

De macrofauna van het harde substraat in de Grevelingen, zeven jaar na de afsluiting (1978)

R. H. BOGAARDS, R. H. D. LAMBECK, A. J. J. SANDEE EN P. DE KOEYER

Mededeling nr. 197, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke

Inleiding

De Grevelingen is in de laatste 10 à 15 jaar van haar bestaan sterk veranderd. In 1971 vond de grootste ingreep plaats, toen dit water door een dam van de Noordzee werd afgesloten en van de ene dag op de andere van een zeearm waarin eb en vloed vrij spel hadden, veranderde in een meer met vrijwel stilstaand zout water.

De directe effecten van de afsluiting op de macrofauna van het harde substraat, en de ontwikkelingen die in de eerste 4½ jaar daarop volgden, zijn reeds eerder in *De Levende Natuur* beschreven (1).

Vanaf mei 1971 was de Grevelingen een vrijwel gesloten systeem. Per jaar werd minder dan 8% van het totale volume via de schutsluis bij Bruinisse uitgewisseld (7). Ten gevolge van het jaarlijks neerslagoverschot en de, zij het relatief geringe, uitslag van polderwater, is het zoutgehalte van het Grevelingenwater geleidelijk lager geworden. Van 1971 tot 1978 is het gedaald van 17 tot onder de 13 ‰ Cl⁻ (6). De consequentie van deze ontwikkeling was, dat het water steeds zoeter zou worden, hetgeen uiteindelijk tot de ondergang van de huidige fauna zou leiden.

In mei 1978 is echter een in- en uitlaatsluis in de Brouwersdam gereed gekomen. Met behulp van dit doorlaatwerk, dat een capaciteit heeft van ca. 100 m³ sec⁻¹, kan men Noordzeewater binnenlaten, waardoor het zoutgehalte van het Grevelingenwater weer op een hoger niveau gebracht kan worden.

Een dergelijke verhoging van het zoutgehalte zal waarschijnlijk leiden tot kwantitatieve en misschien ook kwalitatieve verschuivingen binnen het soortenbestand van het Grevelingenmeer, aangezien met het Noordzeewater

allerlei volwassen organismen en larven worden binnengebracht, waardoor rekolonisatie van bepaalde soorten mogelijk is (zie Naschrift).

Om nog een eindbeeld te krijgen van de macrofauna van het harde substraat, zoals die zich ontwikkeld had gedurende de zeven jaar dat de Grevelingen een brak-zout, vrijwel geheel afgesloten meer was, is door het duikteam van het Delta Instituut in de periode 9-25 mei 1978 een inventarisatie uitgevoerd op een elftal plaatsen, verspreid over het meer (Fig. 1).

Werkwijze

De opzet van dit onderzoek is niet helemaal te vergelijken met dat van Bogaards *et al.* (1). In de jaren 1971-1975 werd van een beperkt aantal dijkglouingen regelmatig de oeverzone onderzocht en meer incidenteel werd op drie plaatsen door twee duikers de hardsubstraatfauna onder water bekeken (Fig. 2). De inventarisatie in 1978 was éénmalig. Op dijkglouingen werd nu vrijwel niet meer vanaf de kant gewerkt. De drie oude duikplaatsen (4, 8 en 11, zie Fig. 1) waren wederom in het onderzoekprogramma opgenomen, maar daarnaast werden acht nieuwe plaatsen onderzocht, niet alleen op de steenglouingen, maar ook op zandige geulranden en dergelijke.

Op deze wijze kon een wat beter totaalbeeld verkregen worden, terwijl toch vergelijking met oudere gegevens mogelijk bleef.

De monsterplaatsen zijn gekozen op grond van a) diepte, b) talud, c) substraat en d) mogelijke invloeden van buitenaf, zoals polderwater (gemalen) en Krammer-water (schutsluis Bruinisse) (Fig. 3). De per lokatie onder water doorgebrachte observatietijd varieerde

