

Nederlands Instituut voor Visserij Onderzoek (RIVO) BV

Postbus 68
1970 AB IJmuiden
Tel.: 0255 564646
Fax.: 0255 564644
Internet: postkamer.rivo@wur.nl

Postbus 77
4400 AB Yerseke
Tel.: 0113 672300
Fax.: 0113 573477

Rapport

Nummer: C060/03

Eindrapport EVA II deelproject H3 (Evaluatie Schelpdiervisserij tweede fase)

Kokkelhabitatkaarten voor de Oosterschelde en Waddenzee

B. J. Kater¹, A.G. Brinkman², J.M.D.D. Baars¹, G. Aarts²

1. Rivo-CSO, Yerseke
2. Alterra, Texel

Opdrachtgever: Alterra
Dr. B.J. Ens
Postbus 167
1790 AD Den Burg

Project nummer: 3011219008

Contract nummer: 02.032

Akkoord: A.C. Smaal
Hoofd Centrum voor Schelpdieronderzoek

Handtekening: _____

Datum: juli 2004

Aantal exemplaren:	10
Aantal pagina's:	164
Aantal tabellen:	17
Aantal figuren:	79
Aantal bijlagen:	3

In verband met de
verzelfstandiging van de
Stichting DLO, waartoe tevens
RIVO behoort, maken wij sinds 1
juni 1999 geen deel meer uit van
het Ministerie van Landbouw,
Natuur en Voedselkwaliteit. Wij
zijn geregistreerd in het
Handelsregister Amsterdam nr.
34135929
BTW nr. NL 808932184B09.

De Directie van het Nederlands Instituut voor Visserij Onderzoek (RIVO) BV is niet aansprakelijk voor gevolgschade, alsmede voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van het Nederlands Instituut voor Visserij Onderzoek (RIVO) BV; opdrachtgever vrijwaart het Nederlands Instituut voor Visserij Onderzoek (RIVO) BV van aanspraken van derden in verband met deze toepassing.

Dit rapport is vervaardigd op verzoek van de opdrachtgever hierboven aangegeven en is zijn eigendom. Niets van dit rapport mag weergegeven en/of gepubliceerd worden, gefotokopieerd of op enige andere manier zonder schriftelijke toestemming van de opdrachtgever.

Het project is onderdeel H3 van EVA-II, de tweede fase van het evaluatieonderzoek naar de gevolgen van schelpdiervisserij in de kustwateren 1999-2003.

Het projectdeel Waddenzee is uitgevoerd in opdracht van het
Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij
Directie Wetenschap en Kennisoverdracht
dd 19 juli 2001
Kenmerk TRCDWK/2001/3248

Het projectdeel Waddenzee is uitgevoerd in opdracht van het
Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij
Directie Wetenschap en Kennisoverdracht
dd 25 juli 2002
Kenmerk TRCDWK/2002/2562

EVA-II is een gezamenlijk project van het
Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij
Directie Visserij
en het
Ministerie van Verkeer en Waterstaat
Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat
Hoofddirectie Water

Inhoudsopgave

Samenvatting	6
1. Inleiding	8
1.1 Achtergrond	8
1.2 Habitatgeschiktheidsanalyses	8
1.3 Vraagstelling	9
1.4 Uitgangspunt	10
1.5 De habitatkaarten en het gebruik ervan	10
1.6 De indeling van de rapportage	10
1.7 Inbreng van de kokkelsector en natuurbeschermingsorganisaties	11
2. Inleiding Oosterschelde	14
2.1 Kokkels in de Oosterschelde	14
2.2 Beleid	14
2.3 Habitatanalyses	19
3. Materialen en methoden Oosterschelde	21
3.1 Kokkels	21
3.2 Abiotische variabelen	21
3.3 Habitatanalyse	23
3.4 Habitatkaarten	25
3.5 Extrapolatie naar de Westerschelde situatie	26
3.6 Kokkelhabitatkaarten op verschillende tijdstippen	27
3.7 Kokkelvisserij	28
3.8 Competitie tussen oesters en kokkels	28
3.9 Roggenplaat en Vondelingsplaat	29
4. Resultaten Oosterschelde	31
4.1 Kokkels	31
4.2 Generalized linear model	31
4.3 Logistische regressie	36

4.4	Habitat suitability index	42
4.5	Discrete variabelen: geomorfologische kaart.....	45
4.6	Habitatmodel	45
4.7	Verskillende modellen voor individuele abiotische variabelen.....	46
4.8	Het habitatmodel in de Westerschelde	48
4.9	Extrapolatie naar de Westerschelde	50
4.10	Kokkelhabitat kaarten door de tijd	52
4.11	Kokkelvisserij.....	59
4.12	Competitie tussen oesters en kokkels	64
4.13	Roggenplaat en Vondelingsplaat.....	67
5.	Conclusie en discussie Oosterschelde	72
5.1	De habitatkaart.....	72
5.2	Gebruik van de habitatkaart in andere watersystemen	76
5.3	Veranderingen in habitat door de tijd.....	76
5.4	Kokkelvisserij en de habitatkaart	78
5.5	Competitie om ruimte tussen kokkels en oesters	78
6.	Inleiding Waddenzee.....	80
6.1	Beleid en gesloten gebieden	80
6.2	Route	80
7.	Data en methoden Waddenzee	86
7.1	Inleiding.....	86
7.2	Gegevens over kokkels	86
7.3	Abiotische karakteristieken	89
7.4	Modelleren	92
8.	Resultaten Waddenzee	98
8.1	Veranderingen in de kokkelbestanden	98
8.2	Habitatmodel gehele Waddenzee kokkelbankvoorkomen	100
8.3	Habitatmodel gesloten Waddenzee	102
8.4	Vergelijking kokkelmodel voor de gehele Waddenzee en gesloten gebieden.....	106
8.5	Habitatmodel kokkelbiomassadichtheden	110

8.6	Modellen voor 1-jarige kokkels op basis van aantalsverdeling	125
8.7	Conclusies.....	128
9.	Discussie en conclusie Waddenzee.....	130
9.1	Kokkelverspreiding in het verleden	130
9.2	Ruimtelijke (her-)verdeling	132
9.3	Ecologische consequenties.....	133
9.4	Hypothetische verklaringen	134
9.5	Verschillen tussen de habitatkaart gebaseerd op kokkelbank-voorkomen (data 1998-2002) en die gebaseerd op kokkeldichtheden.....	138
9.6	Conclusies.....	142
10.	Slot.....	143
11.	Referenties	144
12.	Appendix: afkortingen.....	149
12.1	Verklarende woordenlijst	149
12.2	Habitatanalyse kokkeldichtheden, betekenis van de afkortingen	150
	Bijlage 1: modeluitkomsten analyse kokkelbiomassadichtheden. Coëfficiënten van het GLM-model.....	151
	Bijlage 2: modeluitkomsten analyse dichtheden 1-jarige kokkels. Coëfficiënten van het GLM-model.....	156
	Bijlage 3: Commentaar audit	161

Samenvatting

Voor de Oosterschelde en het Nederlandse deel van de Waddenzee is een analyse uitgevoerd naar de voorkeurs habitat van kokkels. Hierbij is gebruik gemaakt van gegevens uit de jaarlijkse kokkelsurvey door het RIVO, de jaarlijkse kokkelbankeninventarisatie die door de kokkelsector wordt uitgevoerd (Waddenzee), en vele abiotische omgevingsvariabelen waarvan bestanden door het Rijksinstituut voor Kust en Zee zijn geleverd.

In de Oosterschelde wordt de verspreiding van de biomassa van kokkels voor een deel bepaald door de stroomsnelheid en de droogvalduur. Saliniteit lijkt geen rol te spelen. Een habitatkaart is geconstrueerd waarop de meest geschikte gebieden voor kokkels zijn aangegeven.

Uitgaande van de gevonden karakteristieken is met behulp van een simulatie berekend wat, gesteld dat de kokkels dezelfde habitatvoorkeuren blijven houden, de verwachte toestand is in de jaren 1985, 1994, 2001 en 2010. Hierdoor is zo goed mogelijk in kaart gebracht hoe de verschuiving van geschikt kokkelhabitat is ten gevolge van een veranderde abiotiek veroorzaakt door de bouw van de Oosterscheldewerken. Vermindering van geschikt kokkelhabitat treedt op in de noordtak door van de veranderde stroomsnelheid en in het komgebied door de verkorte droogvalduur. In het middengebied neemt het aandeel geschikt kokkelgebied in eerste instantie toe ten gevolge van gunstige stroomsnelheden, maar verslechtert daarna door de kortere droogvalduur. In het mondingsgebied verandert de droogvalduur ook, maar op een wijze dat dit vooralsnog gunstig is voor de ontwikkeling van kokkelbiomassa's. De totale bestanden aan kokkelbiomassa in de Oosterschelde dalen volgens de simulatie wel met het voortschrijden van de tijd.

Een analyse van de kokkelvisserij laat zien dat kokkelvisserij in het beste kokkelhabitat plaats vindt, wat een bevestiging van de habitatkaart is. Een analyse op plaatniveau geeft als resultaat dat op de Vondelingsplaat de verandering in kokkelbiomassa vooral gestuurd wordt door de watertemperatuur in de winter, maar dat op de Roggenplaat de kokkelvisserij een belangrijke rol speelt in de verandering van de biomassa van jaar tot jaar.

Met behulp van de habitatkaart is tenslotte bekeken in welk type kokkelhabitat zich de Japanse oesters bevinden. De oesters lijken niet op de meest geschikte kokkelhabitats te liggen, maar op plaatsen met een kortere droogvalduur. Door de plaatverlagingen die in het Oosterschelde-systeem gaande zijn zal het habitat voor kokkels steeds minder gunstig worden, terwijl het habitat voor oesters steeds beter wordt.

Voor de Waddenzee wordt geconcludeerd dat de hoogste biomassadichtheden en de meeste kokkelbanken in de periode 1998-2002 gevonden werden op de hoge en relatief slijkige delen

van de Waddenzee. 1-jarige kokkels lijken vooral voor te komen op hydrodynamisch rustige locaties met een relatief hoog slibgehalte.

Er wordt geconstateerd dat in laaggelegen delen van het eulitoraal (nabij de gemiddeld-laagwaterlijn) de laatste jaren relatief lage kokkelbiomassa's en weinig kokkelbanken aangetroffen worden (vergeleken met de toestand in de jaren 1976-1980). Deze relatieve afwezigheid van kokkels op de lagere delen staat in contrast met hun vroegere verspreiding. Voor die relatieve afwezigheid van kokkels en kokkelbanken in de laag-litorale delen is een viertal hypothesen opgesteld, dat verder niet getoetst of onderzocht is. Wel is ditangaande geconstateerd dat er te beperkt kennis is van de allereerste vestigingsfase van schelpdierbroed en de ontwikkelingsprocessen die zich in de eerste maanden na vestiging afspelen.

Geconstateerd is ook dat in de jaren ná de grote broedval van kokkels in 1997 het zwaartepunt van de kokkelbanken in de open gebieden van de Waddenzee voortdurend verschoven is naar hoger gelegen litorale delen; dit proces vond in de gesloten gebieden nauwelijks plaats. Visserij is in dezen de meest waarschijnlijke structurerende factor. Als gevolg van betere groeiomstandigheden in lagere delen vindt eerst daar bevissing plaats, in de jaren eropvolgend verschuift die naar hoger gelegen platen.

Het effect van een dergelijke verandering is eveneens bediscussieerd, en zal voor voedselzoekende vogels als scholeksters en eidereenden negatieve gevolgen kunnen hebben. De gevoeligheid van de schelpdieren voor vorst is hoger in de litorale zone groter, de groeisnelheden zijn lager evenals de conditie van de schelpdieren en aldus is de voedselkwaliteit voor scholeksters en eidereenden geringer.

Er is een verschil tussen de droogvalduur waar kokkels *relatief* veel voorkomen, en die waar ze *absoluut* veel voorkomen. Dit heeft te maken met de frequentieverdeling van de droogvaltijden zelf: droogvaltijden > 60% komen relatief weinig voor in het Waddengebied. Wanneer gevonden wordt dat bij lange droogvalduur de kans om kokkels aan te treffen groot is of de dichtheid (biomassa per m²) het grootst is, dan wil dat niet zeggen dat daar ook (in termen van biomassa) ook de meeste kokkels liggen. Die komen –gezien de verdeling van die droogvaltijden- rond droogvaltijden van 40-50% voor.

Zowel voor de Oosterschelde als voor de Waddenzee is aldus met behulp van de uitkomsten van de habitatgeschiktheidsanalyses getracht karakteristieken van de verspreiding van kokkels te beschrijven en daar waar mogelijk te becommentariëren of in een breder perspectief te plaatsen.

1. Inleiding

1.1 Achtergrond

In 1998 is de eerste fase van het beleid voortvloeiend uit de Structuurnota Zee- en Kustvisserij geëvalueerd (LNV, 1998). Een tweede evaluatie, EVA-II, is in de periode 1998-2003 uitgevoerd door de instituten Alterra, RIVO en RIKZ en heeft tot doel de effecten van de schelpdiervisserij in de Waddenzee en Oosterschelde op de natuurwaarden van deze gebieden in kaart te brengen. Uiteindelijk dient het onderzoek ook materiaal aan te dragen om het beleid inzake de visserij in de Waddenzee te structureren en te formuleren.

In het kader van deze evaluatie is informatie nodig over de omvang en karakteristieken van het kokkelbestand in de Waddenzee en Oosterschelde en de dynamiek van die bestanden in tijd en ruimte. Dit onderzoek is ondergebracht in project H ("Dynamiek kokkelbanken", Ens et al, 2000).

Project H kent een drietal deelprojecten: een overzicht van bestandsopnames is gerapporteerd in subproject H2 (Kamermans et al, 2003a), het effect van natuurlijke factoren en kokkelvisserij op de temporele dynamiek van kokkelbestanden in H4 (Kamermans et al, 2003b), en een karakterisering van de voorkeurshabitats in subproject H3, waarover in deze rapportage verslag wordt gedaan. Indertijd is ook een project H1 geformuleerd (definitie van een kokkelbank), maar dat is niet uitgevoerd.

1.2 Habitatgeschiktheidsanalyses

Het hier gerapporteerde deel van het evaluatieonderzoek betreft een analyse naar de voorkeurshabitats van kokkels en kokkelbanken. Deze habitatgeschiktheidsanalyse is een vervolg op de habitatanalyse voor meerjarige eulitorale mosselbanken in de Waddenzee, welke in deelproject F2 uitgevoerd is geweest (Brinkman & Van Stralen, 1999; Brinkman et al, 2001; Brinkman & Bult, 2002).

Het voorspellen van de verspreiding van soorten is een belangrijk onderdeel bij beleid ten aanzien van bedreigde diersoorten, het herstellen van ecosystemen, het herintroduceren van soorten, de analyse van de variabiliteit van populaties en bij mens-natuur conflicten (Hirzel et al., 2001).

Habitatmodellen cq -analyses betreffen een methode om de verspreiding van soorten te kunnen beschrijven. Hierbij kunnen verschillende typen habitatmodellen worden ontwikkeld. Guisan &

Zimmerman (2000) hebben een uitgebreid overzicht gegeven van technieken die in de vegetatiekunde gebruikt worden.

Deze habitatanalyses zijn uitgevoerd om duidelijk te maken wélke delen van de Waddenzee en de Oosterschelde de meeste potentie hebben voor het ontstaan van rijke biotopen; rijk zowel in de zin van soortenrijkdom, als van een grote biomassadichtheid en daarmee aantrekkelijk voor vogels en andere predatoren. De uitkomsten worden gepresenteerd in de vorm van geschiktheidskaarten.

De habitatkaart moet vooral als een instrument voor integratie van gegevens worden gezien, aangezien onderliggende processen over de ruimtelijke verspreiding van kokkels nog niet voldoende bekend zijn. Wel kunnen de uitkomsten zorgen voor een beter begrip van de processen die spelen bij de ontwikkeling van kokkelbanken.

Er is een onderscheid gemaakt tussen Oosterschelde en Waddenzee; de indeling van de rapportage is daarop ingericht; zie daarvoor sectie 1.6.

1.3 Vraagstelling

Doel van het onderzoek is inzicht krijgen in de eisen die kokkels aan hun omgeving stellen. Resultaat is een aantal kokkelhabitatkaarten, die de potentiële gebieden in de Oosterschelde cq Waddenzee voor kokkels aangeven. Deze kaarten zijn gebaseerd op abiotische omgevingskenmerken.

In dit rapport wordt gepoogd een antwoord te vinden op de volgende vragen:

- Hoe kan het kokkelhabitat in de Oosterschelde en in de Waddenzee het beste beschreven worden? In dit rapport wordt verslag gedaan van de bouw van een habitatmodel voor de Oosterschelde (hoofdstuk 1-5) en voor de Waddenzee (hoofdstuk 6-9). Hiervoor worden verschillende modelleertechnieken toegepast, waarna uiteindelijk voor een definitief model wordt gekozen.
- Hoe verhouden de verschillende modellen zich tot elkaar en tot kokkelhabitatmodellen uit andere watersystemen?
- Hoe verandert het habitat van kokkels in de loop der tijd wanneer het habitat met het definitieve model wordt beschreven?
- Hoe verhoudt kokkelvisserij zich tot de habitatkaart?
- Bezetten oesters in de Oosterschelde volgens het model optimale kokkelgebieden, ofwel: hebben oesters en kokkels bij dezelfde abiotiek dezelfde kans op voorkomen?

1.4 Uitgangspunt

De onderliggende gedachte in dit onderzoek is dat de ontstaanskans van een kokkelbank mogelijk afhangt van de lokale abiotische omstandigheden zoals stroming, storm, droogvalduur van een plaat, etc. Onderzocht is of er een statistisch verband bestaat tussen dergelijke lokale abiotische omstandigheden en het voorkomen van kokkels en van kokkelbanken. Is dat het geval, dan is met behulp van het resultaat aan te geven hoe alle gebieden in de Waddenzee dan wel Oosterschelde beoordeeld kunnen worden op geschiktheid voor het ontstaan van kokkelbanken. Of op enig moment op geschikte plaatsen ook banken voorkomen hangt echter af van de broedval, predatie, en eventueel menselijk ingrijpen ter plekke. Dit betekent dat in gebieden waar (lange tijd) geen kokkels voorkomen op zich nog zeer geschikt kunnen zijn voor de vestiging van kokkelbanken.

1.5 De habitatkaarten en het gebruik ervan

Voor de analyses is de Waddenzee ingedeeld in cellen van 50*50 m, en de Oosterschelde in cellen van 100*100 m. De gebruikte data betreffen zowel het voorkomen van kokkelbanken, als resultaten van inventarisaties van kokkelaantallen en biomassadichtheden. Afhankelijk van het uitgangsmateriaal berekenen de resulterende habitatmodellen voor elk van die gridcellen een trefkans op een kokkelbank, dan wel een theoretisch te verwachten aantals- of biomassa-dichtheid. De resultaten van analyses zijn deels weer gebruikt bij de analyse van het effect van kokkelvisserij op het ontstaan van mosselbanken in de Waddenzee (deelproject F4a; Brinkman et al, 2003), bij de analyse van de effecten van kokkelvisserij op kokkelbanken (deelprojecten C1/3; Leopold et al, in prep) en bij studie naar de draagkracht van de Oosterschelde (deelproject D2; Geurts van Kessel, 2003).

Daarnaast is in de voorliggende rapportage getracht de waarnemingen, die bestaan uit de locaties van kokkelbanken, kokkeldichtheden wat betreft biomassa en aantallen, én een jaarklasse-indeling van de kokkels te verklaren; er komt immers materiaal beschikbaar waarmee de verdeling van kokkels en kokkelbanken systematischer wordt beschreven dan tot nu toe het geval was. Hiermee raakt het rapport aan deelrapport H4 (Kamermans et al, 2003b).

1.6 De indeling van de rapportage

Het eerste deel van de rapportage behandelt de Oosterschelde (hoofdstuk 1-5); het tweede deel de Waddenzee (hoofdstuk 6-9). Beide delen zijn onderverdeeld in een sectie materiaal en methoden, resultaten en een discussie. Voor het Oosterscheldedeel zijn B.J. Kater & J.M.D.D

Baars (beiden RIVO) primair verantwoordelijk en voor het Waddenzeedeel A.G. Brinkman & G. Aarts (beiden Alterra). Het laatste hoofdstuk (10) geeft een algehele conclusie.

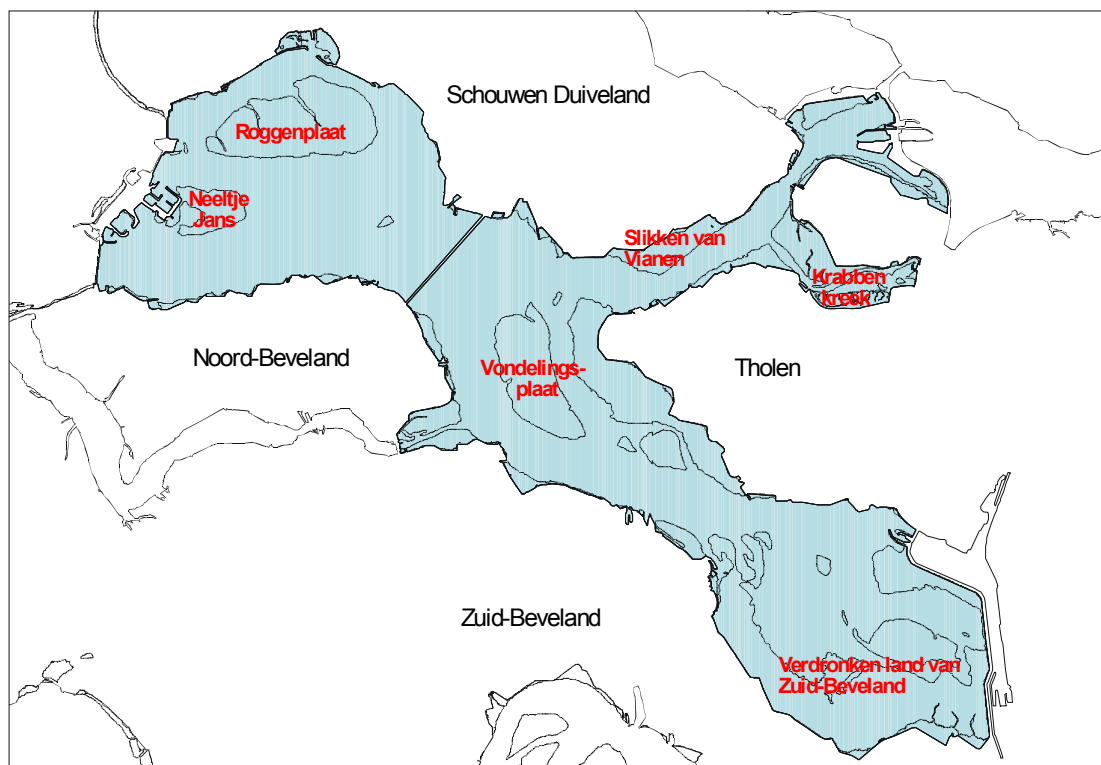
1.7 Inbreng van de kokkelsector en natuurbeschermingsorganisaties

Na het gereedkomen van de eerste versie van deze rapportage zijn in een overleg met de kokkelsector (locatie Productschap Vis te Rijswijk, dd. 28 juli 2003) de habitatkaarten getoetst aan de veldkennis van kokkel vissers. Dit heeft tevens tot een aantal kritische opmerkingen geleid, welke ter harte zijn genomen in de definitieve versie van het rapport. Ook de vragen en opmerkingen van de natuurbeschermingsorganisaties die in de stuurgroep van het EVA-II onderzoek zijn vertegenwoordigd zijn in deze rapportage verwerkt.

Deel 1

Kokkelhabitatkaart voor de Oosterschelde

B.J. Kater & J.M.D.D. Baars

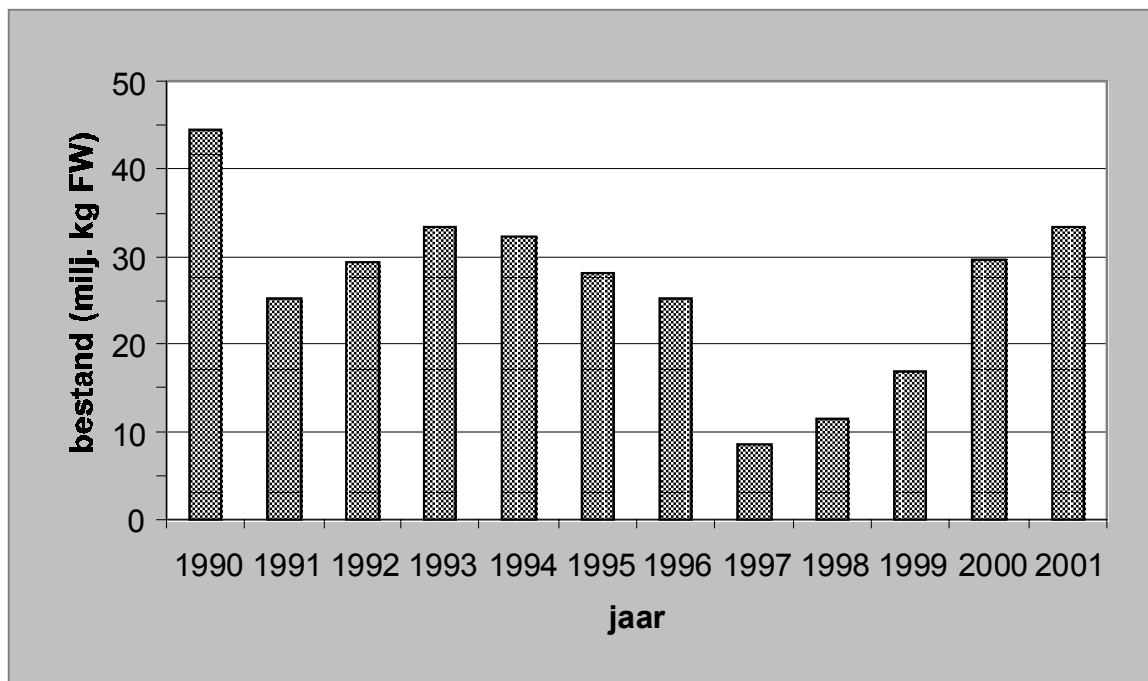


Kaart 1 Overzichtskaart Oosterschelde

2. Inleiding Oosterschelde

2.1 Kokkels in de Oosterschelde

Naast de mossel (*Mytilus edulis*) en de Japanse oester (*Crassostrea gigas*) is de kokkel (*Cerasteroderma edule*) een dominante suspensie-eter in de Oosterschelde (Kaart 1). De kokkel komt veel voor op de platen en slikken in het intergetijdengebied. De kokkeldichtheden variëren van jaar tot jaar, afhankelijk van het succes van broedval, mortaliteit, visserij en predatiedruk. De totale biomassa hangt af van de dichtheid en de groei, welke gerelateerd is aan de voedselbeschikbaarheid. Het bestand aan kokkels vertoont grote variatie van jaar tot jaar (Figuur 1).



Figuur 1: Verloop van kokkelbiomassa's van jaar tot jaar in versgewicht (FW= schelp+vlees+water).

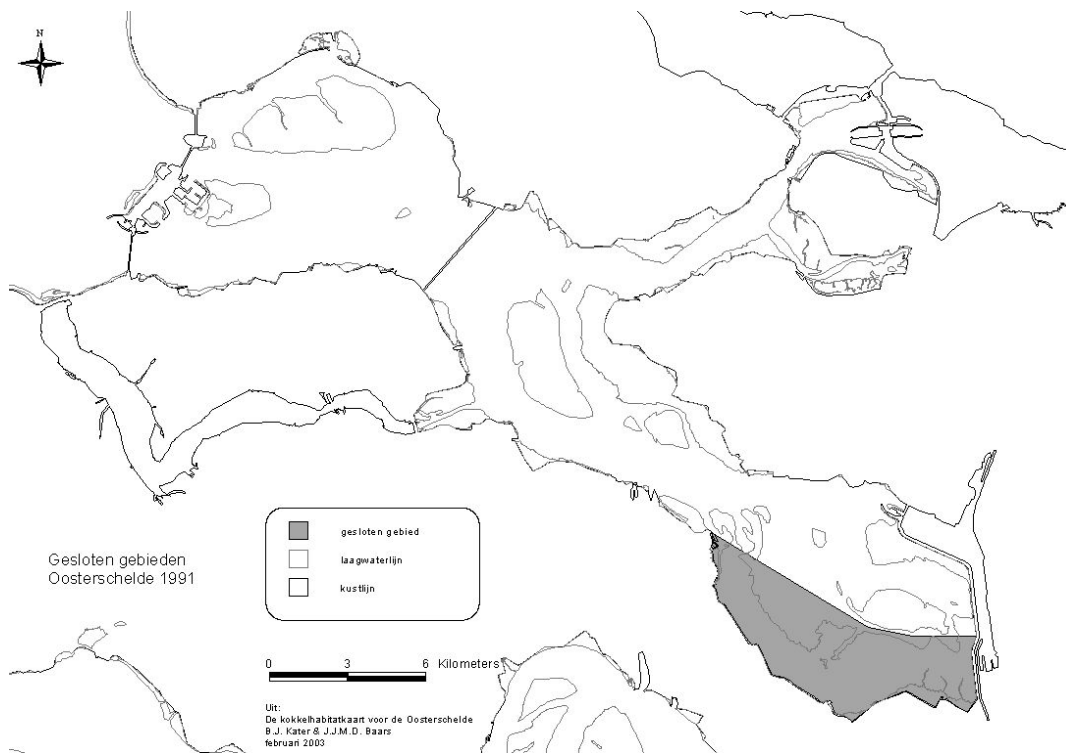
2.2 Beleid

Begin jaren negentig is beleid voor de Oosterschelde ontwikkeld dat gericht was op het reserveren van voedsel voor schelpdieretende vogels. Dit beleid is in 1993 vastgelegd in de Structuurnota Zee- en Kustvisserij (LNV, 1993). In 1999 is na een tussentijdse evaluatie het beleidsbesluit Schelpdiervisserij Kustwateren 1999-2003 vastgesteld. Dit besluit hield onder

andere in dat het voedselreserveringsbeleid, dat in de periode 1993-1998 van kracht was voor de Oosterschelde, werd gewijzigd. De hoeveelheid voedsel die in de periode vóór 1999 werd gereserveerd voor vogels in de Oosterschelde was gerelateerd aan de aantallen en aan de geschatte voedselbehoefte van de vogels die eind jaren '80 in dit gebied aanwezig waren. Deze gemiddelde voedselbehoefte was vastgesteld op 3.4 miljoen kg kokkelvlees en 1.3 miljoen kg mosselvlees, totaal 4.7 miljoen kg. 3.8 miljoen kg van deze 4.7 miljoen kg werd nodig geacht voor scholeksters, de rest voor andere vogels. Van deze 3.8 miljoen kilo vlees had 3.4 miljoen betrekking op vlees in de vorm van kokkels die ook nog eens in dichtheden voorkwamen groter dan 50 per m², en 0.4 miljoen kg had betrekking op vlees in de vorm van mosselen. De Oosterschelde werd volledig gesloten voor kokkelvisserij indien minder dan 60% van de voedselbehoefte van scholeksters (2.04 miljoen kg kokkelvlees) aanwezig was.

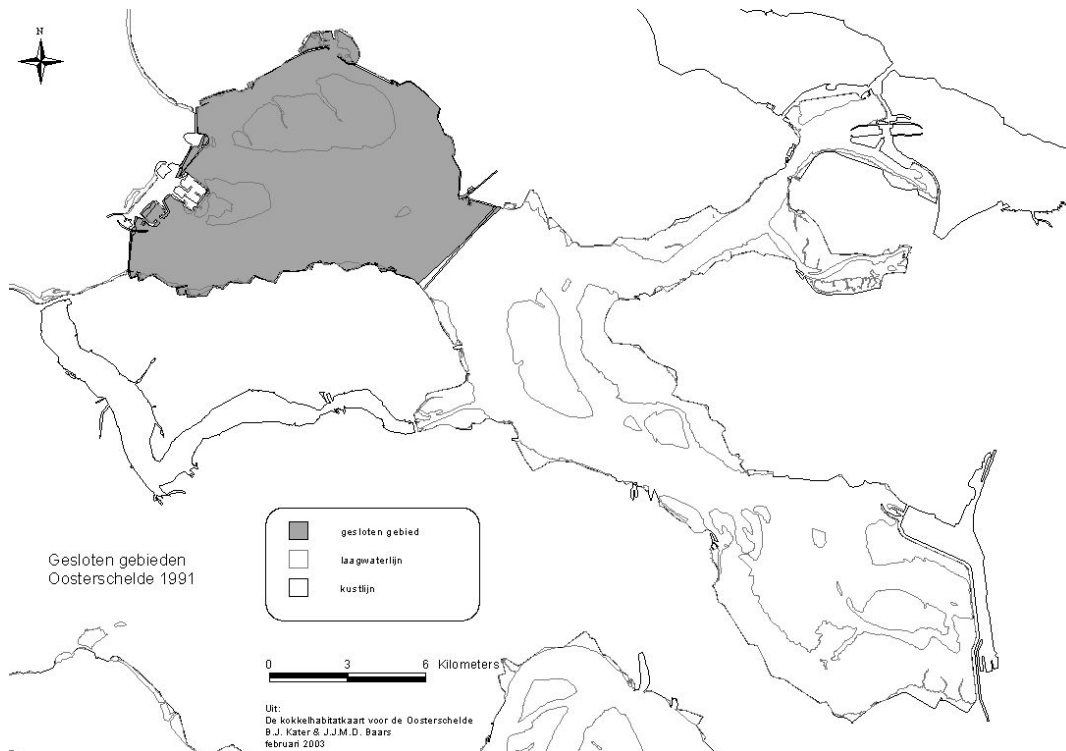
Ingaande 1999 is besloten dat de volledige voedselbehoefte van vogels in de Oosterschelde moest worden gedekt in de vorm van kokkels. De redenen hiervoor waren het ontbreken van (natuurlijke) mosselzaadval op de platen en een tekort aan alternatieve prooien voor scholeksters. Dit houdt in dat de Oosterschelde voor kokkelvisserij gesloten (of niet geopend) wordt indien op de platen minder dan 5 miljoen kg kokkelvlees aanwezig is in de vorm van kokkels en in dichtheden groter dan 50 per m². In 2000 is het reserveringsniveau verlaagd naar 4.1 miljoen kg kokkelvlees.

