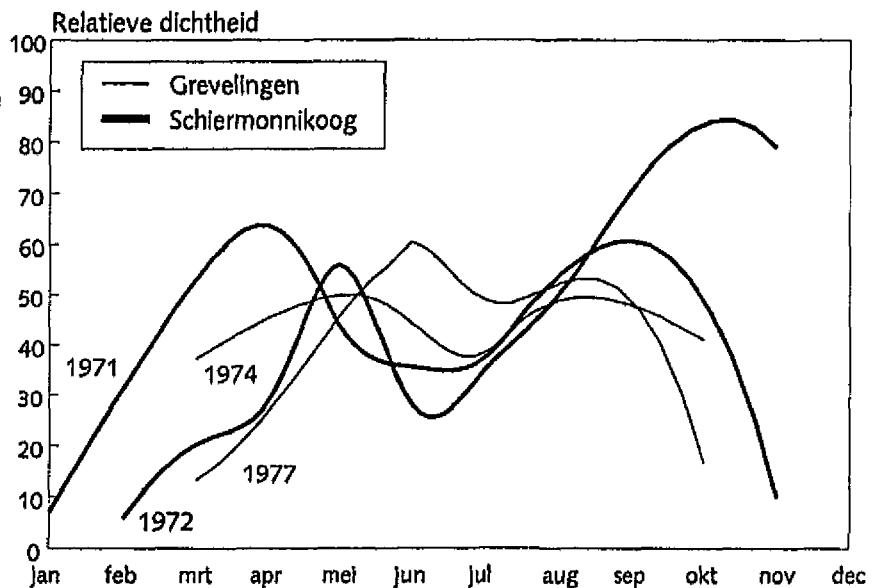
Intrinsieke sterfte onder de volwassen dieren was nihil, maar werd na de voortplanting becijferd op $0,006 \text{ d}^{-1}$. Dit sterftcijfer geldt voor het gehele volwassen cohort (onderscheid tussen 1- en 2-jarigen is niet mogelijk in uitgezeefde monsters), terwijl alleen de 2-jarige individuen zullen overlijden. Volgens Buchanan & Warwick (1974) sterft het overgrote deel van deze dieren in de eerste maanden na de voortplanting.

4.8.3 Seizoensverloop

Dichtheden van *Heteromastus* in de Grevelingen en op het Groninger wad vertonen gemiddeld een bimodaal verloop (figuur 18). In het voorjaar zal slechts een deel van de juvenielen achterblijven op de zeeaf, maar is het oudere cohort nog aanwezig; in de nazomer zijn de 2-jarigen verdwenen maar zijn de juvenielen groot genoeg om kwantitatief bemonsterd te worden op in ieder geval een 0,5 mm zeef (Shaffer 1983).

Aantalsschattingen op basis van faecestellingen geven lage dichtheden te zien in de wintermaanden (zie ook Cadée 1979). Mogelijk is hier sprake van onderschattingen als gevolg van een lagere activiteit in het koude jaargetijde.

Figuur 18
Seizoensverloop van *Heteromastus* in Grevelingen en oostelijke Waddenzee; de relatieve gemiddelden zijn per jaar over meerdere stations berekend (bronnen: Valentijn 1981, Essink (ongepubl.))



4.9 Migratie

Heteromastus filiformis verspreid zich hoofdzakelijk als planktonische larve.

Volgens Linke (1939, p 316) kan het volwassen dier niet zwemmen. Uit onderzoek van Dauer en medewerkers (1982) in Chesapeake Bay blijkt dat jongere wormpjes wel degelijk in de waterkolom kunnen worden aangetroffen. Individuen met een lengte van 0,5 tot 3,0 cm werden gevangen tijdens nachtelijke excursies in de maanden februari, maart en juli. De gemiddelde dichtheid werd geschat op $0,008 \text{ m}^{-3}$.

Gezien de lengte van de gevangen dieren (gemiddeld 1,5 cm; Dauer *et al.* 1982) betrof het hier 0-jarige individuen, blijkbaar bezig met een secundaire migratie.

4.10 Predatoren

De invloed van epibenthische predatoren op *Heteromastus*-populaties is door verschillende onderzoekers onderzocht via enclosures en exclosures (Reise 1977 en 1978, Virnstein 1977 en 1979, Holland et al. 1980, Watzin 1986). Uit de resultaten blijkt dat epibenthische predatoren geen aantoonbare invloed hebben op de dichtheid van volwassen *Heteromastus*, maar wel op de dichtheid van pasgevestigde juvenielen. Bekend is dat volwassen dieren gepredeerd worden door de subbenthische predator *Nephtys hombergii* (zie hieronder).

Juvenilele dieren

Pasgevestigde juvenielen worden gepredeerd door carnivore platwormen (Watzin 1986) en tal van andere, epibenthische predatoren als krabben (*Callinectes sapidus*, *Carcinus maenas*), garnalen (*Crangon crangon*), grondels (*Potamoschistus* spp.), platvissen en andere (jonge) bodemvissen (Virnstein 1977, Reise 1985).

Volwassen dieren

Een belangrijke predator van volwassen exemplaren in het intergetijdegebied is de zandzager *Nephtys hombergii*, vooral de adulten van deze soort. Uit compilaties van bemonsteringsresultaten kan een negatief verband worden afgeleid tussen de dichtheid van *Nephtys* en zijn prooi-soorten, waaronder *Heteromastus* (Beukema 1987).

Op grond van enclosure-experimenten schatten Schubert & Reise (1986) dat *Nephtys* tot 30% van de standing stock van *Heteromastus* consumeert. Meer dan de helft van de prooidieren bestond uit deze soort. Beukema (1987) relateert deze predatiedruk door te wijzen op de hoge aantallen *Nephtys hombergii* (ca. 70 m⁻²) die in de kooien geïntroduceerd waren.

Wat vissen betreft is alleen voor schol (*Pleuronectes platessa*) en bot (*Platichthys flesus*) aangetoond dat volwassen *Heteromastus* op het menu staat (De Vlas 1979 en 1981).

Bij de predatie door schol en bot gaat het in 80-95% van de gevallen om de staarteinden van *Heteromastus* (De Vlas 1979). Of de worm hieraan te gronde gaat is niet geheel duidelijk. De Vlas (1982) suggereert dat beschadiging van de staarten door kokkelwinmachines de oorzaak zou zijn van latere sterfte (zie paragraaf 5.3). Reise (1985) echter trof regelmatig dieren aan met regenererende staarteinden. De mate waarin op staarteinden van *Heteromastus* wordt gefourageerd is afhankelijk van de dichtheid van de worm en kan oplopen tot 10 (bot) of zelfs 60 (schol) staarteinden per m² per dag in juni. Wat de schol betreft zou het jaarlijks gaan om maximaal 2200 staarten en 700 hele wormen per m² (De Vlas 1979).

Ook steltlopers zullen in de meeste gevallen alleen de staarteinden van *Heteromastus* te pakken krijgen. In overzichtsartikelen over het voedselaanbod voor vogels in de Waddenzee wordt *Heteromastus* nooit apart vermeld (cf. Hulscher 1975, Swennen 1975, Smit 1980). De reden zal zijn dat de gemiddelde biomassa van deze worm in intergetijdegebieden laag is vergeleken met soorten als wadpier, zeeduizendpoot, kokkel, mossel, nonnetje en (op slikkiger wad) slijkgarnaal. Daarnaast is het moeilijk om de opname van *Heteromastus* vast te stellen bij observaties van foeragerende vogels. In Cramp & Simmons (1983) wordt ruime aandacht besteed aan de voedselkeuze van steltlopers, waarbij onder meer gebruik is gemaakt van analyses van maaginhouden. Alleen bij de Rosse grutto wordt *Heteromastus* expliciet vermeld als prooidier

(gebaseerd op onderzoek langs de Friese waddenkust, gepubliceerd door Smit & Wolff 1981). *Notomastus*, met een vergelijkbare levenswijze, wordt genoemd als prooidier voor Bontbekplevier en Zilverplevier (Cramp & Simmons 1983). De predatie door deze oogjagers vindt plaats wanneer de wormen tijdens de defaecatie aan de oppervlakte van het sediment verschijnen (zie ook Hicklin & Smith 1984, voor predatie van *Heteromastus* door de Kleine grijze strandloper).

4.11 Begeleidende soorten

In de intergetijdzone van onze kustwateren maakt *Heteromastus filliformis* deel uit van de *Macoma balthica*-gemeenschap. Karakteristieke soorten naast het nonnetje zijn de kokkel, de strandgaper, de wadpier, de zandzager en de zeeduizendpoot. Door verschillende auteurs is een gedetailleerdere, maar soms sterk gebiedsgebonden, sociologische klassificering gemaakt. Linke (1939) bijvoorbeeld, onderscheidt onder meer *Nereis*-, *Corophium*-, *Peloscolex*- en *Heteromastus*-zones, waarin de genoemde taxa in maximale dichtheden werden aangetroffen. Goed ontwikkelde *Heteromastus*-zones trof hij aan op het slikkige wad langs prielen in de Jadebusen, met *Heteromastus*-dichtheden van 2000-4000 m⁻². De talrijkste begeleidende soort was *Pygospio elegans* (50.000-100.000 m⁻²); verder kwamen voor *Nephtys hombergii* (tot 150 m⁻²), *Nereis diversicolor* (tot meer dan 500 m⁻²), *Corophium volutator* en *Peloscolex* (= *Tubificoides*) *benedeni*.

Tabel 9 geeft een overzicht van de soorten op het Groninger wad, Schiermonnikoog en Sylt, op plaatsen waar *Heteromastus* relatief veel voorkwam.

Tabel 9 Gemiddelde dichtheid (n.m⁻²) van macrofauna op locaties met relatief veel *Heteromastus* (Bronnen: Groninger wad (april 1970-74): Essink (ongepubl.); Schier (juni 1964/68): Hulscher (ongepubl.); Sylt (april 1975): Reise 1985).

Soort	Groninger wad		Schiermonnikoog	Sylt
	54-0	54-1		
<i>Anaitides mucosa/maculata</i>	11	28		19
<i>Arenicola marina</i> juv.	4	8	7	1444
<i>Arenicola marina</i> volw.	9	16	38	
<i>Eteone longa</i>	24	50	7	6
<i>Heteromastus filliformis</i>	790	156	204	581
<i>Nephtys hombergii</i>	12	49	4	19
<i>Nereis diversicolor</i>	438	115	270	
<i>Pygospio elegans</i>			3726	9219
<i>Scoloplos armiger</i>	5	114	1018	756
<i>Tubificoides benedeni</i>			996	3294
<i>Cerastoderma edule</i>	314	164	10	119
<i>Macoma balthica</i>	636	502	201	13
<i>Mya arenaria</i>	73	111		13
<i>Hydrobia ulvae</i>			265	13
<i>Corophium volutator</i>	1	161	78	38
<i>Bathyporeia/Urothoe</i>	2	185	170	

De *Macoma balthica*-gemeenschap komt voor in Arctische kustwateren tot in Noord-Spanje (Essink & Beukema 1988). In de open zee en zuidelijker komt *Heteromastus* voor met andere macrofauna-soorten.