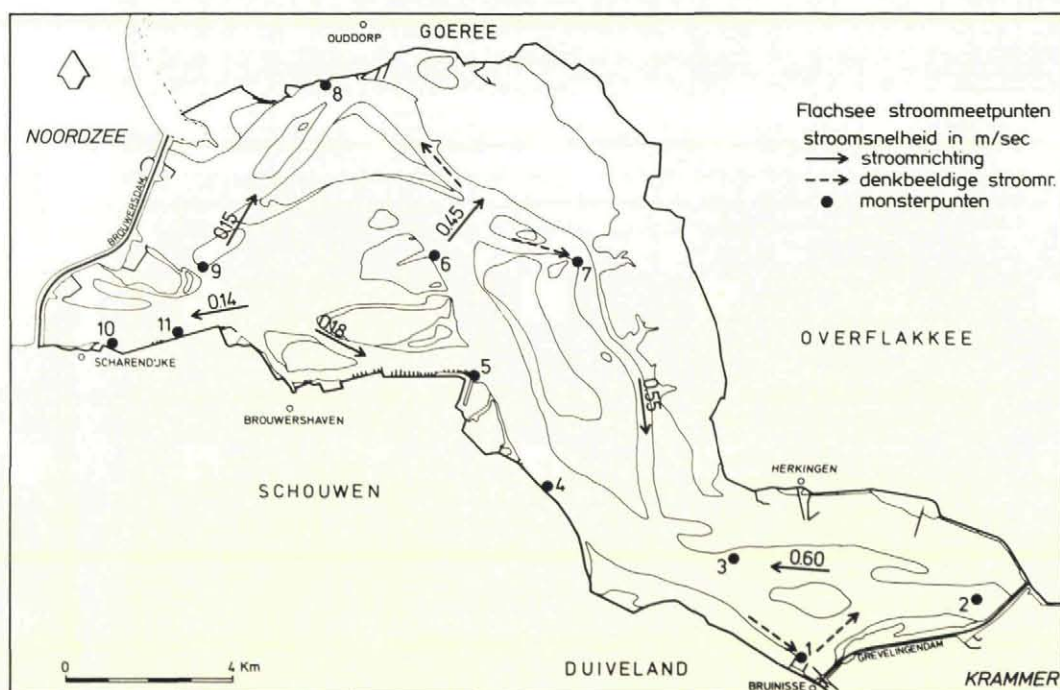


Fig. 1. Het Grevelingenmeer met de monsterpunten. Tevens zijn aangegeven de meest voorkomende stromingsrichtingen. Het gegeven stromingspatroon is gebaseerd op de in 1975 door de Deltadienst van Rijkswaterstaat uitgevoerde metingen met op 3 meter diepte permanent opgestelde Flachsee-stroommeters. De vermelde stroomsnelheden zijn de maxima die toen gemeten werden.



Fig. 2. Iedere duik werd uitgevoerd door 2 leden van het team (Foto: R. H. G. Kleingeld.)

afhankelijk van de diepte van 35 tot 80 minuten.

Het onderzoek concentreerde zich, op enkele uitzonderingen na, op de ter plaatse herkenbare soorten. Hydroïdpoliepen, wormen en vissen werden buiten beschouwing gelaten. Onafhankelijk van elkaar maakten alle duikers een kwalitatieve opname van de macrofauna. De gegevens werden onder water met een potlood genoteerd op een strook Formica. Boven water werden de gegevens onderling vergeleken en op streeplijsten genoteerd.

Resultaten

De geconstateerde aan- of afwezigheid van soorten is weergegeven in Tabel 1. Uit deze tabel blijkt dat de sponzenfamilie nog steeds goed vertegenwoordigd is. De Sliertige broodspoon (*Halichondria bowerbanki*), die

Tabel 1. Overzicht van de waargenomen soorten per monsterpunt.

soorten	monsterpunten										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Porifera</i> Sponzen											
<i>Cliona celata</i> Boorspons	x	x		x		x		x		x	x
<i>Halichondria bowerbanki</i> Sliertige broodsp.				x	x	x		x			
<i>Halichondria panicea</i> Broodspons	x								x	x	x
<i>Haliclona oculata</i> Geweisspons		x	x	x	x			x		x	x
<i>Coelenterata</i> Holtedieren											
<i>Actinothoe anguicomma</i> Wedueroos	x		x	x	x	x	x	x		x	x
<i>Diadumene cincta</i> Baksteenanimoon	x			x	x	x	x	x		x	x
<i>Metridium senile</i> Zeeanjerier	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Sagartia troglodytes</i> Slikanimoon		x	x	x	x			x	x	x	x
<i>Mollusca</i> Weekdieren											
<i>Lepidochitona cinerea</i> Keverslak							x	x			
<i>Aeolidia papillosa</i> Vlokkige zeelslak						x				x	
<i>Buccinum undatum</i> Wulk	x	x	x								
<i>Crepidula fornicata</i> Slipper	x	x	x	x	x	x		x		x	x
<i>Littorina littorea</i> Gewone alikruik	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Littorina saxatilis</i> Ruwe alikruik								x			
<i>Mytilus edulis</i> Mossel	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Ostrea edulis</i> Oester	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x
<i>Teredo navalis</i> Paalworm											x
<i>Crustacea</i> Kreeftachtigen											
<i>Balanus crenatus</i> Gekartelde zeepok	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Balanus improvisus</i> Brakwaterpok	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Elminius modestus</i> Sterretje	x	x									
<i>Carcinus maenas</i> Strandkrab	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pagurus bernhardus</i> Heremietkreeft			x								x
<i>Idotea chelipes</i> Zeeuwse zeepissebed			x								x
<i>Ligia oceanica</i> Havenpissebed						x					
<i>Orchestia gammarellus</i> Kwelderspringer					x						
<i>Bryozoa</i> Mosdiertjes											
<i>Bryozoa spec.</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Echinodermata</i> Stekelhuidigen											
<i>Asterias rubens</i> Zeester	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x
<i>Chordata</i> Chordadieren											
<i>Botryllus schlosseri</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Styela clava</i>					x						

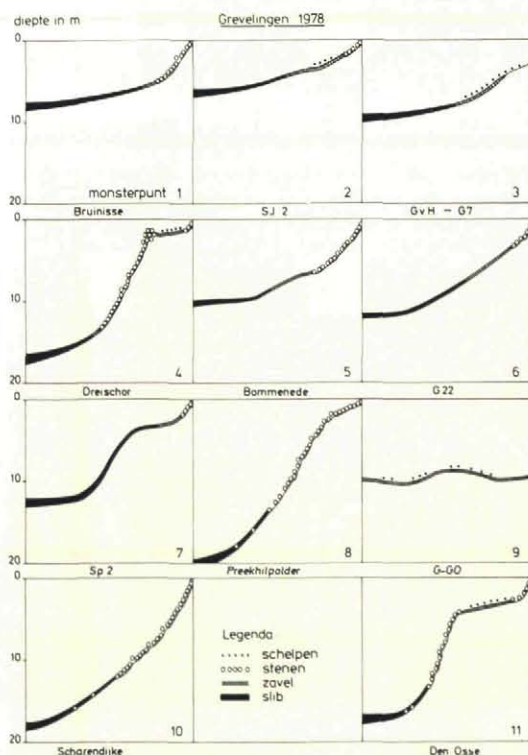


Fig. 3. Diepte, talud en substraat der monsterpunten.

zelfs op meer plaatsen voorkwam dan de Gewone broodspoon (*Halichondria panicea*) (Fig. 4), werd eerder in de periode 1971-1975 niet gevonden. Dit sluit het voorkomen in die periode zeker niet uit; verwarring met de Gewone broodspoon is namelijk goed mogelijk. Het feit dat desondanks deze soort ons nu 'spontaan' opviel, duidt er toch wel op dat de Sliertige broodspoon zich recent heeft uitgebreid.