In de loop der jaren zijn in het kader van de voedselreservering verschillende delen van de Oosterschelde gesloten geweest voor kokkelvisserij (Van Stralen en Kesteloo-Hendrikse, 1998). Ook in de periode 1990-1993 is in schelpdierarme jaren een beperkend beleid gevoerd ten aanzien van visserij in de Oosterschelde (LNV, 1993). In 1990 werd een deel van de Oosterschelde gesloten. Het betrof hier een deel van het komgebied (Kaart 2).



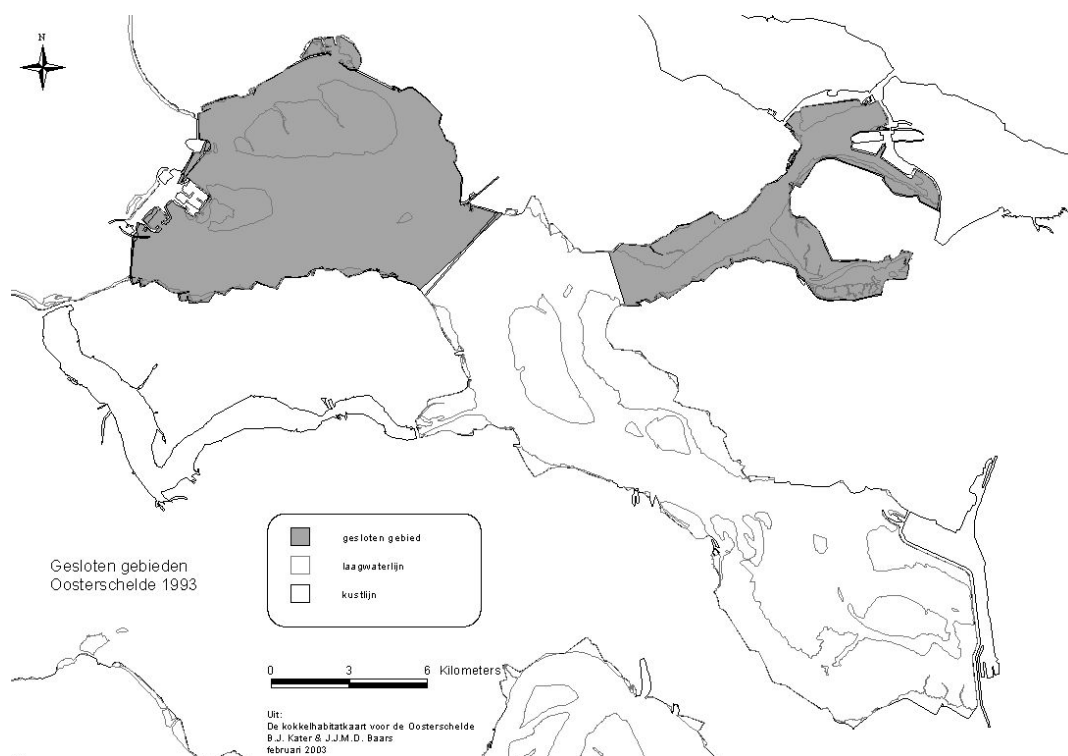
Kaart 2: Gesloten gebied in 1990.

In 1991 is het gehele mondingsgebied gesloten geweest voor kokkelvisserij (Kaart 3).



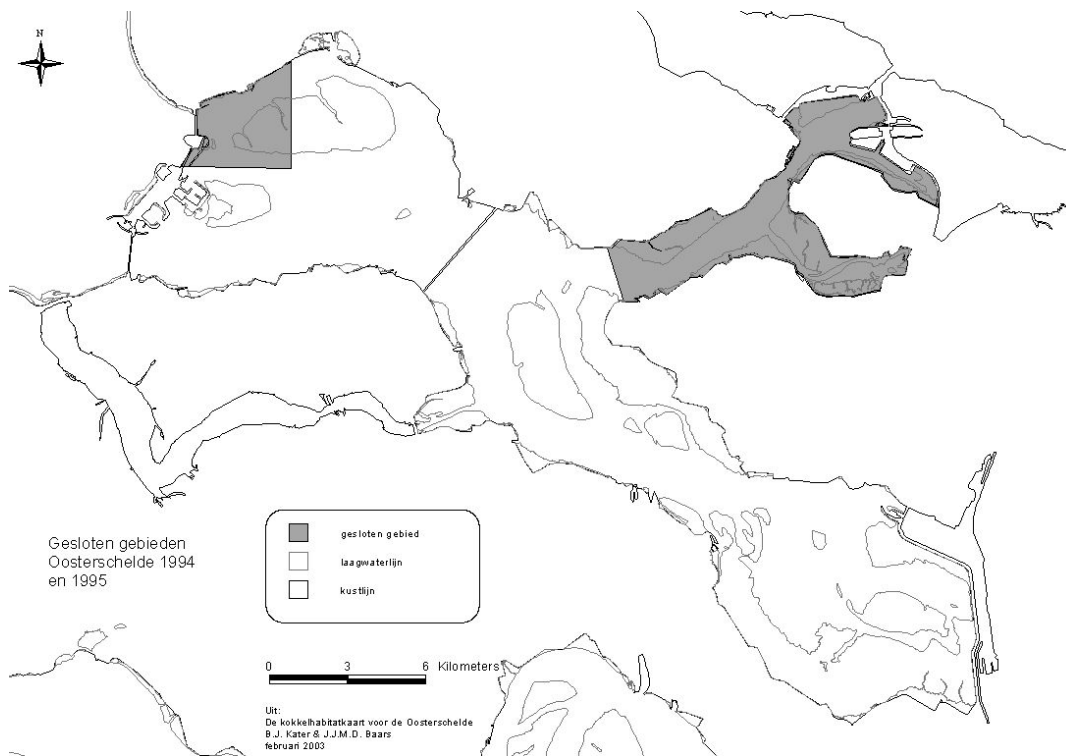
Kaart 3: Gesloten gebied in 1991.

In 1992 was de hele Oosterschelde opengesteld, terwijl in 1993 het gehele mondingsgebied en de noordtak zijn gesloten (Kaart 4).



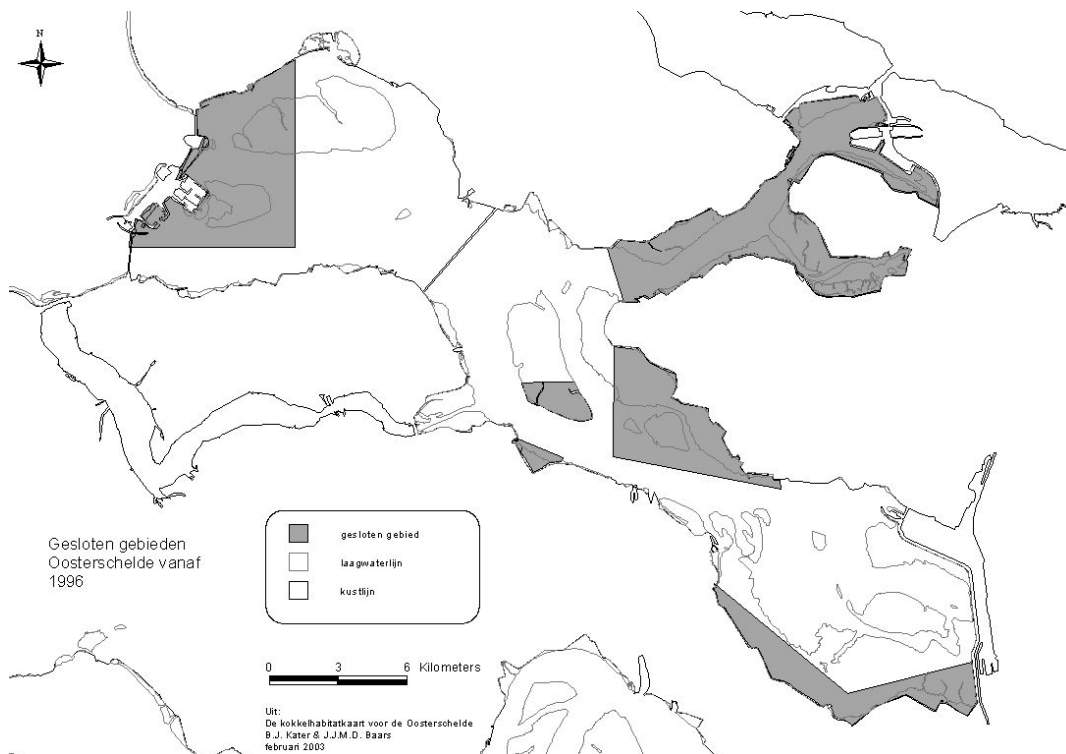
Kaart 4: Gesloten gebied in 1993.

In 1994 en 1995 zijn de noordtak en een deel van de Roggenplaat gesloten (Kaart 5). Dit zijn de gebieden zoals in de Structuurnota Zee- en Kustvisserij (LNV, 1993) zijn gedefinieerd.



Kaart 5: Gesloten gebied in 1994, 1995 en 2001.

In 1996 is aanvullend op de al gesloten gebieden een aantal gebieden extra gesloten: Neeltje Jans, de zuidpunt van de Vondelingsplaat, Kattendijke, de Middelploot en een deel van de Slikken van den Dortsman, en een deel van het Verdrongen Land van Zuid-Beveland (Kaart 6).



Kaart 6: Gesloten gebied in 1996.

In de jaren 1997 tot en met 2000 lag er niet voldoende voedsel voor vogels, zodat de gehele Oosterschelde voor kokkelvisserij werd gesloten. In 2001 lagen er veel kokkels, waarna een deel van de Oosterschelde is opengesteld voor kokkelvisserij. De gesloten gebieden zijn in dit jaar gelijk aan de gesloten gebieden van 1994 en 1995 (Kaart 5).

2.3 Habitatanalyses

De drie technieken die met betrekking tot de Oosterschelde zijn gebruikt worden hieronder kort uiteengezet.

- Generalized Linear Modelling: Generalized linear models (GLM) zijn gebaseerd op een veronderstelde (niet-lineaire) relatie tussen het gemiddelde van de responsvariabele en de lineaire combinatie van de verklarende variabelen. De distributie van de variabelen kan divers zijn (bijv. normaal, Poisson, binominaal, gamma). GLM's zijn daardoor flexibel en geschikt voor de analyse van ecologische relaties (Guisan et al., 2002). De GLM techniek is bijvoorbeeld toegepast in een onderzoek naar de spatiele patronen van vis in een litoraal rots rif in Spanje (Garcia-Charton & Perez-Ruzafa, 2001) en de verspreiding van roofvogels op het Iberisch schiereiland (Sánchez-Zapata & Calvo, 1999). Zie overigens ook sectie 7.4.

Logistische regressie: Bij een logistische regressie wordt de kans op aanwezigheid van een soort op een bepaalde plek voorspeld. Dit type model wordt vaak toegepast, bijvoorbeeld voor de analyse van de verspreiding van zeevogels bij Canada (Huettmann & Diamond, 2001); van macrozoöbenthos in de Westerschelde (Ysebaert et al., 2000), van de verspreiding van de Iberische lynx (*Lynx pardinus*) in Portugal (Palma et al., 1999) en voor de constructie van een metapopulatie model voor de Californische muggenvanger (*Polioptila c. californica*) (Akçakaya & Atwood, 1997).

Habitat suitability index: Habitat suitability index modeling (HSIM) is een gereedschap waarmee habitatkwaliteit voor soorten in kaart kan worden gebracht. Habitat suitability indices worden geconstrueerd op basis van synthese van bestaande kennis en expert-judgement, waarbij de verschillende habitatcomponenten worden geschaald van 0 tot 1. Hierbij wordt een score van 1 als optimaal habitat wordt beschouwd, en 0 als slecht habitat (Jones et al., 2002). Voorbeelden van recente toepassingen zijn: de ontwikkeling van een HSI model voor acht soorten vissen en ongewervelde soorten in de Casco en Sheepscot Bays in Maine (Brown et al., 2000), een HSI model voor de Japanse Kuifibis (*Nipponia nippon*) in Yang County, China (Li et al, 2002), een habitat suitability model voor het herstel van kalkrijke graslanden (Burnside et al., 2002) en een HSI model voor het nesthabitat van de holenuil (*Speotyto cunicularia*) (Uhmann et al., 2001).

De mogelijkheden voor een habitatbenadering om aan de hand van abiotische kenmerken de geschiktheid van een gebied voor een soort te berekenen (HSI) is vaak beperkt omdat biomassa- of aantalsdichtheden niet alleen door abiotiek worden bepaald, maar ook door factoren als geschiedenis, ziekten, exploitatie, intra- en interspecifieke competitie en predatie (Jones et al., 2002).

Zo onderzochten bijvoorbeeld Loukmas & Halbrook (2001) de voorspelling van een habitat suitability index model voor de verspreiding van de Amerikaanse nerts (*Mustela vison*). De analyse liet zien dat de HSI waarden niet correleerden met de activiteitsgraad van de nerts. Zij wijten dit aan het ontbreken van de prooi-aanwezigheid in het model, en geven hiermee beperkingen aan van een statische HSI-benadering.

In dit rapport worden de drie hierboven beschreven technieken op de Oosterschelde-situatie toegepast.

3. Materialen en methoden Oosterschelde

3.1 Kokkels

Sinds 1990 worden de kokkelvoorkomens in de Oosterschelde geïnventariseerd (Bult & Kesteloo, 2001; Kamermans et al 2003a). De surveys worden uitgevoerd in de maanden april en mei. Door de gehele Oosterschelde zijn noord-zuid raaien gevaren met een afstand van 0.5 lgeografische lengteminuten (555m). De afstand tussen de monsterpunten op de raai is 0.25 geografische breedteminuten (463 m). Voor de bemonsteringen zijn diverse monstertuigen gebruikt, maar alleen de monsters genomen met een kokkelschepje zijn in dit project gebruikt. Met het kokkelschepje is een oppervlakte van 0.1 m² bemonsterd, op een maximale waterdiepte van ongeveer 8 meter. Het monster is gezeefd over een zeef met een maaswijdte van 2 mm. Van ieder monster zijn de kokkels geteld en gewogen. Uit figuur 1 blijkt dat het totale bestand van kokkels van jaar tot jaar een behoorlijke variatie vertoont. Daarom is uitgegaan van de gemiddelde biomassa over een langere periode. Van alle tussen 1990 en 2001 uitgevoerde kokkelsurveys in de Oosterschelde zijn, per monsterpunt, de biomassa's gemiddeld. Hierbij werden alleen de punten uit het litorale gebied gebruikt, alle zijn met hetzelfde monstertuig (het kokkelschepje) bemonsterd. De monsterpunten zijn kokkelpunten genoemd. Deze kaart met kokkelpunten is in ArcView 3.2a (ESRI, 2000) ondergebracht.

3.2 Abiotische variabelen

3.2.1 Diepte

De dieptekaart 1994 (cm t.o.v. NAP) is geleverd door het RIKZ. Het betreft hier een kaart die is opgebouwd uit vaklodingen en waterpassingen. De vaklodingen zijn uitgevoerd in de jaren 1993, 1994 en 1995. De grote plaatgebieden (Roggenplaat, Galgeplaat, enz.) zijn opgenomen in 1990 en 1991. De gebieden die met deze data niet gedekt konden worden zijn aangevuld met oudere data, waarbij de oudste gegevens uit 1983 stammen.

De dieptekaart is een gridbestand met gridcellen van 20m x 20m. De dieptekaart is ingelezen in ArcView, uitgebreid met de extensie Spatial Analyst (ESRI, 1996). Met behulp van de Get Grid Value Extension (Davies, 2000) is de diepte op het kokkelpunt aan de biomassa gekoppeld.

3.2.2 Droogvalduur

De droogvalduurkaart is geleverd door het RIKZ en laat het percentage van de tijd zien dat een plaats droog valt. De droogvalduurkaart is gebaseerd op de dieptekaart 1994 en waterstandsgegevens welke met een frequentie van 10 minuten ingewonnen zijn. De kaart bestaat uit een gridbestand met een gridcel grootte van 20m x 20m. De kaart is ingelezen in ArcView, uitgebreid met de extensie Spatial Analyst (ESRI, 1996). Met behulp van de Get Grid Value Extension (Davies, 2000) is de waarde van de gridcel onder het kokkelpunt aan dit punt gekoppeld.

3.2.3 Stroomsnelheden

Met behulp van het model SCALOOST zijn door het RIKZ de stroomsnelheden (cm/s) berekend. Hierbij is uitgegaan van de dieptekaart van 1994. Voor de habitatkaart is gebruik gemaakt van de stroomsnelheid bij eb gedurende springtij. De maximale stroomsnelheid bij eb is ook de variabele die door Ysebaert et al. (2000) voor de Westerschelde is gebruikt.

De stroomsnelheidskaart is geleverd als gridbestand. De gridcellen hebben een grote van 50m x 50m. De kaart is ingelezen in ArcView. Met behulp van de Get Grid Value Extension is de stroomsnelheid op het kokkelpunt aan de biomassa gekoppeld.

3.2.4 Chloriniteit

De chloriniteit (g kg^{-1}) in het Oosterschelde bekken is berekend met behulp van het model OOST3. Met dit model is de chloriniteitsverdeling na de bouw van de kering gesimuleerd, voor een relatief droog jaar en voor een relatief nat jaar. De berekeningen zijn uitgevoerd door directie Zeeland (Lievense, 2002), waarna op basis van de resultaten het gridbestand door het RIKZ is gemaakt en aangeleverd. Het gridbestand heeft een resolutie van 100m x 100m. De kaarten zijn ingelezen in ArcView. Met de Get Grid Value Extension is aan ieder kokkelpunt de waarde van de onderliggende grid cel gekoppeld.

3.2.5 Mediane korrelgrootte en percentages slib

De gegevens van de mediane korrelgrootte ($\text{in } \bullet \text{ m}$ met fractie $> 16 \bullet \text{ m}$) zijn afkomstig van het NIOO/CEME te Yerseke (H. Hummel). Voor de habitatkaart is gebruik gemaakt van de korrelgroottegegevens verzameld tussen 1989 en 2000 ($n=1086$). De korrelgroottegegevens bestaan uit puntdata met coördinaten en liggen verspreid in de Oosterschelde. Om de korrelgroottegegevens te kunnen koppelen aan de kokkelpunten is, met de het script Create Map Grid Theme (Banerjee, 2000) een grid met een gridcelgrootte van 0.5 bij 0.25 geografische minuten over de kokkelpunten gelegd. Per gridcel komt 1 kokkelpunt voor.

Vervolgens zijn de korrelgroottegegevens die binnen een gridcel vallen, gemiddeld. Deze waarde is aan de kokkelbiomassa behorende in het gridcel gekoppeld.

De mediane korrelgrootte is niet voor het gehele Oosterscheldegebied bekend.

3.2.6 *Geomorfologische kaart*

De geomorfologische kaart 1999-2000 is afkomstig van het RIKZ. De kaart is gemaakt door de Meetkundige Dienst (Loomans, 2000). In de kaart worden gebieden in verschillende geomorfologische eenheden ingedeeld op basis van informatie van false-colour luchtfoto's, waarbij klassen ontstaan als schorren, laag energetische platen, hoog energetische platen, ruggen en water. De kaart is opgebouwd uit vlakken (polygonen) die een bepaalde geomorfologische klasse vertegenwoordigen. De geomorfologische kaart is in ArcView ingelezen. Met behulp van de optie "join" zijn de klasse aan de kokkelpunten gekoppeld aan de klasse op de plaats van het kokkelpunt.

3.3 **Habitatanalyse**

De gegevens over kokkelvoorkomens en de abiotische variabelen zijn middels drie verschillende technieken aan elkaar gekoppeld. Deze worden hieronder per paragraaf geschreven.

3.3.1 *Generalized linear modelling*

Met behulp van generalized linear modeling (GLM) is een relatie gelegd tussen abiotiek en de biomassadichtheid van kokkels. Het model is opgesteld met behulp van gegevens over droogvalduur, stroomsnelheid en saliniteit. Mediane korrelgrootte en percentage slib vielen af omdat hierover niet voor alle Oosterscheldepunten gegevens beschikbaar waren. Diepte viel af omdat deze variabele sterk gecorreleerd is met droogvalduur.

De drie genoemde abiotische variabelen zijn als eerste orde en twee orde model gefit, en alle mogelijke interacties zijn aan het model meegegeven. Het model is gefit met behulp van stepwise backwards generalized linear modelling. Termen zijn uit de procedure verwijderd als $p > 0.05$. Omdat de residuen niet de normale verdeling volgen, en er nulwaarnemingen in de dataset voorkomen, is een Poissonverdeling gebruikt. Omdat de gegevens geen gehele, maar gebroken getallen betroffen werd de schaalparameter geschat binnen de gebruikte procedure. Het percentage door het model verklaarde deviantie is berekend. De procedure is uitgevoerd met behulp van het softwarepakket SAS (2000).

Naast een model met alle variabelen is voor droogvalduur en stroomsnelheid een apart model met alleen deze variabele als eerste- en als tweede-orde term gefit. Met deze aparte modellen was het mogelijk resultaten van verschillende technieken met elkaar te vergelijken.

3.3.2 *Logistische regressie*

Met behulp van logistische regressie is een relatie gelegd tussen abiotiek en de dichtheid van kokkels. Van ieder kokkelpunt is bepaald of kokkels in een dichtheid groter dan 50 exemplaren m⁻² voorkomen. Tevens is van deze punten de diepte, stroomsnelheid, mediane korrelgrootte, droogvalduur en saliniteit bepaald.

Het model is gefit met behulp van gegevens van droogvalduur, stroomsnelheid en chloriniteit. Mediane korrelgrootte en percentage slib vielen af omdat daarmee maar een klein gedeelte van de kokkelpunten voorzien werd van een waarde. Diepte viel af omdat deze parameter sterk gecorreleerd is met droogvalduur. De drie genoemde abiotische variabelen zijn als eerste-orde- en twee-orde model gefit, en alle mogelijke interacties zijn aan het model meegegeven. Het model is gefit met behulp van stepwise backwards binaire logistische regressie. Voor het berekenen van de regressie is de logistische regressiemodule van SYSTAT 9.0 (Systat, 1998) gebruikt.

Ook voor iedere individuele variabele is via een binaire logistische regressie de relatie tussen de variabele en de kans op het voorkomen van meer dan 50 kokkels per vierkante meter bepaald. Er zijn zowel eerste- als tweede-orde functies bepaald. De abiotische variabelen waarvoor dit gedaan is zijn droogvalduur, stroomsnelheid, saliniteit, diepte, en mediane korrelgrootte.

3.3.3 *Habitat suitability index*

Met behulp van een habitat suitability index model is een relatie gelegd tussen abiotiek en de biomassadichtheid van kokkels. Vervolgens is voor de hoogste biomassawaarden een model gefit, waarbij een model ontstond dat bij iedere waarde van de abiotische variabele de maximaal mogelijke biomassadichtheid weergeeft. Om een zo goed mogelijk model te verkrijgen zijn met diverse modellen zowel eerste- als tweedegraads functies gefit over zowel ongetransformeerde als met een natuurlijk logaritme getransformeerde waarden voor de biomassadichtheid. Alleen significante modellen worden gebruikt. De keuze van het uiteindelijke model hangt af van de het antwoord op de vraag of het model biologisch verklaard kan worden, de beschrijving van de top van de data, en de fit. Het fitten is uitgevoerd met behulp van SYSTAT (Systat, 1998). De gevonden vergelijking wordt omgezet in een suitability index door de top van de curve op 1 te stellen. De suitability indices voor diverse abiotische variabelen worden gecombineerd tot een habitat suitability index door het ongewogen geometrische gemiddelde te nemen (Layher & Maughan, 1985):

$$HSI = [SI_{par1} * SI_{par2} * \dots * SI_{par_n}]^{1/n}$$

(1) (1)

waarin

HSI = habitat suitability index

SI = suitability index

par1 = abiotische variabele nummer 1 ...

par_n = abiotische variabele nummer n

3.3.4 Geomorfologische kaart

De geomorfologisch kaart is een discrete abiotische variabele. Deze kaart kan bruikbaar zijn bij de habitatkaart wanneer de biomassa in de verschillende klassen op de platen een significant verschillende biomassa geeft. Dit wordt met een Kruskal-Wallis test (een generalisatie van de rangensomtoets van Wilcoxon-Mann-Whitney; Zijp, 1974) onderzocht.

3.4 Habitatkaarten

3.4.1 Opzet kaarten

Met de resultaten van de drie modellen zijn habitatkaarten gemaakt. Hiertoe is eerst, met behulp van het script Create Map Grid Theme (Banerjee, 2000), een grid van 100m*100m over de Oosterschelde gelegd. Per gridcel is de benodigde abiotische informatie van de abiotische kaart gelezen, en gekoppeld aan de gridcel. Vervolgens kon, met behulp van het gevonden model, de biomassadichtheid, kans op voorkomen of suitability van de gridcel worden bepaald.

3.4.2 Presentatie kaart

Voor presentatiedoeleinden zijn de resultaten van de modellen in zes klassen verdeeld. De gridcellen waarvoor geen biomassadichtheid, kans op voorkomen of suitability kon worden berekend, omdat er een of meerdere abiotische variabelen ontbraken, hebben de kleur grijs gekregen. De overige gridcellen zijn in vijf groepen met gelijk aantal cellen gedeeld, zodat in ieder groep 20% van de gridcellen voorkwam, volgens de volgende indeling:

rood	zeer geschikt voor	cellen met de hoogste biomassadichtheid/kans/SI,
	kokkels	20% van het totaal aantal cellen
geel	geschikt voor	cellen met de hoogste biomassadichtheid/kans/SI
	kokkels	nadat rood aan de cellen is toegekend, 20% van het
		totaal aantal cellen

groen	minder geschikt voor kokkels	cellen met de hoogste biomassadichtheid/kans/SI nadat rood en geel aan de cellen is toegekend, 20% van het totaal aantal cellen
blauw	weinig geschikt voor kokkels	cellen met de hoogste biomassadichtheid/kans/SI nadat rood, geel en groen aan de cellen is toegekend, 20% van het totaal aantal cellen
paars	ongeschikt voor kokkels	cellen met de laagste biomassadichtheid/kans/SI, 20% van het totaal aantal cellen
grijs	-	geen data wegens ontbreken abiotische variabele (n)

3.4.3 Keuze definitieve habitatmodel

Op basis van de analyses zal het definitieve habitatmodel gekozen worden. Omdat de HSI benadering een suitability index geeft, en geen biomassadichtheid, zal de analyse op basis van de klassekleuren plaatsvinden. Daartoe worden ook de metingen van de kokkelbiomassa in bovengenoemde klassen verdeeld. Vervolgens wordt de klasse-indeling volgens de modellen aan de klasse-indeling volgens de metingen gekoppeld. Gescoord wordt hoeveel cellen de juiste kleur voorspellen. De nauwkeurigheid (overall accuracy: Congalton, 1991) wordt berekend door:

$$A = \frac{N_{goed}}{N_{totaal}} * 100 \quad (2)$$

waarin

- A : nauwkeurigheid (%)
 N_{goed} : aantal goed voorspelde kokkelmetingen
 N_{totaal} : totaal aantal kokkelmetingen met een voorspelling

Het model met de hoogste nauwkeurigheid zal als definitief habitatmodel gebruikt worden.

3.5 Extrapolatie naar de Westerschelde situatie

Met het habitatmodel voor de Oosterschelde is, aan de hand van de bepalende variabelen, de biomassadichtheid in de Westerschelde voorspeld, met als doel te onderzoeken of met het Oosterschelde-model tevens de Westerscheldepopulatie beschreven kon worden.

Door Kees van der Male van het RIKZ zijn de droogvalduurkaart, stroomsnelheidskaart en saliniteitskaart voor de situatie rond 2000 van de Westerschelde geleverd.

De kokkelpopulatie in de Westerschelde wordt vanaf 1992 geïnventariseerd (Bult et al, in prep.; Kamermans et al 2003a). Omdat de abiotische gegevens zijn gebaseerd op gegevens die aan het eind van de jaren negentig zijn verzameld, is ook een kokkeldataset uit deze periode

geselecteerd. Uit de CSO-database zijn de kokkelgegevens van 1998 tot en met 2002 geselecteerd, omdat voor die periode ook abiotische informatie beschikbaar was. Wanneer op een monsterpunt meerdere kokkelwaarnemingen voorkwamen, zijn deze gemiddeld.

Met behulp van de extensie GetGridValue (Davies, 2000) zijn de drie genoemde abiotische variabelen aan de monsterpunten gekoppeld. Vervolgens kon voor ieder monsterpunt een biomassa worden voorspeld.

Voor een vergelijk van waarnemingen en voorspellingen is wederom gebruik gemaakt van Poisson-regressie (zie sectie 3.3.1):

$$B_w = e^{(a+b(\ln B_v))} \quad (3)$$

waarin

B_w : waargenomen biomassadichtheid (g m²)

B_v : voorspelde biomassadichtheid

a, b : parameters

Aan de hand van het percentage verklaarde deviantie kon worden afgeleid in welke mate voorspelling en waarneming overeen komen. Dit is gedaan voor alle monsterpunten met kokkels in de Westerschelde, en voor het traject met een chloriniteit gelijk of hoger dan de laagste chloriniteit in de Oosterschelde.

3.6 Kokkelhabitatkaarten op verschillende tijdstippen

Behalve een droogvalduurkaart van 1994 is ook een droogvalduurkaart van 1985 en 2001 door het RIKZ gemaakt en is de situatie voor het jaar 2010 voorspeld (Hesselink & van Maldegem, 2003). Van de stroomsnelheidskaarten bestaat, naast de gebruikte kaart (1996), ook een berekening van de situatie voor de bouw van de Oosterschelde werken, de situatie van 1985. Met behulp van het definitieve kokkelhabitatmodel zijn, op basis van stroomsnelheid en droogvalduur, habitatkaarten gemaakt voor de jaren 1985, 1994, 2001 en 2010. Tabel 1 laat zien welke abiotische kaarten voor de productie van de kokkelhabitatkaarten zijn gebruikt.

Tabel 1: Gebruikte abiotische kaarten voor productie van kokkelhabitat kaarten in verschillende perioden.

jaar	stroomsnelheid	Droogvalduur
1985	1985	1985
1994	1996	1993
2001	1996	2001

2010	1996	2010
------	------	------

Voor de productie van de kaarten is het grid van 100*100 meter over de Oosterschelde gebruikt. Per gridcel is de stroomsnelheid en droogvalduur in de diverse jaren bepaald. Vervolgens is in EXCEL de biomassa berekend, en het resultaat ingelezen in ArcView. De biomassagegevens zijn gerangschikt van hoog naar laag en in klassen verdeeld. De hoogste 20% werd in de eerste klasse ingedeeld (rood), de volgende 20% in de tweede klasse (geel), de volgende 20% in de derde klasse (groen), de volgende 20% in de vierde klasse (blauw), en de 20% laagste biomassa's in de vijfde klasse (lichtpaars), zoals ook in sectie 3.4.2 is gedaan. De cellen welke geen droogvalduur (sublitoraal gebied) of stroomsnelheid hebben meegekregen, hebben geen biomassa, en krijgen als kleurcode grijs. Per gesimuleerd jaar is een habitatkaart gemaakt, en is het bestand op basis van de habitatkaart berekend.

3.7 Kokkelvisserij

Om te onderzoeken hoe de kokkelhabitat kaart zich verhoudt tot de kokkelvisserij, is per jaar gekeken in welke cellen kokkelvisserij hebben gevestigd (sectie 4.11). Hiervoor zijn de black-box gegevens (Kamermans et al., 2003c) gekoppeld met de kokkelhabitatkaart. Per cel waarin gevestigd is (visserij intensiteit >3%) is gescoord welke kleur deze cel heeft. De bevestigingsintensiteit van de habitatkaart is vervolgens met de aanlandingsgegevens gecorreleerd. Deze gegevens zijn afkomstig van de PO-kokkels.