Op de Fladen Grounds in het noordelijk deel van de Noordzee is *Heteromastus* een karakteristieke soort op siltrijke stations, tezamen met *Eriopisa elongata*, *Lumbrineris gracilis*, *Phylo norvegica* en *Thyasira* sp. (Eleftheriou & Basford 1989). In fijnzandige, silthoudende sedimenten op het Nederlandse deel van het Continentale Plat komen dichtheden van *Heteromastus filiformis* zelden uit boven de 10 m⁻² (Mulder *et al.* 1988); tabel 10 geeft de gemiddelde dichtheden van de belangrijkste begeleidende soorten uit een baseline-onderzoek rond platform L4a, in mei 1986. Voor een opsomming van begeleidende soorten op de Banc d'Arguin (West-Afrika) zie Wolff en Smit (1990).

Tabel 10 Gemiddelde dichtheid van de meest abundante bodemdieren naast *Heteromastus*, langs een transect in de Noordzee op 75 km voor de kust van Vlieland (Bron: Mulder *et al.* 1988)

Soort	n.m ⁻²
<i>Heteromastus filiformis</i>	5,7
<i>Chaetozone setosa</i>	25,9
<i>Lumbrineris latreilli</i>	172,5
<i>Nephtys hombergii</i>	17,0
<i>Pholoe minuta</i>	48,1
<i>Cylichna cilindracea</i>	12,9
<i>Mysella bidentata</i>	129,7
<i>Turritella communis</i>	21,7
<i>Callianassa subterranea</i>	52,9
<i>Harpinia antennaria</i>	41,1
<i>Amphiura filiformis</i>	992,4

5. Effecten van menselijke activiteiten

5.1 Eutrofiëring

Verhoging van het aanbod aan (anorganische) voedingsstoffen leidt in het algemeen tot een toename van de primaire productie van organisch materiaal, mits andere factoren, met name licht, niet beperkend zijn. Verhoging van de fytoplanktonbiomassa in het Noord- en Zuid-Hollandse kustwater en in de westelijke Waddenzee is gerelateerd aan de nutriëntenbelasting vanuit de Rijn, respectievelijk het IJsselmeer (Schaub & Gieskes 1991, De Jonge & Essink 1991). Daarnaast worden estuaria als de Westerschelde en het Eems-Dollard estuarium belast met organische stof vanuit, respectievelijk, de Schelde en de Westerwoldse A (Van Es *et al.* 1980, Werkgroep Waterbeheer Westerschelde 1989b).

Theoretische beschouwing

Voor bodemdieren die zich voeden met plankton, detritus en bacteriën kan dit leiden tot een productieverhoging, ofschoon Beukema (1976, 1981) het onwaarschijnlijk achtte dat het voedselaanbod in de Waddenzee limiterend was voor de biomassa-productie van het zoobenthos (cf. Beukema & Cadée 1986). Of specifieke soorten bij eutrofiëring daadwerkelijk een dichtheids- en biomassatoename te zien zullen geven hangt af van de aard van de intraspecifieke concurrentie (voedsel of ruimte), hun interspecifieke concurrentievermogen, hun tolerantie voor lagere zuurstofgehalten als een indirect gevolg van eutrofiëring en de respons van hun predatoren.

Zowel uit theoretisch als empirisch onderzoek blijkt dat een toename van fytoplanktongrazers bij eutrofiëring uit kan blijven in aanwezigheid van predatoren (Scheffer 1990). Eenzelfde principe mag van toepassing worden geacht op depositfeeders. Interspecifieke concurrentie kan verwacht worden binnen een gemeenschap met deposit-feeders als *Heteromastus*, *Capitella*, *Scolecipis* en *Scoloplos* (Whitlatch 1980). Wel is sprake van een zekere verticale verdeling van de ruimte, ook al wordt de graafdiepte bepaald door de lichaamslengte van de dieren (Hines & Comtois 1985). Volwassen *Heteromastus*-individuen zullen in hun voedselgangen op 10 tot 30 cm diepte betrekkelijk ongestoord kunnen eten; *Capitella capitata* zit meestal op een diepte van 12 tot 18 cm (Warren 1977).

De vraag is of *Heteromastus* direct zal kunnen reageren op een verhoging van het voedselaanbod. Dat lijkt voorbehouden aan echte opportunistische r-soorten zoals *Capitella capitata*, met een veelzijdiger voedselkeuze en een frequentere reproductie, doch een hogere gevoeligheid voor inter-specifieke concurrentie. Het naast elkaar voorkomen van verschillende soorten depositfeeders zal afhankelijk zijn van het aanbod aan organisch materiaal (Whitlatch 1980) en van de capaciteiten van de verschillende soorten om een populatie in stand te houden onder de heersende condities (zuurstofgebrek, microverontreinigingen). Uit veldwaarnemingen blijkt het volgende: In een verontreinigingsgradiënt zitten *Capitella* en *Scolecipis* het dichtst bij de bron en *Heteromastus* in de tweede lijn. In een temporele gradiënt na vermindering van de vervuiling, ontwikkelde *Heteromastus* zich na het verdwijnen van *Capitella* (Pearson & Rosenberg 1978).

Waarnemingen in de kustwateren

Op verschillende plaatsen is de huidige biomassa van *Heteromastus filiformis* hoger dan in 1970. Dit geldt voor het Balgzand (Beukema & Cadée 1986), gemiddeld voor de westelijke Waddenzee (Beukema 1989), plaatselijk voor de oostelijke Waddenzee (zie 2.1), voor de Duitse Waddenzee bij Norderney (Dörjes *et al.* 1986) en voor de Westerschelde (Ysebaert *et al.* 1990).

De toename op de Slikken van Waarde in de Westerschelde kan in verband gebracht worden met stortingen van baggerspecie (zie paragraaf 5.4). De toename elders in de Westerschelde en in de Waddenzee is zeer waarschijnlijk geen direct gevolg van eutrofiëring, maar van de populatieontwikkeling van *Nephtys hombergii* (zie de discussie in paragraaf 6.1).

Er zijn echter tal van waarnemingen die wijzen op een positieve relatie tussen de biomassa van *Heteromastus* en de hoeveelheid dood organisch materiaal (zie o.a. Pearson & Rosenberg 1978). Een belangrijke eigenschap van *Heteromastus* in dit verband is zijn tolerantie voor lage zuurstofgehalten (zie bijv. O'Connor 1972). Hierdoor gedijt deze soort op plaatsen waar rottende zeesla accumuleert (Seys & Meire 1988b). Een treffend voorbeeld biedt de Baltische Zee. In het Bornholm Diep zijn zowel *Heteromastus* als *Capitella capitata* toegenomen ten koste van o.a. *Macoma* (Jensen 1986). De verhoging van de toevoer van organisch materiaal in samenhang met de slechte zuurstofhuishouding zijn waarschijnlijk belangrijke oorzaken; gedurende het grootste deel van het jaar is het zuurstofgehalte hier lager dan $2 \text{ cm}^3 \cdot \text{dm}^{-3}$ (< ca. $2,8 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-3}$).

Geen duidelijke toename van *Heteromastus* heeft zich voorgedaan in de Dollard, terwijl ook de dichtheden op het zandige *Arenicola*-wad onder Schiermonnikoog niet hoger zijn dan in de zestiger jaren (2.1). In het zeewaartse deel van het Eems-Dollard estuarium (rond Borkum) bleek de soort zich in 1981 wel te hebben uitgebreid over meer zandiger locaties (Obert 1982). Dit komt overeen met de ontwikkeling op de vrij zandige locaties op het Balgzand (figuur 2). Primaire productie van fytoplankton zal alleen in het buitengebied van het Eems-Dollard estuarium afhankelijk zijn van nutriëntenconcentraties; in de Dollard zelf is deze productie licht-gelimiteerd. Wel hoog is hier de productie van microfytobenthos (Colijn 1983, Colijn *et al.* 1987), maar deze zal voor het grootste deel ten goede komen aan de aanwezige surface deposit-feeders *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Hydrobia ulvae*, *Arenicola marina* en *Corophium volutator*, soorten waarvoor in de Dollard overigens geen duidelijke conclusies omtrent aantalsontwikkelingen getrokken kunnen worden (zie Essink *et al.* 1987). *Nephtys hombergii* is in de Dollard nooit aangetroffen, vermoedelijk door de lagere zoutgehalten (Van Arkel & Mulder 1979 en 1982, Essink *et al.* 1987). Macrowieren als zeesla en darmwier ontwikkelen zich nauwelijks op de platen in de Dollard.

5.2 Microverontreinigingen

Publicaties van onderzoek naar de opname van zware metalen en organische micro-verontreinigingen door *Heteromastus filiformis* zijn wij niet tegengekomen. Wat effectstudies betreft is slechts één weinig relevante publicatie gevonden. *Capitella capitata* heeft meer belangstelling van ecotoxicologen gehad. Ten Hallers (1986, p 43) merkt op dat de keuze van testsoorten in veel gevallen gebaseerd is geweest op het gemak van kweken en analyseren en niet op de relevantie voor het schatten van effecten op ecosystemen. Gezien zijn beperkte belang als voedsel voor hogere organismen is de geringe aandacht voor *Heteromastus* natuurlijk wel te motiveren.

In Nederland wordt sinds 1984 onderzoek verricht naar de effecten van verontreinigde baggerspecie op een aantal belangrijke wadorganismen (Bowmer 1987). Sinds 1987 draait het project SEDEX, waarin samenwerken DGW, TNO, RIN en NIOZ en waarin de bioaccumulatie van contaminanten uit baggerslib onderzocht wordt in wad-modelsystemen (MOTIF's). Dit onderzoek richt zich in eerste instantie op soorten als mossel, kokkel, nonnetje, wadpier, slijkgarnaal en wadslakje (Scholten *et al.* 1988).

Enig inzicht in de gevoeligheid van *Heteromastus* kan verkregen worden uit zijn aanwezigheid op verontreinigde locaties. Uit dergelijke waarnemingen kan een zekere tolerantie worden afgeleid voor microverontreinigingen in sedimenten.

Roper en medewerkers (1988) noemen *Heteromastus* relatief ongevoelig voor de verontreiniging in een Nieuw-Zeelands intergetijdgebied, waar 11 macrobenthos-soorten algemeen zijn. Van de vier soorten die nog aangetroffen werden op een sterk verontreinigde locatie was *Heteromastus* er één. Tabel 11 geeft de dichtheden en metaalgehalten op twee stations die overigens niet verschilden wat betreft siltgehalte, organisch-stofgehalte en pH.

Tabel 11 Microverontreinigingen op twee *Heteromastus*locaties in Nieuw-Zeeland (gehalten in $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ droog sediment) (Naar: Roper *et al.* 1988).

	1	2
Zink	80	280
Koper	10	90
Lood	13	57
Nikkel	11	13
Cadmium	0,025	0,25
Non-polaire koolwaterstoffen	160	370
<i>Heteromastus</i> (dichtheid per m^2)	3700	280

De toename van *Heteromastus* op een stortlocatie voor baggerspecie uit het Kanaal door Zuid-Beveland (Bollebakker *et al.* 1989) wijst evenmin op een grote gevoeligheid. Slib uit dit kanaal wordt gekwalificeerd als klasse 2-3, op basis van het gehalte aan PAK's in de organische fractie (Directie Zeeland 1989). Daarentegen komt de soort op het Groot-Buitenschoor en het Galgeschoor in sterk wisselende aantallen voor en wordt in sommige jaren niet gevonden (Vanhooren 1989; zie tabel 12). Vermoed wordt dat de hoge concentraties zware metalen een rol spelen. Bekend is dat de levenscyclus en reproductie van bodemdieren (o.a. *Capitella*) verstoord kan raken in verontreinigde sedimenten (Reynoldson 1987). Schaarse gegevens duiden bovendien op een hogere gevoeligheid voor periodiek optredende extremen in abiotische factoren (Goldberg 1972, Michael 1977, Meire pers. med.). Van belang voor het bodemleven in dit mesohaliene deel van de Westerschelde is dat de toxiciteit van zware metalen voor bodemdieren toeneemt met dalende zoutgehalten (McLusky *et al.* 1986).