Het voordeel van duikonderzoek is dat de dieren in hun natuurlijke omgeving kunnen worden bekeken. Daardoor kan men bijzonderheden over hun leefwijze ontdekken, informatie die op een andere manier eigenlijk niet te verkrijgen is. Zo bleek ons dat de Boorspon (*Cliona celata*) niet alleen in oesterschelpen leeft, zoals tot nu toe werd verondersteld (9), maar ook vaak borend in

kalksteen wordt gevonden (Fig. 5). Dit type stenen werd vroeger in Zeeland veel gebruikt voor het versterken van de dijkgloreringen.

Van een vierde soort, de Geweisspon (*Haliclona oculata*), werden de fraai vertakte kolonies vooral op grote stenen gevonden.

Evenals in de eerste periode na de afsluiting (1) waren vier soorten zeeanemonen nog steeds algemeen. Bij de groep der holtedieren waren dan sinds 1975 ook geen veranderingen te bespeuren.

De situatie bij de mollusken veranderde wel enigszins. Het zag er in 1975 naar uit dat de Asgriuwe keverslak (*Lepidochitona cinerea*) uit de Grevelingen verdwenen was. In 1978 troffen we op twee plaatsen toch weer een beperkt aantal exemplaren aan. Ook bij een onderzoek door ons instituut naar de bodemfauna van het zachte substraat (zand en slik) werd deze soort in 1977 wederom enkele malen gevonden. Van de Vlokkige zeeslak (*Aeolidia papillosa*) dacht men eveneens dat hij niet meer voorkwam. Meerdere exemplaren, waarvan sommige zelfs eierenlegend, toonden het tegendeel aan.

Op de in 1971-1975 onderzochte plaatsen werd de Wulk (*Buccinum undatum*) (Fig. 6) niet meer gezien. Uit ander onderzoek was echter bekend dat deze grote slak in het oostelijke deel van de Grevelingen nog wel voorkwam. Hetgeen door onze duikwaarnemingen in 1978 bevestigd werd; elders troffen we geen Wulken aan. Verheugend is bovendien dat nu ook weer juvenielen en op hard substraat gehechte eikapsels werden gevonden. Wulken leven vooral op diatomeenvelden (kiezelwiertjes) en op mossel- en slipperbanken. Soms graven de dieren zich in.

De Ruwe alikruik (*Littorina saxatilis*) bleek nog steeds in de Grevelingen voor te komen. Tijdens dit onderzoek werd hij alleen op stenen in de weinig onderzochte spatzône aangetroffen. Uit ander werk van het Delta Instituut is bekend dat in 1978 in de ondiepe zee grasvelden bij Herkingen (zie Fig. 1) ook grote aantallen Ruwe alikruiken leefden.