Voor het jaar met de hoogste aanlanding (1994) is een overzicht gemaakt waarbij de bevestiging van cellen is onderzocht voor verschillende visserij-intensiteiten (3%-10%; 11%-50%, en 51%-100%). Een zelfde overzicht is gemaakt voor het jaar met een lagere visserij-intensiteit en opbrengst, en voor een zelfde gebied dat is gesloten voor kokkelvisserij (1995) en voor een jaar met een gelijke visserij-intensiteit maar lagere opbrengst (1996). In dit laatste jaar waren andere gebieden gesloten dan in de voorgaande twee jaren (zie sectie 2.2).

3.8 Competitie tussen oesters en kokkels

3.8.1 *Bezetten oesters het optimale kokkelgebied?*

Er is onderzocht in welke klasse van de kokkelhabitatkaart de Japanse oesters zich hebben gevestigd. Daartoe worden de contouren van Japanse-oesterbanken van 1980, 1990 en 2002 (Kater & Baars, 2003) over de kokkelhabitatkaart van resp. 1985, 1994 en 2001 gelegd. Per habitatklasse wordt vervolgens gescoord welk percentage van de cellen in een oesterbank ligt.

3.8.2 *Hebben oesters en kokkels dezelfde kans op voorkomen?*

In dit rapport is voor iedere abiotische variabele een model opgesteld dat de kans op het voorkomen van een dichtheid van meer dan 50 kokkels per vierkant meter beschrijft. Bij de gegeven punten is tevens gekeken of er op het punt ook oesters gevonden worden. Hierbij is uitgegaan van de oesterkaart van 2002 (Kater & Baars, 2003) waarop oesterbanken zijn weergegeven. Rondom oesterbanken liggen in veel gevallen verspreid nog wel oesters, zonder dat ze in bankvorm voorkomen. In de analyse is uitgegaan van de gebieden die gedefinieerd zijn als oesterbanken, met daaromheen een buffer van 200m. Alle punten die binnen dit gebied vielen zijn beschouwd als punten met oesters. Met behulp van de abiotiek op de punten is voor de volgende abiotische variabele een logistische regressie uitgevoerd: diepte, droogvalduur, stroomsnelheid, chloriniteit, mediane korrelgrootte en slibgehalte. Van de significante modellen worden de variabelen beschreven. De logistische modellen van die variabelen waarvoor zowel voor oesters als voor kokkels een model kon worden gevonden zijn vervolgens samen in een figuur uitgezet. Uit deze figuren blijkt of de hoogste kans van voorkomen voor kokkels en oesters bij dezelfde grootte van de abiotische variabele wordt gevonden of juist niet.

3.9 Roggenplaat en Vondelingsplaat

De twee grootste platen in de Oosterschelde (Roggenplaat en Vondelingsplaat) zijn achteraf nog eens apart geanalyseerd.

Voor de Roggenplaat is voor elk met de habitatkaart gesimuleerd jaar (1985, 1994, 2001 en 2010, zie sectie 3.6) het aantal cellen per categorie van habitatgeschiktheid geteld, en het procentuele aandeel is berekend. Het verloop geeft een beeld van de relatieve toe- of afname van de geschiktheid voor kokkels op beide platen. Bij een afname worden andere gebieden in de Oosterschelde juist belangrijker voor het voorkomen van kokkels.

Ook is voor beide platen het verloop van de biomassa door de jaren heen geschetst. De verandering van de biomassa van jaar tot jaar is berekend met:

$$V = \ln(B_{n+1}) - \ln(B_n) \quad (4)$$

waarin:

V = verschil (toe- of afname)

B_n = biomassa in jaar n

B_{n+1} = biomassa in het volgende jaar (n+1)

Een positieve V geeft een groei van jaar tot jaar weer, een negatieve V een afname in biomassa. De bestandsopnamen zijn alle in de maand mei uitgevoerd. Met een stepwise backwards

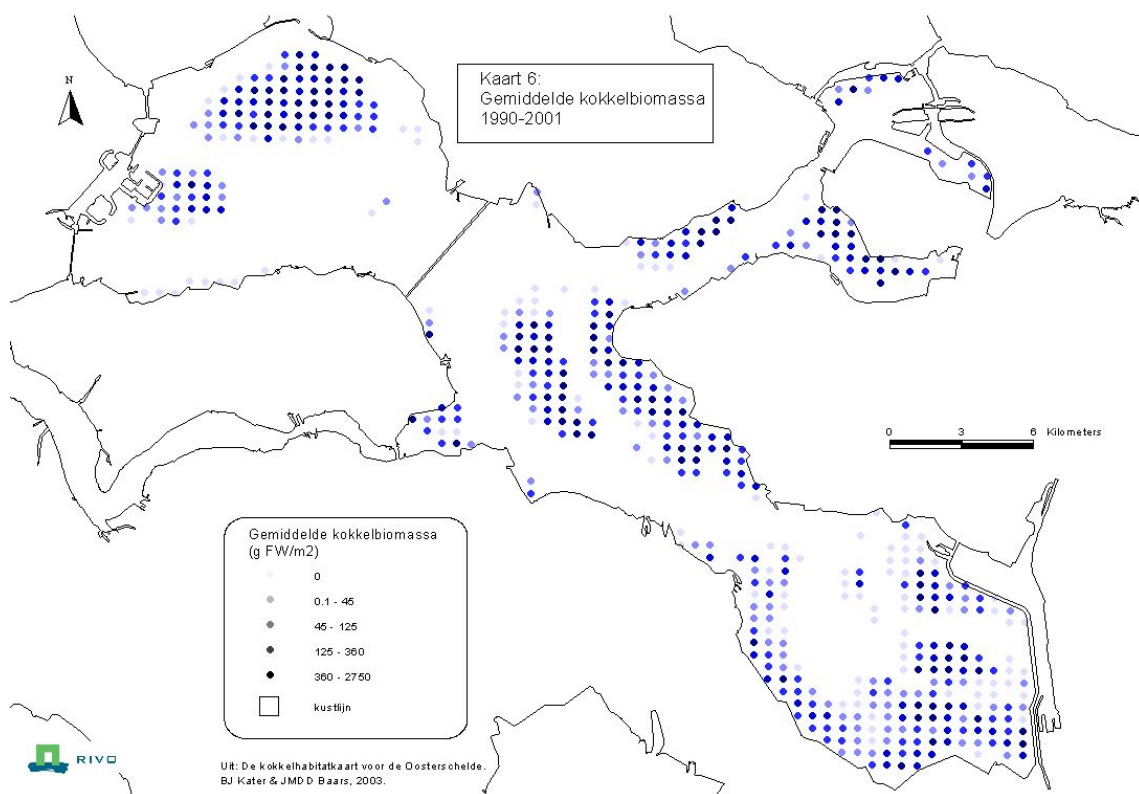
generalized linear model is onderzocht of de variatie in biomassa-verandering V kon worden verklaard met de volgende variabelen:

- De laagste gemiddelde watertemperatuur in de winter tussen beide bestandsopnamen. De watertemperaturen zijn aangeleverd door het RIKZ.
- De broedval tussen beide bestandsopnamen. Deze zijn afgeleid uit het aantal nuljarige kokkels tussen september en december op de plots in de Oosterschelde (Kesteloo, pers. med.).
- Visserij-intensiteit van de kokkelvisserij uitgevoerd in het najaar tussen de twee bestandsopnamen (Kamermans et al., 2003c).
- Het maandgemiddelde aantal scholeksters in het deelgebied waar de plaat in ligt. Hiertoe is het maandgemiddelde aantal scholeksters in de periode juli-december tussen beide bestandsopnamen berekend (Berrevoets, pers. med.)

4. Resultaten Oosterschelde

4.1 Kokkels

De gemiddelde biomassa van de kokkels over de periode 1990-2001 per monsterpunt staat weergegeven in Kaart 7. De totale dataset bestaat uit 518 kokkelpunten met een biomassa tussen de 0 en 2750 g FW m².



Kaart 7: Gemiddelde kokkelbiomassa (in g FW m²) in de Oosterschelde 1990-2001, op basis van de voorjaarsinventarisaties van het RIVO.

4.2 Generalized linear model

4.2.1 Habitatmodel

Met een generalized linear model (distributie = Poisson; link = log) is een regressie-analyse uitgevoerd met als afhankelijke variabele de biomassa, en als onafhankelijke variabele stroomsnelheid, droogvalduur en saliniteit, inclusief alle interactietermen. Via een backwards

procedure is tot een model gekomen. Saliniteit en alle interactietermen met saliniteit zijn niet significant en dus niet in dit model opgenomen. Ook de interactieterm tussen stroomsnelheid en droogvalduur was niet significant. De wel significante termen zijn opgenomen in Tabel 2. Het percentage door het model verklaarde deviantie bedroeg 37.3%.

Tabel 2: Significante parameters van de regressie analyse (verdeling: Poisson; link: log).

variabele	Schatting van de bijhorende parameter	standaardfout	p
Droogvalduur (%)	0.11	0.011	<0.0001
Stroomsnelheid (cm/s)	0.15	0.027	<0.0001
droogvalduur ²	-0.0011	0.001	<0.0001
stroomsnelheid ²	-0.0023	0.004	<0.0001

Het uiteindelijke model komt er als volgt uit te zien:

$$B = e^{(1.2+0.11*DVD+0.15*SS-0.0011*DVD*DVD-0.0023*SS*SS)}$$

(5)

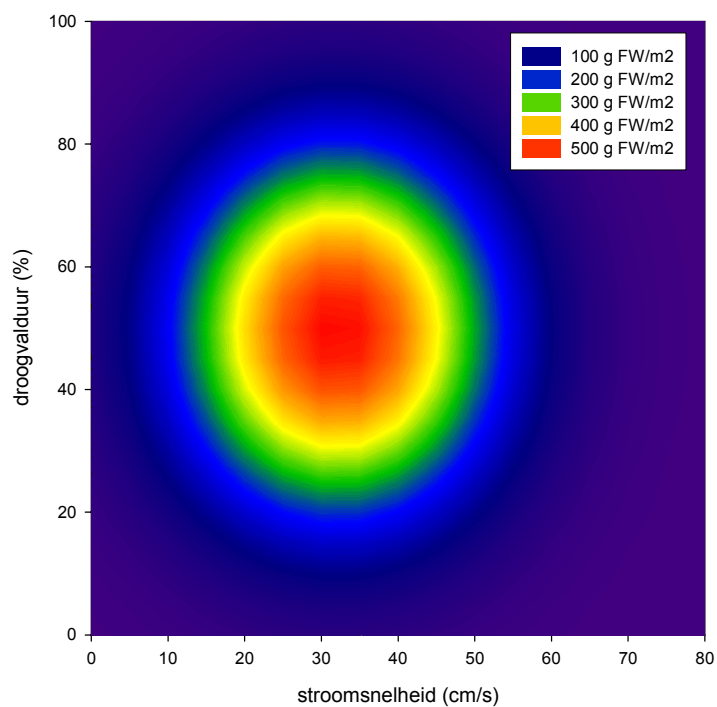
waarin:

B = biomassa (g FW/m²)

DVD = droogvalduur (%)

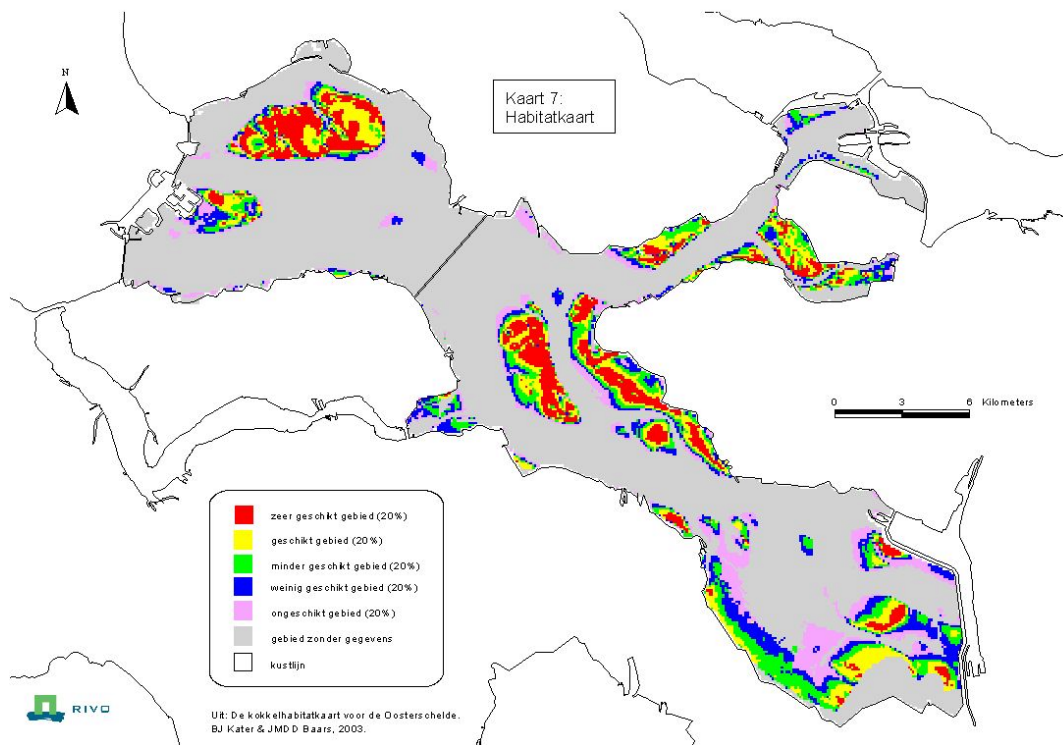
SS = stroomsnelheid (cm/s)

Bij iedere combinatie van droogvalduur en stroomsnelheid kan, met behulp van het model, een verwachte kokkelbiomassa worden berekend. De relatie tussen droogvalduur, stroomsnelheid en de berekende biomassa is weergegeven in een contourplot (Figuur 2). De figuur laat zien dat de hoogste biomassa's bij een stroomsnelheid tussen de 20 en 40 cm s⁻¹ en een droogvalduur tussen de 40 en 60% worden gevonden.



Figuur 2: Contourfiguur van de relatie tussen stroomsnelheid, droogvalduur en berekende biomassa.

Met de parameters uit Tabel 2 kan de verspreiding van de kokkelbiomassa in de Oosterschelde worden berekend. Met behulp van de kleurenindeling uit fig.2 is de verspreiding in Kaart 8 gevisualiseerd.



Kaart 8: Habitatmodel Oosterschelde (GLM-analyse) op basis van vgl. 5.

Met de habitatkaart kan het totale bestand worden berekend. Dit bedraagt 26.8 miljoen kg versgewicht. Het gemiddelde bestand over de periode 1990-2001 bedraagt 26.5 miljoen kg versgewicht. Tabel 3 laat de verdeling van het bestand over de vijf habitatklassen zien, en de gemiddelde biomassa in iedere klasse.

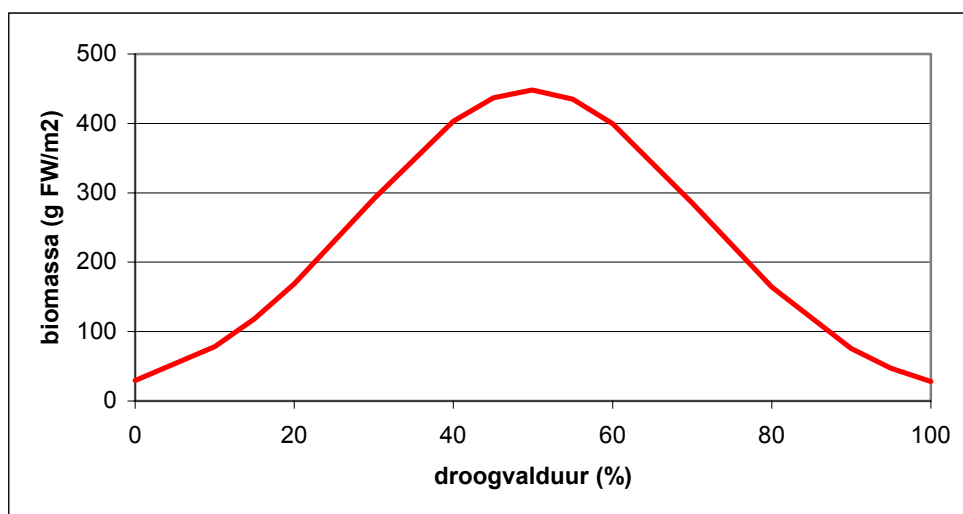
Tabel 3: Verdeling van de kokkelbiomassa over de habitatklassen, en de gemiddelde biomassadichtheid per klasse.

	Typering	gemiddelde biomassa (g FW m ²)	bestand (milj. kg FW)
Rood	zeer geschikt	488	10.6
Geel	geschikt	366	7.9
Groen	minder geschikt	231	5.1
Blauw	weinig geschikt	110	2.4
Paars	ongeschikt	35	0.8

4.2.2 *Individuele abiotische variabelen*

4.2.2.1 Droogvalduur

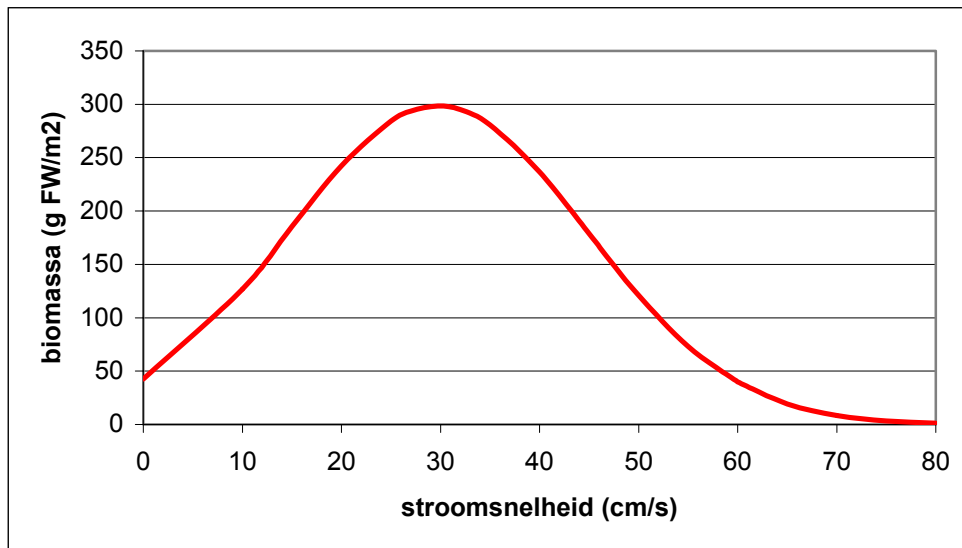
Met een generalized linear model kon voor droogvalduur een significant model worden gevonden. Het model is gebaseerd op 401 waarnemingen. De p-waarde van de eerste- en van de tweedegraads-term was kleiner dan 0.001. De top van de functie ligt bij 50%, waar het model een biomassa van 450 g FW m² berekend werd. Figuur 3 laat de relatie tussen droogvalduur en biomassadichtheid zien.



Figuur 3: Relatie tussen droogvalduur en biomassa op basis van generalized linear modellering.

4.2.2.2 Stroomsnelheid

Met een generalized linear model kon voor stroomsnelheid een significant model worden gevonden. Het model is gebaseerd op 401 waarnemingen. De p-waarde van de eerste- en tweedegraads-term was kleiner dan 0.001. De top van de functie ligt bij 30 cm s⁻¹, waar het model een biomassa van 300 g FW m² berekend werd. Figuur 4 laat de relatie tussen stroomsnelheid en biomassadichtheid zien.



Figuur 4: Relatie tussen stroomsnelheid en biomassadichtheid op basis van generalized linear modelling.

4.2.2.3 Chloriniteit

Met een generalized linear model kon voor chloriniteit geen significant model worden gevonden.

4.3 Logistische regressie

4.3.1 Habitat model

De variabelen chloriniteit, stroomsnelheid en droogvalduur zijn gebruikt om de kans op de aanwezigheid van een dichtheid van meer dan 50 kokkels per vierkante meter te voorspellen. Dit is uitgevoerd middels een stepwise backwards logistische regressie. Voor de abiotische variabelen zijn eerste- en tweedegraads termen gebruikt, de interactie tussen twee afzonderlijke variabelen en de interactie tussen alle drie variabelen. Gebruik van de eerste- en tweedegraads stroomsnelheidstermen en de eerste- en tweedegraads droogvalduurtermen leverde een significant model op. De overige variabelen werden uit het model verwijderd omdat zij geen significante bijdrage leverden. Tabel 4 laat de resultaten van de analyse zien.

Tabel 4: Resultaten logistische regressie

Variabele	waarde
aantal punten met dichtheid < 50/m ²	268
aantal punten met dichtheid > 50/m ²	133
p-waarde constante	<0.001

p-waarde parameter droogvalduur	0.002
p-waarde parameter droogvalduur* droogvalduur	<0.001
p-waarde parameter stroomsnelheid	<0.001
p-waarde parameter stroomsnelheid* stroomsnelheid	<0.001
% goed voorspeld	69%
Sensitiviteit ¹	54%
Specificiteit ²	77%

1. Percentage punten met kokkels waarop het model ook kokkels voorspelt.
2. Percentage punten zonder kokkels waarop het model ook geen kokkels voorspelt.

Het gevonden model ziet er als volgt uit:

$$P = \frac{e^{(-6.8+0.19*SS+0.19*DVD-0.0036*SS*SS-0.0018*DVD*DVD)}}{(1 + e^{(-6.8+0.19*SS+0.19*DVD-0.0036*SS*SS-0.0018*DVD*DVD)})} \quad (6)$$

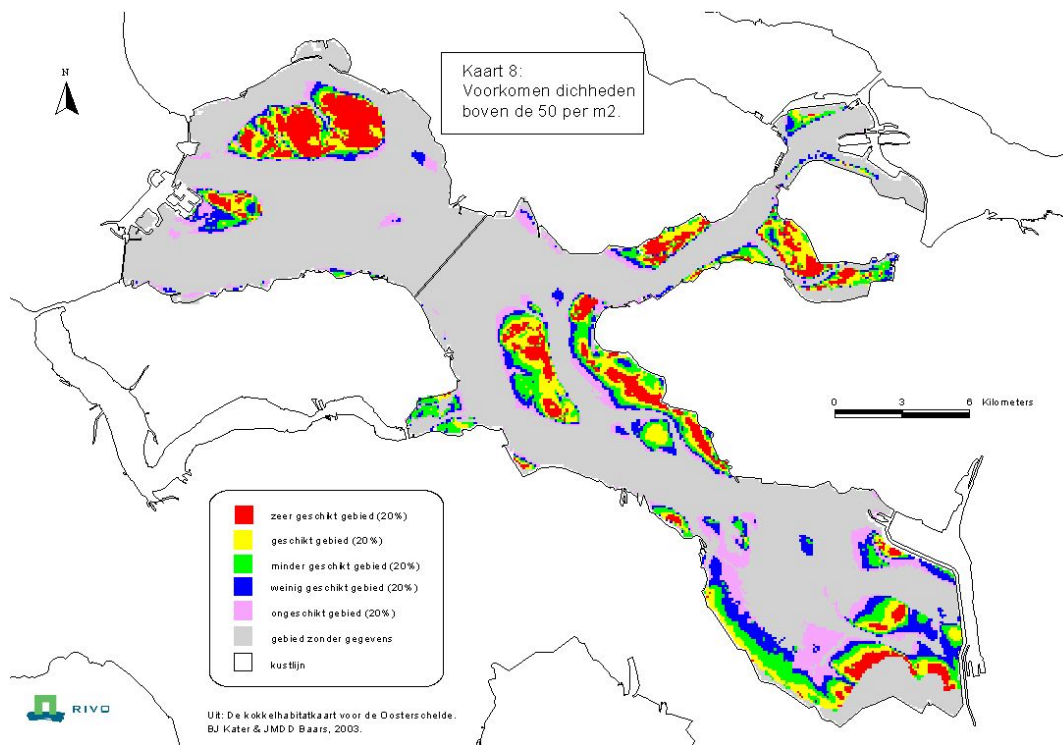
waarin:

P = kans op voorkomen (-)

SS = stroomsnelheid (cm s⁻¹)

DVD = droogvalduur (%)

Per gridcel is de kans op voorkomen van een kokkeldichtheid van meer dan 50 exemplaren per vierkante meter berekend. Middels de kleurenindeling (zoals die ook in fig. 2 gebruikt is) is een verspreidingskaart gemaakt van goede en minder goede kokkelgebieden. Kaart 9 laat deze verspreiding zien.



Kaart 9: Geschiktheid van de Oosterschelden voor het voorkomen van dichtheden van meer dan 50 kokkels per vierkante meter (logistische regressie).

4.3.2 Individuele abiotische variabelen

Voor de abiotische variabelen droogvalduur, diepte, stroomsnelheid, chloriniteit, percentage slib kleiner dan 63 μm) en mediane korrelgrootte zijn individuele logistische modellen berekend.

4.3.2.1 Droogvalduur

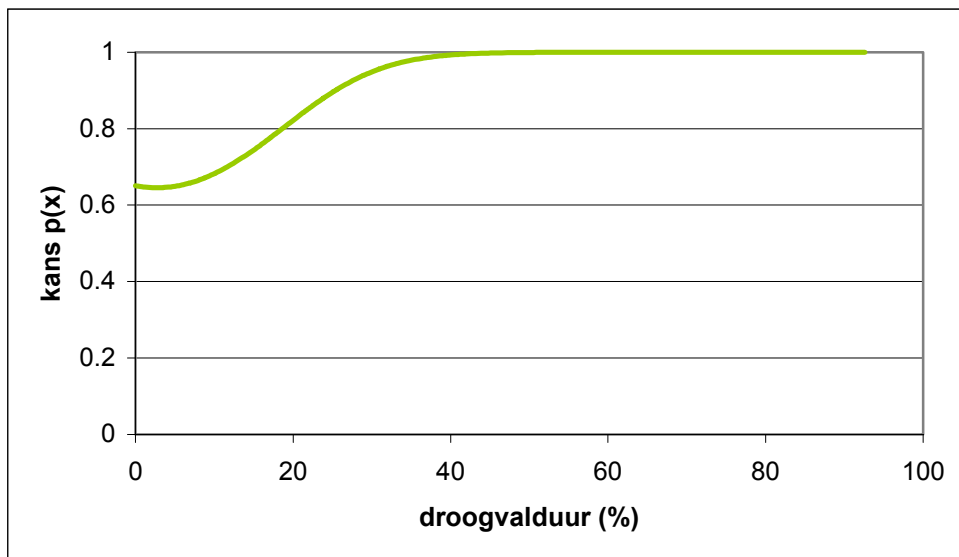
De logistische analyse leverde een omgekeerde klokvormige functie op. De kenmerken zijn vermeld in Tabel 5. Een deel van de functie is geschetst in Figuur 5.

Tabel 5: Resultaten logistische regressie

Variabele droogvalduur	Waarde
Aantal punten met dichtheid < 50/m ²	55
Aantal punten met dichtheid > 50/m ²	346
p-waarde constante	0.027
p-waarde parameter droogvalduur	0.709 ¹
p-waarde parameter droogvalduur * droogvalduur	0.038
% goed voorspeld	81%
Sensitiviteit ²	88%

Specificiteit ³	30%
----------------------------	-----

1. niet significant
2. percentage punten met kokkels waarop het model ook kokkels voorspelt.
3. percentage punten zonder kokkels waarop het model ook geen kokkels voorspelt.



Figuur 5: Relatie tussen droogvalduur en kans op voorkomen.

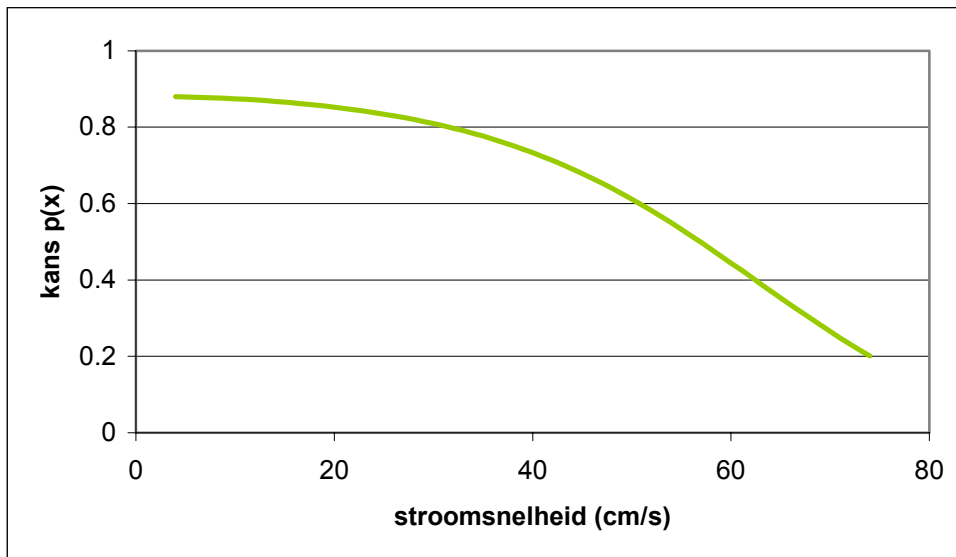
4.3.2.2 Stroomsnelheid

De logistische analyse met drie variabelen leverde een niet-significante uitkomst op. De analyse zonder de eerstegraads-variabele ($y=ax^2+c$) leverde een klokvormige functie op. De kenmerken zijn vermeld in Tabel 6. Een deel van de functie is gepresenteerd in Figuur 6.

Tabel 6: Resultaten logistische regressie

Variabele stroomsnelheid	waarde
aantal punten met dichtheid < 50/m ²	404
aantal punten met dichtheid > 50/m ²	113
p-waarde constante	0.000
p-waarde stroomsnelheid* stroomsnelheid	0.000
% goed voorspeld	68%
Sensitiviteit ¹	79%
Specificiteit ²	27%

1. percentage punten met kokkels waarop het model ook kokkels voorspelt.
2. percentage punten zonder kokkels waarop het model ook geen kokkels voorspelt.



Figuur 6: Relatie tussen stroomsnelheid en kans op voorkomen van kokkeldichtheden > 50 m².

4.3.2.3 Chloriniteit

Een S-vormig model leverde geen significant verband op tussen chloriniteit en kans op voorkomen ($p=0.059$); andere modellen leverden een nog minder goed resultaat.

4.3.2.4 Diepte

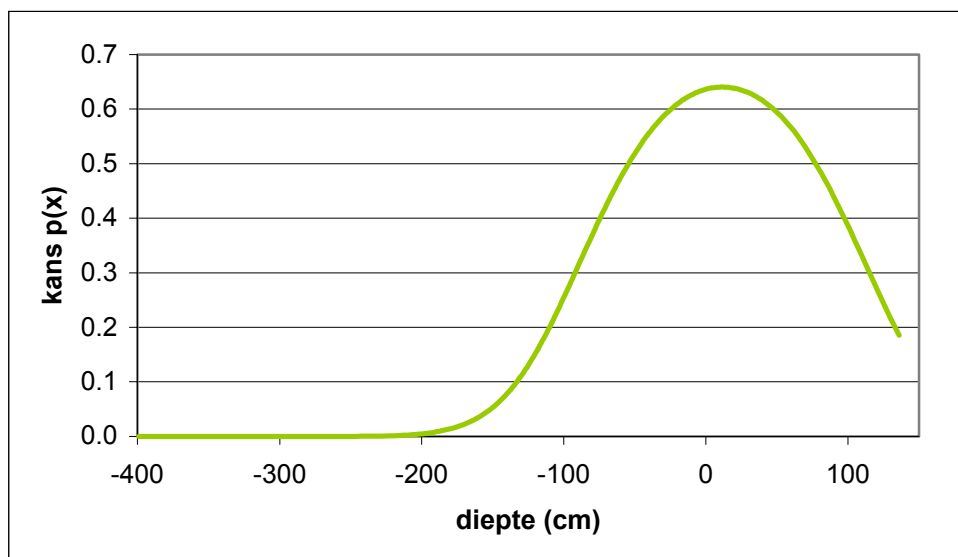
De logistische regressie is ook voor diepte als onafhankelijke variabele uitgevoerd, zodat vergelijking met het resultaat van de Westerschelde (Ysebaert et al., 2000) mogelijk wordt. De logistische analyse leverde een klokvormige functie op. De kenmerken zijn vermeld in Tabel 7, de functie is in Figuur 7 gegeven.

Tabel 7: Resultaten logistische regressie

Variabele diepte	waarde
aantal punten met dichtheid < 50/m ²	327
aantal punten met dichtheid > 50/m ²	134
p-waarde constante	0.001
p-waarde parameter diepte	0.190 ¹
p-waarde parameter diepte*diepte	0.000
% goed voorspeld	71%

sensitiviteit ²	50%
specificiteit ³	80%

1. niet significant
2. percentage punten met kokkels waarop het model ook kokkels voorspelt.
3. percentage punten zonder kokkels waarop het model ook geen kokkels voorspelt.



Figuur 7: Relatie tussen diepte ten opzichte van NAP en kans op voorkomen.