Voor bodemdieren in het algemeen is de reeks van afnemende toxiciteit (McLusky *et al.* 1986) :

Kwik > cadmium > koper > zink > chroom > nikkel > lood, mangaan en arseen.

De concentratiefactoren bodemdier/bodem lopen voor de verschillende metalen echter uiteen (De Kock & Marquenie 1982); cadmium wordt sterker geaccumuleerd dan lood. Voor de polychaeten *Arenicola* en *Nereis* komen deze factoren redelijk overeen (tabel 13).

5.3 Olie

Bergman (1982a, b) heeft een uitgebreid literatuuronderzoek verricht naar het gedrag en de effecten van verschillende vormen van olieverontreiniging en oliebestrijdingsmiddelen in mariene systemen. Uit haar studie blijkt dat effecten op *Heteromastus* ook wat olie betreft vooral moeten worden geschat uit onderzoek naar andere polychaeten. Rond 1990 zijn enkele publicaties verschenen waarin aandacht besteed wordt aan deze soort.

Biologische effecten van olie worden in eerste instantie bepaald door de componenten die in water oplosbaar zijn. De directe toxiciteit van olie stijgt dan ook met het percentage aromaten. LC₅₀-waarden van de wateroplosbare fractie, bepaald in het laboratorium, liggen voor polychaeten (o.a. *Capitella*) tussen de 2 en 20 ppm (zie Bergman 1982a). De letale concentraties van de wateroplosbare aromaten, de SAD-fractie, liggen in dezelfde grootteorde van 1-10 ppm (Hyland & Schneider 1976). Stookolie nr. 2 bevat 1-30% SAD, ruwe olie 0,1-10%, kerosine 1-20% en residu 0-1%. Monocyclische aromaten (o.a. benzeen en toluen) zijn echter vluchtig. De effecten van olie-emissies kunnen dan ook sterk uiteenlopen, afhankelijk van oliesoort, hydraulische en meteorologische condities. Ook de tijd van het jaar speelt een rol, in verband met de temperatuur (afbraaksnelheid, verdamping van aromaten), irradiantie (toxiciteitstoename door UV-geïnduceerde omzettingen) of een levenscyclus-afhankelijke gevoeligheid van de organismen.

Tabel 12 Gehalte zware metalen (mg.kg⁻¹ droog sediment, gemiddeld over de bovenste 18 cm) en dichtheid van *Heteromastus* (n.m.⁻²) op twee slikken in het Belgische deel van de Schelde (Naar: Develter *et al.* 1988; Vanhooren 1989)

	Groot Buitenschoor	Galgeschoor
Cadmium	12,6	0,7
Lood	140	35
Aluminium	15000	10000
Mangaan	740	200
IJzer	26000	12000
Koper	?	?
Zink	?	?
Heteromastus 1987	168	2767
1988	0	0

Tabel 13 Concentratiefactoren bodemdier/bodem voor enkele zware metalen
(Gewijzigd naar: De Kock & Marquenie 1982)

	Cadmium	Zink	Kwik	Koper	Lood	Mangaan
Wadpier	2-10	1-10/f ¹⁾	0,5-5	0,5-5	1	0,02
Zeeduizendpoot	10-20	f ¹⁾	2-3	0,5-1	0,025-0,25	0,02-0,05

¹⁾ Concentratie in het dier fysiologisch gereguleerd

Verschillende polychaeten zijn in staat aromatische oliecomponenten te degraderen. Het betrokken enzym is arylsulfatase. Ook *Heteromastus* bezit een hoge activiteit van dit enzym (Dhevendaran 1984). Deposit-feeders (*Polydora*, *Capitella* en *Streblospio*) zijn als enige bodemdieren aangetroffen in met olie verontreinigde sedimenten (Baker 1976).

Olie-afzetting op sedimenten zal naar verwachting de grootste effecten op dichtheden hebben tijdens de metamorfose- en vestigingsfase. Een verminderde recrutering van juvenielen kan een direct toxisch effect zijn, maar zou ook veroorzaakt kunnen worden door een verstoring van de chemoreceptie (Bergman 1982a, p 92), of door een belemmering van de ingraving.

Bonsdorff *et al.* (1990) onderzochten het effect van oliebedekking op kolonisatie in de periode juli-december (na de voortplantingsperiode van *Heteromastus*). Wat polychaeten betreft wordt echter alleen opgemerkt dat deze groep gedomineerd werd door *Capitellidae*. Er werden geen duidelijke dichtheidsveranderingen onder deze groep waargenomen. Rachor (1984) echter constateerde een negatief effect op het bestand van *Heteromastus filiformis* na een zes dagen durende bedekking van een slikrijke plaat met ruwe olie in begin mei. Met *Macoma balthica* en *Peloscolex benedeni* behoorde *Heteromastus* tot de kwetsbaarste soorten. Vooral de vestiging en ontwikkeling van jonge dieren werd verhinderd. Half juli had de dichtheid van *Heteromastus* zich echter weer hersteld, wellicht via secundaire migratie. Waarnemingen aan modelgetijsystemen (MOTIF's) wijzen eveneens op een belemmering van de vestiging en/of verdere ontwikkeling van juveniele *Heteromastus* door afzetting van olie (in dit geval een mengsel van stookolie en gasolie; Kuiper *et al.* 1983). Voor *Heteromastus* is tenslotte van belang dat olie in slikkige sedimenten persisteert, met name de asfaltfractie (Scarratt & Zitko 1972, Southward & Southward 1978). Dit is een gevolg van de overwegend aërobe afbraak van oliecomponenten door micro-organismen. Effecten hiervan zijn niet bekend.

5.4 Visserij

5.4.1 Kokkelvisserij

Bij het gemechaniseerde oogsten van kokkels wordt een bovenlaag van 3 à 4 cm van het sediment losgespoten en uitgezeefd. In het visspoor zijn sterftepercentages tot 50% geconstateerd onder *Heteromastus* (De Vlas 1982). Dit percentage kan toenemen bij een sterkere bevissingsintensiteit, wanneer sporen elkaar kruisen of overlappen.

Vergeleken met andere soorten die in de diepere sedimentlagen worden aangetroffen zoals de wadpier, is het sterftepercentage van *Heteromastus*

onverwacht hoog. Omdat de mortaliteit pas enkele dagen na de bevissing aantoonbaar is, wordt vermoed dat een beschadiging van de staarteinden verantwoordelijk is. *Heteromastus* is echter in staat tot regeneratie van gepredeerde staarten (Reise 1985). Mogelijk veroorzaken de machines een verdichting van het sediment door slibinspoeling en een verhoging van het bodemzuurstofverbruik, waardoor de dieren in hun niet-geëereerde gangen uiteindelijk door zuurstofgebrek om het leven komen.

5.4.2 Pierenspitterij

Zowel bij het handmatige als machinale pierenspitten treedt sterfte op van *Heteromastus*. In een oriënterend onderzoek van Cadée (1977) bleek de dichtheid van *Heteromastus*, bepaald door het tellen van faeceshoopjes, door het omspitten van wad met 85% te kunnen verminderen.

De mortaliteit in de machinespitvelden kan oplopen tot 50 à 90% en tot 40% onder de wal naast de spitgeul (Van den Heiligenberg 1982, p 28-30). Deze wal wordt gevormd door de spitmachines en bestaat uit een ophoging van enkele centimeters. Bij andere bodemdieren wordt op de wal geen sterfte geconstateerd, wat zou kunnen wijzen op een laag uitgraafvermogen van *Heteromastus*, bij deze vorm van "sedimentatie". Herstel van de populatie vindt plaats door de vestiging van jonge dieren in de eerstvolgende voortplantingsperiode. Van belang is dus in welk seizoen het spitten plaats vindt. In intensief bespitte gebieden, zoals in de kom van de Oosterschelde, kan een volledig herstel uitblijven (Van den Heiligenberg 1984, p 16-18). Cadée (1977) suggereert dat een waargenomen licht herstel in de eerste 40 dagen na het spitten (in de loop van januari en februari), het gevolg geweest kan zijn van migratie door het sediment van dieren uit het omliggende gebied. Migratie van volwassen dieren over het sedimentoppervlak of door de waterkolom is nooit waargenomen.

Ook Beukema (1995) toont aan dat mechanische pierenspitactiviteiten resulteren in een duidelijke reductie van *Heteromastus filiformis*. Op één van de 15 door hem onderzochte stations op de droogvallende platen van het Balgzand (westelijke Waddenzee) vonden gedurende tenminste vier achtereenvolgende jaren (1978-1982) frequent mechanische pierenspitactiviteiten plaats. Beukema (1995) vergeleek het verloop van de biomassa van *Heteromastus* in het 'spitgebied' met het verloop ervan op de overige 14 stations waar geen mechanische pierenspitactiviteiten plaatsvonden. In het begin van de periode van vier jaar was in het 'spitgebied' twee tot drie keer zoveel biomassa aan *Heteromastus* aanwezig als gemiddeld op de overige 14 stations. Aan het einde van de periode was in het bewerkte gebied nog maar half zoveel biomassa aan *Heteromastus* aanwezig als gemiddeld op de andere 14 stations. Nadat de mechanische pierenspitterij ophield herstelde de draadwormpopulatie zich in korte tijd: het volgende jaar was al weer meer biomassa aanwezig in het bespitte gebied dan er gemiddeld aan biomassa van *Heteromastus* aanwezig was op de niet bespitte locaties.

5.5 Baggerwerkzaamheden

Onderhoudsbaggerwerkzaamheden kunnen langs verschillende wegen de bodemfauna in een wijder gebied beïnvloeden. Langdurig, via veranderingen in stromingspatronen en morfologie en tijdelijk (behalve in intensief bebaggerde systemen), via een verhoging van het zwevendstofgehalte, de sedimentatie en, minder vaak beschreven, de beschikbaarheid van contaminanten en voedingsstoffen (zie o.a. Morton 1976, Saucier et al. 1978, Poiner & Kennedy 1984).

Belangrijk voor de overleving c.q. het herstel van bodemdierpopulaties op stortplaatsen voor specie, in gebaggerde geulen of zandwinputten, zijn de aard van het sediment dat in eerste instantie wordt afgezet en de snelheid van depositie (zie Bijkerk 1988).

Er zijn enkele waarnemingen omtrent het voorkomen van *Heteromastus* bij relatief hoge sedimentatiesnelheden. In de zeer slijkige sedimenten van de Windsor plaat (Nova Scotia) werd de soort aangetroffen met dichtheden van ruim 400 m⁻², bij een depositiesnelheid van 5 tot 14 cm per maand (Turk *et al.* 1980). In een geul in de Waddenzee kwam *Heteromastus* voor in een aanzandende winput, waar depositiesnelheden heersten van 25 tot maximaal 75 cm per maand (Van der Veer *et al.* 1985).

Zandwinputten gelegen in de intergetijdezone vullen zich op met relatief fijn materiaal. In het ergste geval leidt dit tot het ontstaan van een centimeters dikke, sterk waterhoudende en weinig coherente sliblaag (McGrorty & Reading 1984). Ook al is de sedimentatiesnelheid in dergelijke putten niet opvallend hoog, herstel van de bodemfauna kan vele jaren duren. De recolonisatie wordt extra bemoedigd door de accumulatie van wiermassa's (vooral zeesia en darmwier) in deze putten in het eulitoraal (zie de geschiedenis van de putten op het wad onder Terschelling in Van der Veer *et al.* 1985).