In zee grasvelden en op het harde substraat is

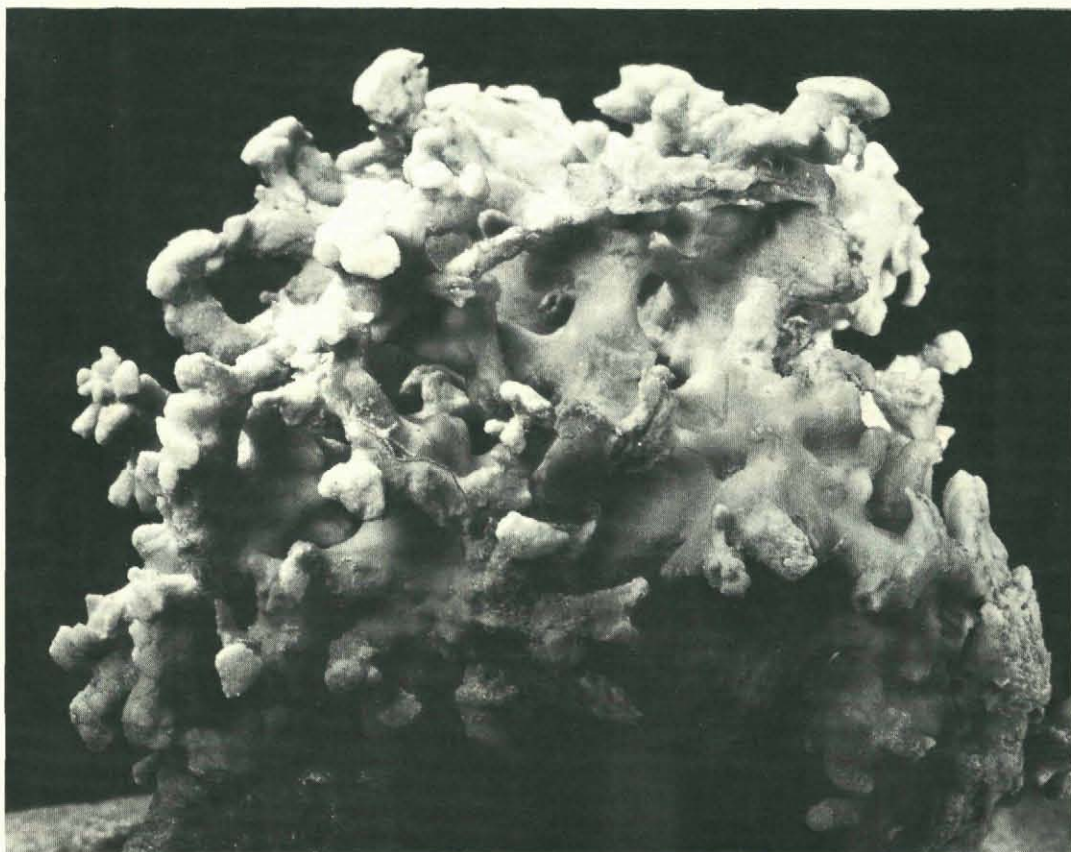


Fig. 4. Broodspons. (Foto: R. H. G. Kleingeld.)

de Gewone alikruik (*Littorina littorea*) echter verreweg het meest algemeen. De derde soort, de Stompe alikruik (*Littorina obtusata*), heeft ook zijn laatst bekende post in de Grevelingen, een veldje Gezaagde zee-eik (*Fucus serratus*) op de havendam voor Bruinisse, moeten opgeven.

Op de verlieslijst lijkt ook de Purperslak (*Thais lapillus*) bijgeschreven te kunnen worden. Werd deze slak in 1975 nog regelmatig gevonden, in 1978 kwam hij op geen van de monsterpunten nog voor.

Een schelpdier dat het goed blijft doen is de Mossel (*Mytilus edulis*), waarvan vaak dichte banken werden aangetroffen. De laatste jaren wordt er zelfs enige commerciële visserij op zogenaamde halfwasmosselen bedreven. De opgeviste dieren worden op percelen in de

Oosterschelde uitgezet, waar ze door het betere voedselaanbod snel een voor de verkoop geschikte kwaliteit en grootte bereiken. Ook de Oester (*Ostrea edulis*), die nu een vrij algemene verspreiding heeft, lijkt perspectieven voor de visserij te bieden. Er zijn (door het Rijksinstituut voor Visserij-Onderzoek) proeven gaande, met de uiteindelijke bedoeling om met behulp van Grevelingen-oesters weer een cultuur van de 'echte' Zeeuwse platte oester in de Oosterschelde op te zetten. De winterhardheid van dit ras zou namelijk aanzienlijk beter zijn dan die van de import-oesters uit zuidelijke landen, waarmee momenteel in de Oosterschelde veelal gewerkt wordt.

Een ander schelpdier dat nog overal in de Grevelingen aangetroffen werd, was het



Fig. 5. Een vilvoordse kalksteen, begroeid met Boorspons en Baksteen-anemonen. (Foto: R. H. G. Kleingeld.)

Muiltje of Slipper (*Crepidula fornicata*). Doordat het ene dier vaak op de schelp van een ander gaat zitten kunnen kettingen ontstaan, die soms wel uit tien of meer exemplaren bestaan. Soms werden hectares grote banken van deze kettingen gevonden. Daarnaast zagen we overal ook solitair op hard substraat zittende exemplaren.

Aan een qua uiterlijk nogal afwijkend schelpdier, de Paalworm (*Teredo navalis*), is in het voorgaande artikel (1) al enige aandacht gewijd. Indien op de monsterpunten hout aanwezig was, werd dit op de aanwezigheid van de Paalworm gecontroleerd; slechts één keer leverde dit resultaat op.

Van de kreeftachtigen was de Strandkrab (*Carcinus maenas*) nog steeds algemeen. De Heremietkreeft (*Pagurus bernhardus*) werd

nog op twee plaatsen in kleine aantallen aangetroffen. Van de vier zeepoksoorten uit 1975 werd er nu één, de Gewone zeepok (*Balanus balanoides*), niet meer gezien. De kleinere vrijlevende kreeftachtigen zijn voor een duiker altijd wat lastiger waar te nemen. Dit verklaart dat de in de hele Grevelingen tussen wieren en zeegras zeer algemene Zeeuwse zeepissebed (*Idotea chelipes*) maar twee keer gezien is. De Havenpissebed (*Ligia oceanica*) en de Kwelderspringer (*Orchestia gammarellus*) komen slechts voor in de spatzone en verschuilen zich daar overdag tussen stenen en aanspoelsel. Tijdens het onderzoek stond er nogal wat wind, waardoor het meestal erg moeilijk was de spatzone goed te bekijken. De Stekelhuidigen lijken het in de huidige Grevelingen moeilijk te hebben. Alleen de Zeester (*Asterias rubens*) (Fig. 7) kwam beneden de 1 meter nog overal voor. Vergeleken met vroeger waren de aantallen echter laag en ook vonden we nog maar zelden grote, goed uitgegroeide exemplaren. Brokkelsterren (*Ophiotrix fragilis*) en Slangsterren (*Ophiura texturata*) werden op geen van de monsterpunten meer gezien. Dat deze dieren pas na 1975 uit de Grevelingen moeten zijn verdwenen, wordt bevestigd door de bijvangstgegevens van onze afdeling Visonderzoek. De laatste vangst dateert van maart 1976.