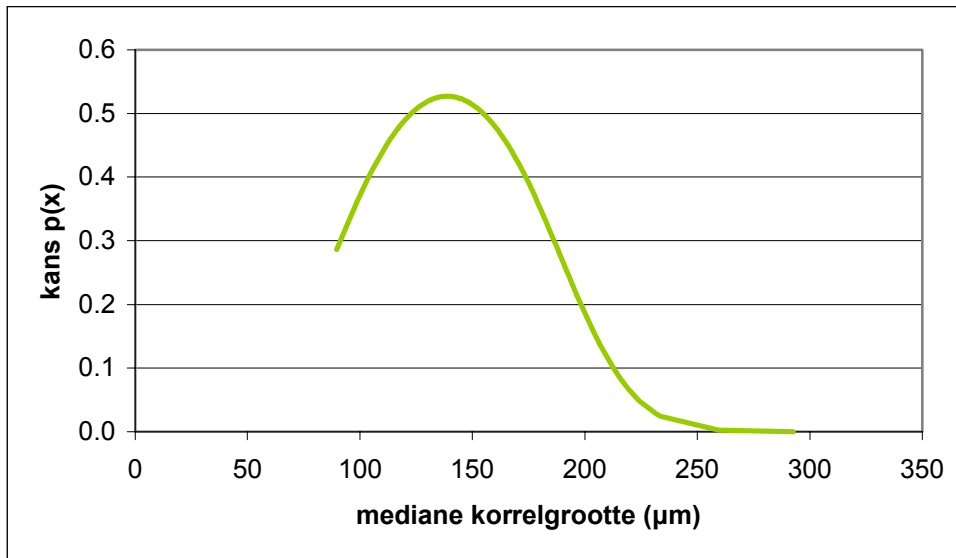
4.3.2.5 Mediane korrelgrootte

De logistische regressie is tevens voor mediane korrelgrootte als onafhankelijke variabele uitgevoerd, zodat een vergelijking met het resultaat van de Westerschelde (Ysebaert et al., 2000) mogelijk wordt. De logistische analyse met drie variabelen leverde een klokvormige functie op. De kenmerken zijn vermeld in Tabel 8, de functie is getoond in Figuur 8.

Tabel 8: Resultaten logistische regressie

Variabele mediane korrelgrootte	waarde
aantal punten met dichtheid < 50/m ²	105
aantal punten met dichtheid > 50/m ²	74
p-waarde mediaan* mediaan	0.028
% goed voorspeld	56%
Sensitiviteit ¹	46%
Specificiteit ²	62%

1. percentage punten met kokkels waarop het model ook kokkels voorspelt.
2. percentage punten zonder kokkels waarop het model ook geen kokkels voorspelt.



Figuur 8: Relatie tussen mediane korrelgrootte en kans op voorkomen.

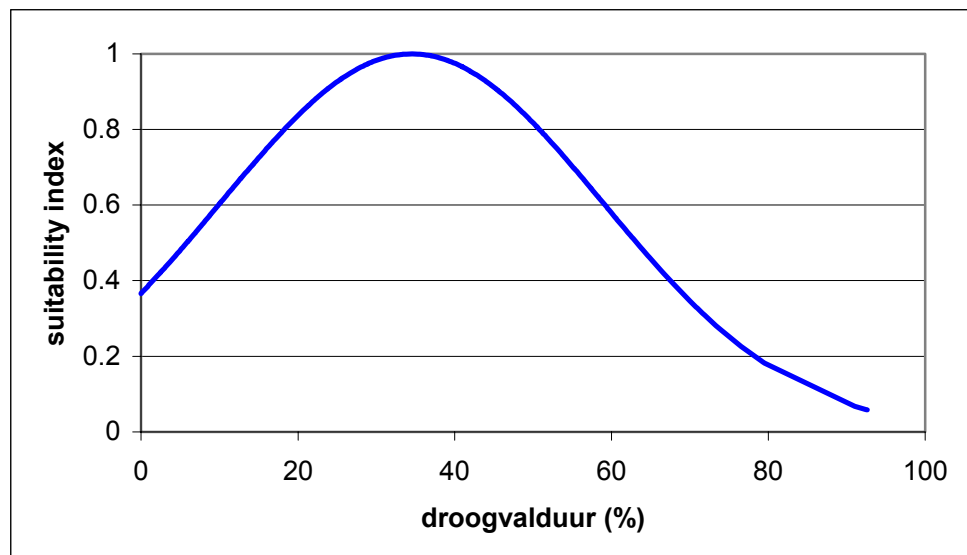
4.4 Habitat suitability index

Bij de habitat suitability bendaring wordt eerst van elke onafhankelijk variabele apart een geschiktheidsindex bepaald, waarna door combineren van die afzonderlijke resultaten een gezamenlijk habitatgeschiktheidsmodel kan worden geformuleerd.

4.4.1 Individuele variabelen

4.4.1.1 Droogvalduur

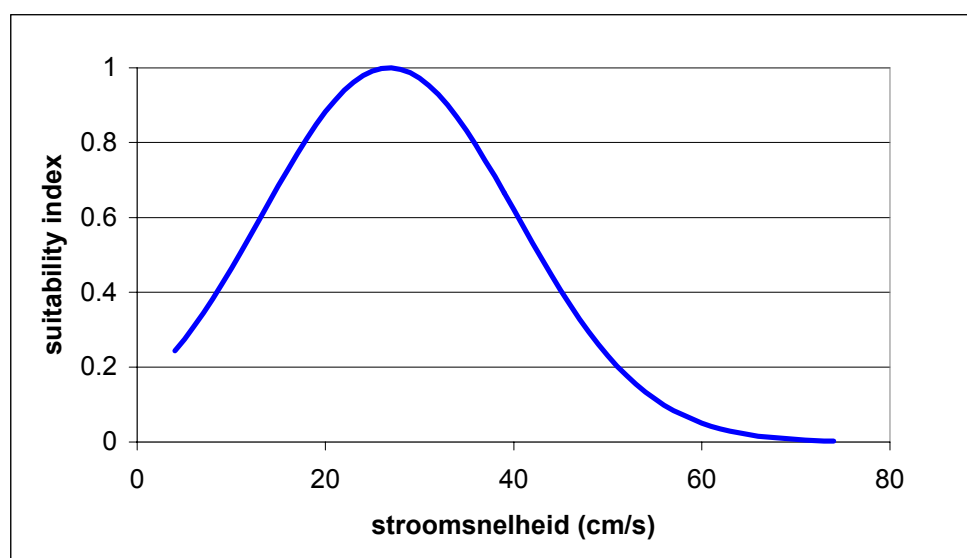
Na koppeling van droogvalduur aan biomassa zijn er 401 kokkelpunten waaraan een droogvalduur is toegekend. Een tweedegraads-functie met getransformeerde biomassadichtheid (zie sectie 3.3.3) gaf het beste resultaat ($r^2=0.398$). De top van de functie ligt bij een droogvalduur van 34%. Figuur 9 geeft het verloop van de suitability index voor droogvalduur weer.



Figuur 9: Suitability index voor droogvalduur.

4.4.1.2 Stroomsnelheid

Na koppeling tussen biomassadichtheid en stroomsnelheden bleken er vier van de 518 kokkelpunten te zijn waarvan de stroomsnelheid niet bekend is. Een tweedegraads-functie met getransformeerde biomassadichtheden gaf het beste resultaat ($r^2=0.766$). De top van de functie ligt bij een stroomsnelheid van 28 cm s^{-1} . Figuur 10 geeft het verloop van de suitability index voor stroomsnelheid weer.



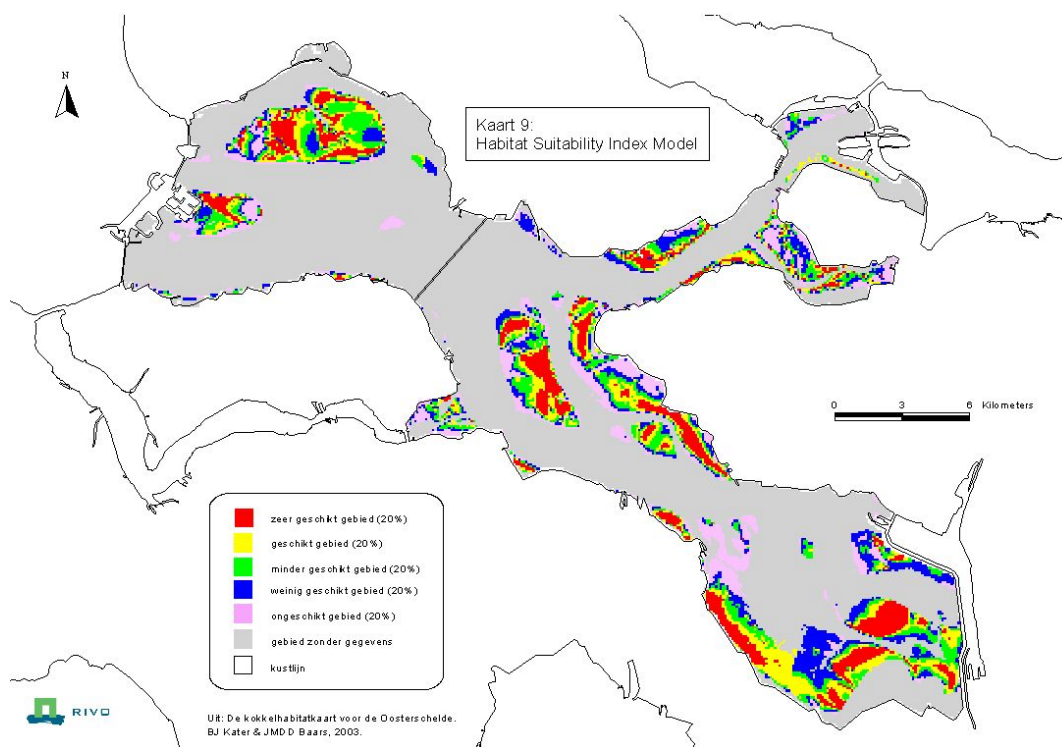
Figuur 10: Suitability index voor stroomsnelheid.

4.4.1.3 Chloriniteit

Er zijn twee chloriniteitskaarten, een voor een droog jaar en een voor een nat jaar. Bij analyse van de chloriniteitskaart werd in het droge jaar een chloriniteitsrange van 2.5 g kg⁻¹ gevonden (15.6 g kg⁻¹ - 18.1 g kg⁻¹) en in het droge jaar een chloriniteitsrange van 2.3 g kg⁻¹ (15.8 g kg⁻¹ – 18.1 g kg⁻¹). Gezien de chloriniteits- dan wel saliniteitstolerantie van kokkels (Kingston, 1974; Brock, 1980; 1987; Koulman & Wolff, 1977) is besloten dat het niet zinvol is suitability index analyses met chloriniteit als variabele uit te voeren.

4.4.2 Habitat Suitability Index Model

Uit de individuele suitability indices kan een habitat suitability index model worden berekend. Hiervoor kunnen de abiotische variabelen worden gebruikt waarvan een Oosterschelde-brede kaart beschikbaar is, en welke suitability index hebben opgeleverd. Het model wordt uiteindelijk gebouwd met de variabelen stroomsnelheid en droogvalduur. Voor de presentatie van de verspreiding wordt dezelfde kleurenindeling als voor het GLM en het logistische model gebruikt. In Kaart 10 is het resultaat gegeven.



Kaart 10: Kaart op basis van het habitat suitability index model.

4.5 Discrete variabelen: geomorfologische kaart

Op de geomorfologische kaart is het litorale gebied ingedeeld in een 6-tal verschillende klassen. Er is onderzocht of deze klassen zich van elkaar onderscheiden wat betreft de biomassadichtheid.

Op de geomorfologische kaart was een aantal hoogenergetische gebieden fout geclassificeerd. Dit is gecorrigeerd naar een laagdynamische classificatie (mond. med. D. de Jong, RIKZ Middelburg). Met de ontstane klassen zijn de analyses uitgevoerd. Aan 517 kokkelpunten kon een geomorfologische klasse worden gekoppeld: natuurlijk hardsubstraat (veen- en kleibanken), laagenergetische platen, hoogenergetische platen, ruggen (zand- en schelpruggen), schor en water. Tabel 9 laat de gemiddelde biomassa-dichtheid per klasse zien.

Tabel 9: Aantal kokkelpunten en gemiddelde biomassadichtheid per klasse van de geomorfologische kaart.

Klasse	aantal kokkelpunten	gemiddelde biomassadichtheid (g FW m ²)
natuurlijk hardsubstraat	2	202
laagenergetische platen	326	114
Hoogenergetische platen	10	31
ruggen	5	309
schor	4	47
Water	170	5

Een Kruskal-Wallis toets op de getransformeerde biomassa's laat een significant verschil in biomassa tussen de verschillende klassen zien ($p < 0.001$). Wanneer echter de klasse water wordt uitgesloten, en alleen naar de klassen op de platen wordt gekeken, verschillen deze niet meer significant van elkaar ($p = 0.397$). De geomorfologische kaart is daardoor niet bruikbaar, omdat er geen significante verschillen van biomassadichtheid op de platen tussen de diverse klassen kan worden aangetoond.

4.6 Habitatmodel

Het habitatmodel moet de biomassaverdeling in de Oosterschelde kunnen voorspellen. Het logistische model valt daarmee als definitief model voor de Oosterschelde af, omdat dat alleen de kans op het voorkomen van kokkelbanken (kokkeldichtheden $> 50 \text{ m}^2$) berekent. De twee

modellen die de biomassa wel voorspellen zijn het habitat suitability index model en het generalized linear model. Voor beide modellen is de nauwkeurigheid (“accuracy”) berekend. Dit is een maat voor het aantal goed voorspelde habitatklassen (zie 2.4.3). Tabel 10 het aantal kokkelpunten zien dat in een goede en dat in een foute klasse is ingedeeld. Iets meer dan 100 kokkelpunten vielen op een plaats waarvan geen stroomsnelheid en/of droogvalduur bekend was, of op een plaats die niet droogviel. Deze punten hebben geen classificatie volgens de modellen gekregen en zijn ook niet in Tabel 10 opgenomen.

Tabel 10: Overzicht van voorspelling per habitatklasse.

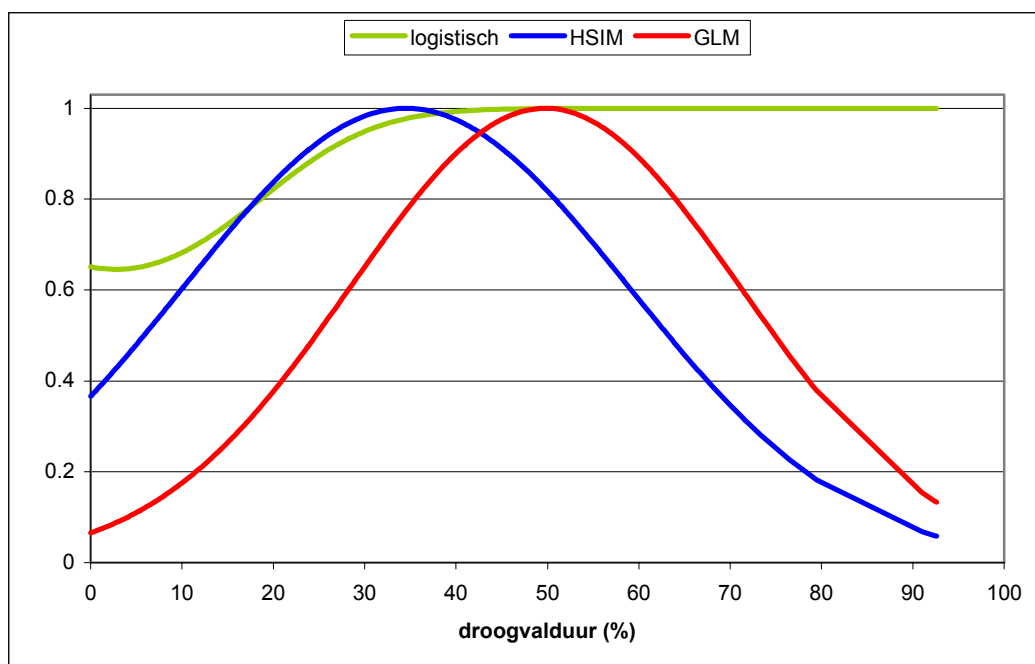
metingen	rood		geel		groen		blauw		paars	
	GLM	HSI	GLM	HSI	GLM	HSI	GLM	HSI	GLM	HSI
Rood	42	30	30	27	15	21	6	12	4	4
Geel	20	24	26	14	24	18	11	13	6	18
Groen	8	11	12	20	24	18	23	17	14	15
Blauw	4	6	7	10	18	15	24	27	26	21
paars	0	2	1	3	3	3	13	23	36	21

Voor het habitat suitability index model bedroeg de accuracy 28%, voor het generalized linear model bedroeg de accuracy 38%. De habitatkaart voor de Oosterschelde zal gebaseerd worden op de resultaten zoals verkregen met het GLM-model. De verdeling van habitatkwaliteit die het model voorspelt is te vinden in Kaart 8.

4.7 Verschillende modellen voor individuele abiotische variabelen

4.7.1 Droogvalduur

Het verloop van de respons op de droogvalduur, bepaald met drie analysetechnieken, is weergegeven in Figuur 11. De voorspelde biomassa (GLM), kans op voorkomen (logistisch) en suitability index (HSIM) zijn gestandaardiseerd op 1 om vergelijking in één figuur mogelijk te maken.

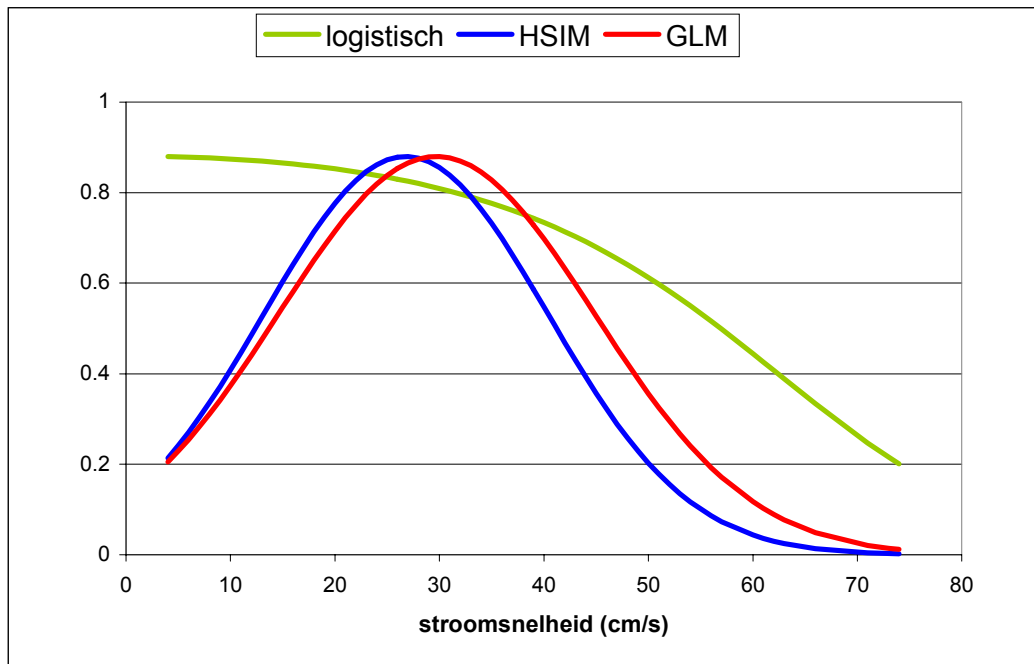


Figuur 11: Relatie tussen droogvalduur en kans op voorkomen (logistisch), suitability index (HSIM) en generalized linear model (GLM), waarbij de uitkomsten van de HSIM en GLM zijn gestandaardiseerd naar de logistische vergelijking.

De figuur laat zien dat het GLM-model een optimum geeft bij ongeveer 50% droogvalduur en het HSIM bij 40%. De logistisch regressie vindt een optimale droogvalduur van 40% en hoger. De kans op voorkomen is bij hogere droogvalduren dan 40% groot, maar de biomassa neemt na de 50% droogvalduur af. Bij de hogere droogvalduur lijkt wel veel kans op kokkels te zijn, maar hun biomassa blijft laag, waarschijnlijk ten gevolge van het feit dat zij minder voedsel toegevoerd krijgen omdat zij langer droogliggen.

4.7.2 Stroomsnelheid

Het verloop van de respons op de stroomsnelheid, bepaald met drie habitatechnieken, is weergegeven in Figuur 12. De voorspelde biomassa (GLM), kans op voorkomen (logistisch) en de suitability index (HSIM) zijn gestandaardiseerd op de maximale waarde om vergelijking in één figuur mogelijk te maken.



Figuur 12: Relatie tussen stroomsnelheid, kans op voorkomen en omgerekende biomassa.

De figuur laat zien dat het GLM model en het HSIM beide een optimum geven bij een stroomsnelheid van ongeveer 30 cm s^{-1} . De logistisch regressie geeft een dalende geschiktheid bij een toenemende stroomsnelheid weer. De kans op voorkomen is bij lagere stroomsnelheden groot, maar de biomassa laag. Bij de lagere stroomsnelheden lijkt wel veel kans op kokkels te zijn, maar hun biomassa blijft laag, waarschijnlijk ten gevolge van het feit dat zij minder voedsel toegevoerd krijgen omdat de stroomsnelheid daarvoor te laag is.

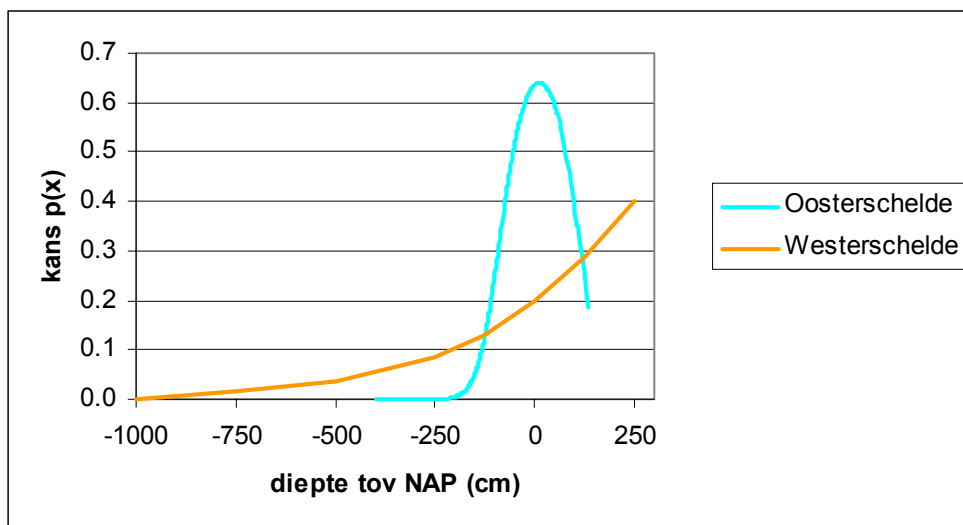
4.8 Het habitatmodel in de Westerschelde

Door Ysebaert et al (2000) zijn logistische modellen berekend voor de relatie tussen abiotische factoren in de Westerschelde (saliniteit, diepte, maximum stroomsnelheid bij eb, mediane korrelgrootte) en voorkomen van kokkels (meer dan 50 exemplaren per m^2). In hun onderzoek vonden zij een significant logistisch verband tussen kokkelvoorkomen en diepte, mediane korrelgrootte en stroomsnelheid. In de volgende paragrafen worden de responscurves voor diepte, mediane korrelgrootte en stroomsnelheid bij eb voor Westerschelde en Oosterschelde met elkaar vergeleken.

Diepte

De respons ten opzichte van de diepte laat verschillende modellen in de Ooster- en Westerschelde zien. In de Westerschelde leveren hoger liggende plaatsen steeds een grotere kans op een kokkeldichtheid van meer dan 50 per m^2 op, terwijl in de Oosterschelde juist een top rond 0 m NAP wordt gevonden. Figuur 13 laat beide modellen zien. Het verschil tussen

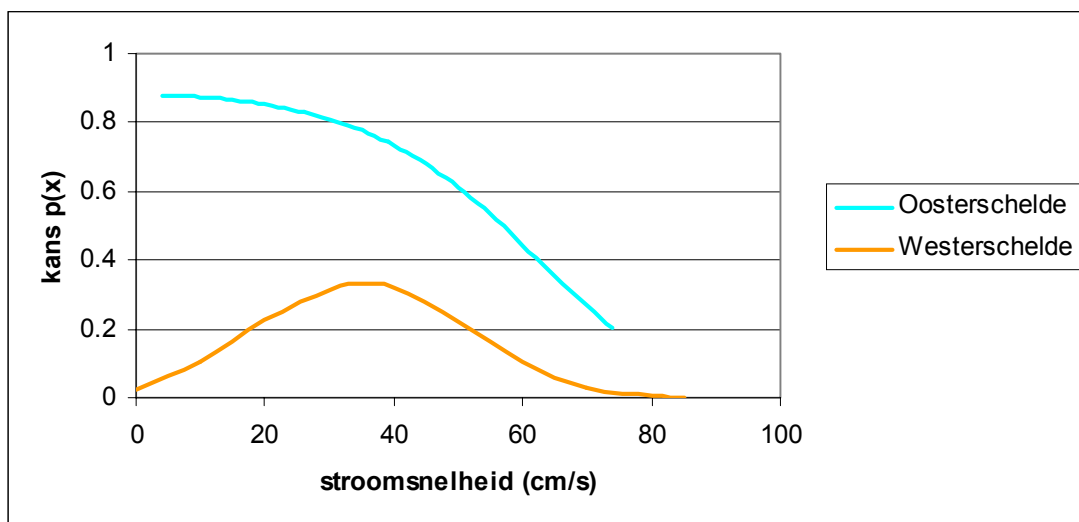
beide modellen moet waarschijnlijk in het verschil tussen beide watersystemen (b.v. troebelheid, estuariene gradient, plaathoogte) gezocht worden.



Figuur 13: Logistische modellen voor diepte in de Ooster- en Westerschelde.

Stroomsnelheid

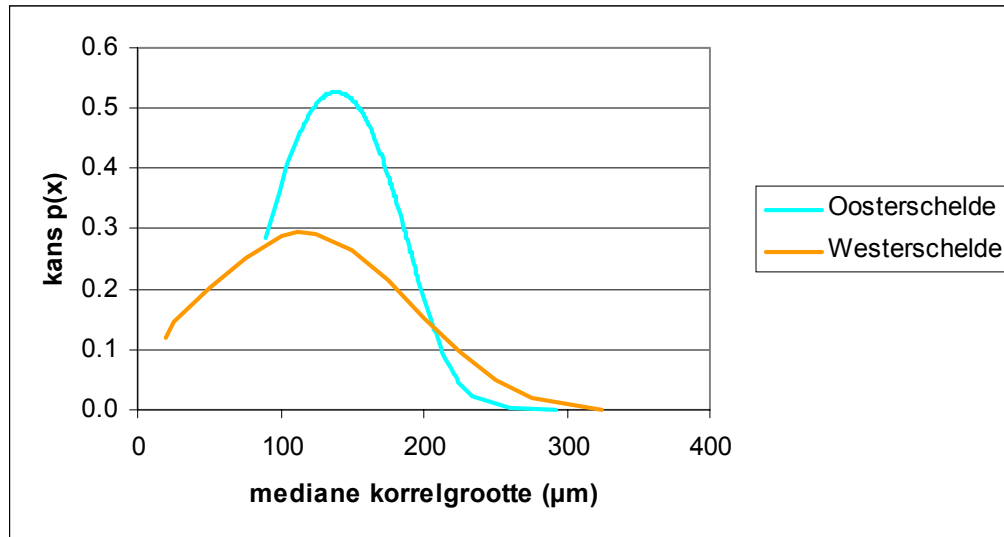
In de Oosterschelde neemt de kans op kokkels af naarmate de stroomsnelheid bij eb toeneemt, terwijl in de Westerschelde een top bij 35 cm s⁻¹ wordt gevonden (Figuur 14). Opvallend is dat voor de Oosterschelde bij beide modellen (GLM en HSI) op basis van biomassadichtheid ook een top werd gevonden, en wel rond de 25 cm s⁻¹. Het lijkt erop dat de modellen op basis van biomassa ongeveer dezelfde preferentie voor stroomsnelheden laat zien als het logistische Westerschelde-model.



Figuur 14: Logistische modellen voor maximale stroomsnelheid bij eb in de Ooster- en Westerschelde.

Mediane korrelgrootte

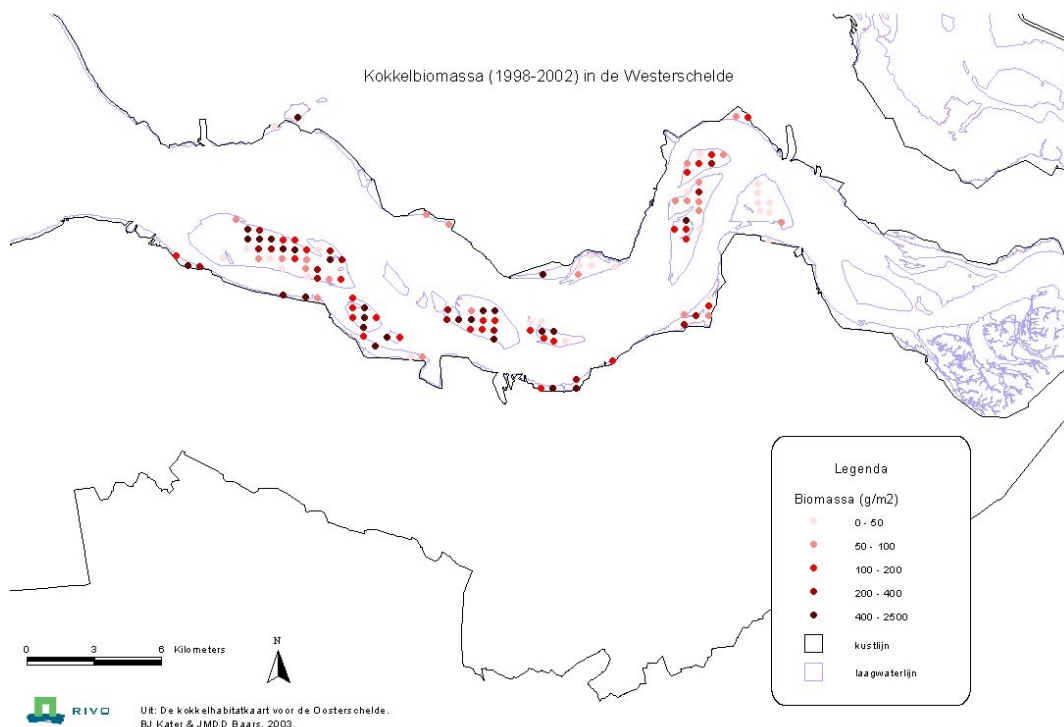
De modellen in de Ooster- en Westerschelde laten eenzelfde verloop zien (Figuur 15). De optimale top ligt in de Westerschelde bij een iets lagere mediane korrelgrootte dan in de Oosterschelde, maar beide modellen hebben een optimum tussen de 100 en 150 μm .



Figuur 15: Logistische modellen voor mediane korrelgrootte in de Ooster- en Westerschelde.

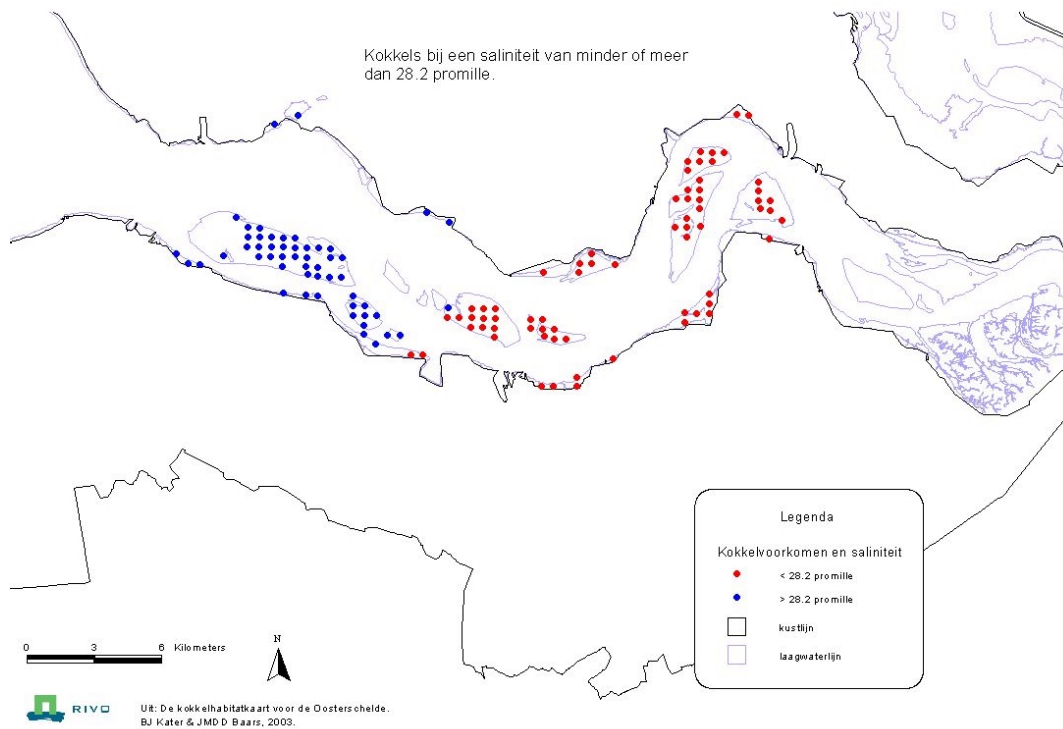
4.9 Extrapolatie naar de Westerschelde

Voor de Westerschelde zijn de veldgegevens voor kokkels gemiddeld over de periode 1998-2002. Kaart 11 laat de biomassaverdeling (g FW m^{-2}) zien.