Een duidelijke toename van *Heteromastus* is waargenomen op de Slikken van Waarde (Westerschelde), tijdens lozingen van baggerspecie in de periode maart-oktober 1987 (Bollebakker *et al.* 1989). De depositie op de monsterlocaties bedroeg maximaal 20 cm. De toename van *Heteromastus* was het hoogst op die stations, waar het gehalte van de fractie deeltjes <50 µm het sterkst was gestegen. *Pygospio elegans* vertoonde een afname.

De opvallende verschillen tussen de lage voorjaars- en hoge najaarsdichtheden op de Platen van Valkenisse, zouden kunnen samenhangen met bagger- en stortingsactiviteiten. Het is denkbaar dat de versterkte dynamiek op dit platengebied tot een hogere turnoversnelheid van de populatie leidt, waarbij de populatie zich elke zomer opnieuw opbouwt door de vestiging van juvenielen van elders.

In het middengebied van het Eems-Dollard estuarium, in de Bocht van Watum, vinden sedert 1982 baggerslibstortingen plaats. Een lokatie (aangeduid met '914') waar al gedurende vele jaren in voorjaar en nazomer de bodemfauna wordt bemonsterd, bevindt zich midden in het gebied van één der stortvakken (voor een uitgebreidere beschrijving wordt verwezen naar het rapport van Kleef, 1986). Sinds 1988 wordt ook de draadworm kwantitatief in deze bodemfaunamonsters geanalyseerd. In figuur 19 (onder) valt duidelijk te zien, dat al snel na het begin van deze registratie de biomassa van *Heteromastus* drastisch terugliep tot een onbeduidende hoeveelheid in 1991. Analyse van de geulprofielen, welke vlak na elke bemonstering door de Meetdienst Noord-Nederland werden ingelood, liet zien dat er sedimentatie plaats vond, die in de periode 1988-1990 in een groot deel van de geul ca 1 m bedroeg (zie fig. 19, boven). Kleef (1986) constateerde een dergelijke verondieping op lokatie '914' ook al in de periode 1977-1985. In de periode tussen 1985 en 1988 is de maximale diepte van de geul verminderd van ca 50 dm -NAP tot ca 45 dm -NAP, een geschatte (resulterende) verondieping dus van 0,5 m. Bijkerk (1988) geeft als tolerantie van *Heteromastus* voor een permanente sedimentatie van slib een sedimentatiesnelheid van ca 15 cm/maand. Waarschijnlijk heeft ook de samenstelling van de baggerspecie veel invloed op deze tolerantie van de draadworm.

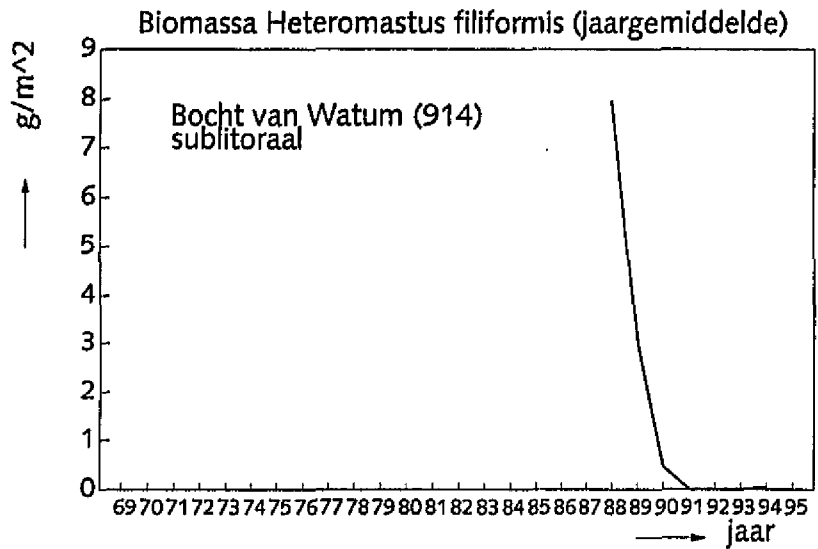
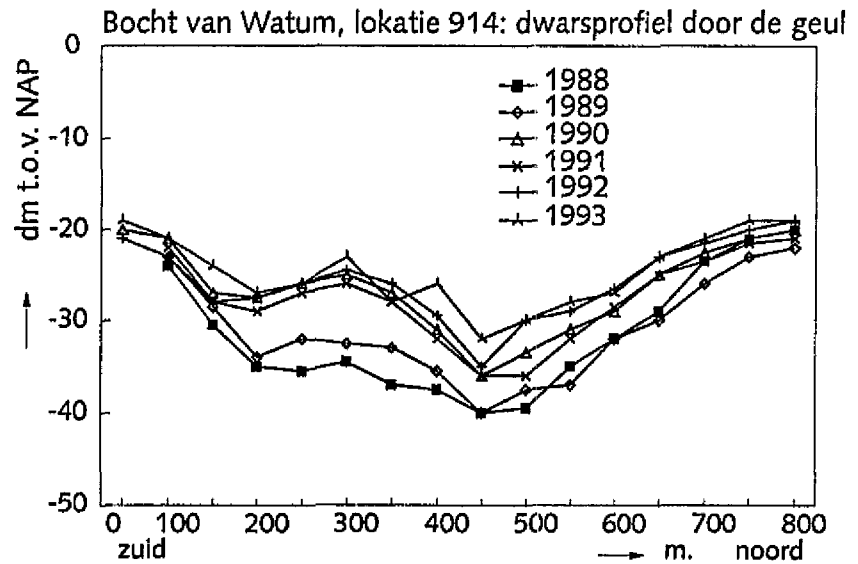
Figuur 19

boven:

Het verloop van het dwarsprofiel van de geul in de Bocht van Watum (Eems-Dollard estuarium) ter hoogte van de bemonsteringslocatie 914 (lodingen: meetdienst Noord-Nederland der Rijkswaterstaat).

onder:

Het verloop van de biomassa van *Heteromastus filiformis* op locatie 914 in de Bocht van Watum in de periode 1988-1994 (gegevens RIKZ-Haren).



6. Discussie en conclusies

6.1 Toename door verminderde predatie?

De sterke toename op het Balgzand doet zich in feite voor in de periode 1979-1986 (zie figuur 1 en 2), een periode waarin de populatie van de wintergevoelige *Nephtys hombergii* enkele malen flinke klappen kreeg. Ook in de Westerschelde lijkt juist in deze periode een sterke stijging plaats te vinden (figuur 8). Het is aannemelijk dat de verminderde predatiedruk na de koude winters '79, ('82), '85 en '86 tot een toename kon leiden van de standing stock van *Heteromastus* (zie Beukema 1990 voor een overzicht van enkele winterkenmerken in de periode 1969-1988). De teruggang van *Heteromastus* op het Balgzand gaat in de periode 1986-1990 gepaard met een toename van *Nephtys* (Beukema, pers. med., zie ook figuur 11, onder).

Langs de T-raai op Schiermonnikoog werden in 1964 hoge aantallen van *Heteromastus* gevonden, na de strenge winter '62/'63 (tabel 1). De populatie van *Nephtys* bleek in april 1963 vrijwel verdwenen; alleen op het laagste deel van het transect werden nog enkele dieren gevonden. Ook in de zomer van 1964 werd in de eerste 500 m van de raai nog geen enkele zandzager aangetroffen. De relatief hoge aantallen van *Heteromastus* in 1973 (tabel 1) volgden eveneens op een jaar waarin *Nephtys* slechts zelden in de monsters opdook. In 1972 was het wad onder Schier tot in februari bedekt met ijs en waren dode *Nephtys* en *Arenicola* door het ijs heen zichtbaar (Essink ongepubl. waarnemingen).

Gebleken is dat *Nephtys* ook in de zomer gebukt kan gaan onder een verhoogde sterfte, vermoedelijk als gevolg van lage zuurstofgehalten (Beukema 1989). Op het Balgzand, waar dit in 1988 werd geconstateerd, kan 's nachts het zuurstofgehalte van tijd tot tijd dalen tot nul (een verschijnsel wat hier in mindere mate al langer bekend is; Tijssen & Van Bennekom 1976). *Nephtys* kan bij een temperatuur van 12 C vijf dagen overleven in een zuurstofarme omgeving (Schöttler 1982). Als actieve graver verbruikt het dier veel energie (Trevor 1978), zodat een tijdelijke overschakeling op een anaëroob metabolisme ten koste zou kunnen gaan van de activiteit en de predatiesnelheid.

In de westelijke Waddenzee zijn de afgelopen jaren meerdere waarnemingen gedaan van kokkelsterfte tijdens bloeien van de zeevonk (*Noctiluca scintillans*) (Cadée 1990). Ook hierbij zal zuurstofgebrek waarschijnlijk een rol hebben gespeeld.

6.2 Eutrofiëring een stuurvariabele?

Ons inziens hangen de populatiefluctuaties van *Heteromastus filiformis* in de afgelopen 20 tot 30 jaar in Waddenzee en Westerschelde voor een belangrijk deel samen met variaties in de predatiedruk uitgeoefend door *Nephtys hombergii*. Feit is dat *Heteromastus* door sommige auteurs wel (Anger 1975, Swartz in Pearson & Rosenberg 1978) en door andere niet of in mindere mate (Wolff 1973, Essink 1978) als indicatorsoort voor eutrofiëring wordt gekenschetst. Ofschoon aantalsveranderingen dus niet hoeven te correleren met organisch-stofgehalte van het sediment (zie bijv.

Essink 1978), is het wel aannemelijk dat de biomassa-productie van *Heteromastus* toeneemt met de hoeveelheid organisch materiaal. De vraag in hoeverre de waargenomen maximale dichtheden zijn toegenomen als gevolg van een gestegen toevoer van organische stof is niet met zekerheid te beantwoorden, omdat een duidelijke referentiesituatie niet over een langere periode beschreven is. Linke (1939) noemt een maximale dichtheid van 7.000 volwassen dieren per m², bij zijn gemiddelde van 2.000-4.000 dieren m⁻² moet rekening gehouden worden met een dichte bezetting van *Nephtys*. In meer recente jaren zijn hogere dichtheden waargenomen in de Westerschelde. Meire & Develter (1988) berekenden dichtheden van 10.000 tot 22.000 m⁻² voor stations op de Platen van Ossensisse, de slikken bij Borssele, de Lage Springer Oost en de slikken bij Hoofdplaat, in het najaar van 1987. *Nephtys* ontbrak op drie van de vier locaties.

Ook de biomassa-gegevens van het Groninger wad, met name PQ 54-0 (1988 en 1989, zie tabel 1) wijzen op maximale dichtheden in de orde van 10.000 m⁻², wanneer wordt uitgegaan van een individuele biomassa van 1,5 mg (Essink *et al.* 1987). De dichtheid van *Nephtys* nam hier in deze jaren toe van 0 tot ca. 50 m⁻². In 1972 bereikte *Heteromastus* een maximale dichtheid van 5.500 m⁻² (faecestellingen), bij predatordichtheden toenemend van 0 tot 31 m⁻² (DGW, ongepubl.). Individuele biomassa's van *Heteromastus* op het Balgzand zijn echter aanmerkelijk hoger (5-10 mg). Gaat men uit van deze waarden dan zouden de dichtheden in 1988/1989 ca. 2.000-3.000 m⁻² hebben bedragen.