Van de Manteldieren of Tunicaten tenslotte, is de Geleikorst (*Botryllus schlosseri*) nu zeer algemeen. De zakpijp (*Ciona intestinalis*) lijkt te zijn verdwenen. Of dit iets met de ontwikkelingen in de Grevelingen te maken heeft, is de vraag. De aanwezigheid op het duikpunt Dreischor hield begin 1976 abrupt op (11) zonder dat er duidelijke milieuveranderingen optraden. Van de Deense wateren is bekend dat *Ciona* nog bij aanzienlijk lagere zoutgehaltes dan die van de Grevelingen kan voorkomen (2). Opvallend is dat ook bij een duikonderzoek in de Oosterschelde in de zomer van 1979 van deze soort maar een klein aantal dieren gevonden werd (8).

Op één plaats zagen we een behoorlijk aantal van een nieuwe soort *Styela clava*, een zak-



Fig. 6. De Wulk heeft een beperkt verspreidingsgebied. (Foto: R. H. G. Kleingeld.)

pijp die pas in 1974 voor het eerst in Nederland met zekerheid vastgesteld is (4). Van o.a. het visonderzoek is bekend dat er in 1977 nog een zakpijp, *Molgula manhattensis*, in de Grevelingen voorkwam. Deze soort heeft zich in de loop van 1978 gevestigd op het duikpunt Dreischor (11). Tijdens dit duikonderzoek werd *Molgula* nog nergens gezien, zodat we de uitbreiding van deze soort, temporeel gezien, nog net gemist hebben.

Discussie

Een onderzoek als dit heeft zijn beperkingen. Er zijn alleen gegevens verzameld over de grotere, onder water doorgaans direct op naam te brengen soorten. Benadrukt dient daarom te worden dat de fauna van het harde substraat rijker aan soorten is, dan men misschien op grond van de lijst in Tabel 1 zou denken. Bovendien leven in het zand tussen de stenen ook nog allerlei zachtsubstraatorganismen, zoals de Kokkel, de Tapijtschelp en de Wadpier, soorten die bij dit onderzoek eveneens buiten beschouwing bleven.

Bij de vrij rondkruipende zogenaamde epifauna-organismen is het onderscheid tussen hard- en zacht-substraatdieren vaak nauwelijks te maken. De Zeeuwse zeepissebed (*Idotea chelipes*) is daar een voorbeeld van. Deze soort leeft in de hard-substraatgebieden onder stenen en tussen wier. Maar vanuit kwantitatief oogpunt zijn de uitgestrekte zeegras- en wierenvelden op het zachte substraat voor deze pissebed veel belangrijker. Ook de Strandkrab (*Carcinus maenas*) kan men op beide substraattypes vinden.

Helemaal consequent zijn we bij onze indeling niet geweest. Terwijl de twee genoemde kreeftachtigen wel in het onderzoek zijn betrokken, is de Fuikhoorn (*Nassarius reticulatus*) erbuiten gebleven. Deze slakkesoort die niet aan een bepaald substraat is gebonden, kwam vóór de afsluiting plaatselijk sporadisch voor. Na de afsluiting heeft een sterke uitbreiding over het hele meer plaats gevonden, een uitbreiding die zich nog steeds voortzet. We kunnen nu spreken van een

massaal voorkomen. Daar de Fuikhoorn echter in het 1971-1975 onderzoek buiten beschouwing gelaten werd, hebben we terwille van de vergelijkbaarheid deze gedragslijn in 1978 voortgezet.

Elf duiklokaties op een gebied van 108 km² water is natuurlijk niet veel. In theorie kunnen daardoor bijzondere soorten gemist zijn. De resultaten maken deze mogelijkheid echter niet erg aannemelijk (zie onder).

Verder is het onderzoek slechts een momentopname. Seizoenpatronen in de aantallen zullen zeker voorkomen en daardoor bestaat de kans dat bepaalde soorten in de ene periode meer zullen opvallen dan in een andere. Daar de meeste voor duikers waarneembare soorten meerjarig zijn, speelt deze factor in een kwalitatief onderzoek waarschijnlijk geen rol. Wel kunnen soorten, die nogal plotseling en zeer snel het gebied koloniseren maar ook weer even plotseling verdwijnen,



Fig. 7. Zeester. Grote, goed uitgegroeide exemplaren werden nog maar zelden gevonden. (Foto: R. H. G. Kleingeld.)

problemen geven. Het voorbeeld van *Ciona intestinalis*, die een kleine drie jaar erg algemeen was in de Grevelingen, is al genoemd, evenals de zeer recente kolonisatie door een andere zakpijp, *Molgula manhattensis*. Ook de populatiegrootte van de Vlokkige zeeslak (*Aeolidia papillosa*) vertoont grote schommelingen. Eerder (1) werd vermeld dat de soort na juli 1972 verdwenen leek. Naderhand bleek ons dat *Aeolidia* in 1975 herhaaldelijk tijdens visonderzoek werd gevangen. Daarna was hij weer 'afwezig', totdat we hem bij dit duikonderzoek weer waarnamen. Voor andere onderzoekdoeleinden wordt er in de Grevelingen zeer regelmatig gedoken. Een afwijkende hard-substraatfauna zou daarbij zeker zijn opgevallen. De uitgebreide ervaring met de situatie onder water en de gegevens van visserij-onderzoek bieden daarom een voldoende garantie voor de representativiteit van de resultaten van dit duikonderzoek.

Bekijken we nu het totaalbeeld van de resultaten, dan blijkt de soortensamenstelling op de diverse duikplaatsen erg uniform te zijn. Laten we de Paalworm, met zijn zeer speciale biotoopeisen, en de kleine kreeftachtigen die voor duikers moeilijk waarneembaar zijn, even buiten beschouwing, dan blijkt het aantal minder algemene soorten toch wel erg beperkt te zijn. De meerderheid van de soorten komt overal in de Grevelingen voor.