Kaart 11: Biomassa van kokkels (g FW m²) in de Westerschelde, op basis van de RIVO voorjaarsinventarisatie.

Met behulp van het opgestelde model zijn, op basis van de droogvalduur en stroomsnelheid, de biomassadichtheden voor elk meetpunt berekend. Vergelijking van de gemeten en gemodelleerde dichtheden leverde een percentage verklaarde deviantie van 2.9% op: een veel lager percentage is dan de verklaarde deviantie voor de Oosterschelde van 37.3%. Op een deel van de oostelijk gelegen punten is de saliniteit in de Westerschelde lager dan de laagste waarde in de Oosterschelde. Voor de kokkelpunten die voorkomen in het Oosterscheldemodel is de minimum saliniteit 28.2‰. Daarom is de deviantie nogmaals berekend, maar nu alleen op basis van de punten met een saliniteit >28.2‰. Kaart 12 laat de ligging van de gebruikte punten zien. Het percentage verklaarde deviantie nam toe tot 13.8%, maar benadert de waarde in de Oosterschelde ook met uitsluiting van de minder zoute kokkelpunten niet.

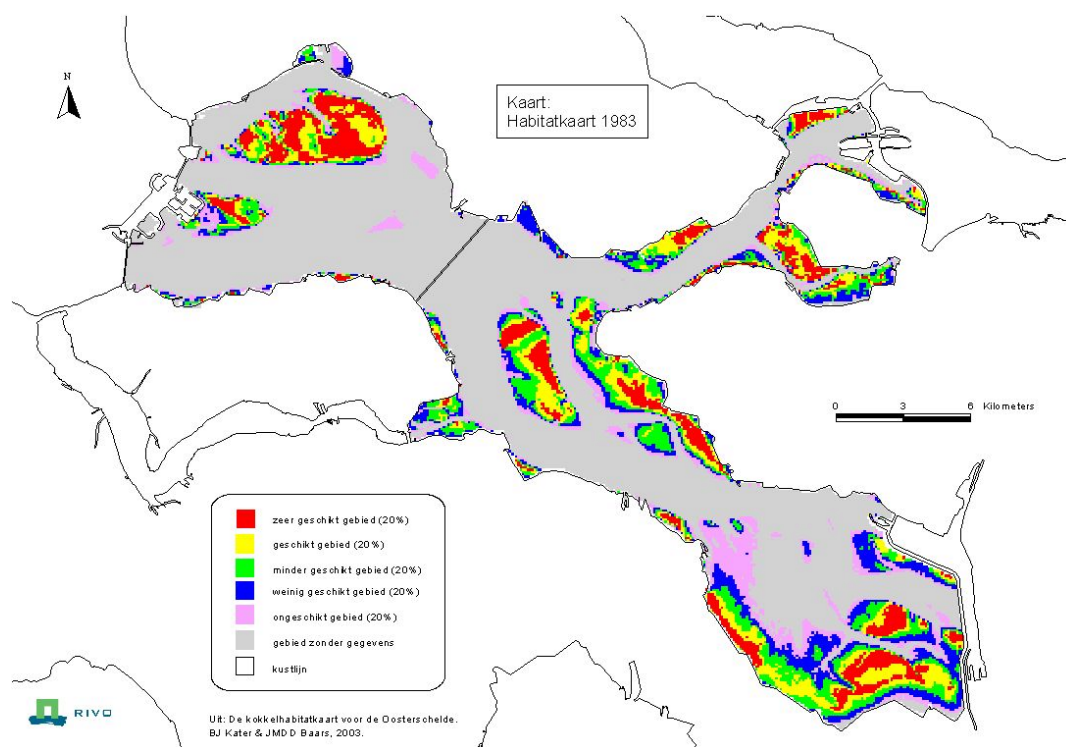


Kaart 12: Voorkomen van kokkels in de periode 1998-2002, op basis van de RIVO voorjaars-surveys, opgesplitst naar gebieden met een hogere en met een lagere saliniteit dan 28.2‰.

4.10 Kokkelhabitat kaarten door de tijd

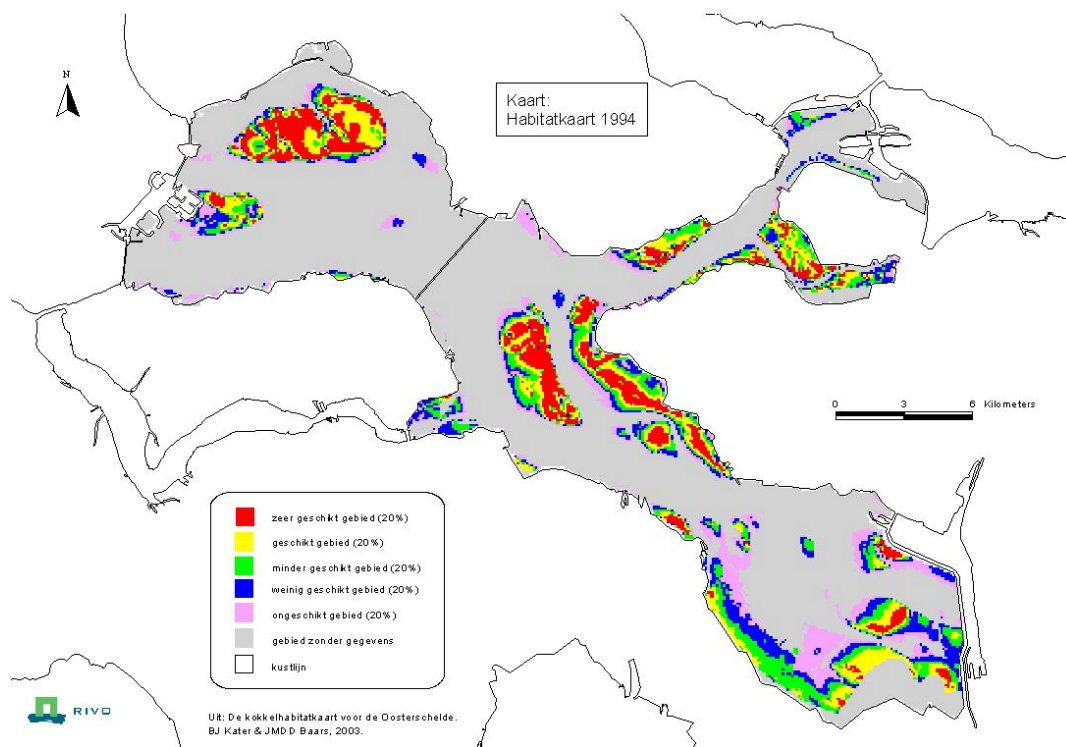
Met de abiotische gegevens voor de jaren 1985, 1994, 2001 en 2010 is, gebruikmakend van het GLM-model, de biomassaverdeling van kokkels berekend. Kaart 13, Kaart 14, Kaart 15 en Kaart 16 geven de kokkelhabitatkaarten voor de vier genoemde perioden. Hierbij moet bedacht worden dat de kleurkaarten een rangorde van gebieden aangeeft: altijd blijft 20% van het totale gebied rood gekleurd (= meest geschikt). Als maat voor de totale geschiktheid –zoals die door het GLM-model berekend wordt- kunnen de berekende dichtheidsgrenzen voor elke kleurcode worden gezien. Deze zijn verderop gegeven (zie tabel 11 en 12).

Op de kaart van 1985 (Kaart 13) valt te zien dat de verschillende gekleurde gebieden goed op elkaar aansluiten en een geheel vormen. Door de hele Oosterschelde komen zeer geschikte gebieden (rood) voor kokkels voor. Met name de Roggenplaat blijkt bijna helemaal goed geschikt te zijn voor kokkels (rood en geel).



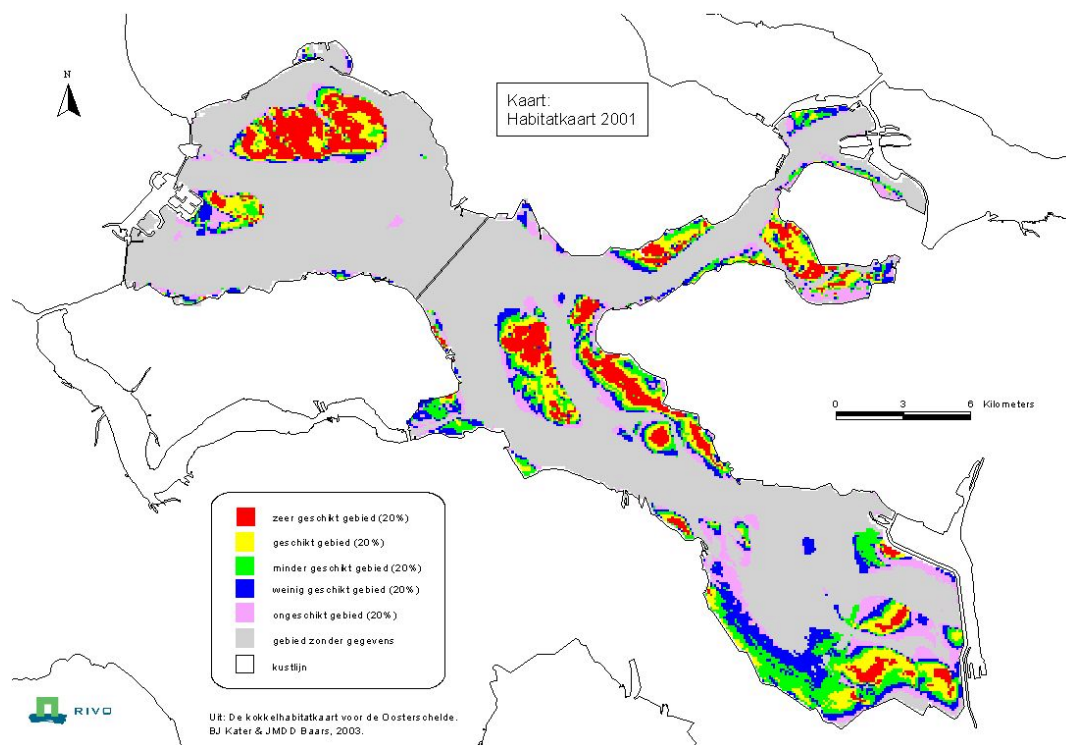
Kaart 13: Kokkelhabitatkaart 1985

Op de kaart van 1994 (Kaart 14) liggen de geschikte en minder geschikte gebieden nog steeds goed aaneengesloten. In het noordelijke deel van de noordtak komt bijna geen goed kokkelgebied meer voor. Ook in de kom komt weinig zeer geschikt gebied voor. In beide gebieden is dit waarschijnlijk aan de afname van de stroomsnelheid te wijten.



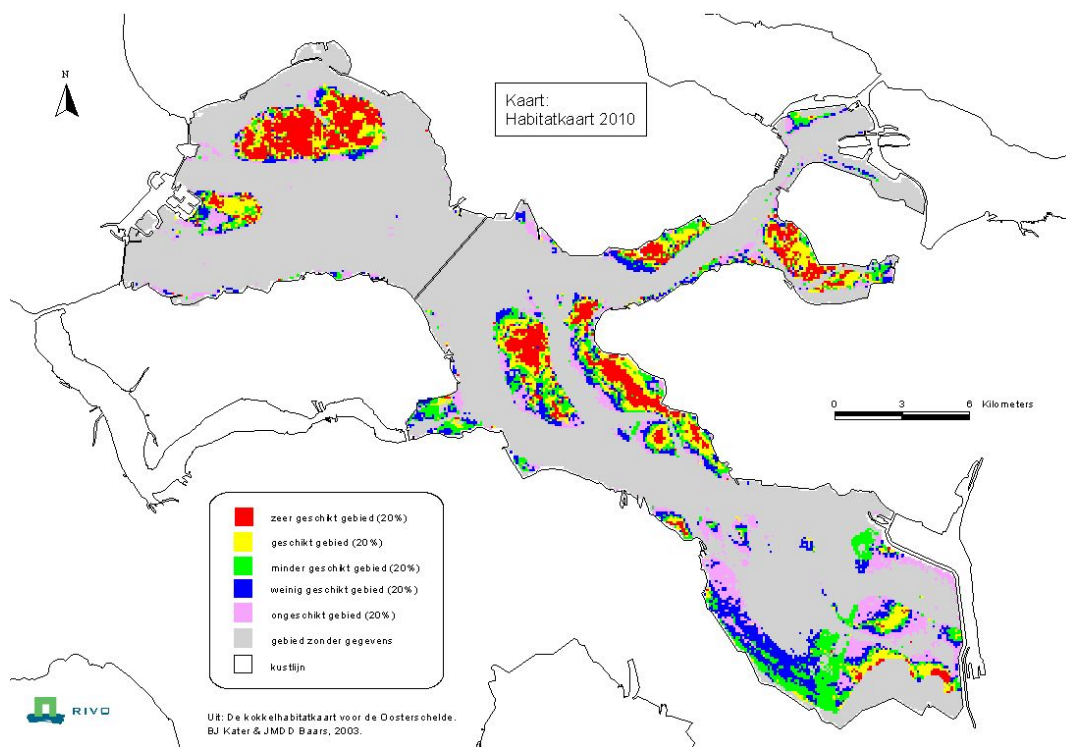
Kaart 14: Kokkelhabitatkaart 1994

Op kaart van 2001 (kaart 14) beginnen in een aantal gebieden (b.v. Vondelingsplaat, Krabbenkreek) de geschiktheidsgebieden minder aaneengesloten te liggen. In deze situatie bevinden de zeer geschikte (rode) gebieden zich met name op de Roggenplaat, de Slikken van den Dortsman en aan de noordkant van de Vondelingsplaat.



Kaart 15: Kokkelhabitatkaart 2001

De kaart van 2010 (Kaart 16) maakt een “verbrokkelde” indruk. De meest geschikte gebieden zijn te vinden op de Roggenplaat en in het middengebied.



Kaart 16: Kokkelhabitatkaart 2010

De biomassa-waarden die de grenzen tussen de klassen zijn, zijn opgenomen in Tabel 11. De tabel laat zien dat de grenzen tussen de verschillende gebieden van jaar tot jaar licht veranderen. De hoogste biomassa is alle jaren 550 g FW m². Duidelijk is dat de grenzen over het algemeen in de loop der tijd bij enigszins lagere biomassa's komen te liggen, maar dat de verschuivingen niet heel erg groot zijn. De ondergrens dalen in die periode met 11 à 30 % (rood: 11%, geel 28%, groen 30%, blauw 14%). De verschillen die dat tot gevolg heeft voor de biomassa's zijn verderop (in tabel 12) aangegeven.

Tabel 11: Biomassagrenzen (g FW m²) van iedere klasse, per jaar.

	1985	1994	2001	2010
rood	446-550	427-550	396-550	396-550
geel	328-446	302-427	257-396	236-396
groen	177-328	164-302	143-257	123-236
blauw	52-177	63-164	58-143	45-123
paars	0-52	0-63	0-58	0-45

In onderstaande paragraaf zal per gebied de verandering worden beschreven.

Roggenplaat: Gaande van 1985 naar 1994 valt op dat in het oostelijke deel van de Roggenplaat er geschikte (gele) kokkelgebieden ontstaan ten koste van zeer geschikt (rood) gebied. In 2001 is de oude situatie weer “hersteld”, de gele gebieden zijn weer rood geworden. In 2010 blijft deze situatie gehandhaafd, zij het dat de verdeling van de kleuren minder aaneengesloten is en een wat “verbrokkelde” indruk geeft.

Neeltje Jans: In 1985 is ongeveer een derde van Neeltje Jans aangeduid als zeer geschikt, rood, gebied. Op de punt ligt minder geschikt, groen gebied, en de zuidkant is ongeschikt (paars) gebied. In 1994 is het zeer geschikte, rode, gebied gehalveerd, en vervangen door geschikt gebied. Deze situatie blijft in 2001 gehandhaafd, het herstel zoals waargenomen op de Roggenplaat treedt hier niet op. In 2010 is er bijna geen zeer geschikt (rood) kokkelgebied meer over op Neeltje Jans, maar is het groene gebied (minder geschikt) op de punt ook geschikt (geel) gebied geworden.

Slikken van Viane: In 1985 ligt het zeer geschikte (rode) gebied op de oostkant. In 1994 is dit gebied naar de westkant geschoven, en het blijft daar tot 2010 liggen.

Plaat van Oude Tonge: Deze plaat bestaat in 1985 grotendeels uit zeer geschikt (rood) kokkelgebied. Dit is geheel weg in 1994 en hersteld daarna ook niet meer.

Krabbenkreek: Gaande van 1985 naar 2010 neemt het zeer geschikte, rode, gebied in de Krabbenkreek enigszins af. Wat vooral opvalt is dat de kleuren steeds meer verbrokkelde raken.

Vondelingsplaat: In 1985 is de noord- en oostkant van de Vondelingsplaat aangeduid als zeer geschikt, rood, gebied. In 1994 heeft dit gebied zich uitgebreid tot meer dan de helft van de plaat. In 2001 is dit weer verdwenen, en lijkt de situatie op de Vondelingsplaat veel op die van 1985. Voor 2010 wordt een verdere vermindering van zeer geschikt (rood) gebied verwacht, waarbij vooral verbrokkeling van de kleuren over de plaat opvalt.

Slikken van den Dortsman: In 1994 is de geschiktheid (rood) van dit gebied toegenomen ten opzichte van 1985. Gaande naar 2001 en 2010 neemt de geschiktheid weer langzaam af, maar de hoeveelheid rood gebied blijft in beide jaren groter dan gevonden in 1985.

Verdronken land van Zuid Beveland: Op het verdronken land lijkt de hoeveelheid zeer geschikt, rood, gebied af te nemen in de loop der tijd. De strook langs de kust die in 1985 nog gevonden werd, is in 1994 en 2001 nog geschikt (geel) tot minder geschikt (groen) voor kokkels, maar in 2010 weinig (blauw) tot ongeschikt (paars) voor kokkels. Helaas is een deel van het Verdronken Land in 1994 niet gemodelleerd, met als gevolg dat er voor 2010 ook geen voorspelling is.

Hoge Kraaijer: In 1985 was een groot deel van de Hoge Kraaijer nog zeer geschikt (rood) voor kokkels. In 1994 is ongeveer de helft van het zeer geschikte (rode) gebied vervangen door geschikt (geel) gebied. Deze situatie blijft in 2001 gehandhaafd. De voorspelling voor 2010 is dat er geen zeer geschikt (rood) gebied meer is op de Hoge Kraaijer, dit is vervangen door

geschikt (geel) gebied, terwijl de gebieden die in 2001 nog als geschikt (geel) werden aangeduid in 2010 weinig geschikt (blauw) zijn geworden.

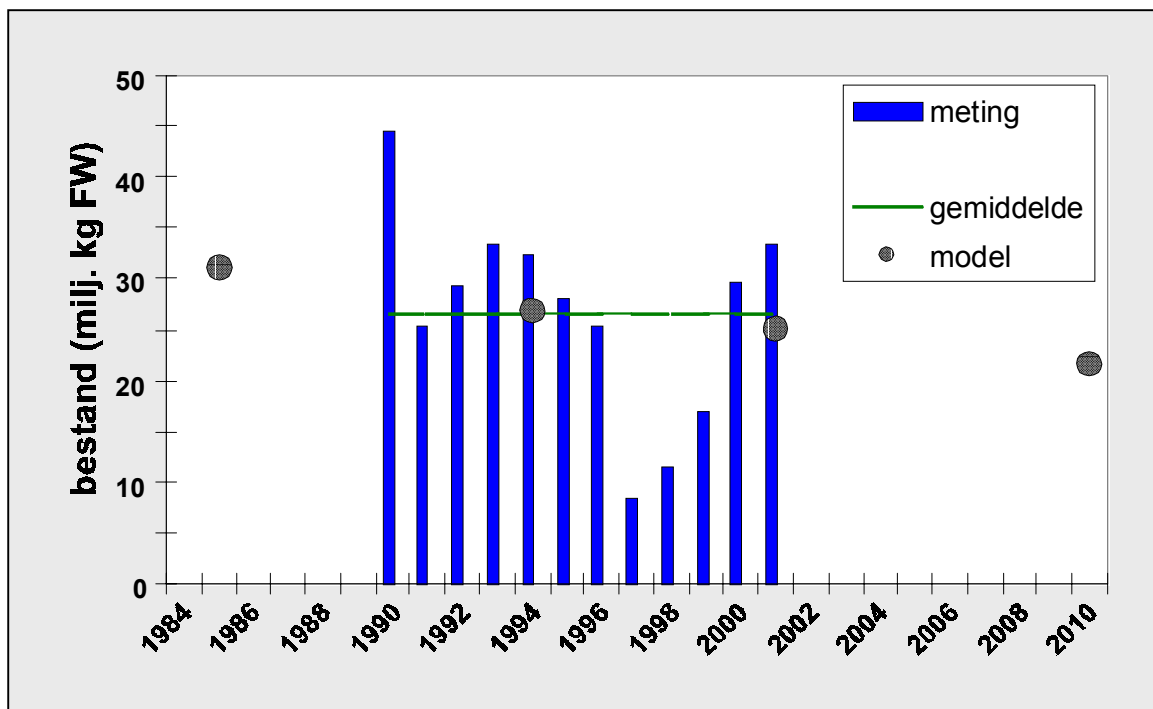
Speelmansplaten: Op de Speelmansplaten is in 1985 nauwelijks enig zeer geschikt (rood) gebied aanwezig. In 1994 ontstaat een klein stukje, wat er in 2001 nog steeds ligt. In de voorspelling van 2010 is de gehele Speelmansplaat minder geschikt (groen) tot ongeschikt (paars).

Uit de kokkelhabitatkaart kan het bestand aan kokkels en de gemiddelde biomassa geschat worden. Tabel 12 geeft het overzicht. Aangezien het model gecalibreerd is met gegevens van bestandsopnamen in mei, wordt ook het bestand in mei voorspeld. Voor 1992, 1993 en 1994 zijn respectievelijk bestanden van 33.2, 32,3 en 28.0 miljoen kg (versgewicht) gevonden. Het werkelijke bestand van gemiddeld 31 miljoen kg versgewicht ligt in deze jaren iets hoger dan het voorspelde bestand van 27 miljoen kg. In 1999, 2000 en 2001 zijn bestanden van resp. 17.0, 29.6 en 33.2 miljoen kg gevonden. Het gemiddelde van deze drie jaren (27 miljoen kg) is gelijk aan de voorspelling door de habitatkaart.

Tabel 12: Bestand en gemiddelde biomassadichtheid, berekend op basis van de kokkelhabitatkaart. Biomassa als versgewicht.

jaar	bestand (miljoen kg)	gemiddelde biomassa (g m ⁻²)
1985	33.0	254
1994	26.8	246
2001	26.6	225
2010	21.6	214

In de abiotische kaart van 1994 ontbreken voor een deel van de kom gegevens over de droogvalduur en voor een gedeelte van de Krabbenkreek gegevens over de stroomsnelheid. Daarom is met het model voor die gebiedsdelen geen kokkeldichtheid berekend. Wanneer de bestanden worden vergeleken is het beter om dit gedeelte weg te laten uit de kaarten waar dit wel is gemodelleerd. Het bestand zoals dan voorspeld wordt door het model is in figuur 16 geplot met de resultaten van de bestandsopnamen van 1990 tot 2002 en het gemiddelde van de jaren die zijn gebruikt voor het maken van de habitatkaart (1990-2001). Het figuur laat zien dat het bestand van 1994, zoals voorspeld is door de habitatkaart, overeenkomt met het gemiddelde uit de gebruikte periode.



Figuur 16: Bestandsopname van 1990 tot en met 2001, gemiddelde van de periode 1990-2001 en het bestand op basis van de habitatkaart voor 1985, 1994, 2001 en 2010.

Volgens de habitatkaart is het bestand tussen 1985 en 1995 met 14% afgenomen, en van 1994 naar 2001 met 6%. Voorspeld wordt dat van 2001 naar 2010 een afname van nog eens 14% van het bestand zal optreden. Totaal betekent dit tussen 1985 en 2010 een afname van 30% en tussen 1994 en 2010 van 19%.

4.11 Kokkelvisserij

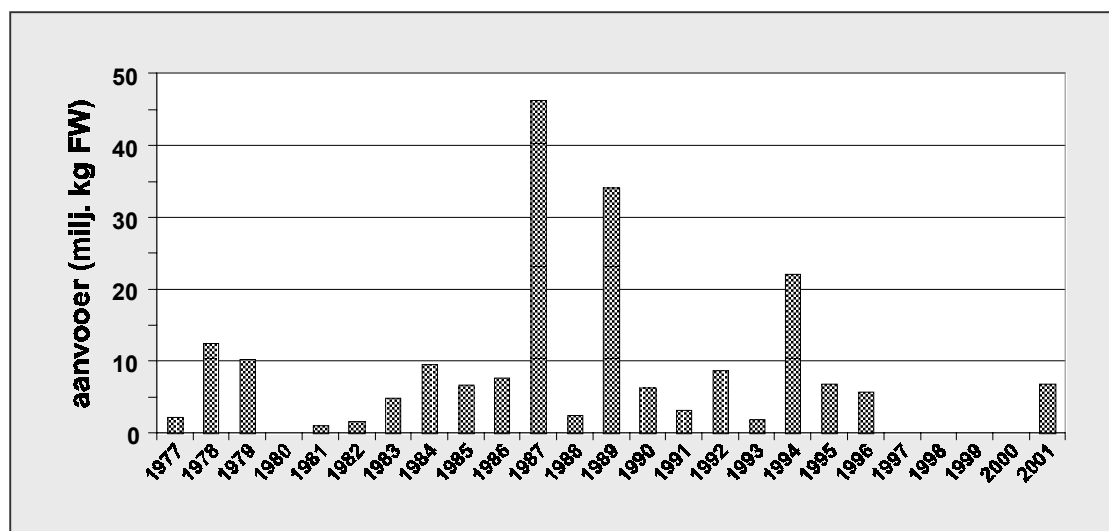
4.11.1 Kokkelvisserij en de habitatkaart

Om te onderzoeken hoe de kokkelhabitatkaart zich verhoudt tot de kokkelvisserij is per jaar gekeken in welke cellen kokkelvisserij hebben gevestigd. Tabel 13 laat per kleur zien welk percentage van het totaal aantal cellen van die kleur per jaar bevestigd is. De tabel laat zien dat in jaren waarin gevestigd is, de rode en gele cellen het meest bevestigd zijn (resp. gemiddeld 17% en 12%). Dit betekent dat kokkelvisserij vooral vissen in die gebieden die door de habitatkaart als beste zijn aangewezen. In de minder goede gebieden groen en blauw is dit gemiddelde percentage duidelijk lager met 5% en 3%. In de slechtste gebieden, de parse gebieden, wordt nog 2% van de cellen bevestigd.

Tabel 13: Per kleur en per jaar het percentage beviste cellen van het totaal aantal cellen van die kleur op de habitatkaart. Jaar 1992 t/m 1996 is gekoppeld aan kokkelhabitatkaart 1994, jaar 2001 is gekoppeld aan kokkelhabitatkaart 2001. Geschiktheid is aflopend weergegeven van rood (zeer geschikt kokkelhabitat) tot paars (vrijwel ongeschikt kokkelhabitat).

jaar	zeer geschikt (rood)	geschikt (geel)	minder geschikt (groen)	weinig geschikt (blauw)	ongeschikt (Paars)
1992	16.4	11.4	3.4	2.0	0.5
1993	6.6	3.8	2.0	1.4	1.9
1994	21.1	17.0	8.3	6.3	5.1
1995	14.4	9.4	4.2	2.5	1.0
1996	22.3	16.5	7.5	4.0	1.4
1997	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
1998	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
1999	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
2000	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
2001	20.5	4.1	3.8	1.4	0.6

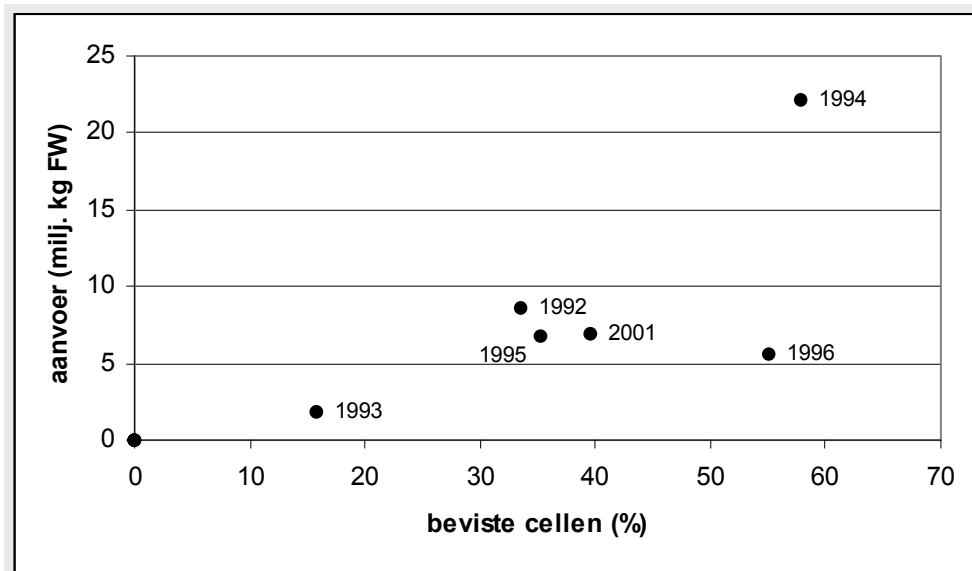
In Figuur 17 is de aanvoer van kokkels tussen 1977 en 2001 getoond. Deze figuur laat zien dat 1988 en 1990 de jaren met de hoogste aanvoer van kokkels waren. In de periode waarvan black-box gegevens beschikbaar zijn (1992-2001) is 1994 het jaar met de hoogste aanvoer met 22 miljoen kg versgewicht.



Figuur 17: Aanvoer van kokkels van 1977 tot en met 2001.

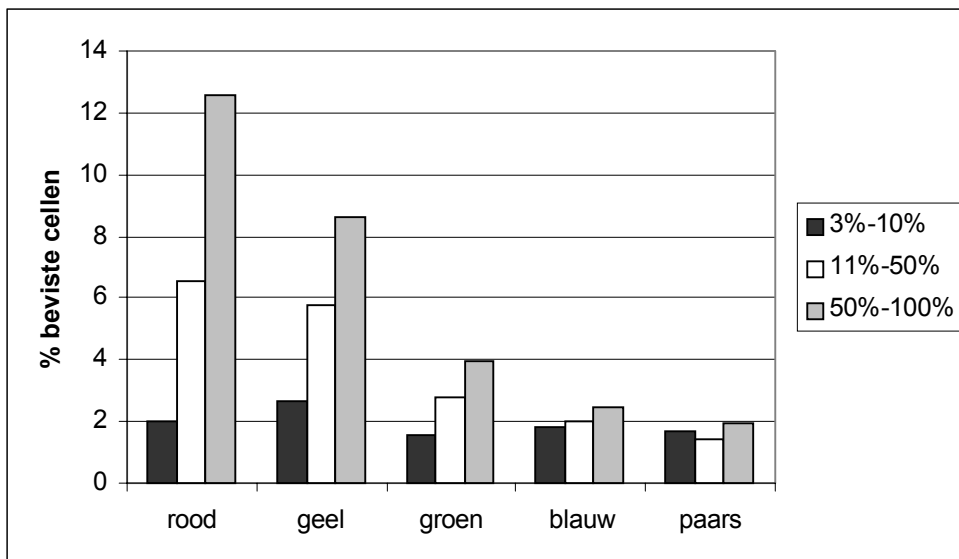
Het totale percentage beviste cellen van de habitatkaart is uitgezet tegen de aanvoergegevens voor kokkels (Figuur 18). Deze figuur laat zien dat naarmate er meer gevist wordt op de cellen van de habitatkaart, de aanvoer toeneemt. Het jaar 1996 is een uitzondering. In dit jaar is meer dan de helft (55%) van de cellen bevist geweest, maar is de aanvoer laag ten opzichte van de andere jaren. Bevissing van cellen kan in deze figuur 3% en 100% zijn, er is geen onderscheid gemaakt.

Omdat de intensiteit van visserij wel een rol kan spelen is voor drie jaren die visserij-intensiteit opgesplitst. Geselecteerd is 1994, omdat dit het jaar met de hoogste visserij-intensiteit en hoogste aanvoer is, 1995, omdat in dat jaar dezelfde gebieden gesloten zijn als in 1994, en 1996, vanwege de lage aanvoer ten opzichte van de visserij-intensiteit.