6.3 Geschiktheid als monitoringsoort

Een probleem bij de monitoring van dichtheid en biomassa van natuurlijke populaties van bodemdieren is dat fluctuaties in het algemeen niet eenduidig te verklaren zijn. Door het analyseren van populatie-ontwikkelingen binnen meerdere, nabijgelegen gebieden kan een gemeenschappelijke component onderscheiden worden (Beukema & Essink 1986). Op deze wijze kunnen lokaal optredende effecten gedetecteerd worden en in verband gebracht worden met bijvoorbeeld afvalwaterlozingen (Essink & Beukema 1986). Effecten van ontwikkelingen die ingrijpen op de gehele set van bemonsteringslocaties zijn op deze wijze natuurlijk niet aantoonbaar. In dit geval zijn responses van bodemfauna alleen te interpreteren wanneer men de beschikking heeft over een goed beschreven referentiesituatie.

Bij het ontwerpen van "streefbeelden" voor de natuurfunctie van oppervlaktewateren is de situatie rond het jaar 1930 als referentiesituatie gekozen. Wat de bodemfauna betreft is het referentiebeeld niet volledig te beschrijven. Daar staat tegenover dat er van enkele plaatsen (Balgzand, Groninger wad, Norderney) lange tijdreeksen verzameld zijn van dichtheden en biomassa's. In combinatie met ecologische gegevens zouden deze tijdreeksen gebruikt kunnen worden om voor enkele bodemdiersoorten simpele populatiedynamische modellen te ontwikkelen en valideren. Langs deze weg zou het effect van verschillende scenario's van organische stof input en predatiedruk onderzocht kunnen worden. *Heteromastus* zou voor deze benadering een geschikt organisme kunnen zijn. De soort kent slechts één, betrekkelijk korte voortplantingsperiode, heeft een duidelijk te beschrijven life history en kent weinig interacties met andere diersoorten.

Wat de praktische uitvoering van monitoring betreft is *Heteromastus* een lastige soort. Een kwantitatieve bemonstering van biomassa vereist steekbuizen die tot een diepte van 40 cm in het sediment moeten worden

gedrukt. De kernen moeten bij voorkeur worden gespoeld over een zeef met een maaswijdte van 0,5 mm. Dichtheids-bepalingen kunnen in het eulitoraal worden uitgevoerd via de methode van het tellen van faeceshoopjes. Dit moet bij voorkeur gebeuren in de nazomer, wanneer ook het 0-jarige cohort detecteerbaar is en een hoge activiteit verwacht mag worden. Bij dichtheidsbepalingen aan sedimentmonsters moeten koppen geteld worden, wat een extra analyse-inspanning vereist. Tenslotte moet bij de bemonstering van *Heteromastus* rekening gehouden worden met een "patchy" of zonale ruimtelijke verspreiding (Warren 1977, Valentijn 1981, Thrush *et al.* 1989). Dit betekent dat de bemonstering van transecten, zoals plaatsvindt op het Balgzand, de voorkeur verdient boven die van quadraten.

6.4 Conclusies

- (1) De populatie-ontwikkeling van *Heteromastus filiformis* in intergetijdegebieden kan met de beschikbare gegevens beschreven worden over de jaren 1969-1994 (Balgzand,) 1960-1974 en 1990 (Schiermonnikoog), 1988-1994 (Groninger wad), 1988-1994 (Dollard), 1978-1988 en 1990-1994 (platen in de Westerschelde), 1990-1994 (Oosterschelde).
- (2) Op het Balgzand en op enkele plaatsen op het Groninger wad en in de Westerschelde is de biomassa respectievelijk dichtheid van *Heteromastus filiformis* eind jaren tachtig hoger dan in de eindjaren zeventig. In de westelijke en oostelijke Waddenzee verloopt de biomassa van *Heteromastus* gedurende de periode 1988-1994 synchroon. Rond 1990 vindt hier een terugval in de biomassa plaats. In de Westerschelde manifesteert zich een dergelijke terugval in 1993.
- (3) Er zijn aanwijzingen dat de populatie-ontwikkeling van *Heteromastus* voor een belangrijk deel samenhangt met de predatiedruk uitgeoefend door *Nephtys*. Strengere winters decimeren de populatie van deze predator en leiden een jaar later tot relatief hoge dichtheden van *Heteromastus*.
- (4) Alleen in de Westerschelde worden in 1987 duidelijk hogere dichtheden gevonden dan de maximale dichtheid in een voorkeursbiotoop in de dertiger jaren. Dit zou een effect kunnen zijn van lokale eutrofiëring.
- (5) *Heteromastus filiformis* is een lastige soort om kwantitatief te bemonsteren. Een betrouwbare bepaling van de biomassa vergt het gebruik van steekbuizen, een bemonsteringsdiepte van 40 cm en een zeef met een maaswijdte van liefst 0,5 mm. De soort vertoont een duidelijke seizoensdynamiek en de ruimtelijke verspreiding kan zeer heterogeen zijn. Alleen de aantalsdichtheid kan in intergetijdegebieden vrij eenvoudig geschat worden door het tellen van de verse faeceshoopjes, minstens twee uur na het gladmaken van het wad en bij voorkeur in de nazomer.

Literatuur

Aller RC & Yingst JY (1985) Effects of the marine deposit-feeders *Heteromastus filiformis* (Polychaeta), *Macoma balthica* (Bivalvia), and *Tellina texana* (Bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. *J Mar Res* 43 : 615-645.

Anger K (1975) On the influence of sewage pollution on inshore benthic communities in the South of Kiel Bay. Part 1. Qualitative studies on indicator species and communities. *Merentutk Julk* 239 : 116-122.

Anonymus (1994) Watersysteemverkenningen 1996. Watersystemen en doelvariabelen voor de watersysteemverkenningen: de Nederlandse watersystemen kwantitatief verkend. Projectteam WSV. Rijkswaterstaat: DGW en RIZA. Rapport RIKZ-94.016, 94 pp.

Baker JM (1976) Marine ecology and oil pollution. *John Wiley & Sons, New York*. 556 pp.

Barnes RD (1980) Invertebrate zoology. 4th Edition. *Saunders College, Philadelphia*.

Bergman M (1982a) Gedrag, bestrijding en biologische effecten van olie in estuariene gebieden. 1. Literatuuroverzicht (eerste helft). *RIN-rapport 82/18 : 1-221, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum*.

Bergman M (1982b) Gedrag, bestrijding en biologische effecten van olie in estuariene gebieden. 1. Literatuuroverzicht (tweede helft). *RIN-rapport 82/18 : 222-420, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum*.

Beukema JJ (1974a) Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Neth J Sea Res* 8 : 94-107.

Beukema JJ (1974b) The efficiency of the Van Veen grab compared with the Reineck box sampler. *J Cons Int Explor Mer* 35 : 319-327.

Beukema JJ (1976) Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth J Sea Res* 10 : 236-261.

Beukema JJ (1979) Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter. *Neth. J. Sea Res.* 13, p 202-223.

Beukema JJ (1981) The role of the larger invertebrates in the Wadden Sea ecosystem. pp 211-221 in : Dankers N, Kühl H & Wolff WJ (eds) *Invertebrates of the Wadden Sea. Report 4 of the Wadden Sea Working Group, Stichting Veth, Leiden*.

Beukema JJ (1987) Influence of the predatory polychaete *Nephtys hombergii* on the abundance of other polychaetes. *Mar Ecol Prog Ser* 40 : 95-101.

Beukema JJ (1988) An evaluation of the ABC-method (abundance/biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Mar Biol* 99 : 425-433.

Beukema JJ (1989) Long-term changes in macrozoobenthic abundance on the tidal flats of the western part of the Dutch Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters* 43 : 405-415.

Beukema JJ (1990) Expected effects of changes in winter temperatures on benthic animals living in soft sediments in coastal North Sea areas. pp 83-92 in : Beukema et al. (eds) Expected effects of climatic change on marine coastal ecosystems. *Kluwer Academic Publishers*.

Beukema JJ (1995) Long-term effects of mechanical harvesting of lugworms *Arenicola marina* on the zoobenthic community of a tidal flat in the Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 33 (2): 219-227.

Beukema JJ (n.p.) Voorjaarsgegevens betreffende dichtheid en biomassa van *Heteromastus filiformis* op het Balgzand, 1969-1990. 1. Gemiddeld over alle 15 bemonsteringslocaties; 2. Gemiddeld over de vrij zandige locaties. *NIOZ, Texel*.

Beukema JJ & Cadée GC (1986) Zoobenthos responses to eutrophication of the Dutch Wadden Sea. *Ophelia* 26 : 55-64.

Beukema JJ & Emeis TM (n.p.) De bemonstering van twee wadraalen (juli 1962). *Ongepubliceerd verslag. Zoologisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen*.

Beukema JJ, Essink K (1986) Common patterns in the fluctuations of macrozoobenthic species living at different places on tidal flats in the Wadden Sea. *Hydrobiologia* 142: 199-207.

Beukema JJ, Essink K, Michaelis H (1996) The geographic scale of synchronised fluctuation patterns in zoobenthos populations as a key to underlying factors. *ICES J. Mar. Sci.* xxx:000-000.

Bijkerk R (1988) Ontsnappen of begraven blijven - De effecten op bodemdieren van een verhoogde sedimentatie als gevolg van baggerwerkzaamheden. Literatuuronderzoek. *RDD Aquatic Ecosystems, Groningen*. 72 pp.

Bijkerk R (n.p.) Dichtheidsgegevens van *Heteromastus filiformis* op het wad onder Schiermonnikoog, augustus 1990. *RDD Aquatic Ecosystems, Groningen/Haren*.

Bijkerk R, Dekker PI (1990) De draadworm *Heteromastus filiformis* (Polychaeta): Ecologisch profiel. *RDD aquatic ecosystems: 47 pp*.

Bollebakker P, De Jong DJ, Mijwaard B & Vroon JH (1989) Evaluatie effecten lozing specie Kanaal Zuid-Beveland. *Notitie GWWS-89.508, Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Middelburg*. 16 pp.

Bonsdorff E, Bahle T & Pedursen A (1990) Colonization of amphipods and polychaetes to sediments experimentally exposed to oil hydrocarbons. *Mar Pollut Bull* 21 : 355-358.

Bowmer T (1987) Bioavailability of contaminants from hydrocyclone-treated sediments, 1986-1987: A summary report with appended chemical analyses of sediment and invertebrate tissue. *TNO-Rapport R 87/267, MT-TNO, Delft*. 27 pp.