Alleen de geulranden, (de punten 3 en 9) waar slechts schelpen het harde substraat vormen en waar dus niet veel harde ondergrond aanwezig is, hebben een geringer soortenaantal, resp. 15 en 12 tegen, met één uitzondering, 16 à 20 soorten op de andere punten. Alleen punt 7 is met 12 soorten eveneens aan de wat arme kant. De vestigingsmogelijkheden voor de hard-substraatfauna waren hier echter beperkt tot een grintdammetje. Op de steile zandige geulrand lag namelijk geen schelpmateriaal.

De Wulk heeft zoals gezegd vrijwel zeker een beperkt verspreidingsgebied in de Grevelingen. Dit is voor het Sterretje *Elminius modestus* waarschijnlijk toch nog niet het geval,

hoewel beide vindplaatsen van deze soort in het oosten lagen. In 1977 is deze zeepok namelijk nog in de buurt van Ouddorp aangetroffen. In hoeverre de beide Broodspoonsoorten een gescheiden leefgebied hebben, zoals de gegevens in Tabel 1 enigszins suggereren, blijft voorlopig nog een open vraag. Invloed van de sluis bij Bruinisse en van de twee poldergemalen op de hard-substraat fauna was niet te bespeuren. Kennelijk hebben lokale lozingen van doorgaans brak polderwater geen effect. De stromingen in het meer, die door de wind (zuidwestenwinden zijn de meest voorkomende en ook vaak de krachtigste in dit gebied) veroorzaakt worden en soms snelheden van $0,6 \text{ m sec}^{-1}$ kunnen bereiken (ongepubl. gegevens van Rijkswaterstaat, zie ook Fig. 1) zorgen kennelijk snel voor menging. Dit werd bevestigd door gegevens van chemisch wateronderzoek. Het zoutgehalte bijvoorbeeld was over het gehele meer vrijwel gelijk. Met andere woorden, de hydrografische omstandigheden in het meer lieten niet toe dat er blijvende grote milieuverschillen tussen twee lokaties gevormd kunnen worden, hetgeen de verscheidenheid in hard-substraatfauna natuurlijk niet bevordert.

In een getijsituatie werken verschillen in stroomsnelheden en overspoelingsduur differentiërend. We kunnen dus concluderen dat het wegvallen van het getij in elk geval tot een monotoner faunabeeld heeft geleid. Dan laten we de effecten van een zoutgradiënt in de open Grevelingen ten gevolge van rivierwater nog buiten beschouwing.

Daarnaast heeft de afsluiting van het meer ook de samenstelling van de fauna beïnvloed. Proberen we nu een balans van zeven jaar Grevelingenmeer op te maken, dan kan de eerste conclusie zijn dat zich onder brakzoute stagnante condities een goed ontwikkelde hard-substraatfauna kan handhaven, maar dat deze qua soortensamenstelling duidelijk verarmd genoemd kan worden in vergelijking met de situatie van vóór de afsluiting.

Van de soorten die zich konden handhaven

waren de meeste ook voor de afsluiting aanwezig. Twee, de Brakwaterpok (*Balanus improvisus*) en de Zeeuwse zeepissebed (*Idotea chelipes*), werden in de beginfase van het Grevelingenmeer nog niet door ons aangetroffen, maar zijn nu algemeen. Beide soorten komen vrijwel uitsluitend in brakwatergebieden voor. In elk geval voor *Idotea* is waarschijnlijk het zoutgehalte nauwelijks van belang (10). Eerder lijkt de afwezigheid van sterke stromingen gunstig voor deze soort te zijn (5), terwijl de uitbreiding van zeegras en algen het potentiële leefgebied voor deze dieren flink heeft vergroot.

Bekijken we de afzonderlijke diergroepen wat gedetailleerder, dan blijken er grote verschillen in 'reactie' te bestaan. Zeespinnen en diverse grote kreeftachtigen verdwenen al zeer snel na de afsluiting. Van de laatste categorie resteren alleen nog de zeer algemene Strandkrab en de Heremietkreeft, die echter sterk in aantal teruggelopen is en na zeven jaar een wat 'kwijnend' bestaan leidt in het Grevelingenmeer. Ook voor de stekelhuidigen leek het milieu in 1978 weinig geschikt te zijn. Opvallend is dat Slang- en Brokkelsterren, zij het in sterk verkleinde aantallen, toch nog een kleine vijf jaar in de Grevelingen bleven leven. De vraag is dan of het geleidelijk dalende zoutgehalte uiteindelijk fataal was, of dat de dieren onder stagnante condities zich niet meer hebben kunnen voortplanten, zodat slechts door hun tamelijk lange levensduur het 'tijdstip van executie' wat vertraagd is. Van deze diergroep leek alleen de Zeester zich te kunnen handhaven.

Zeepokken waren nog steeds algemeen, al hebben zich binnen deze categorie wel soortverschuivingen voorgedaan.

Ook de mollusken deden het vrij redelijk. Desondanks zijn er een aantal soorten verdwenen, waarvan de Purperslak zelfs pas vrij recent. Van een soort als de Wulk is het verspreidingsgebied kleiner geworden en de Keverslak is toch wel zeldzamer. Anderzijds hebben ook sommige soorten, zoals de Oester, zich na de afsluiting sterk kunnen uitbreiden.

Mosdiertjes lijken zich als groep goed te kunnen handhaven. Er is afgezien van nadere soortdeterminaties omdat dit moeilijk en tijdrovend is. Van de Oosterschelde is bekend dat er zo'n dertig soorten voorkomen (3). Het is dus zeker niet onaannemelijk dat er zich ook binnen het soortenbestand der Mosdiertjes flinke verschuivingen hebben voorgedaan.