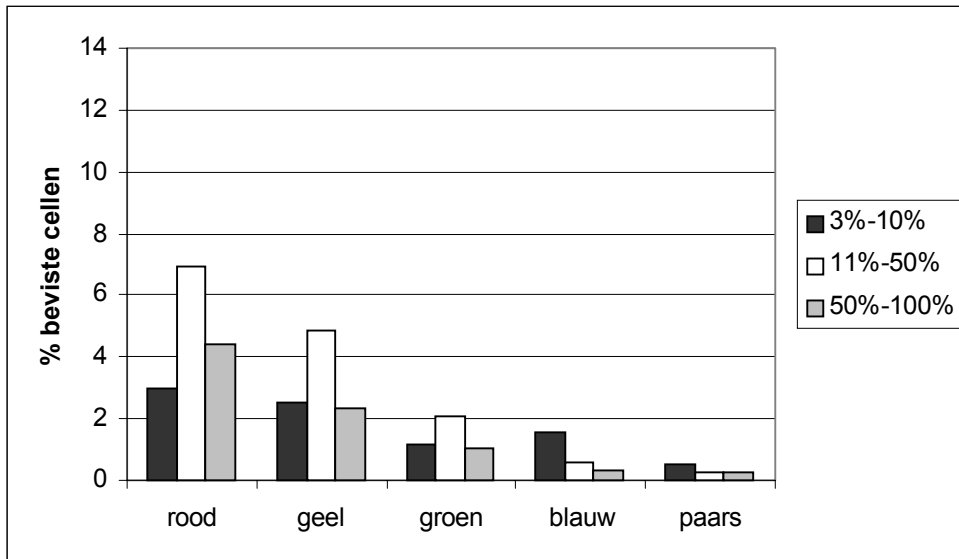
Figuur 18: De relatie tussen het percentage beviste cellen van de habitatkaart en de aanvoer van kokkels.

In 1994 is het rode gebied percentueel het meest met de hoogste visintensiteit bevist: in 12.6% van de rode cellen is met een visintensiteit van meer dan 50% gevist. Ook de gele cellen zijn intensief bevist, 8.6% van de gele cellen is met een intensiteit van meer dan 50% bevist. Het aandeel van de hoogste visintensiteit (51%-100%) neemt af met de kwaliteit van het kokkelhabitat. Dit geldt ook voor de gemiddeld beviste cellen (visintensiteit tussen de 11% en 50%). De laagste visintensiteit (2%-10%) komt in alle habitatkwaliteiten ongeveer gelijk voor, plm. 2% van de cellen is met deze intensiteit bevist. Figuur 19 laat het percentage beviste cellen in 1994 per habitatklasse voor de drie categorieën van visserij-intensiteit zien.



Figuur 19: Het percentage beviste cellen in 1994 per habitatklasse, voor drie verschillende categorieën van visserij-intensiteit.

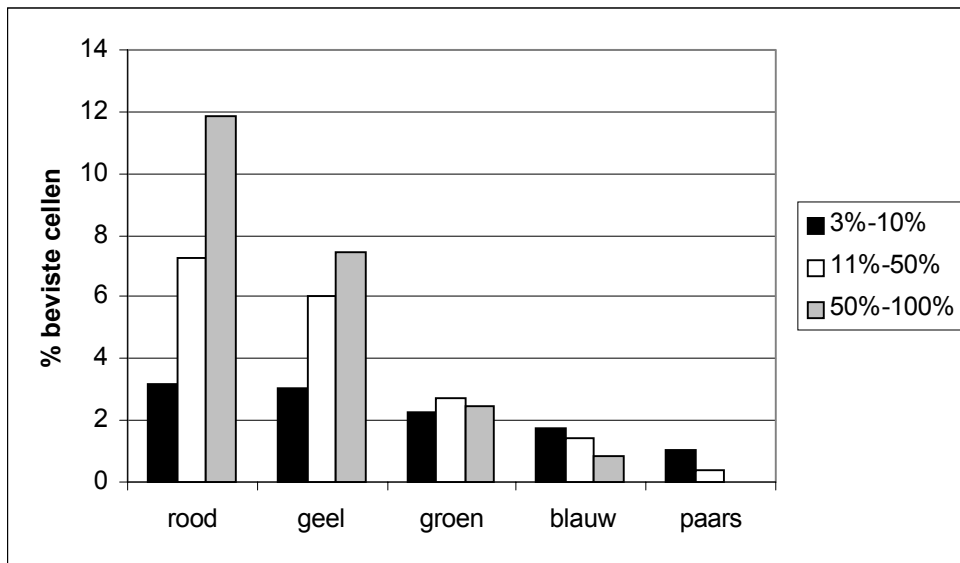
In 1995 (Figuur 20) werd een visintensiteit tussen 11-50% het meest aangetroffen in het rode gebied: 6.9% van de rode cellen is met zo'n intensiteit bevist. Ook de gele cellen zijn het meest met deze intensiteit bevist, namelijk 4.8%. Alle categorieën van visintensiteit nemen af naarmate de kwaliteit van het kokkelhabitat afneemt.



Figuur 20: Het percentage beviste cellen in 1995 per habitatklasse, voor drie verschillende categorieën van visserij-intensiteit.

In 1996 (Figuur 21) is weer het rode gebied percentueel (11.9%) het meest met de hoogste visintensiteit (> 50%) bevist. Ook de gele cellen zijn intensief bevist, 7.5% van de gele cellen is

met een intensiteit van meer dan 50% bevist. De hoogste visintensiteit (51%-100%) neemt af naarmate de kwaliteit van het kokkelhabitat afneemt. Dit geldt ook voor de gemiddeld beviste cellen (visintensiteit tussen de 11% en 50%) en de cellen met de laagste visintensiteit (2%-10%).

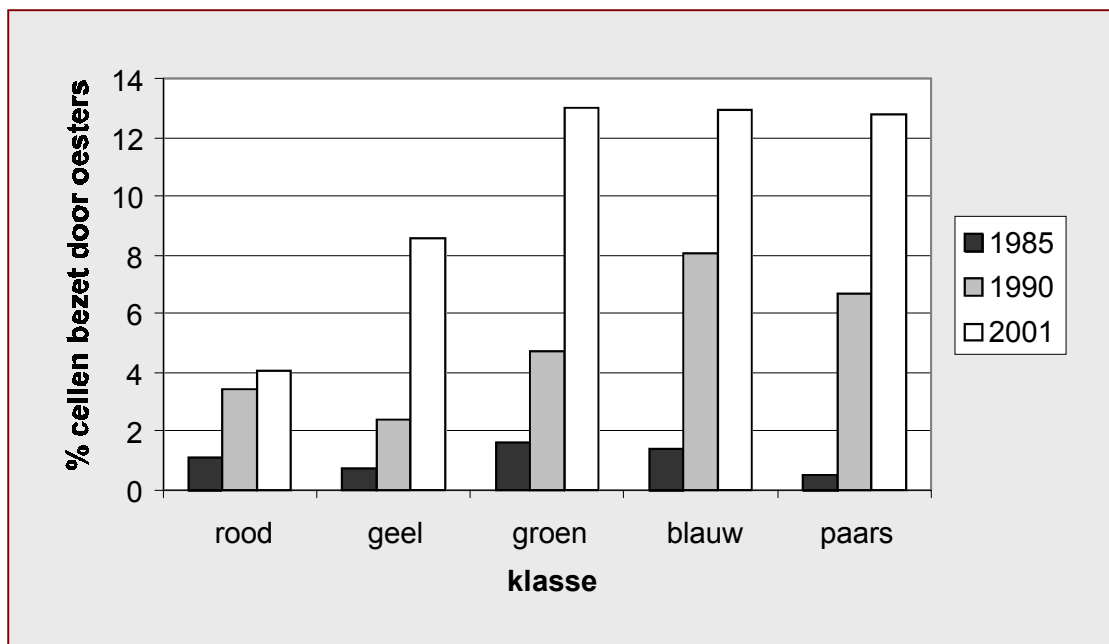


Figuur 21: Het percentage beviste cellen in 1996 per habitatklasse, voor drie verschillende categorieën van visserij-intensiteit.

4.12 Competitie tussen oesters en kokkels

4.12.1 *Komen oesters in de beste kokkelgebieden voor?*

Over de kokkelhabitatkaarten zijn de gegevens van de oesterbanken in 1980, 1990 en 2002 (Kater & Baars, 2003) gelegd. Per jaar en per kleur is het aantal cellen gescoord dat een oesterbanken betreft, en het percentage cellen van elke kleur is berekend. Figuur 22 laat de verdeling van de cellen over de verschillende kleuren in de drie gemodelleerde jaren zien; duidelijk is dat de meeste gebieden waar oesters in 2002 voorkomen middelmatige tot slechte gebieden voor kokkels zijn.



Figuur 22: Percentage cellen van de kokkelhabitatkaart van iedere habitatgeschiktheidsklasse (kleur) dat bezet wordt door oesters in de verschillende jaren.

4.12.2 *Hebben oesters en kokkels hetzelfde abiotische optimum?*

4.12.2.1 Logistische modellen voor oesters

Er is een logistische regressie uitgevoerd, waarbij de kans op voorkomen van oesters werd voorspeld, met de volgende abiotische variabelen: chloriniteit (n=518), stroomsnelheid (n=517), droogvalduur (n=401), diepte (n=514), slib (n=73) en mediane korrelgrootte (n=179). Er werd geen significant model (zowel als eerste- als tweedegraads-model) gevonden voor: chloriniteit, stroomsnelheid, slib en mediane korrelgrootte.

De modellen voor diepte en droogvalduur, die apart van elkaar zijn berekend, waren wel significant. Tabel 14 laat de resultaten van de logistische regressie zien.

Tabel 14: Resultaten logistische regressie voor oesters.

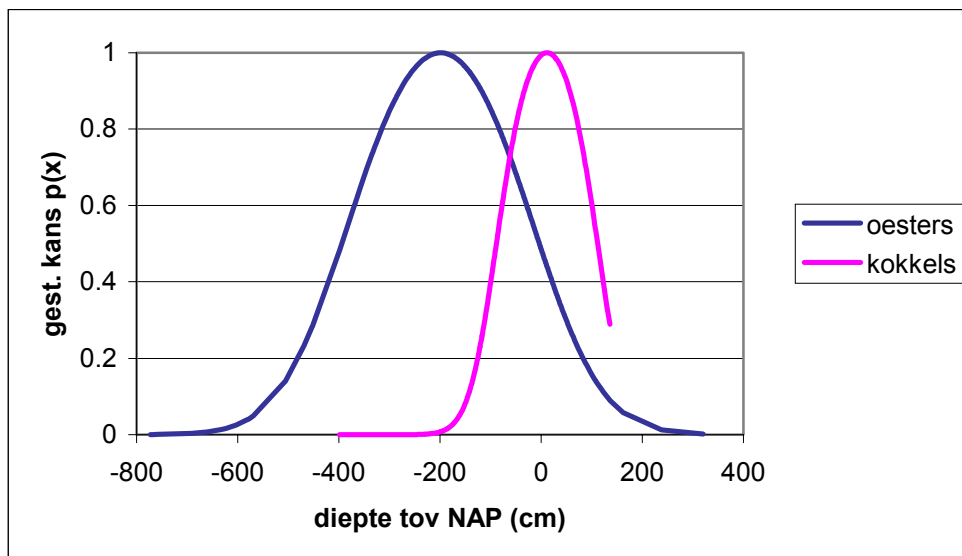
	diepte	droogvalduur
aantal punten met oesters	139	109
aantal punten zonder oesters	375	292
p-waarde eerstegraads term	<0.001	0.194 ¹
p-waarde tweedegraads term	<0.001	0.015
% goed voorspeld	63%	62%
sensitiviteit ²	32%	31%
specificiteit ³	75%	74%

1. niet significant
2. percentage punten met kokkels waarop het model ook kokkels voorspelt.
3. percentage punten zonder kokkels waarop het model ook geen kokkels voorspelt.

4.12.2.2 Vergelijken oestermodel en kokkelmodel

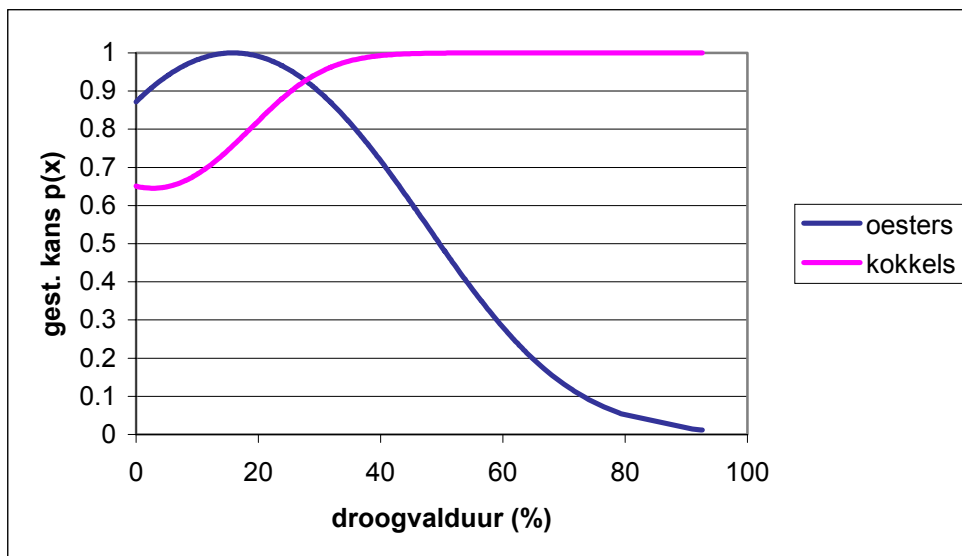
Om de verdeling van kokkel- respectievelijk oestergeschiktheid over de abiotische variabelen goed te kunnen vergelijken, zonder geïnteresseerd te zijn in de daadwerkelijk gemodelleerde kansen, zijn de logistische curven gestandaardiseerd op 1: de maximale trefkansen is =1 gesteld.

Figuur 23 laat de verdeling van de kans zien dat oesters dan wel kokkels op een bepaalde diepte worden aangetroffen. Duidelijk is dat de toppen van beide soorten niet bij dezelfde diepte liggen. De top van oesters ligt bij -1.90 m, terwijl de top van kokkels bij $+0.20$ m ligt. Ook laat de figuur zien dat de berekende trefkansen op oesters een grotere diepterange beslaan dan die voor kokkels.



Figuur 23: De kans op voorkomen van kokkels en van oesters afhankelijk van de diepte tov NAP. Gestandaardiseerde logistische curves.

Figuur 24 laat de logistische curven voor droogvalduur voor beide soorten zien. Beide curven laten een afwijkend verloop zien. Een droogvalduur hoger dan 40% is zeer geschikt voor kokkels, terwijl oesters een top bij 20% laten zien.



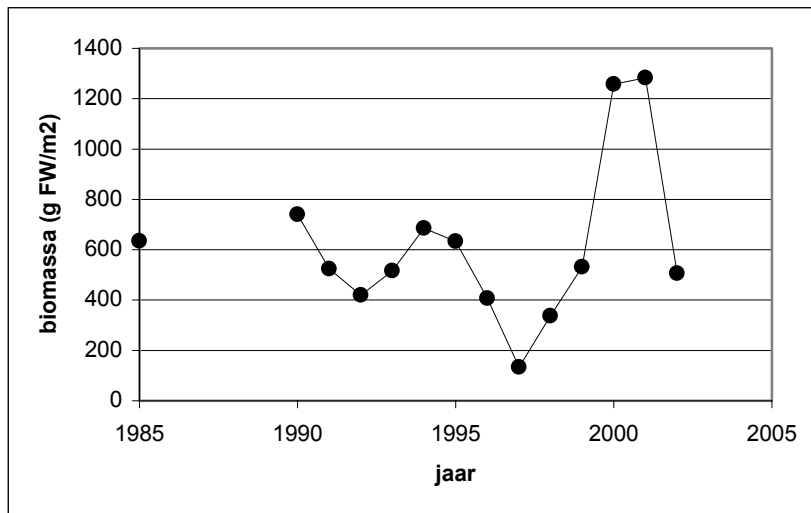
Figuur 24: Gestandaardiseerde logistische curve voor kokkels en oesters bij abiotische variabele droogvalduur.

4.13 Roggenplaat en Vondelingsplaat

4.13.1 Roggenplaat

Veranderingen in habitat

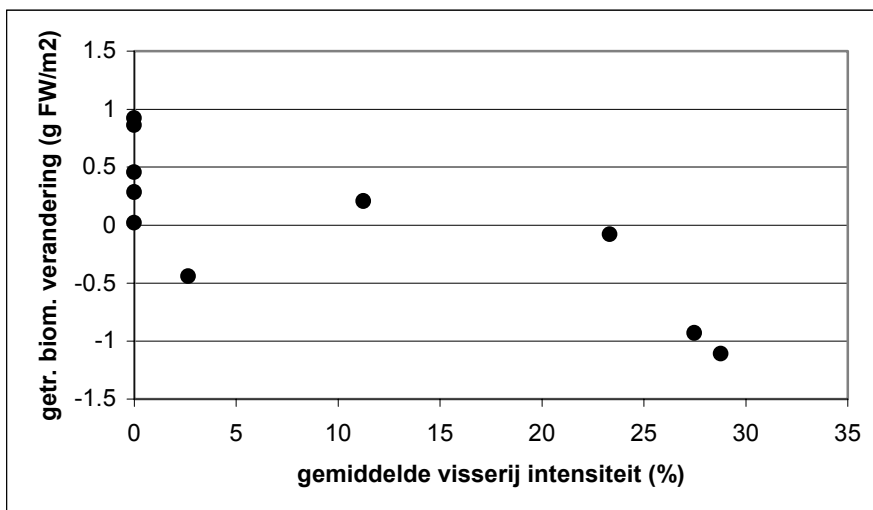
Het relatieve aandeel van de diverse klassen voor de habitatkwaliteit verandert op de Roggenplaat door de jaren heen (1985-2010) niet of nauwelijks. De beste klasse (rood) heeft het grootste aandeel, dat varieert tussen de 40% en 50% van de cellen. De een na beste klasse (geel) heeft daarna het grootste aandeel, rond de 25% van de cellen. De drie klassen met de minste kwaliteit qua kokkelhabitat (groen, blauw en paars) hebben alle drie een aandeel rond de 10%. Dit betekent dat de relatieve kwaliteit van de Roggenplaat als kokkelhabitat (ten opzichte van de rest van de Oosterschelde) in de loop der tijd niet is veranderd.



Figuur 25: Verloop van de gemiddelde biomassadichtheid op de Roggenplaat

Biomassa

De Roggenplaat kent een grote biomassavariatie door de jaren heen. In de jaren 1985 plus de periode 1990-2002 werd in 2001 de hoogste gemiddelde biomassadichtheid gevonden: 1280 g FW m⁻² op de Roggenplaat gevonden werd (n=43) met een lokaal maximum van 7075 g FW m⁻². Het geschatte bestand van kokkels op de Roggenplaat bedroeg in het jaar 2001 15 miljoen kg FW.

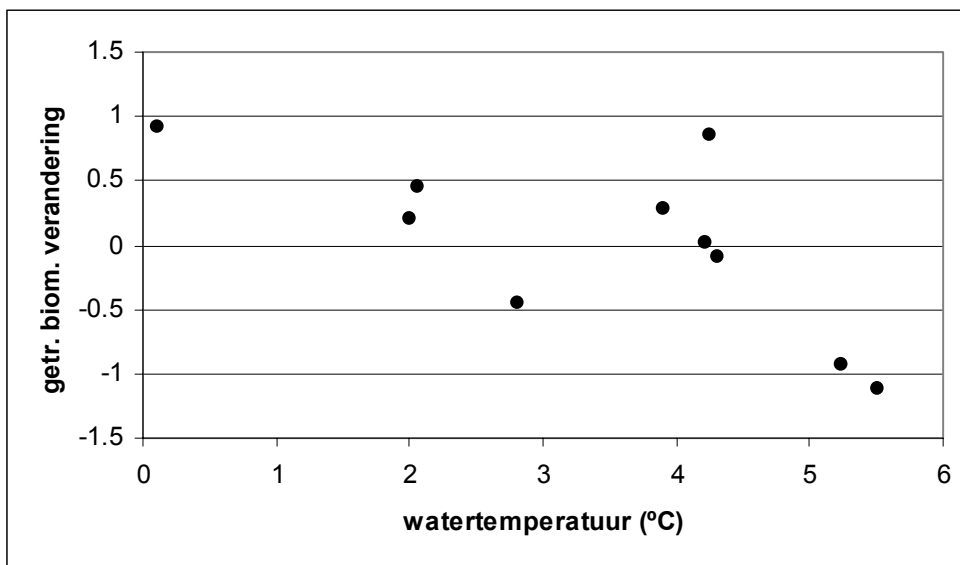


Figuur 26: Relatie tussen gemiddelde visserij-intensiteit en de getransformeerde biomassa verandering op de Roggenplaat.

Het slechtste jaar was 1997. Toen bedroeg de gemiddelde biomassa 135 g FW m⁻², met een maximum van 390 g FW m⁻². Het geschatte bestand op de Roggenplaat bedroeg dat jaar 1.4

miljoen kg. **Figuur 25** laat het verloop van de gemiddelde biomassadichtheid in de jaren met biomassagegevens op de Roggenplaat zien.

Uit de gemiddelde biomassa gegevens is de verandering van biomassa van jaar tot jaar berekend. Met een stepwise backwards general linear model (aan alle voorwaarden is voldaan) is gekeken in hoeverre de broedval, watertemperatuur gedurende de winter (december-februari) (hierna te noemen als watertemperatuur), scholekster aantallen en kokkelvisserij hebben bijgedragen aan de verklaring van die variatie. De termen voor broedval, watertemperatuur en scholekster aantallen werden als niet significante termen stapsgewijs uit het model verwijderd. Visserij-intensiteit verklaarde de variatie in de biomassaveranderingen voor 61.5% ($p=0.0073$; $n=10$). **Figuur 26** laat de relatie tussen de gemiddelde visserij-intensiteit op de Roggenplaat en de veranderingen in biomassadichtheid zien. De relatie laat zien dat naarmate de visserij-intensiteit op de Roggenplaat toeneemt, de biomassa in het volgende jaar lager is. Opgemerkt moet worden dat de visserij-intensiteit van 0% gevolg is van het sluiten van de Oosterschelde voor kokkelvisserij. **Figuur 27** laat de, niet-significante, relatie tussen watertemperatuur en verandering in biomassadichtheid zien.

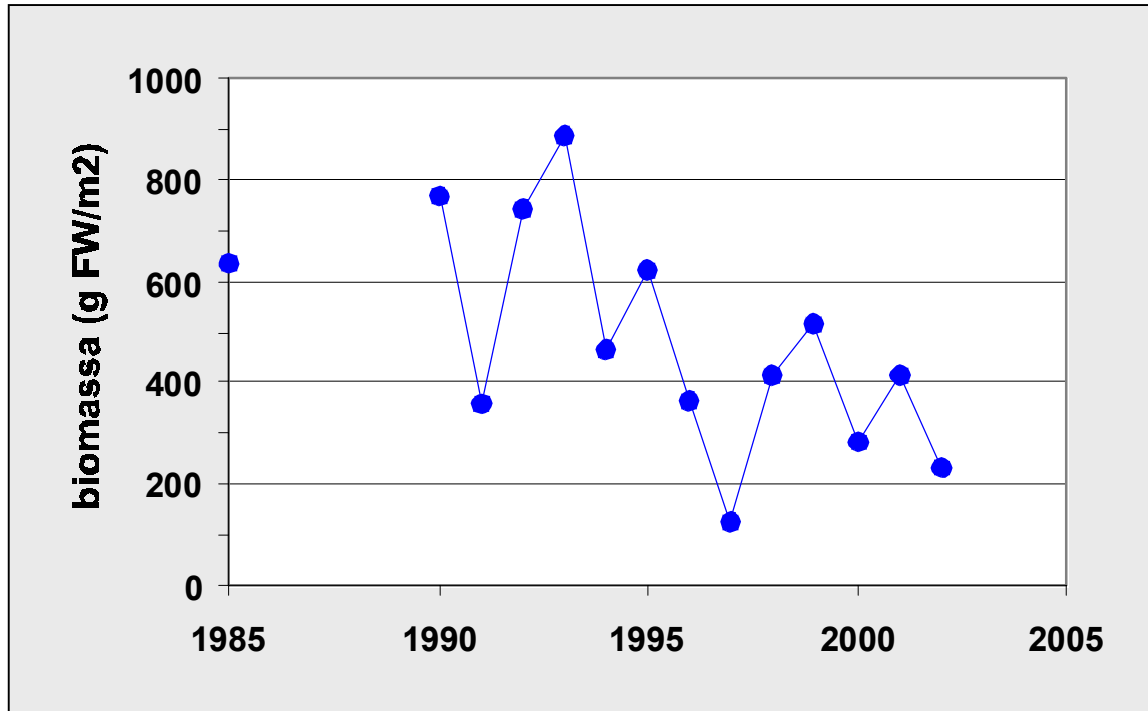


Figuur 27: Relatie tussen gemiddelde watertemperatuur in de winter periode en de getransformeerde biomassa verandering op de Roggenplaat

4.13.2 Vondelingsplaat

Biomassa

De gemiddelde biomassadichtheid op de Vondelingsplaat is tot 1995 redelijk constant gebleven, maar laat in de jaren daarna een daling zien. De hoogste gemiddelde biomassadichtheid is gevonden in 1993 en bedraagt bijna 900 g FW m². De laagste biomassadichtheid is gevonden in 1997 en bedraagt iets meer dan 120 g FW m². Figuur 28 laat het verloop van de biomassadichtheid op de Vondelingsplaat zien.

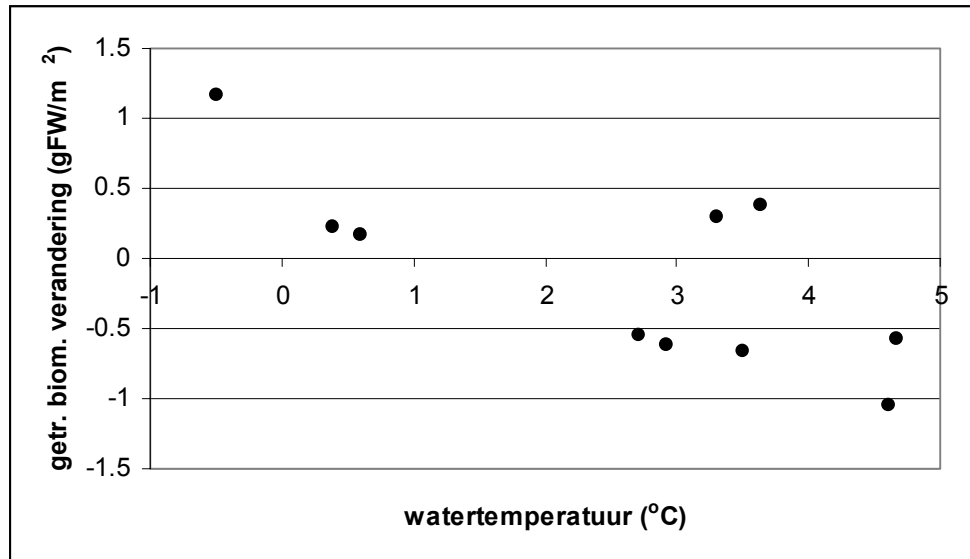


Figuur 28: Verloop van de gemiddelde biomassa op de Vondelingsplaat.

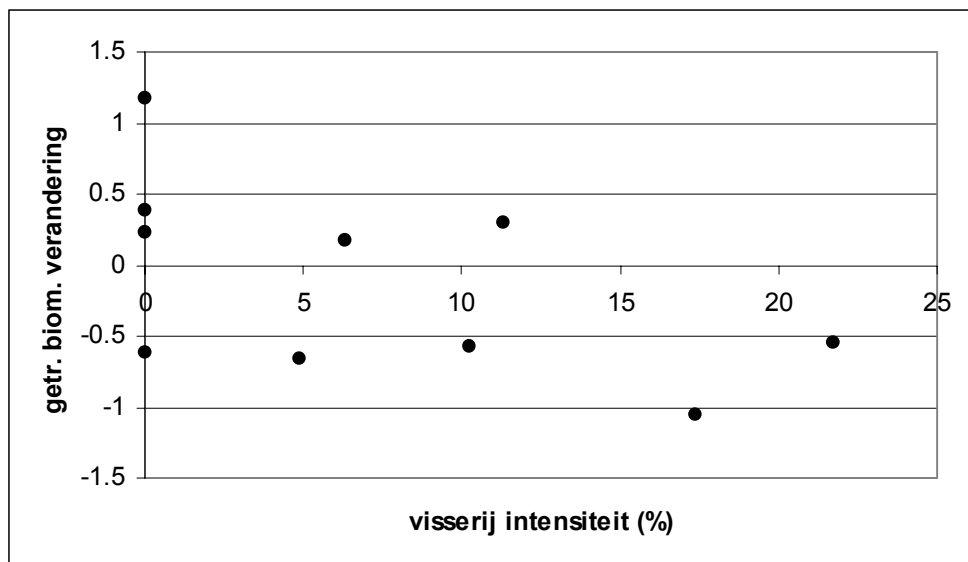
Uit de gemiddelde biomassagegevens is de verandering van biomassadichtheid van jaar tot jaar berekend. Met een stepwise backwards general linear model (aan alle voorwaarden is voldaan) is gekeken in hoeverre de broedval, watertemperatuur gedurende de winter (december-februari) (hierna te noemen als watertemperatuur), scholekster aantallen en kokkelvisserij hebben bijgedragen aan de verklaring van de variatie. De termen voor broedval, visserij-intensiteit en scholekster aantallen werden als niet significante termen stapsgewijs uit het model verwijderd. De watertemperatuur in de winter verklaarde de variatie in de biomassaveranderingen voor 43.3% ($p=0.038$; $n=10$). Figuur 29 laat de relatie tussen de watertemperatuur in winter en de veranderingen in biomassadichtheid op de Vondelingsplaat zien. De relatie laat zien dat naarmate de watertemperatuur hoger is, de biomassa in het volgende jaar lager is. Wanneer vorst van invloed zou zijn, zou juist een lagere biomassadichtheid worden verwacht, omdat kokkels bij lage temperaturen een hogere kans hebben dood te vriezen. Daar tegen over staat dat in koude winters zonder echt vorstverlies kokkels juist minder biomassa verliezen dan in

warme winters omdat de respiratieverliezen in koude winters nu eenmaal geringer zijn. Gezien de waarnemingen lijkt dit laatste proces van meer belang.

Figuur 30 laat de, niet-significante, relatie tussen visserij-intensiteit en verandering in biomassadichtheid zien.



Figuur 29: Relatie tussen gemiddelde watertemperatuur in de winter en de getransformeerde biomassaverandering op de Vondelingsplaat.



Figuur 30: Relatie tussen gemiddelde visserij-intensiteit en de getransformeerde biomassa-verandering op de Vondelingsplaat. Er is geen significant verband tussen beide gevonden.

5. Conclusie en discussie Oosterschelde

5.1 De habitatkaart

5.1.1 *Vergelijken van de drie methoden*

In dit rapport zijn drie typen habitatkaart gepresenteerd: een kaart op basis van generalized linear modelling (GLM), een kaart op basis van habitat suitability index modellering (HSIM), en een kaart op basis van een logistische regressie. De eerste twee berekenen de plaatsen die het meest geschikt zijn voor een hoge biomassadichtheid, de laatste berekent de kans op voorkomen van dichtheden van meer dan 50 kokkels per vierkante meter. Het op GLM gebaseerde model bleek een hogere accuracy te hebben dan het HSIM-model, wat betekent dat het model de biomassadichtheden beter voorspelt.

De abiotische variabelen die een significante bijdrage aan de verklaring van de variantie door het GLM hadden waren droogvalduur en stroomsnelheid. Saliniteit (cq chloriniteit) noch de interacties tussen droogvalduur, stroomsnelheid en saliniteit waren significant

Wanneer de uiteindelijke habitatkaarten onderling worden vergeleken kan geconcludeerd worden dat de drie gebruikte methoden in grote lijnen hetzelfde resultaat opleveren in de zin van verspreiding van geschikt kokkelhabitat. De GLM-kaart heeft in vergelijking tot de HIS-kaart de hoogste accuracy.

5.1.2 *Stroomsnelheid*

Over het effect van stroomsnelheid op de groeisnelheid van tweekleppigen bestaan verschillende theorieën. Een aantal studies laat zien dat de groeisnelheid toeneemt met toenemende stroomsnelheid. Verklarende oorzaak is de toename van de voedseltoevoer of de toename in voedselopname-efficiency (Wildish & Kristmanson, 1985; Eckman, 1987). Aan de andere kant toont een aantal studies een áfname van de groeisnelheid met de stroomsnelheid (Wildish et al., 1987; Eckman et al., 1989; Wildish & Saulnier, 1992). Wildish et al geven als verklaring dat bij hoge stroomsnelheden een drukverschil ontstaat tussen de instroom- en uitstroomsiphon (Eckman et al, 1989). De relatie tussen groei van tweekleppigen en de stroomsnelheid wordt volgens Wildish et al negatief wanneer dit drukverschil de maximale druk die het dier zelf kan opbouwen overschrijdt.