- Buchanan JB & Warwick RM (1974) An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. *J Mar Biol Ass UK* 54 : 197-222.
- Buljs J, Craeymeersch JA, Brand R, Van der Meer J, Pouwer A & Smaal A (1989) Macrobenthosgemeenschappen in de Voordelta: Een analyse van de dichtheden en biomassa's van de najaarsbemonsteringen 1985-1986. *Rapporten en Verslagen 1989-6, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke*. 63 pp.
- Cadée GC (1977) Het effect van pierenspitten op de worm *Heteromastus*. *Waddenbulletin* 12(2): 312-313.
- Cadée GC (1979) Sediment reworking by the polychaete *Heteromastus filiformis* on a tidal flat in the dutch Wadden Sea. *Neth J Sea Res* 13 : 441-456.
- Cadée GC (1990) Lokale sterfte van kokkels op het wad tijdens een Noctiluca bloei. *Het Zeepaard* 50 : 119-128.
- Collijn F (1983) Primary production in the Ems-Dollard estuary. *Dissertatie, Rijksuniversiteit Groningen*. 123 pp.
- Collijn F, Admiraal W, Baretta JW & Ruardij P (1987) Primary production in a turbid estuary, the Ems-Dollard: field and model studies. *Continental Shelf Res* 7 : 1405-1409.
- Coosen J (1986) Biomass and density fluctuations of the macrozoobenthos of the intertidal flats in the Oosterschelde, the Netherlands. *Hydrobiologia* 142 : 338.
- Coosen J & Dool A van den (1983) Macrozoöbenthos van het Krammer-Keeten-Volkerak estuarium: verspreiding der soorten, aantallen en biomassa in relatie met het zoutgehalte. *Rapport Zachtsub, DIHO/DDMI, Yerseke/Middelburg*. 131 pp.
- Craeymeersch JA, Buljs J, De Smet G, Engelberts A, Hannevijk A & Sistermans W (1989) Benthosonderzoek in relatie tot abiotische dynamiek - Macro- en meiobenthos van de Voordelta. *Interimrapportage juli 1988. Rapporten en Verslagen 1989-4, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke*. 98 pp.
- Cramp S & Simmons KEL (1983) *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Volume 3. Waders to gulls. Oxford University Press, Oxford*. 913 pp.
- Dankers N & Beukema JJ (1981) Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. pp 69-103 in : Dankers N, Köhl H & Wolff WJ (eds) *Invertebrates of the Wadden Sea, Report 4 of the Wadden Sea Working Group, Stichting Veth, Leiden*.
- Darnell RM (1967) Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem. pp 376-382 in : Lauff GH (ed) *Estuaries. American Association for the Advancement of Science, Publ. no. 83, Washington*.
- Dauer DM, Ewing RM, Sourbeer JW, Harlan WT & Stokes Jr TL (1982) Nocturnal movements of the macrobenthos of the Lafayette River, Virginia. *Int Revue ges Hydrobiol* 67 : 761-775.
- Day JH (1967) Polychaetes of Southern Africa. Part 2. Sedentaria. *Brit. Mus. Nat. Hist, London*. pp 459-878.

De Jonge VN, Bakker JF, Van Stralen M (1995) Recente ontwikkelingen met betrekking tot de eutrofiëringsproblematiek in de westelijke Waddenzee: veranderende vrachten maar hoog blijvende productiviteit. *RIKZ rapport 95.010*, 31 pp.

De Jonge VN & Essink K (1991) Long-term changes in nutrient loads and primary and secondary producers in the Dutch Wadden Sea: 307-316. in : Elliott M & Ducrotoy JP (eds) *Estuaries and Coasts: Spatial and temporal intercomparisons*. ECSA 19 Symposium, 4-8 Sept. 1989, Caen, France. *Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark*.

Dekker R (1989) The macrozoobenthos of the subtidal western Dutch Wadden Sea. I. Biomass and species richness. *Neth J Sea Res* 23 : 57-68.

Dekker R (1992) Het Macrozoobenthos op negen raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 1991. *N.I.O.Z. rapport 1992-3*, 44 pp. (*Monitoring bodemfauna Waddenzee en Eems-Dollard*).

Dekker R (1993) Het Macrozoobenthos op negen raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 1992. *N.I.O.Z. rapport 1993-3*, 42 pp. (*Monitoring Bodemfauna Waddenzee en Eems-Dollard*).

Dekker, R. (1994): Het Macrozoobenthos op negen raaien in de Waddenzee en de Eems-Dollard in 1993. *N.I.O.Z.-rapport 1994-2*, 42 pp. (*Monitoring Bodemfauna Waddenzee en Eems-Dollard*).

De Kock WC & Marquenie JM (1982) The effects of discharges of certain metals and of organochlorine compounds such as PCB's and pesticides on marine ecosystems; a literature survey. *TNO-Rapport CL 82/97, MT-TNO, Delft*. 178 pp.

Develter D, Kuljken E & Meire P (1988) De inplanting van een containerkaai in het natuurgebied "Galgenschoor" te Zandvliet-Lillo: Ecologische aspecten en gevolgen voor het natuurbehoud. *Water* 1988(39) : 50-53.

De Vlas J (1979) Annual food intake by plaice and flounder in a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea, with special reference to consumption of regenerating parts. *Neth J Sea Res* 13 : 117-153.

De Vlas J (1981) On cropping and being cropped: the regeneration of body parts by benthic organisms. pp 173-177 in : Jones NV & Wolff WJ (eds) *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*. Plenum Press, New York.

De Vlas J (1982) De effecten van de kokkelvisserij op de bodemfauna van Waddenzee en Oosterschelde. *RIN-rapport 82/19, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum*.

De Vos APC (1954) Polychaeta en Oligochaeta. pp 186-188 in : De Beaufort LF (red) *Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932*. *Nederlandse Dierkundige Vereniging, Den Helder*.

De Wilde PAWJ & Duineveld GCA (1988) Macrobenothos van het Nederlands Continentaal Plat verzameld tijdens de ICES 'North Sea Benthos Survey' april 1986. *Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel*. 107 pp.

Dhevendaran K (1984) Arylsulfatase activity in marine polychaetes. *Fishery Technology* 21 : 57-61.

Directie Zeeland (1989) Waterbodembelied Zeeuwse Rijkswateren. Nota AX 89.008, Rijkswaterstaat Directie Zeeland, Middelburg. 35 pp.

Directie Zeeland (1990) Waterbeheer Veerse Meer. Rijkswaterstaat Directie Zeeland, Middelburg. 24 pp.

DGW (n.p.) Resultaten van bemonsteringen op het Groninger wad, 1976-1989. Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren/RIZA, Haren/Groningen.

Dörjes J, Michaelis H & Rhode B (1986) Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian coast, Germany). *Hydrobiologia* 142 : 217-232.

Eleftheriou A, DJ Basford (1989). The macrobenthic infauna of the offshore Northern North Sea. *J Mar Biol Assoc UK* 69 : 123-144.

Essink K (1978) The effects of pollution by organic waste on macrofauna in the eastern Dutch Wadden Sea. *NIOZ Publication Series 1978(1)* : 1-135.

Essink K (n.p.) Resultaten van bemonsteringen in de PQ's op Schiermonnikoog en het Groninger wad, 1968-1974. *Zoologisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen/Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Groningen/Haren.*

Essink K & Beukema JJ (1986) Long-term changes in intertidal macrozoobenthos as an indicator of stress by organic pollution. *Hydrobiologia* 142 : 209-215.

Essink K & Beukema JJ (1988) Long-term changes in intertidal and shallow-subtidal sedimentary zoobenthos. *Paper presented at COST-647 workshop Space and time series data in coastal benthic ecology, Crete, Greece, September 20-24, 1988.* 16 pp.

Essink K, Visser W & Begeman D (1987) Inventarisatie van de makroskopische bodemfauna van de Dollard, juni-juli 1985. *Rapport nr GWAO-87.155, Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Groningen.* 35 pp.

Evans RA (1981) The shallow water soft bottom benthos in Lindåspollene, Western Norway. 3. Distribution and standing stock of the major infauna species. *Sarsia* 66 : 1-5.

Fauchald K & Jumars PA (1979) The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 17 : 193-284.

Fenchel T (1972) Aspects of decomposer food chains in marine benthos. *Verh Dtsch Zool Ges* 65(5) : 14-22.

Fortuin AW (n.p.) Aantals- en biomassagegevens van *Heteromastus filiformis* in het Veerse Meer, bestandsopname 1989. *Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Middelburg.*

Fortuin AW & Altena HC (1990) Macrozoöbenthos in het Grevelingenmeer : bestandsopname in voorjaar 1989. *DIHO-rapport 1990-15.* 41 pp

Fortuin AW & Brummelhuis EBM (1990) Macrozoöbenthos van het Veerse Meer in 1989. *DIHO-rapport 1990-16.* 26 pp.

Gerlach SA (1981) Marine pollution - Diagnosis and therapy. *Springer-Verlag, Berlin.*

- Goldberg ED (1972) Baseline studies of pollutants in the marine environment and research recommendations. *Proceedings IDOE Baseline Conference, New York, May 24-26, 1972. 54 pp.*
- Gravina MF, Ardizzone GD & Belluscio A (1989) Polychaetes of an artificial reef in the central Mediterranean Sea. *Est Coast Shelf Sci* 28 : 161-172.
- Hartmann-Schröder G (1971) Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. *Die Tierwelt Deutschlands, Teil 58. VEB Gustaf Fischer Verlag, Jena. 594 pp.*
- Hartmann-Schröder G (1980) Amsterdam Expedition to the West Indian Islands. 9. The polychaetes of the Amsterdam Expeditions to the West-Indies. *Bijdr Dierkd* 50 : 387-401.
- Help C, Herman R & Craeymeersch J (1986) Diversiteit, densiteit en biomassa van het macrobenthos in de Westerschelde: 1978-1985. *Instituut voor Dierkunde, Sektie Mariene Biologie, Rijksuniversiteit Gent. 12 pp.*
- Hicklin PW & Smith PC (1984) Selection of foraging sites and invertebrate prey by migrant semipalmated sandpipers, *Calidris pusilla*, in Minas Basin, Bay of Fundy, Canada. *Can J Zool* 62 : 2201-2210.
- Hines AH & Comtois KL (1985) Vertical distribution of infauna in sediments of a subestuary of central Chesapeake Bay, USA. *Estuaries* 8 : 296-304.
- Holland AF, Mountford NK, Hiegel MH, Kaumeyer KR & Mihursky JA (1980) Influence of predation on infaunal abundance in upper Chesapeake Bay, USA. *Mar Biol* 57 : 221-235.
- Horst R (1922) Polychaete anneliden. pp 262-275 in : Redeke HC (red) Flora en fauna der Zuiderzee. *Nederlandsche Dierkundige Vereeniging, Den Helder.*
- Hulscher JB (1975) Het wad, een overvloedig of schaars gedekte tafel voor vogels? pp 57-82 in : C Swennen, PAWJ de Wilde en J Haeck (red) *Symposium Waddenonderzoek. Mededeling 1 van de Werkgroep Waddengebied, Arnhem.*
- Hulscher JB (n.p.) Ongepubliceerde verslagen van bemonsteringen op het wad onder Schiermonnikoog, 1964, 1967, 1968. *Zoologisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen.*
- Hutchings P & Ralner S (1979) The polychaete fauna of Careel Bay, Pittwater, New South-Wales, Australia. *J Nat Hist* 13 : 745-796.
- Hutchings P & Ralner S (1982) Designation of a neotype of *Capitella filiformis* type species of the genus *Heteromastus*, Polychaeta, Capitellidae. *Rec Aust Mus* 34 : 373-380.
- Hyland JL & Schneider ED (1976) Petroleum hydrocarbons and their effects on marine organisms, populations, communities and ecosystems. pp 464-506 in : Sources, effects and sinks of hydrocarbons in the aquatic environment. *Am Inst Biol Sci, Washington.*
- Janssen CR, Boel E, Herman R & Vincx M (1988) Diversiteit, densiteit en biomassa van het macrobenthos in de Westerschelde: 1986-1988. *Instituut voor Dierkunde, Sektie Mariene Biologie, Rijksuniversiteit Gent. 15 pp.*
- Jensen K (1986) Changes of the macrozoobenthos at 3 monitoring stations in the western Baltic Sea and the Sound. *Hydrobiologia* 142 : 129-135.