Holtedieren en sponzen konden zich in het Grevelingenmeer goed handhaven. Het dalende zoutgehalte leek nog geen invloed te hebben op de soortensamenstelling. Het aantal soorten in het stagnante gebied was echter wel minder dan in een zeearm als de Oosterschelde.

Voor Manteldieren tenslotte leken de omstandigheden zeker niet verslechterd. Van de Oosterschelde is trouwens al bekend dat sommige soorten van deze diergroep, bijvoorbeeld de Geleikorst, de grootste dichtheden bereiken in gedeeltes met lage stroomsnelheden, dus in rustiger water (12).

Met nogal wat fantasie zou de afsluiting van de Grevelingen als een op superschaal uitgevoerd biologisch experiment beschouwd kunnen worden. Door het gebied plotseling af te snijden van de Noordzee werd een dominerende milieufactor, namelijk het getij, uit het systeem verwijderd. Een tweede sleutfactor, het zoutgehalte van het water, daalde maar heel geleidelijk. Het is niet onmogelijk dat in de laatste fase van de 'proef' de zoutgehaltedaling invloed begint te krijgen op sommige soorten. Wel moet benadrukt worden dat de chloriniteit in 1978 nog ver lag boven de minima die bij hoge rivierafvoer in de open Grevelingen werden gemeten. Het is echter niet onmogelijk dat dieren een lager zoutgehalte wel in het winterhalfjaar kunnen verdragen, maar dat deze in het voortplantingsseizoen vrij hoog moet zijn. Bij een goede 'proefopzet' had het zoutgehalte dus constant moeten blijven.

Uit de beschreven ontwikkelingen krijgt men meer inzicht in de oecologische mogelijkheden van de individuele soorten. En omgekeerd tevens wat de factor getij met al zijn

bijkomende milieu-effecten (met als voor- naamste a) sterke waterpeilvariaties, b) zo- wel qua sterkte als qua richting wisselende stroomsnelheden, c) sedimentverplaatsingen en daarmee samenhangend een grotere troe- belheid van het water en dus een lagere door- dringbaarheid voor licht, d) de netto aanvoer van organisch materiaal uit de Noordzee en e) het verkleinen van de temperatuurvaria- ties) betekent voor de afzonderlijke soorten, systematische groepen en het hele Greve- lingen-oecosysteem.

Uit dit en het vorige artikel (1) zal duidelijk geworden zijn dat in de periode 1971-1978 de macrofauna van het harde substraat een dui- delijk ander gezicht gekregen heeft. Tevens blijkt dat er na de eerste abrupte reactie een proces van geleidelijke veranderingen op gang gekomen is, dat zelfs na zeven jaar nog niet ten einde lijkt. Zelfs als het zoutgehalte

'van nature' constant zou blijven, zullen de milieuomstandigheden op het harde sub- straat waarschijnlijk toch op de lange ter- mijn veranderen. De uit het water neerrege- nende organische deeltjes en sedimentmateri- aal (dit laatste vooral na een storm) blijven nu namelijk vaak op de stenen liggen, terwijl vroeger de getijstromingen de zaak schoon- veegden. In de diepere delen geraken dan ook steeds meer stenen onder het sediment bedolven, waardoor het leefgebied voor de daarop levende fauna verkleind wordt. Dit proces zal zich zeker voortzetten, waardoor de concurrentie om leefruimte tussen de soorten groter zal worden.

Dankbetuiging

Alle personen en instanties die aan dit en het voorgaande artikel hebben meegewerkt, wil- len wij onze hartelijke dank betuigen.

Summary

After the closure from the North Sea in May 1971 the chlorinity in Lake Grevelingen decreased gradually from about 17 ‰ to just below 13 ‰ in 1978, due to a precipitation surplus and a, relatively small, polderwater load. To stop this process and to guarantee a high and constant chlorinity of the water of the lake water, in 1978 a sluice with a capacity of 100 m³ sec⁻¹ has been built in the Brouwersdam, connecting Lake Grevelingen with the North Sea. To assess the development of the under water recognizable hard-substrate macrofauna, after 7 years of brackish-marine lake conditions, in spring 1978 a qualitative diving survey has been made at 11 stations, spread over the whole lake.

The hard-substrate macrofauna appeared to be remarkably uniform at all stations, most species were very common. Only at sandy channel bottoms and -slopes, where only shells sometimes form a hard-substrate (resp. stations 3, 9 and 7), the species number was somewhat lower. Influences of the Bruinisse lock (Krammer water) and two pumping engines (polder water) could not be detected. Apparently the present hydrological conditions of the lake with only wind-driven currents cause a sufficient quick water mixing and compared with a tidal system diminish the environ- mental diversity. Existing hydrochemical data seem to confirm this.

Two species, *Balanus improvisus* and *Idotea chelipes* may be regarded as part of the brackish fauna, although for the latter, not bound to hard substrate at all, the lack of strong currents is probably much more important than the sali- nity. With regard to its species composition the remaining fauna appears to be an impoverished remnant of the tidal one.

Data are discussed in relation to the results of a 1971-1975 research and other available information, e.g. from fishe- ry by-catches etc. Within the general pattern there are striking differences between animal groups. For Seaspiders, the echinoderms except *Asterias rubens* and most of the large crustaceans the lake conditions are rather inappropri- ate. Some species disappeared very quickly after the closure, others as e.g. the Brittle stars persisted for more than 5 years. Within the molluscs several species disappeared too. Others, however, made their comeback or extended their range, as was unexpected for the oyster *Ostrea edulis*. Sponges and sea anemones did quite well and are common throughout the whole lake. The same can be said of the tunicates. Bryozoans have not been determined to the species level.