De mossel *Mytilus galloprovincialis* liet in een experimentele opstelling bij 20 °C een maximale clearance rate zien bij een continue stroomsnelheid van 25 cm s⁻¹ (Denis et al., 1999). De mossel *Mytilus edulis* liet een afnemende filtratiesnelheid zien gaande van 6 naar 25 cm s⁻¹. Bij stroomsnelheden boven de 25 cm s⁻¹ werd geen opname van chlorophyl-a meer gemeten (Wildish & Miyares, 1990). Widdows et al (2002) vonden echter dat stroomsnelheden tot 80 cm s⁻¹ geen effect hadden op de clearance rates van mosselen (*Mytilus edulis*). Ysebaert et al. (2002) modelleerde de kokkelpopulatie in de Westerschelde, en voorspelde een kans van 10% op kokkels bij een maximum stroomsnelheid bij eb tussen de 10 en 60 cm s⁻¹. In deze studie bleek 30-35 cm s⁻¹ een goede maximale stroomsnelheid voor het voorkomen van kokkels te zijn. Dit is redelijk in lijn met de waarden gevonden in de literatuur, waarbij er rekening mee moet worden gehouden dat het de maximale stroomsnelheid bij eb gedurende springtij betreft; normaliter zijn de stroomsnelheden dus kleiner (tot veel kleiner).

Voor de afzonderlijke abiotische variabele stroomsnelheid blijken de GLM-methode en HSIM-methode vergelijkbare resultaten te geven. De biomassadichtheid neemt toe met toenemende stroomsnelheid (mogelijk ten gevolge van een toename van de voedseltoevoer), om vervolgens weer af te nemen (mogelijk ten gevolge van een te groot drukverschil). De kans op voorkomen echter, voorspeld met het logistische model, vertoonde een ander patroon: bij lage stroomsnelheden is de kans op kokkels hoog, terwijl de biomassa laag is. Dit kan vanuit de voedselsituatie worden verklaard: bij lage stroomsnelheden zijn de kansen op vestiging en overleving goed (Kristensen, 1957), maar biomassa's zullen laag blijven omdat er niet voldoende voedsel aangevoerd wordt.

5.1.3 Droogvalduur

Over het algemeen wordt een kortere droogvalduur geassocieerd met meer voedsel, en dus een betere groei van schelpdieren. Een aantal auteurs constateren dan ook een beter groei bij mosselen die hoger in de getijzone voorkomen:

De Montaudouin (1996) deed groei-experimenten met kokkels op verschillende hoogten in een intergetijdengebied in Frankrijk. Hij vond dat de groei van kokkels geremd werd bij een droogvalduur boven de 50%, en dat de groei stopte bij een droogvalduur van meer dan 70%.

De Montaudouin & Bachelet (1996) vonden dat in veldexperimenten de individuele groeisnelheid en conditie van kokkels afnam met toenemende hoogte in het intergetijdengebied.

Buschbaum & Saier (2001) vonden dat de groeisnelheid van mosselen (*Mytilus edulis*) in de Waddenzee werd bepaald door de hoogteligging in de getijdenzone. De groei van juveniele mosselen uit het sublitoraal was in de periode juli-september drie maal zo hoog als van die uit het eulitoraal. Aan de andere kant vonden zij ook dat de dichtheid van mosselen uit het intergetijdengebied twee keer hoger was dan in het sublitoraal. Zij wijten

dit aan hogere recruitment en lagere predatiedruk (krabben, eidereenden en zeesterren) in het intergetijdengebied.

Kuenen (1942) vond in zijn experiment met mosselen dat deze normaliter niet hoog op de platen voorkomen, hetgeen werd toegeschreven aan de voedselbeschikbaarheid.

De schelpengte en biomassa van het nonnetje (*Macoma balthica*) kon negatief verklaard worden met de hoogteligging in het intergetijdengebied waar de nonnetjes zich bevonden. De hoogteligging had nauwelijks een significant effect op de dichtheid (Azouzi et al., 2002).

Deze literatuurresultaten zijn in lijn met de resultaten uit deze studie, in die zin dat hoog op de platen lagere kokkelbiomassa's werden gevonden. Echter, het optimum in kokkelbiomassa bij een droogvalduur tussen de 40 en 50%, zoals waargenomen in deze studie, suggereert dat lager in de getijzone ook andere processen bepalend zijn voor het voorkomen van kokkels en dat het voorkomen van kokkels niet alleen beschreven kan worden vanuit een lineaire relatie met droogvalduur.

Als eerste komt de vraag op of dit altijd al zo is geweest. In 1985 en 1989 hebben Meire et al (1994a) macrozoobenthos gemonsterd in de Oosterschelde, waarbij tevens de diepte van het monster werd gemeten. De filterfeederbiomassa in deze studie bestond voornamelijk uit kokkels. De hoogste biomassadichtheid van filtreerders werd gevonden tussen -0.75 m en 0 m onder NAP in 1985. Bij deze diepte bedraagt de droogvalduur 30% á 50%. In 1989 werd de hoogste biomassadichtheid gevonden tussen -0.50 m en +0.25 m, vergelijkbaar met een droogvalduur van 35% á 55%. Deze data laten zien dat in 1985 de kokkels ook al hoger in het intergetijdengebied werden gevonden.

Dat Japanse oesters de kokkels in elk geval niet naar hogere delen in de Oosterschelde hebben verdrongen laat de bovenstaande analyse van de data van Meire et al (1994a) dus zien. In 1985 waren er immers nog weinig litorale oestervelden aanwezig (Kater et al., 2003), maar werden de kokkels al wel hoog op de plaat gevonden.

Een verklaring voor het gegeven dat kokkels hoog op de platen worden gevonden kan gezocht worden in de predatiedruk op kokkelbroed en kleine kokkelsjes die vooral tijdens submersie plaats vindt door soorten als botten, garnalen en krabben (Richards et al., 1999). Bij laagwater prederen vogels als de scholekster op grotere kokkels (Meire et al., 1994b). Wanneer predatie een belangrijke sturende factor is, zal, gezien het resultaat, de predatie op broed in de eerste fase van de ontwikkeling van kokkelbanken overheersen. Hoger op de platen gelegen kokkels hebben minder last van de predatiedruk met hoogwater, omdat zij korter aan deze situatie worden blootgesteld.

Een andere verklaring is dat kokkels in de Oosterschelde niet langs de laagwaterlijn kunnen vestigen omdat de dynamiek daar te hoog is. De modellen van Ysebaert et al (2003) laten zien dat in de Westerschelde de kans op voorkomen van kokkels toenam met de hoogte waarop kokkels werden gevonden. Bouma et al (2001) lieten zien dat op hoog-dynamische zandplaat de sedimentdynamiek en de hoogte de variabelen waren die het recruitmentpatroon van kokkels het beste verklaarde. Dit kan betekenen dat zowel in de Oosterschelde als in de Westerschelde de dynamiek op de plaatrand ongunstig is voor kokkelvestiging.

Tenslotte kan ook de visserijdruk rond de laagwaterlijn de kokkels naar hogere delen hebben verdrongen. Om hier een uitspraak over te kunnen doen moet bekend zijn waar kokkels vóór de start van de mechanische kokkelvisserij in de Oosterschelde werden gevonden. Tot nu zijn hierover geen gegevens gevonden.

Wanneer voor de afzonderlijke abiotische variabele droogvalduur naar de modellen wordt gekeken, blijken de GLM methode en HSM methode vergelijkbare resultaten te geven. De kans op voorkomen, voorspeld met het logistische model, vertoonde een ander patroon. In het geval van droogvalduur blijkt dat bij langdurig droogvallende plaatsen de kans op voorkomen hoog blijft, terwijl de biomassa daalt. Dit kan verklaard worden wanneer verondersteld wordt dat de hoger gelegen delen weliswaar goed zijn voor vestiging, maar door dat door de geringe overspoeling de aanvoer van voedsel gering is, waardoor de individuele biomassa van de kokkels laag blijft.

5.1.4 Aanbevelingen voor uitbreiding habitatkaart

De habitatkaart op basis van GLM is gebaseerd op drie abiotische variabelen: droogvalduur, stroomsnelheid en chloriniteit. De laatste variabele droeg niet significant bij aan de verklaring van de variantie. De totaal verklaarde variantie bedroeg 38%. De habitatkaart kan verbeterd worden door ook bodemvariabelen als mediane korrelgrootte en slibpercentage van het sediment in de analyse mee te nemen. Dit kon nu niet worden gedaan omdat Oosterschelde-brede gegevens over deze variabelen ontbraken.

Door het ontbreken van een geschikte, onafhankelijke, dataset is het niet mogelijk geweest de gevonden habitatkaart te valideren. Dit is noodzakelijk om te onderzoeken of de habitatkaart slechts de situatie van de jaren 90 beschrijft, of dat de habitatkaart algemeen geldig is voor de Oosterschelde. Door het ontbreken van een validatie blijft onduidelijk in hoeverre de habitatkaart

in alle situaties in de Oosterschelde bruikbaar is, of dat de kaart slechts één periode, namelijk de jaren negentig, beschrijft.

Hoewel voor de ontwikkeling van de habitatkaart gebruik is gemaakt van de gemiddelde biomassadichtheid over de periode 1990-2001, kan verwacht worden dat deze biomassa door kokkelvisserij is beïnvloed. Het zou het beste zijn een habitatkaart te maken op basis van niet beviste kokkelbestanden. Dit kan door alleen data uit voor kokkelvisserij gesloten gebieden te gebruiken, of door jaren met volledige sluiting te gebruiken, of door alleen éénjarige kokkels te modelleren omdat die niet door visserij beïnvloed zijn. De eerste mogelijkheid (alleen gesloten gebieden) is in de Oosterschelde geen optie, omdat de kwaliteit van het gesloten gebied (noordtak en westpunt Roggenplaat) een afwijkend, lager, bestand (in termen van biomassadichtheid, geschat door de modellen) heeft dan de rest van de Oosterschelde. De tweede optie, alleen gebruik maken van jaren waarin de Oosterschelde volledig is gesloten, is ook geen alternatief omdat juist in deze jaren de bestanden laag, en daardoor niet representatief, waren. Bovendien zijn de bestanden dan nog steeds door visserij beïnvloed die in de voorafgaande jaren heeft plaats gevonden. De derde optie tenslotte, éénjarigen modelleren, bleek niet mogelijk omdat tot en met 1997 de leeftijdsbepaling van éénjarige kokkels niet goed is uitgevoerd (Kamermans et al., 2003a). Het blijft echter wel aanbevelenswaardig een kokkelhabitatkaart te maken waarin kokkelvisserij geen enkele invloed heeft.

5.2 Gebruik van de habitatkaart in andere watersystemen

De habitatkaart voor de Oosterschelde is niet bruikbaar in de Westerschelde. Dit betekent dat de kaart niet generiek is voor alle zoutwatersystemen. De hoofdoorzaak moet gezocht worden in het gegeven dat de Westerschelde is een estuarium met een eigen dynamiek, waar waarschijnlijk andere processen een hoofdrol spelen vergeleken met de Oosterschelde.

5.3 Veranderingen in habitat door de tijd

De kokkelhabitatkaarten van 1985, 1994, 2001 en 2010 laten de verwachte verdeling van de biomassa's in de vier genoemde jaren op basis van het habitatmodel zien. De veranderingen van 1985 tot 1994 die de habitatkaarten laten zien zijn directe gevolgen van de bouw van de Oosterscheldekering, welke met name de stroomsnelheden veranderde. Op lange termijn (2001 en 2010) is vooral het effect van een veranderende droogvalduur zichtbaar op de habitatkaarten. Door de bouw van de kering zijn de stroomsnelheden afgenomen en dalen de platen (van Maldegem & Hesselink, 2003).

In de noordtak is de verandering van 1985 naar 1994 het grootst, met name op de plaat van Oude Tonge (gelegen tegen de Grevelingendam). Daarna is er in dit gebied niet zo veel meer veranderd. Blijkbaar heeft in noordtak vooral een korte-termijneffect van een veranderende stroomsnelheid ondervonden.

In het komgebied verandert de situatie meer geleidelijk. De kokkelhabitatkaart voorspelt voor 2010 nauwelijks nog zeer geschikte plekken voor kokkels in dit gebied. Dit lijkt meer een lange-termijneffect te zijn, het intergetijdengebied daalt langzaam naar een diepte waarbij de droogvalduur korter is dan het optimum voor kokkels.

In het middengebied kan een positief effect van de veranderde stroomsnelheid tussen 1985 en 1994 worden waargenomen. Daarna lijkt met name de Vondelingsplaat dusdanig te dalen dat de droogvalduur voor kokkels minder aantrekkelijk wordt, waardoor het oppervlakte zeer geschikt gebied op deze plaat steeds minder wordt. De biomassadichtheden in dit gebied zijn dan ook sinds 1990 behoorlijk gedaald.

In het mondingsgebied lijkt vooral de daling van de Roggenplaat een rol te spelen. Deze plaat lag vrij hoog, waardoor de daling in eerste instantie gunstig uitpakt voor kokkels. Het areaal met geschikt en zeer geschikt gebied is in de periode 1985-2001 nauwelijks veranderd, en zal ook niet veranderen tot 2010. Voorlopig zal dit nog een zeer goed gebied voor kokkels blijven.

Het totale bestand in de Oosterschelde lijkt in de loop der tijd een daling te gaan vertonen. Uitgaande van 1994 kan in 25 jaar tijd een daling van het bestand van 20% worden verwacht, wat in het model te wijten is de combinatie van de daling van het intergetijdengebied en een habitatverslechtering.

Door Kater & Baars (2002) is specifiek gekeken naar de ontwikkeling van kokkelbestanden in het licht van de bouw van de Oosterschelde werken. Hierbij zijn, in tegenstelling tot bij de simulaties van de diverse jaren met de habitatkaart, niet alleen de abiotische gegevens van de te voorspellen periode (1985 en 2001), maar ook de kokkelgegevens uit deze periode gebruikt, waarbij per periode de abiotiek uit die tijd werd gekoppeld aan de kokkelgegevens uit die tijd. Deze analyse liet geen effect van de bouw van de Oosterschelde werken zien (Kater & Baars, 2002). Wanneer alleen naar het effect van de veranderingen in abiotiek wordt gekeken, zoals in dit rapport gedaan, lijkt het kokkelbestand te (gaan) dalen als gevolg van de vermindering in droogvalduur, welke weer het gevolg is van het dalen van de slikken en platen. Hierbij wordt geen rekening gehouden met het mogelijk vermogen van kokkels zich aan de nieuwe omstandigheden aan te passen. Samengevat kan worden geconcludeerd dat een analyse met de gekozen technieken een potentieel lange-termijneffect van de bouw van de Oosterschelde werken laat zien, wat echter in korte-termijnanalyses overheerst wordt door allerlei andere effecten.

5.4 Kokkelvisserij en de habitatkaart

De analyse laat zien dat het zwaartepunt van de kokkelvisserij in de zeer geschikte (rood) en geschikte (geel) kokkelgebieden heeft plaatsgevonden. Ook wordt het intensiefst in zeer geschikte en geschikte gebieden gevestigd. Deze waarnemingen bevestigen de uitkomsten van de kokkelhabitatkaart.

Kokkelvisserij met een intensiteit van meer dan 10% heeft op de Roggenplaat een daling van het bestand in het volgende jaar tot gevolg. Op de Vondelingsplaat kon dergelijke relatie tussen bestand en visserij-intensiteit niet worden vastgesteld.

5.5 Competitie om ruimte tussen kokkels en oesters

In de jaren tachtig kwamen er nog maar weinig oesters voor in het litorale deel van de Oosterschelde. Per habitatklasse is dan niet meer dan 2% van de cellen bezet door oesters. In de jaren negentig worden de oesters vooral in de weinig geschikte gebieden voor kokkels gevonden. Dit blijft gehandhaafd in de huidige situatie: de oesters bevinden zich vooral in de (kokkel-)klassen minder geschikt, weinig geschikt en ongeschikt. Dit betekent dat oesters niet de beste kokkelgebieden bezetten, maar dat competitie vooral om suboptimale kokkelgebieden optreedt. Dit wordt bevestigd door de logistische modellen voor beide soorten. Het optimum voor diepte en droogvalduur laat zien dat de oesters zich ten opzichte van kokkels lager in het intergetijdengebied vestigen.

De voorspelling van de droogvalduur (van Maldegem & Hesselink, 2003) laat een daling van het intergetijdengebied zien van grootste areaal bij 40% droogvalduur naar een situatie waarin het grootste areaal een droogvalduur van 20% heeft. Dit verklaart de achteruitgang van de kokkelbestanden zoals geschat door het habitatmodel, daar de kokkel zijn optimum bij 40% droogvalduur heeft. Niet alleen verdwijnt er in de komende jaren geschikt kokkelhabitat, het habitat dat erbij komt is, volgens het model, met name geschikt voor de Japanse oester, die zijn optimum bij 20% droogvalduur (en minder) heeft.

Deel 2

Kokkelhabitatkaarten voor de Waddenzee

A.G. Brinkman & G. Aarts

Aan het deelproject hebben in enigerlei vorm een bijdrage geleverd:

J. Cremer	Alterra
E. Dijkman	Alterra
Y. Hermes	Alterra
M. de Jong	Alterra
L. te Marvelde	Alterra

6. Inleiding Waddenzee

6.1 Beleid en gesloten gebieden

In de Waddenzee (Kaart 17-19) geldt sinds 1993 een beleid waarbij een deel van het gebied permanent gesloten is voor visserij (LNV, 1993). Dit gebied beslaat ruwweg 25% van de droogvallende platen. In 1999 is aan dit gebied nog eens ongeveer 5% van het platengebied toegevoegd, waarbij de geschiktheid voor het ontstaan en bestaan van mosselbanken (Brinkman & Van Stralen, 1999) leidraad is geweest (LNV, 1999). Op Kaart 20 zijn deze gebieden aangegeven, waarbij ook enkele gebieden zijn vermeld die een aparte status hebben. Dit laatste betreft gebieden die eigendom van dan wel in beheer zijn bij Natuurmonumenten en Staatsbosbeheer.

Naast de structurele sluiting van delen van het intergetijdengebied is ook in andere jaren vissers vergunning onthouden om te vissen: in 1990 is het westelijke deel van de Waddenzee plus het wad onder Rottum gesloten geweest; in 1991 is in het geheel geen visserij toegestaan, in 1992 is het oostelijk deel van het waden delen van het wad onder terschelling en Vlieland, plus het balgzand gesloten geweest, in 1996 is weer het gehele wad gesloten geweest, en in 1997 is litorale bevissing niet toegestaan. Dit zijn jaren waarin de hoeveelheden schelpdieren relatief gering waren.

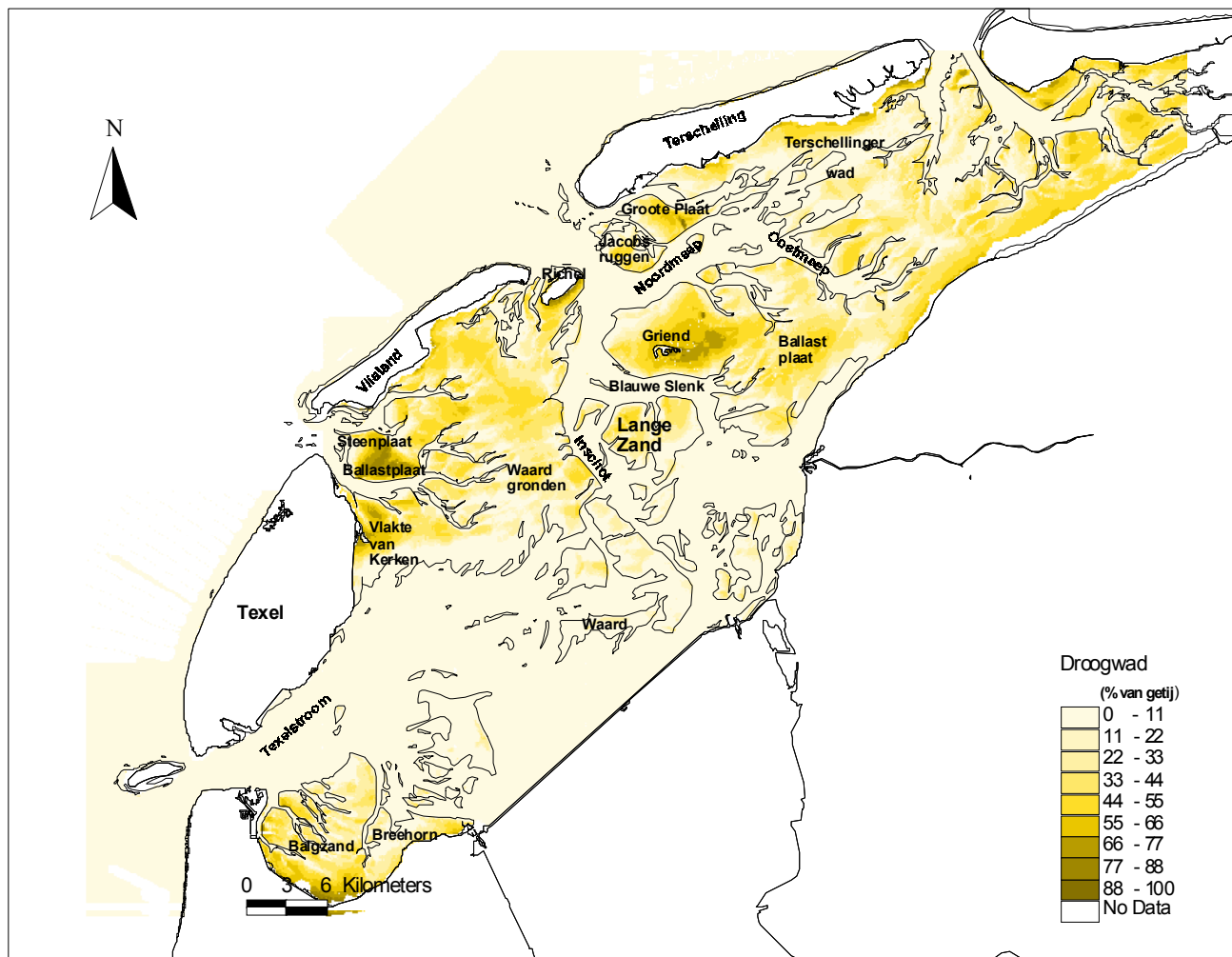
6.2 Route

Bij de analyses in dit rapportdeel is een twee-sporenroute gevolgd die bestaat uit:

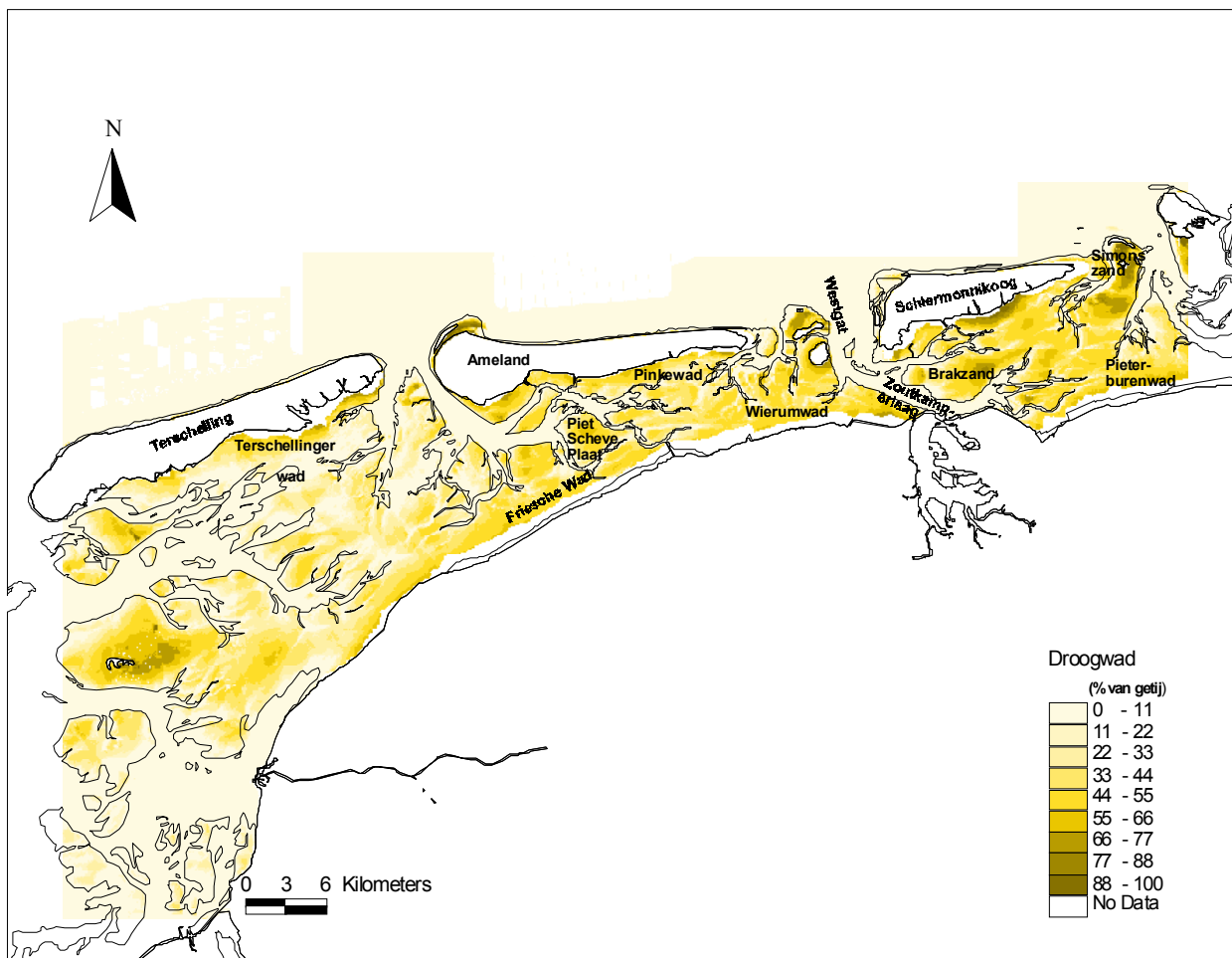
A) analyse van dichtheden (aantallen en biomassa) van kokkels in de Waddenzee; hierbij is zowel naar de dichtheid van de totale biomassa (gram m^{-2}) gekeken als naar de dichtheden van 1-jarige kokkels (aantal m^{-2}).

B) analyse van het voorkomen van kokkelbanken in de Waddenzee, dat zijn dié gebieden waarbinnen een hoge dichtheid aan kokkels wordt aangetroffen.

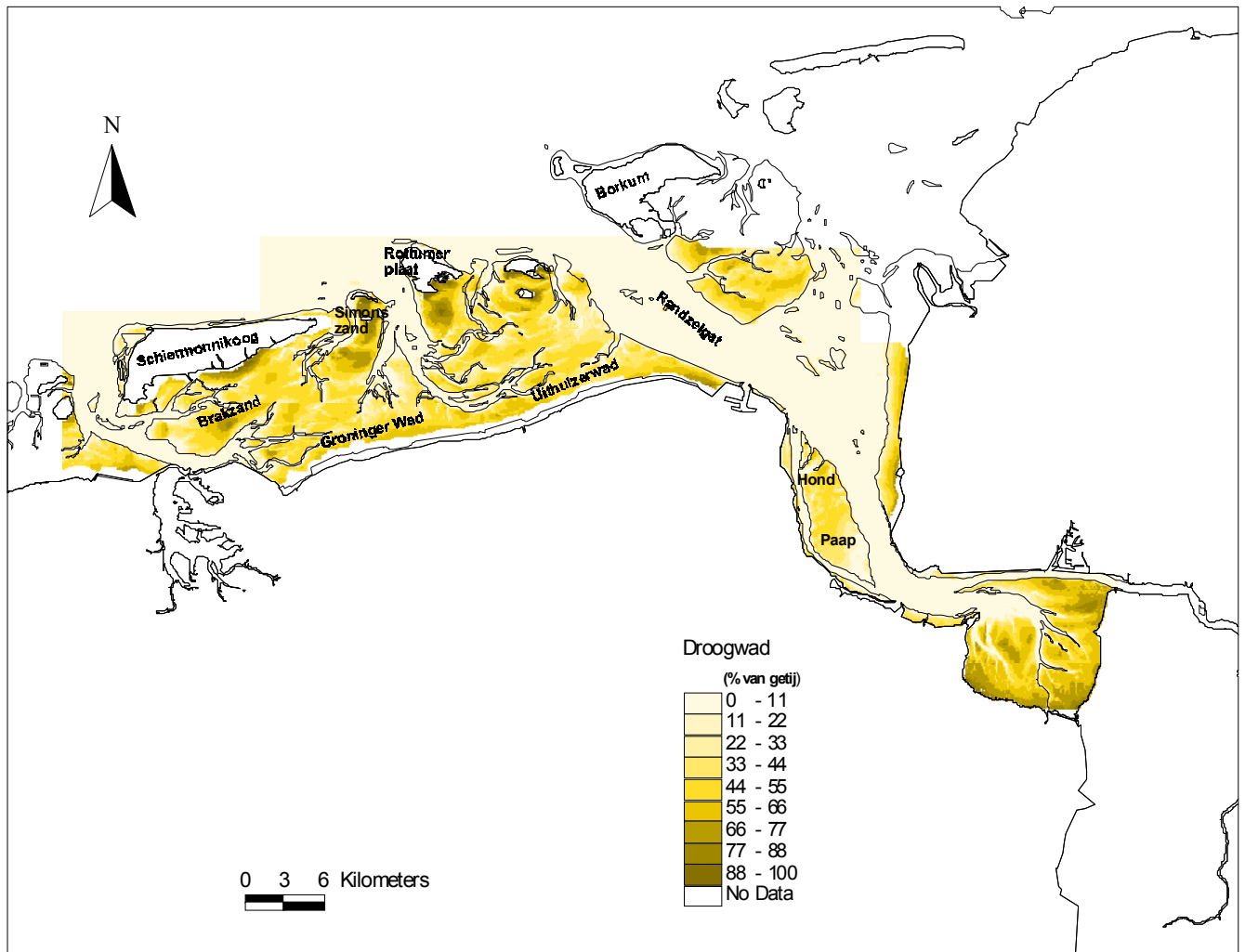
De resultaten van deze onderdelen zijn in dit rapport met elkaar vergeleken.