- Jepsen U (1965) Die Struktur der Wattenbiozönosen im Vormundungsgebiet der Elbe. *Arch Hydrobiol Suppl* 29 : 252-370.
- Kanis A & Vader WJM (n.p.) Bemonstering permanente raal Schiermonnikoog, 6-8 augustus 1961. *Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie*.
- Kiseleva MI (1987) Changes in the composition and distribution of marine bristle worms in the Sea of Azov, USSR. *Gidrobiol Zh* 23(2) : 40-45.
- Kleef HL (1986) Morfologische en sedimentologische veranderingen in de Bocht van Watum (1977-1985). *Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, Rapport nr GWAO-86.154. 18 pp. + 3 bijl.*
- Knox GA & Fenwick GD (1981) Zonation of inshore benthos off a sewage outfall in Hawke Bay, New Zealand. *N Z J Mar Freshwater Res* 15 : 417-436.
- Kühl H (1972) Hydrography and biology of the Elbe estuary. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 10 : 225-309.
- Kulper J, Van het Groenewoud H, Hoornsman G, De Wilde P, Berghuis E, Kok A, Wolff WJ & Schoonheden H (1983) A study of marine oil pollution in outdoor model ecosystems representing a tidal flat (OPEX) - *Final report. Report no R 83/14, TNO, Delft. 103 pp + App.*
- Lambeck RHD (1986) Leven zonder getij - Bodemdieren in het Grevelingenmeer. pp 115-129 in : *Het Grevelingenmeer. Natuur & Techniek, Maastricht, Brussel.*
- Lambeck RHD & Brummelhuis EBM (1985) Een bestandsopname in voorjaar 1984 van het macrozoöbenthos in het Grevelingenmeer. *Rapporten en Verslagen 1985-4, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. 28 pp.*
- Lambeck RHD & Pouwer R (1986) Een bestandsopname in voorjaar 1985 van het macrozoöbenthos in het Grevelingenmeer, en enige notities over lange-termijn ontwikkelingen. *Rapporten en Verslagen 1986-5, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. 40 pp.*
- Lambeck RHD & De Smet G (1987) Een bestandsopname in voorjaar 1986 van het macrozoöbenthos in het Grevelingenmeer. *Rapporten en Verslagen 1987-4, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. 38 pp.*
- Lambeck RHD, Wessel EGJ & Hannewijk A (1989) Macrozoöbenthos in het Grevelingenmeer: Een bestandsopname in voorjaar 1988. *Rapporten en Verslagen 1989-5, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. 46 pp.*
- Lee II H & Swartz RC (1980) Biological processes affecting the distribution of pollutants in marine sediments. Part II. Biodeposition and bioturbation. pp 555-606 in : Baker RA (ed) *Contaminants and sediments 2 : Analysis, chemistry, biology. Ann Arbor. Science Publishers, Ann Arbor.*
- Leloup E & Konietzko B (1956) Recherches biologiques sur les eaux saumâtres du Bas-Escaut. *Verh Kon Belg Inst Natuurw* 132 : 1-99.
- Linke O (1939) Die Biota des Jadebusenwattes. *Helgoländer Wiss Meeresunters* 1: 201-348.
- Littler MM & Littler DS (1980) The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine microalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Am Nat* 116 : 25-44.

Lyster IHJ (1965) The salinity tolerance of polychaete larvae. *J Anim Ecol* 34 : 517-527.

Maguire GB, Gibbs PJ & Collett LC (1984) The macrobenthic fauna of brackish water prawn farming ponds at Port Stephens, New South Wales, Australia. *Aust Zool* 21 : 445-458.

McGrorty S & Reading CJ (1984) The rate of infill and colonization by invertebrates of borrow pits in the Wash (S.E. England). *Est Coast Shelf Sci* 19 : 303-319.

McLusky DS, Bryant V & Campbell R (1986) The effects of temperature and salinity on the toxicity of heavy metals to marine and estuarine invertebrates. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 24 : 482-520.

Meire P & Develter D (1988) Macrozoöbenthos van de Westerschelde: Eerste overzicht van de resultaten van de macrozoöbenthosbemonsteringen, najaar 1987, in het kader van het project SAWES. *Laboratorium voor Ecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent*. 24 pp.

Michael AD (1977) Effects of petroleum hydrocarbons on marine populations and communities. pp 129-138 in : Wolfe DA (ed) Fate and effects of petroleum hydrocarbons in marine ecosystems and organisms. *Pergamon Press, New York*.

Michaelis H (1981) Intertidal benthic animal communities of the estuaries of the rivers Ems and Weser. pp 158-188 in : Dankers N, Köhl H & Wolff WJ (eds) Invertebrates of the Wadden Sea. *Report 4 of the Wadden Sea Working Group, AA Balkema, Rotterdam*.

Moroz TG (1977) Polychaetes of river mouth regions on the northwestern Black Sea coast USSR. *Zool Zh* 56 : 1103-1107.

Morton JW (1976) Ecological effects of dredging and dredge spoil disposal: a literature review; *Technical Papers no 94, US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, DC*. 33 pp.

Mulder M (1986) Onderzoek naar de mogelijke effecten van het lozen van titaandioxide afvalzuur op de macrobenthische fauna in de Noordzee. *TECON rapport nr 1, Ecologisch Onderzoek Noordzee en Waddenzee, NIOZ, Texel*. 75 pp.

Mulder M, Lewis WE & Van Arkel MA (1988) Biological effects of the discharges of contaminated drill-cuttings and water-based drilling fluids in the North Sea. *NIOZ-rapport 1988-3, Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel*. 126 pp.

Nakao S (1979) Seasonal and spatial changes in the structure of mixohaline benthic communities. *Bull Fac Fish Hokkaido Univ* 30 : 1-13.

Neira C, Höpner T (1993) Fecal pellet production and sediment reworking potential of the polychaete *Heteromastus filiformis* show a tide dependent periodicity. *Ophelia* 37 (3): 175-187.

Neira C, Höpner T (1994) The role of *Heteromastus filiformis* (Capitellidae, Polychaeta) in organic carbon cycling. *Ophelia* 39 (1):55-73.

Newell RC (1965) The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proc Zool Soc London* 144 : 25-45.

- Nienhuis PH (1986) Het Grevelingenmeer. pp 10-29 in : Het Grevelingenmeer. *Natuur & Techniek, Maastricht, Brussel.*
- Obert B (1982) Bodenfauna der Watten und Strände um Borkum-Emsmündung. *Jber ForschSt Norderney 33 : 139-162.*
- O'Connor JS (1972) The benthic macrofauna of Moriches Bay, New York. *Biol Bull, Woods Hole 142 : 84-102.*
- Orensanz JM & Gianuca NM (1974) Contribution to the study of polychaete annelids of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 1. Preliminary systematic list and description of 3 new species. *Comun Mus Cienc Pontif Univ Catol Rio Grande do Sul 4 : 1-37.*
- Pals G & Pauptit E (1979) Oxygen binding properties of the coelomic hemoglobin of the polychaete *Heteromastus filiformis* related with some environmental factors. *Neth J Sea Res 13 : 581-592.*
- Pearson TH & Rosenberg R (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev 16 : 229-311.*
- Peelen R (1967) Isohalines in the Delta area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Neth J Sea Res 3 : 575-597.*
- Poiner IR & Kennedy R (1984) Complex patterns of change in the macrobenthos of a large sandbank following dredging. I. Community analysis. *Mar Biol 78 : 335-352.*
- Rachor E (1984) Experimentelle Untersuchungen zur Wirkung von Rohöl und Rohöl/Tensid-Gemischen im Oekosystem Wattenmeer. XIII. *Macrofauna. Senckenbergiana Marit 16 : 225-234.*
- Rasmussen E (1956) Faunistic and biological notes on marine invertebrates. III. The reproduction and larval development of some polychaetes. from the Ise fjord, with faunistic notes. *Biol Medd Kongl Dansk Vidensk Selsk 23 : 1-84.*
- Read GB (1984) Persistence of infaunal polychaete zonation patterns on a sheltered intertidal sand flat. *N Z J Mar Freshwater Res 18 : 399-416.*
- Redeke HC (1939) The effect of closure of the Zuiderzee on fish and fisheries. *J Conseil Perm Int Explor Mer 14(3) : 337-346.*
- Reise K (1977) Predator exclusion experiments in an intertidal mud flat. *Helgoländer Wiss Meeresunters 30 : 263-271*
- Reise K (1978) Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. *Helgoländer Wiss Meeresunters 31 : 55-101.*
- Reise K (1983) Sewage, green algal mats anchored by lugworms and the effects on Turbellaria and small Polychaeta. *Helgol Meeresunters 36 : 151-162.*
- Reise K (1985) Tidal flat ecology. *Springer-Verlag, Berlin.*
- Reynoldson TB (1987) Interactions between sediment contaminants and benthic organisms. *Hydrobiologia 149 : 53-66.*

Rhoads DC (1974) Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 12 : 263-300.

Roper DS, Trush SF, Smith DG (1988) The influence of runoff on intertidal mudflat benthic communities. *Mar Environ Res* 26 : 1-18.

Sanders HL, Mangelsdorf PC & Hampson GR (1965) Salinity and faunal distribution in the Pocasset River, Massachusetts. *Limnol Oceanogr* 10 (Suppl) : 216-229.

Saucier RT, Calhoun Jr CC, Engler RM, Patin TR & Smith HK (1978) Executive overview and detailed summary. Dredged Material Research Programme, Technical Report DS-78-22, US Army Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, Mississippi. 227 pp.

Scarratt DJ & Zitko V (1972) Bunker C oil in sediments and benthic animals from shallow depths in Chedabucto Bay, Nova Scotia. *J Fish Res Bd Can* 29 : 1347-1350.

Schaub BEM & Gieskes WWC (1991) Eutrophication of the North Sea: The relation between Rhine river discharge and chlorophyll-a concentration in Dutch coastal waters: pp 85-90. in : Elliott M & Ducrottoy JP (eds) Estuaries and Coasts: Spatial and temporal intercomparisons. ECSA 19 Symposium, 4-8 Sept. 1989, Caen, France. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark.

Scheffer M (1990) Simple models as useful tools for ecologists. *Dissertatie, Rijksuniversiteit Utrecht*. 119 pp.

Scheltema RS (1974) Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia Jugosl* 10 : 263-296.

Scholten MCT, Marquenie JM, Van Moorsel GWNM, Brouwer C & Van het Groenewoud H (1988) Interim rapport SEDEX 1988. *TNO-Rapport R 88/434, MT-TNO, Delft*. 38 pp.

Schöttler U (1982) An investigation on the anaerobic metabolism of *Nephtys hombergii* (Annelida: Polychaeta). *Mar Biol* 71 : 265-269.

Schubert A & Reise K (1986) Predatory effects of *Nephtys hombergii* on other polychaetes in tidal flat sediments. *Mar Ecol Prog Ser* 34 : 117-124.

Seys J & Meire P (1988a) Macrozoöbenthos van het Veerse Meer: najaar 1987. *Laboratorium voor Oecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent, Gent*. 20 pp + bijlagen.

Seys J & Meire P (1988b) Macrozoöbenthos van het Veerse Meer. *Laboratorium voor Oecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent, Gent*. 61 pp.

Seys J, Meire P & Buyse M-A (1988) Macrozoöbenthos van het Veerse Meer: voorjaar 1988. *Laboratorium voor Oecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent, Gent*. 15 pp + bijlagen.

Shaffer PL (1983) Population ecology of *Heteromastus filiformis* (Polychaeta: Capitellidae). *Neth J Sea Res* 17 : 106-125.