Literatuur

1. Bogaards, R. H., H. F. Francke, R. H. D. Lambeck en C. H. Borghouts-Biersteker, 1980. De afsluiting van de Grevelingen en de gevolgen voor de aan het harde substraat gebonden macrofauna. De Levende Natuur 82,3:109-118.

2. Dybern, B. I., 1967. The distribution and salinity tolerance of *Ciona intestinalis* (L.) F. *typica* with special reference to the waters around southern Scandinavia. *Ophelia* 4: 207-226.
3. Elgershuizen, J. H. B. W., C. Bakker en P. H. Nienhuis, 1979. Inventarisatie van aquatische planten en dieren in de Oosterschelde. Rapporten en Verslagen Delta Instituut v. Hydrobiologisch Onderzoek nr. 1979-3.
4. Huwae, P. H. M. en M. S. S. Lavaleye, 1975. *Styela clava* Herdman, 1882 (Tunicata, Ascidiacea) nieuw voor Nederland. *Zool. Bijdragen* 17: 79-81.
5. Muus, B. J., 1967. The fauna of Danish Estuaries and Lagoons. *Medd. Danm. Fisk og Havundersøg. N.S. Band* 5, nr. 1, 1-316.
6. Nienhuis, P. H., 1978. Lake Grevelingen. A case study of ecosystem changes in a closed estuary. *Hydrobiol. Bull. A'dam* 12: 246-259.
7. Nienhuis, P. H., 1978. De Grevelingen, een afgesloten zee-arm. Rapporten en Verslagen Delta Instituut v. Hydrobiologisch Onderzoek nr. 1978-3.
8. Sandee, A. J. J., P. de Koeyer en R. H. Bogaards, 1980. Inventarisatie van een aantal sublitorale dier- en plantensoorten van de Oosterschelde in de zomer van 1979. Rapporten en Verslagen Delta Instituut v. Hydrobiologisch Onderzoek nr. 1980-4.
9. Soest, R. W. M. van, 1977. Marine and freshwater sponges (Porifera) of the Netherlands. *Zool. Med.* 50, no. 16, pp. 261-273.
10. Vlasblom, A. G., S. J. Graafsma en J. T. A. Verhoeven, 1977. Survival, osmoregulatory ability, and respiration of *Idotea chelipes* (Crustacea, Isopoda) from lake Veere in different salinities and temperatures. *Hydrobiologia* 52: 33-38.
11. Waardenburg, H. W., 1979. Het Grevelingen onderzoek van de Biologische werkgroep van de N.O.B. (tot mei 1979). *Onderwatersport* 8: 177-185.
12. Wolff, Wim en Jankees Post, 1979. Oosterschelde het leven in en om het water. *Sijthoff, Alphen aan de Rijn*.

Naschrift

Het doorlaatwerk in de Brouwersdam heeft in 1979 bijna continu water in- en uitgelaten. Het zoutgehalte is daardoor weer op ongeveer het vroegere niveau, ca 16‰ Cl^- teruggebracht. Door in het late voorjaar water binnen te laten dat qua zoutgehalte relatief nogal afweek van het Grevelingenwater ontstond er echter wel een gelaagdheid (stratificatie) in het meer. Het zwaardere zoutere water vormde daarbij een aparte laag boven de bodem. Dat betekent dat deze laag vrijwel geen menging meer kende met het bovenstaande water. Juist 's zomers is het zuurstofverbruik door de bodem het grootst. Een en ander had tot gevolg dat er na het instellen van de gelaagdheid al snel zuurstofloosheid in de onderste waterlaag begon te ontstaan, hetgeen zeer ernstige gevolgen voor de bodemfauna had. De zogenaamde spronglaag (de grens tussen beide waterlagen) lag in het oostelijke deel van de Grevelingen soms op zeven meter diepte.

Vrijwel alle dieren die niet naar zuurstofrijker water konden vluchten stierven af. Doorgaan met het inbrengen van Noordzeewater vormde toen de enige mogelijkheid om in de diepere waterlaag althans enige verversing te krijgen. Door een combinatie van factoren verdween de stratificatie in de loop van de zomer en daarmee het zuurstofprobleem.

Om dit probleem in 1980 te vermijden, is alleen gedurende de wintermaanden Noordzeewater ingelaten. De diepere delen van de Grevelingen die nu geen problemen van zuurstofloosheid meer kennen zijn medio 1980 al in belangrijke mate gerekoloniseerd.

De gedachte dat zich door de grote hoeveelheden binnengelaten Noordzeewater wel eens verschuivingen konden voordoen, lijkt bewaarheid te worden. Om enkele voorbeelden te noemen: de korstvormige Witte buisjesspons (*Leucosolenia botryoides*) blijkt in mei 1980 op een groot aantal plaatsen algemeen voor te komen. Ook een nieuwe zakpijp, *Ascidella aspersa*, is aangetroffen. Slangsterren en Brokkelsterren zijn weer op diverse plaatsen gesignaleerd en hetzelfde geldt voor de Hooiwagenkrab (*Macropodia rostrata*). Zelfs zijn er weer eierenleggende Rosse sterslakken (*Lamellidors bilamellata*) aangetroffen. Heel bijzonder is wel de vondst bij Scharendijke van de zeer fraaie Waai-erkokerworm (*Sabella pavonina*) (med. A. W. Fortuin) die zelfs in de Oosterschelde niet erg algemeen is.