Sheridan PF & Livingston RJ (1983) Abundance and seasonality of infauna and epifauna inhabiting a *Halodule wrightii* meadow in Apalachicola Bay, Florida, USA. *Estuaries* 6 : 407-419.

Smit CJ (1980) Production of biomass by invertebrates and consumption by birds in the Dutch Wadden Sea area. pp 290-301 in : Smit CJ & Wolff WJ (eds) Birds of the Wadden Sea. Report 6 of the Wadden Sea Working Group. Stichting Veth, Leiden.

Smit CJ & Wolff WJ (eds) (1981) Birds of the Wadden Sea. Report 6 of the Wadden Sea Working Group. AA Balkema, Rotterdam.

Southward AJ & Southward EC (1978) Recolonization of rocky shores in Cornwall after use of toxic dispersants to clean up the Torrey Canyon spill. *J Fish Res Bd Can* 35 : 682-706.

Smith DL (1977) A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae. Kendall/Hunt Publ Comp, Dubuque, Iowa. 161 pp.

Stephens GC (1972) Amino acid accumulation and assimilation in marine organisms. pp 155-184 in : JW Campbell & L. Goldstein (red) Nitrogen metabolism and the environment. Academic Press, New York.

Stephens GC (1975) Uptake of naturally occurring primary amines by marine annelids. *Biol Bull, Woods Hole* 149 : 397-407.

Swennen C (1960) Wadfauna en wadmilieu. *Natura* 57(4) : 55-61.

Swennen C (1975) Aspecten van voedselproductie in de Waddenzee en aangrenzende zeegebieden in relatie met vogelrijkdom. *Het Vogeljaar* 23(4) : 141-155.

Ten Hallers C (1986) Marine ecotoxicology - State of affairs and future developments around the North Sea. SEA18, SEA Foundation, Delft. 121 pp.

Thrush SF (1986) The sublittoral macrobenthic community structure of an Irish sea-lough: effect of decomposing accumulations of seaweeds. *J Exp Mar Biol Ecol* 96 : 199-212.

Thrush SF, Hewitt JE & Pridmore RD (1989) Patterns in the spatial arrangements of polychaetes and bivalves in intertidal sandflats. *Mar Biol* 102 : 529-536.

Tijssen SB & Van Bennekom AJ (1976) Lage zuurstofgehalten in het water op het Balgzand. *H2O* 9(2) : 28-31.

Trevor JH (1978) The dynamics and mechanical energy expenditure of the polychaetes *Nephtys cirrosa*, *Nereis diversicolor* and *Arenicola marina*. *Est Coast Mar Sci* 6 : 605-619.

Turk TR, Risk MJ, Hirtle RWM & Yeo RK (1980) Sedimentological and biological changes in the Windsor Mudflat, an area of induced siltation. *Can J Fish Aquat Sci* 37 : 1387-1397.

Vader WJM (1961) Wadinventarisatie Schiermonnikoog - Verslag Schier 1, 1960. Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie (NJJN). 17 pp.

Valentijn P (1981) Fluctuaties in aantallen en biomassa van polychaeten op een drietal stations in de Grevelingen, met speciale aandacht voor de populatiestructuur van de kleinere abundante soorten. *Studentenverslagen D1-1981, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke*. 104 pp.

- Van Arkel MA & Mulder M (1979) Inventarisatie van de macrobenthische fauna van het Eems-Dollard estuarium. *BOEDE Publicaties en Verslagen 1979-2*. 122 pp.
- Van Arkel MA & Mulder M (1982) Macrobenthische fauna van het Eems-Dollard estuarium: een kwalitatieve survey (1978); een kwantitatieve survey; veranderingen in een periode van vijf jaar. *BOEDE Publicaties en Verslagen 1982-7*. 63 pp.
- Van den Heiligenberg T (1982) De pierenspitterij en de gevolgen ervan voor de bodemdieren in de Waddenzee. *RIN-rapport 82/1, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum*. 57 pp.
- Van den Heiligenberg T (1984) De ecologische effecten van winning van wadpieren en andere bodemdieren in het intergetijdengebied. *RIN-rapport 84/3, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum*. 26 pp.
- Van der Veer HW, Bergman MJN & Beukema JJ (1985) Dredging activities in the Dutch Wadden Sea: effects on macrobenthic infauna. *Neth J Sea Res 19* : 183-190.
- Van Es FB, Van Arkel MA, Bouwman LA & Schröder HGJ (1980) Influence of organic pollution on bacterial, macrobenthic and meiobenthic populations in intertidal flats of the Dollard. *Neth J Sea Res 14* : 288-304.
- Vanhooren H (1989) Verspreiding van macrozoöbenthos in de Westerschelde: Invloed van abiotische factoren en pollutie. *Licentiaatsverhandeling, Rijksuniversiteit Gent*. 173 pp.
- Vermeulen Y (1980) Studie van het makrobenthos van het Westerschelde-estuarium. *Licentiaatsverhandeling, Rijksuniversiteit Gent*. 83 pp.
- Virnsteln RW (1977) The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology 58* : 1199-1217.
- Virnsteln RW (1979) Predation on estuarine infauna: response patterns of component species. *Estuaries 2* : 69-86.
- Warren LM (1977) The ecology of *Capitella capitata* in British waters. *J Mar Biol Ass UK 57* : 151-159.
- Watzin MC (1986). Larval settlement into soft-sediment systems: interactions with the meiofauna. *J Exp Mar Biol Ecol 98* : 65-113.
- Werkgroep Waterbeheer Westerschelde (1989a) De ecologische ontwikkeling van de Westerschelde. Deelrapport 4. Morfologische structuur en dynamiek. Beleidsplan Westerschelde, *Rijkswaterstaat Directie Zeeland/Dienst Getijdewateren, Middelburg*. 76 pp.
- Werkgroep Waterbeheer Westerschelde (1989b) De ecologische ontwikkeling van de Westerschelde. Deelrapport 1. Zuurstofhuishouding en nutriëntenhuishouding. Beleidsplan Westerschelde, *Rijkswaterstaat Directie Zeeland/Dienst Getijdewateren, Middelburg*. 78 pp.
- Whitlatch RB (1980) Patterns of resource utilization and coexistence in marine intertidal deposit feeding communities. *J Mar Res 38* : 743-766.
- Wolff WJ (1973) The estuary as a habitat. *Zoöl Verh, Leiden 126* : 1-242.

Wolff WJ & Wolf L de (1977) Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen estuary, the Netherlands. *Est Coast Mar Sci* 5 : 1-24.

Wolff WJ & Smit CJ (1990) The Banq d'Arguin, Mauritania, as an environment for coastal birds. *Ardea* 78 : 17-38.

Ysebaert T & Melre P (1990) Het macrozoöbenthos in het sublittoraal van de Westerschelde (opname najaar 1988). *Rapport WWE 10, Laboratorium voor Ecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent*. 29 pp.

Ysebaert T, Melre P, Devos K & Seys J (1990) Het macrozoöbenthos in het oostelijk deel van de Westerschelde ter hoogte van de Platen van Valkenisse. *Rapport WWE 11, Laboratorium voor Ecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent*. 69 pp.

Tabel 14: Biomassa-waarden (jaargemiddelde waarden) in grammen asvrij-drooggewicht/m² voor de westelijke Waddenzee (Balgzand), de oostelijke Waddenzee (Groninger wad) en het Eems-Dollard estuarium (Heringsplaat).
(Bron: Balgzandgegevens: J.J. Beukema, NIOZ, Texel; Eems-Dollard en Groninger wad: RIKZ-Haren.)

Eems-Dollard (Heringsplaat)		Waddenzee oost Groninger Wad)		Waddenzee west (Balgzand)	
		1969	n.b.	1969	0.17
		1970	n.b.	1970	0.26
		1971	n.b.	1971	0.39**
		1972	n.b.	1972	0.56**
		1973	n.b.	1973	0.71**
		1974	n.b.	1974	0.39**
		1975	n.b.	1975	0.27**
		1976	n.b.	1976	0.65**
1977	n.b.	1977	n.b.	1977	1.31**
1978	n.b.	1978	n.b.	1978	0.82
1979	n.b.	1979	n.b.	1979	1.95
1980	n.b.	1980	n.b.	1980	1.65
1981	n.b.	1981	n.b.	1981	1.3
1982	n.b.	1982	n.b.	1982	1.47
1983	n.b.	1983	n.b.	1983	2.53
1984	n.b.	1984	n.b.	1984	1.9
1985	n.b.	1985	n.b.	1985	1.94
1986	n.b.	1986	n.b.	1986	2.33
1987	n.b.	1987	n.b.	1987	2.24
1988	1.03 (±0.71)	1988	9.95 (±8.9)	1988	1.74
1989	1.62 (±0.76)	1989	9.11 (±8.9)	1989	1.53
1990	1.52 (±0.84)	1990	6.29 (±6.3)	1990	0.61
1991	1.38 (±0.53)	1991	6.91 (±6.9)	1991	0.92
1992	1.95 (±0.92)	1992	9.00 (±8.8)	1992	1.97
1993	1.62 (±0.68)	1993	8.57 (±8.5)	1993	1.79
1994	0.50 (±0.20)	1994	6.01 (±5.7)	1994	1.44
gemiddelde over laatste 5 jaar:					
1.39 g/m ²		7.36 g/m ²		1.35 g/m ²	

** bij dit jaargemiddelde is de zomerwaarde afkomstig van 3 PQ's (anders 15 raaien).

n.b. = biomassa niet bepaald.

Tabel 15: Biomassa-waarden (jaargemiddelde waarden) en hun 5-jaarlijkse gemiddelden in grammen asvrij-drooggewicht/m² voor de Oosterschelde, de Westerschelde, het Veerse Meer en het Grevelingenmeer. vj = voorjaar; nj = najaar.
(Bron: RIKZ-Middelburg)

	Oosterschelde		Westerschelde	
	(litoraal)	(sublitoraal)	(litoraal)	(sublitoraal)
1990	0.15	nj1990 0.01	1990 4.13	nj1990 0.54
1991	0.25	1991 0.03	1991 3.74	1991 0.30
1992	0.10	1992 0.01	1992 3.65	1992 0.20
1993	0.01	1993 0.00	1993 0.46	1993 0.08
vj1994	0.01	vj1994 0.01	vj1994 0.87	vj1994 0.07
gemiddelde over laatste 5 jaar				
	0.11 g/m ²	0.01 g/m ²	2.76 g/m ²	0.22 g/m ²
st. dev.	(±0.11)	(±0.02)	(±1.86)	(±0.17)
	(5vj + 4 nj waarden)	(4vj + 4 nj waarden)	(5vj + 4 nj waarden)	(4vj + 4 nj waarden)

	Veerse Meer (sublitoraal)	Grevelingenmeer (sublitoraal)
nj1990	2.78	nj1990 0.1
1991	5.06	1991 0.07
1992	2.57	1992 0.08
1993	3.65	1993 0.06
vj1994	2.09	vj1994 0.07
gemiddelde over laatste 5 jaar		
	3.23 g/m ²	0.07 g/m ²
st. dev.	(±1.17)	(±0.03)

Colofon

Auteurs:

R. Bijkerk
Koeman en Bijkerk BV
Hydro-ecologisch onderzoek en advies
Postbus 14
9750 AA Haren

P.I. Dekker
Koeman en Bijkerk BV
Hydro-ecologisch onderzoek en advies
Postbus 14
9750 AA Haren

P. Tydeman
Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ
Afd. OSBW
Postbus 207
9750 AE Haren

Vormgeving:

Thea Westerveld
Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ
Afd. ABB
Den Haag