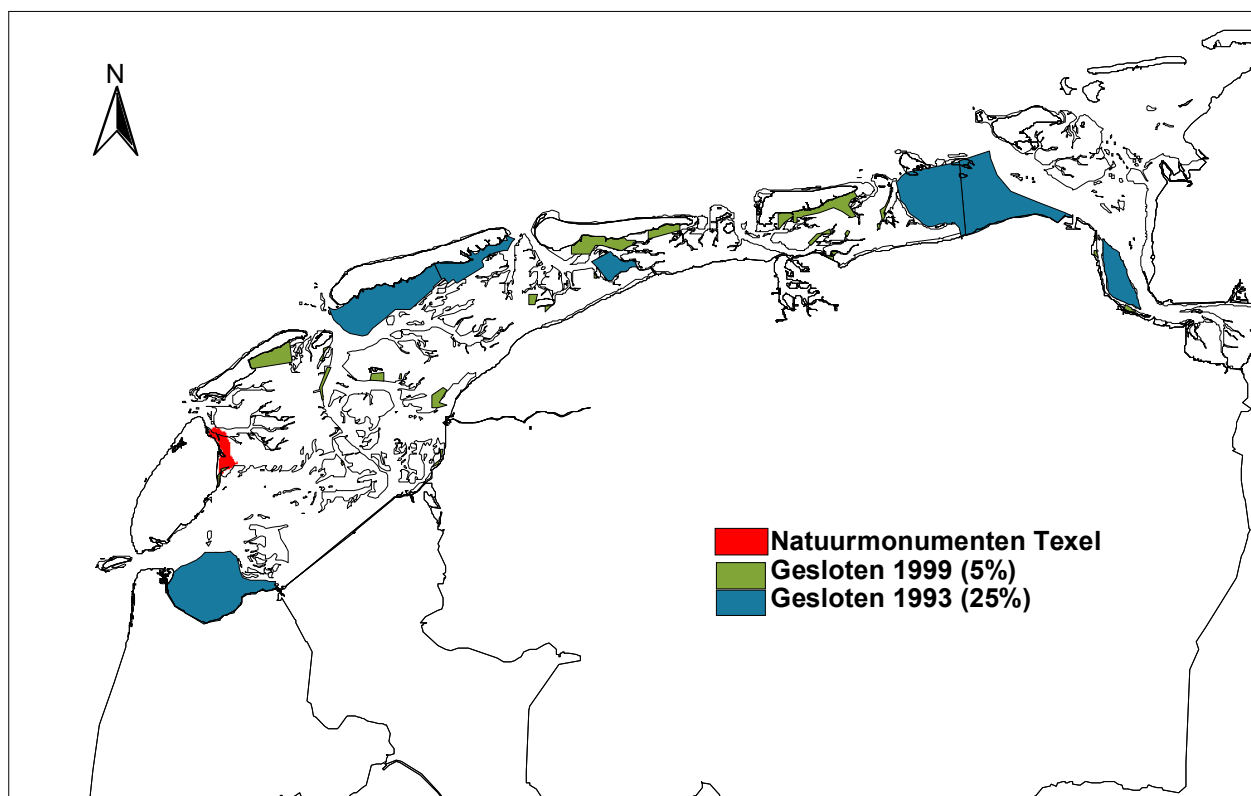
Kaart 17 Overzicht Waddenzee-west en enkele gebiedsnamen



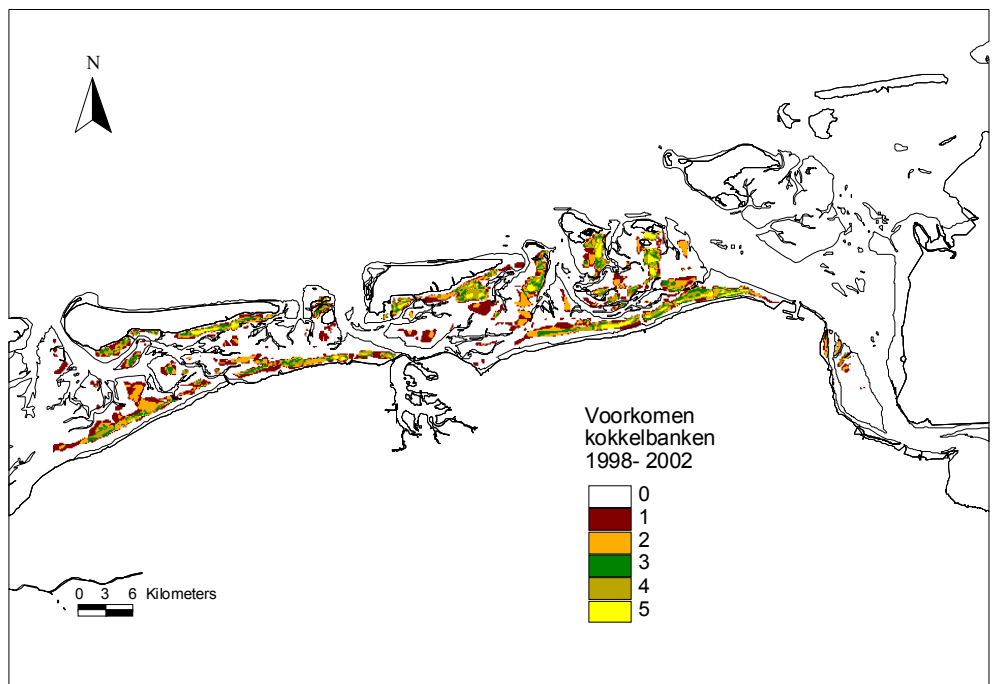
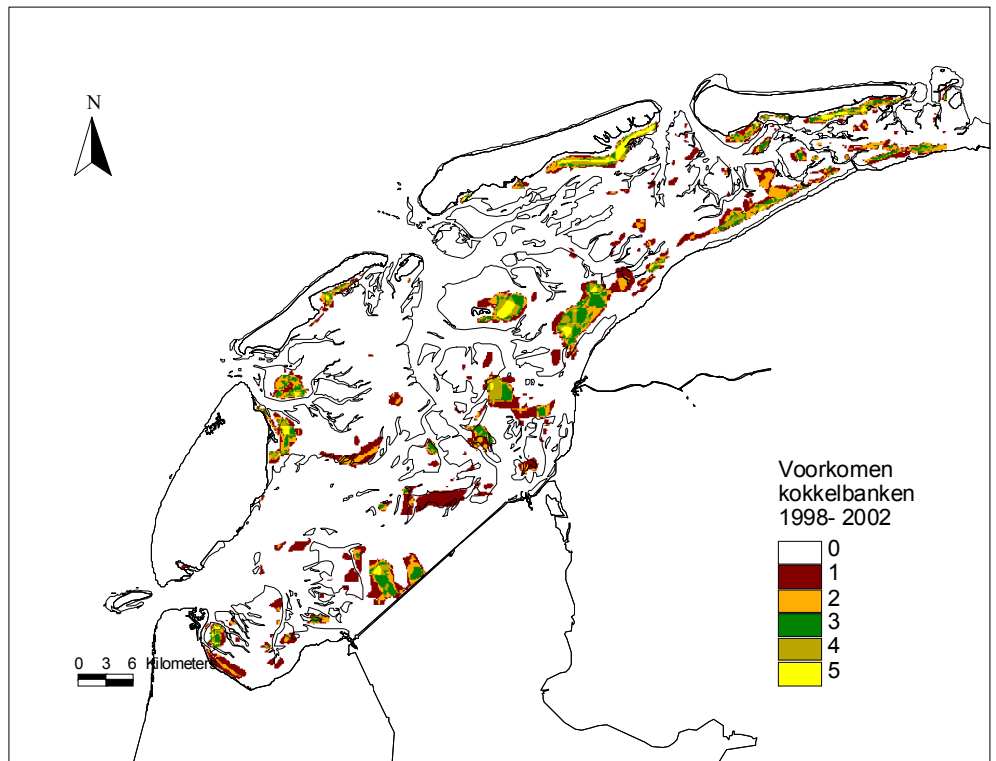
Kaart 18 Overzicht Waddenzee-midden en enkele gebiedsnamen



Kaart 19 Overzicht Waddenzee-oost en enkele gebiedsnamen



Kaart 20 Permanent gesloten gebieden in de Waddenzee. De gebieden die vallen onder Natuurmonumenten en Staatsbosbeheer zijn aangegeven, de gebieden die in 1993 gesloten zijn, en de additioneel gesloten gebieden in 1999. De gesloten gebieden in de Dollard staan niet op de kaart vermeld



Kaart 21 Waarnemingen van kokkelbanken in de periode 1998-2002 (geschaald van 0 maal waargenomen tot 5 maal in die periode). Data afkomstig van de inventarisaties door de kokkelsector.

7. Data en methoden Waddenzee

7.1 Inleiding

Het gehele Nederlandse Waddengebied is opgedeeld in gridcellen van 50*50 m. Voor al die gridcellen die samenvallen met de droogvallende platen is aan de hand van de beschikbare gegevens bepaald welke abiotische karakteristieken er gelden, of er een kokkelbank voorkwam of niet, en wat de dichtheid is geweest aan kokkels, zowel als biomassa als als aantallen. De abiotische karakteristieken zijn eenmalig vastgesteld, en gelden dus voor alle jaren van de analyses; en de gegevens over kokkels zijn van jaar tot jaar verschillend.

7.2 Gegevens over kokkels

7.2.1 Kokkelbanken (1998-2002)

Door de kokkelsector worden in het voorjaar inventarisaties op het wad uitgevoerd naar het voorkomen van kokkelbanken. Deze worden tijdens laagwater gezocht, en bemonsterd met de hand. De grenzen van de banken wordt ingetekend op een kaart, en geeft ruwweg de grens aan van het gebied waarbinnen kokkeldichtheden groter dan 50 m² worden aangetroffen. Deze kaarten zijn, voor de jaren 1998-2002, gedigitaliseerd door Alterra en door het RIVO. Zie Kaart 21 voor een overzicht. De kaarten voor de jaren vóór 1998 waren op het moment van deze analyses nog niet beschikbaar.

7.2.2 Dichtheden van kokkels (Kamermans & Kesteloo-Hendriks, 2002)

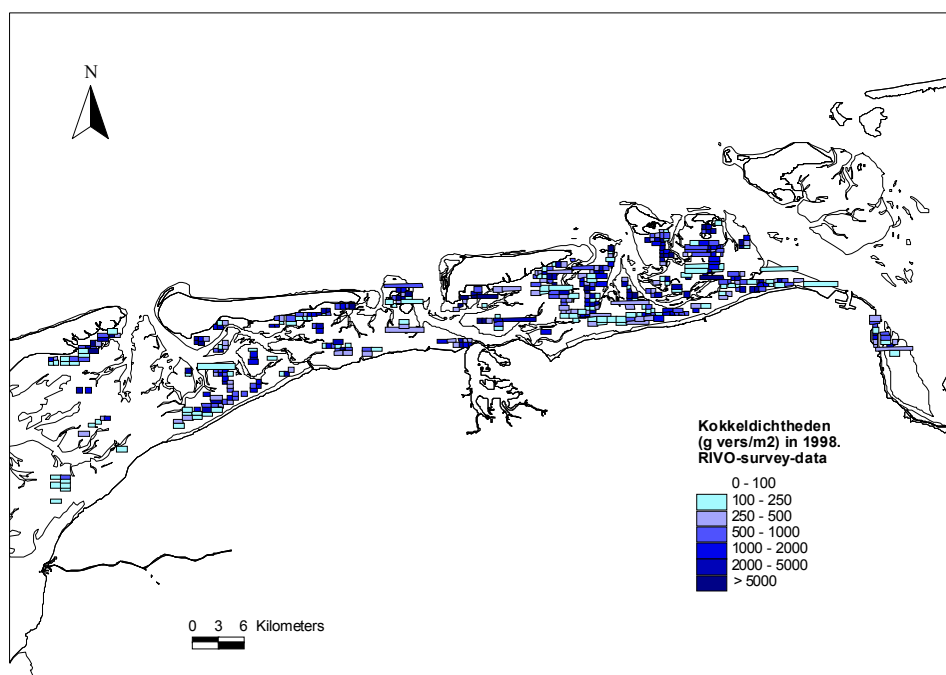
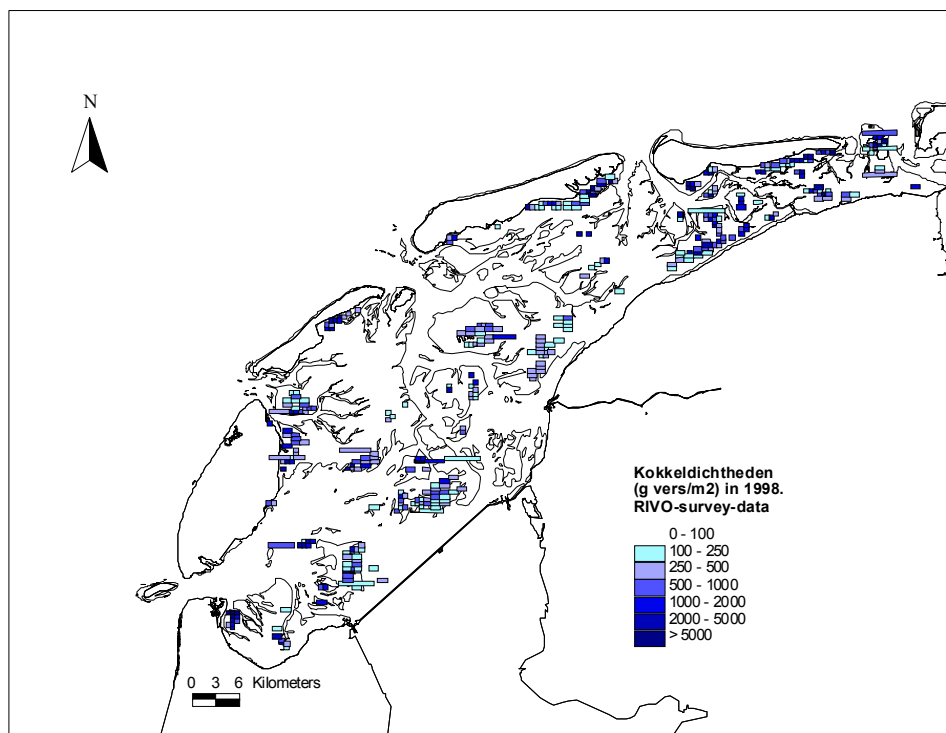
Kokkeldichtheden zijn vanaf 1990 ieder voorjaar door het RIVO bepaald, Waddenzee-breed. De ligging van de monsterpunten is gekozen op basis van een raster dat samenvalt met de coördinaten op zeekaarten. De monsterpunten liggen op noord-zuid-raaien die een onderlinge oost-westafstand van 2 geografische lengteminuten hebben (ca.2220 meter). De noord-zuidafstand tussen de monsterpunten op een raai bedraagt 0.25 geografische breedteminut (ca.463 meter). Vanaf 1995 is gewerkt met een gestratificeerde opzet, waarbij gebruik gemaakt is van de resultaten van een inventarisatie door de kokkelsector direct voorafgaand aan de RIVO-inventarisatie: in gebieden met kokkelbanken wordt een groter aantal monsters genomen.

Voor kokkels worden drie strata onderscheiden.

- stratum I Dit stratum omvat het gedeelte van de Waddenzee waar de kokkelsector in het voorjaar kokkelbanken met dichtheden boven 200 tot 500 kokkels m^{-2} heeft aangetroffen. In dit stratum is de O-W-afstand tussen de raaien 0.5 geografische lengteminuten (ca. 555 meter).
- stratum II Dit stratum is van toepassing op het gedeelte van de Waddenzee waar kokkels zijn aangetroffen maar nog niet zijn toegewezen aan stratum I. De O-W-afstand tussen de bemonsterde raaien is in dit stratum 1 geografische lengteminuuut (ca. 1110 meter).
- stratum III De O-W-afstand tussen de raaien in dit stratum is 4 geografische lengteminuten (ca. 4440 meter) en is van toepassing voor het resterende gedeelte van de Waddenzee.

De bemonstering werd uitgevoerd tijdens hoog water vanaf een vlet of rubberboot met buitenboordmotor, of te voet wanneer dat nodig was (sommige monsterpunten liggen hoog in de getijdzone). Er is gebruik gemaakt van elektronische plaatsbepalings-apparatuur (GPS). De monstergrootte verschilde per methode: vanaf een boot zijn 3 monsters genomen met een gezamenlijke grootte van $0.1 m^2$, bij de droge monsters zijn 2 monsters van $0.1 m^2$ elk genomen, en de herbemonsteringen in de Waddenzee in 1997 zijn uitgevoerd met een zuigkor vanaf een kokkelvaartuig (mesbreedte 21 cm, maaswijdte 5×5 mm, graafdiepte van het mes 7 cm, de lengte van de trek gemiddeld 100 meter. Hierbij bedraagt de monsteroppervlakte $0.21 \times 100 = 21 m^2$). In het voorjaar van 1998 is voor de bemonstering vanaf kokkelschepen een aangepaste kokkelkor ontwikkeld (stempelkor, bemonsterd bodemoppervlak $2 m \times 20$ cm, opp= $0.4 m^2$; graafdiepte 10 cm, vangst gezeefd over 5×5 mm zeef). De verschillende jaarklassen kokkels worden steeds geteld en het versgewicht (schelp en vlees tesamen) bepaald.

Voor een gedetailleerde beschrijving wordt verwezen naar Kamermans & Kesteloo-Hendriks (2002). De data waren digitaal beschikbaar. Voor het jaar 1998 is het resultaat in Kaart 22 weergegeven.



Kaart 22 Resultaten RIVO-survey in mei 1998, waar in kokkeldichtheden (g vers m⁻²) aangegeven staan.

7.3 Abiotische karakteristieken

Gegevens over de abiotische omgevingskarakteristieken zijn van het RIKZ te Haren afkomstig. Voor voorbeeldkaarten van deze kenmerken wordt naar Brinkman & Bult (2002) verwezen.

7.3.1 Diepte

De ligging van de waterbodem ten opzichte van NAP is grotendeels verkregen door lodingen, uitgevoerd door de Meetkundige Dienst van Rijkswaterstaat en door regionale diensten. Deze gegevens worden door Rijkswaterstaat regelmatig vernieuwd, steeds in opeenvolgende delen van de Waddenzee. Zo wordt het gegevensbestand nooit ouder dan ongeveer 5 jaar, een klein aantal uitzonderingen daargelaten. De hoogteligging van normaliter droogvallende delen, en van die delen van het systeem die te ondiep zijn voor peilingen vanaf een schip is (veel minder frequent) opgemeten via lodingen vanaf een kleine boot of via waterpassing door regionale Dienstkringen van Rijkswaterstaat. Deze data worden lang niet alle structureel verzameld. Deze gegevens zijn als rasterbestand beschikbaar, en voor EVA-II deelproject F2 (zie Brinkman & Bult, 2002) door het RIKZ te Haren geïnterpoleerd naar een 50*50 m grid-bestand. De resolutie van de metingen (die van plaats tot plaats nogal kan verschillen) is overigens niet altijd voldoende om bij zo'n interpolatie bijvoorbeeld prielen en geultjes te onderscheiden. In sommige gevallen (precieze kennis van het betreffende gebied is dan vereist) kan eventueel

In de periode 1989-1997 zijn met een 'Van Veen'-bodenhopper in totaal ruim 7000 sedimentmonsters genomen verdeeld over de gehele Waddenzee (RIKZ/RWS). Hieruit is uit de bovenste 10 cm een mengmonster genomen. Door het gebruik van Van-Veenhopper wordt door de waterdruk de bovenste laag van het sediment bij het monsternemen verstoord, waardoor de aanwezigheid van de fijnste sedimentfracties in de monsters negatief beïnvloed kan worden. Gezeefd is over een 2 mm zeef om de grove delen te verwijderen. Deze monsters zijn vervolgens geanalyseerd met een Malvern 2600L Laser Particle Sizer (GeoSea Consulting Ltd, UK). De monsters zijn niet voorbereid om kalk en organische deeltjes te verwijderen. Daarom geeft deze methode een onderschatting te zien van de fijne fractie. Dit is een nadeel wanneer het slibgehalte gekend moet worden, of wanneer een gemiddelde korrelgrootte berekend wordt in een monster dat relatief slibrijk is. Immers, dan zijn de fouten het grootst. De standaarddichtheid was 1 monster per km²; daar waar de variatie groot werd verondersteld zijn 2 monsters per km² genomen.

handmatig gecorrigeerd worden, maar dat is nu niet gedaan. Lokaal zullen daardoor fouten ontstaan, maar aangenomen is dat die voor het totaalbeeld niet doorslaggevend zullen zijn.

7.3.2 Droogvaltijden

Uit de dieptegegevens is door het RIKZ met behulp van bekende getjidekrommen, die per locatie in de Waddenzee verschillend zijn, berekend wat de droogvaltijd is voor elk gridpunt. Dit betreft gemiddelde omstandigheden, dus een gemiddeld getij. Effecten van wind, spring- of doodtij, zijn niet in de berekening verdisconteerd. Een gebied dat volgens deze gegevens een droogvaltijd van 0 minuten per getijde scoort, kan best af en toe droog komen te liggen. De gridgrootte bedraagt 50*50 m.

7.3.3 Afstand van een bank tot aan de geul

Een mogelijke variabele die van invloed kan zijn op de geschiktheid van een gebied voor kokkelbanken is de afstand van een bank tot aan de geul. De oorzaak kan zijn dat schelpdieren voor hun voedselvoorziening afhankelijk zijn van aanvoer van voedselrijk water. Langs een geul is deze aanvoer beter dan verder van een geul verwijderd.

Als predictorvariabele is gekozen de afstand (m) tussen elk gridpunt en de lijn van 0% droogvaltijd. Dit is in het GIS-systeem eenvoudig te berekenen. Locaties beneden de 0% droogvaltijd (sublitorale gebieden bij een gemiddeld getide) zijn buiten beschouwing gelaten. Het betreft dus een afgeleide grootte.

7.3.4 Sedimentkarakteristieken

In de periode 1989-1997 zijn ruim 7000 sedimentmonsters genomen verdeeld over de gehele Waddenzee (RIKZ/RWS, zie tekstblok1; RIKZ, 1998, en tekstblok 2: overzicht monsterlocaties). Van de gegevens is zowel de mediane korrelgrootte gebruikt (M16: de mediaan van alle deeltjes groter dan 16 μm), als het slibgehalte (het gewichtspercentage materiaal kleiner dan 63 μm) gebruikt.

Tekstblok 2: Overzicht bemonsteringen sediment RWS/RIKZ. Bron: Sedimentatlas Waddenzee Min VenW (1998)	
Eems-Dollard	oktober-december 1989
Vlie	mei-augustus 1991
Marsdiep, Eyerlandse Gat	april-juli 1993
Friesche Zeegat	april-juli 1994
Borndiep	april-juli 1995
Lauwers, Schild	april-juli 1996
Extra bemonsteringen	
Dollard	september-oktober 1991
Kustzone Terschelling	mei-juni 1995

7.3.5 Fysische kenmerken: stroomsnelheden en golfwerking

Met behulp van computermodellen is de intensiteit van stroming en golven in het Waddengebied berekend. Deze gegevens zijn alleen geldig voor de omstandigheden waarvoor de berekeningen verricht zijn, en weerspiegelen beslist geen gemiddelde toestand. Wél worden de

maximale waarden van stroomsnelheid en golfwerking (uitgedrukt als orbitaalsnelheid) beschouwd als grootheden die min of meer aangeven onder welke omstandigheden schelpdieren nog kunnen voorkomen. Dit heeft dan vooral te maken met de veronderstelde kans op wegspoelen, of begraving door aangevoerd zand, of de onmogelijkheid te filtreren door veel te hoge gehalten aan gesuspendeerd materiaal in de waterfase.

Stroomsnelheden

Stroomsnelheden zijn met het model WADPLUS berekend voor de getijden op 13-15 februari 1989, bij NW-storm (15 m s^{-1}) (Wintermans et al, 1996). De resolutie van het model bedroeg 500×500 meter, het maximum verhoging te Harlingen bedroeg 2.80 m voor hoogwater en 3.3 m voor laagwater. De hier gebruikte getallen betreffen de maximale snelheden (m s^{-1}) die het model berekende.

Effecten die naar verwachting een rol kunnen spelen bij de vestiging en overleving van kokkels zijn

- een hoge (maximum) stroomsnelheid: wegspoelen van sediment, waarmee vestiging van kokkels verhinderd wordt, en een extra hoge opwerveling van zand en slib, wat de filtratie van water nadelig beïnvloedt.
- een erg lage maximum stroomsnelheid: er is nauwelijks verversing van water en dientengevolge is er een slechte aanvoer van voedsel boven een bank, waardoor er uitputting van voedseldeeltjes kan optreden; dit kan de groei van kokkels eveneens nadelig beïnvloeden.

Golfwerking.

In het kader van EVA-II project F2 (habitatanalyse eulitorale mosselbanken: Brinkman & Bult, 2002) is de golfwerking zo goed mogelijk in kaart gebracht. In opdracht van RIKZ zijn door het bureau Alkyon voor vier windrichtingen (NO, N, NW en ZW bij een stormsituatie) orbitaalsnelheden berekend. Hierbij is van het model SWAN gebruik gemaakt (Holthuijsen et al; 2000). Dit is voor 8 waterstanden gedaan (-1.5 m, -1, -0.5, 0, +0.5 +1, +1,5, +2 m NAP). Maximale orbitaalsnelheden aan de bodem zijn gebruikt voor de analyse. Zie Brinkman & Bult (2002) voor een wat uitgebreidere toelichting.

Voor de SWAN-berekeningen zijn ook de nieuwste morfologische gegevens gebruikt, dwz. De nieuwste lodingsgegevens van RWS zijn gebruikt (zie sectie 7.3.1). Die komen vrijwel overeen met de gegevens die aan de droogvaltijdenberekening ten grondslag hebben gelegen.

7.3.6 Overzicht.

In fig.31 is een overzicht gegeven van de karakteristieken van de Waddenzee; hierbij wordt duidelijk dat sommige klassen qua oppervlakteaandeel niet meer dan een ondergeschikte rol spelen. In tabel 15 is de gebruikte klasse-indeling gegeven.

Tabel 15: klasse-indeling van abiotische karakteristieken. Let wel: de klasse-indeling geldt voor elke karakteristiek apart.

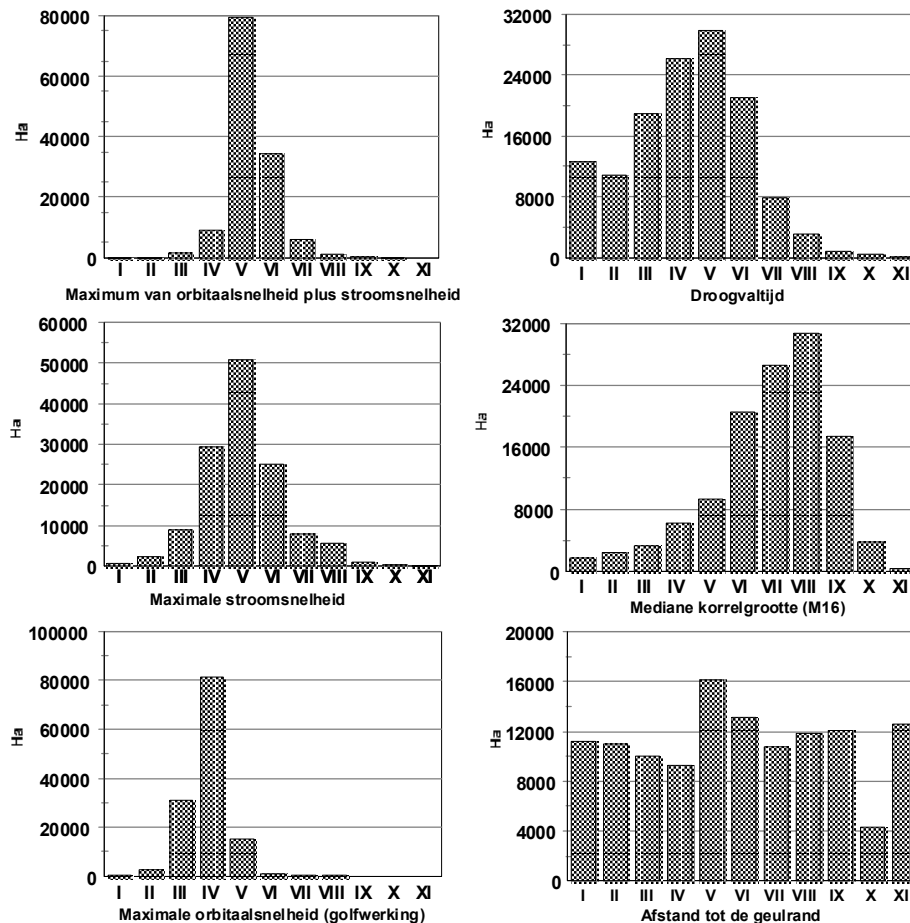
Klasse	Stroomsnelheid (maximum)	Golven (maximale orbitaalsnelheid)	Maximum (Stroming, Goif)	Mediane korrelgrootte (M16)	Slibgehalte	Droogvaltijd	Afstand tot geulrand
	m/s	m/s	M/s	•m	Gew-%	% van getij	m
0	0.0 - 0.2	0.0 - 0.1	0.0 - 0.1	0 - 50	0-10	0 - 10	0 - 200
1	0.2 - 0.3	0.1 - 0.2	0.1 - 0.2	50 - 70	10-20	10 - 20	200 - 300
2	0.3 - 0.4	0.2 - 0.3	0.2 - 0.3	70 - 90	20-30	20 - 30	300 - 400
3	0.4 - 0.5	0.3 - 0.4	0.3 - 0.4	90 - 110	30-40	30 - 40	400 - 500
4	0.5 - 0.6	0.4 - 0.6	0.4 - 0.6	110 - 130	40-50	40 - 50	500 - 700
5	0.6 - 0.7	0.6 - 0.8	0.6 - 0.8	130 - 150	50-60	50 - 60	700 - 900
6	0.7 - 0.8	0.8 - 1.0	0.8 - 1.0	150 - 170	60-70	60 - 70	900 - 1100
7	0.8 - 1.0	1.0 - 1.3	1.0 - 1.3	170 - 200	70-80	70 - 80	1100 - 1400
8	1.0 - 1.2	1.3 - 1.6	1.3 - 1.6	200 - 240	80-90	80 - 90	1400 - 2000
9	1.2 - 1.7	1.6 - 2.0	1.6 - 2.0	240 - 300	90-100	90 - 100	2000 - 4000
10	1.7+	2.0+	2.0+	300+	NVT	>=100	4000+

7.4 Modelleren

7.4.1 Voorkomen van kokkelbanken

Er is een relatie gezocht tussen het voorkomen van kokkelbanken in de periode van 1996 t/m 2002 en de aanwezigheid van verscheidene abiotische factoren zoals stroomsnelheid, afstand tot de geul, droogvaltijd, mediane korrelgrootte, slibgehalte en orbitaalsnelheid. Een dergelijk model is zowel voor de gehele Waddenzee als voor de 25% gesloten gebieden opgesteld. De ontstane modellen worden vergeleken met elkaar en met informatie beschikbaar over kokkelbankverspreiding in het verleden. Hierbij zijn de kokkelvoorkomens van de jaren 1996-2002 samengenomen: voor elke gridcel is gescord in hoeveel jaren een kokkelbank

waargenomen is. De praktijk is dat in een jaar na een visseizoen opnieuw gezocht wordt naar kokkelbanken: sommige gebieden waren mogelijk nog niet bezocht, en ook kunnen kokkelbanken gevonden worden waar ze eerst over het hoofd waren gezien. Omdat óók visserij plaats vindt, en dus banken van goede plekken verwijderd kunnen zijn waardoor ze maar éénmaal in die periode kunnen zijn waargenomen, is besloten een gridcel als kokkelbank aan te merken als er minstens één maal een positieve waarneming is gedaan. Vijf keer waarnemen kan in de huidige praktijk immers betekenen dat het betreffende gebied niet voor visserij geschikt is, in plaats van erg geschikt voor kokkels.



Figuur 31 Karakteristieken van de Waddenzee. Indeling van de groepen volgens tabel 15. Voor slibgehalte zie sectie 8.5.

7.4.2 Kokkeldichtheden

Kokkeldichtheden zijn elk jaar anders. Door predatie door vogels, bevissing, nieuwe zaadval, sterfte na strenge vorst varieert de dichtheid van jaar tot jaar. Het EVA-II project H2 heeft zich gericht op de veranderingen binnen een jaar, om een goede biomassaschatting in het najaar te geven, gebaseerd op de jaarlijkse inventarisatie in de voorzomer (Kamermans, et al, 2003). Het consequentie van deze dynamiek is dat een habitatanalyse is uitgevoerd voor elk jaar dat biomassadichtheden bekend zijn, dus voor de gehele periode 1990-2002. De overeenkomst en

verschillen tussen de verschillende jaren worden toegelicht (waar worden de hoogste dichtheden aangetroffen). In 1997 vond een goede zaadval plaats waardoor in 1998 en er na hoge kokkeldichtheden werden aangetroffen. De verdeling van die dichtheden wordt in de jaren ná 1998 door visserij -in vaak belangrijke mate- beïnvloed.

7.4.3 Modeltype

Verskillende typen modellen bestaan om een relatie te leggen tussen een responsvariabele (kokkelbankvoorkomen of kokkeldichtheid) en een of meerdere verklarende variabelen (bijvoorbeeld stroomsnelheid, afstand tot de geul, etc.). Een veel gebruikt modeltype is 'multiple linear regression', welk type hier niet geschikt is omdat een belangrijke aanname is dat de relatie tussen de verklarende variabele(n) en de responsvariabele lineair is én dat de responsvariabele normaal verdeeld is. Kokkelvoorkomen is een binaire variabele: er komt wél (1) of niet (0) een kokkelbank voor. Deze variabele is niet normaal, maar binomiaal verdeeld en gebruik van enige vorm van lineaire regressie is niet gerechtvaardigd.

Kokkeldichtheid is wél een reële variabele maar ze is Poisson-verdeeld. De grafische weergave van het verband tussen kokkeldichtheid de (meeste) omgevingsvariabelen laat meestal een niet-lineair verband zien. Daarom is voor de beschrijving van kokkeldichtheden een (multipele) lineaire regressie eveneens niet geschikt.

Een betere manier om dergelijke verbanden te analyseren betreft het gebruik van 'Generalized Linear Models'. Deze methode gebruikt een maximum likelihood-estimation en de te berekenen likelihood (van de responsvariabele) wordt gebaseerd op een verdeling van die responsvariabele die niet per definitie normaal is, maar bijvoorbeeld ook binomiaal kan zijn. Met een GLM kan een beperkt aantal niet-lineaire verbanden tussen de verklarende variabelen en de responsvariabele worden geanalyseerd.

Bij het gebruik van GLM's blijft altijd lastig dat de functionele vorm van de relatie tussen respons- en verklarende variabelen en daarmee ook de te kiezen transformatie niet bekend is, maar wél à priori gekozen moet worden.

Een oplossing is de data zelf de functionele vorm aan te laten geven. Generalized Additive Models zijn gebaseerd op dit principe (Hastie & Tibshirani 1990).

Generalized Linear Models zijn gebruikt bij de analyse van de aantals- en biomassadichtheden, Generalized Additive Models bij de analyse van het al dan niet voorkomen van kokkelbanken.

Generalized Linear Models (GLM)

Een GLM houdt kortweg in dat een model $F(x)$ wordt geconstrueerd

$$F(X) = a + b X_1 + c X_1^2 + d X_2 \dots \quad (7)$$

Het verband tussen het model $F(x)$ en de responsvariabele Y wordt gegeven door een zogeheten link-functie, waarvoor in dit geval een logaritmisches verband is aangehouden

$$Y = \exp(F(X)) \quad (8)$$

De responsvariabele Y wordt Poisson-verdeeld verondersteld. Vgl.8 houdt in dat het verband tussen Y en X een optimum kan vertonen.

Het criterium voor de modelkeuze wordt geleverd door de verklaarde variatie ("deviance"); waarbij gekeken wordt

a) of verklarende variabelen (X_i) elk meer bijdragen aan de verklaarde variatie dan de niet-verklaarde variatie gedeeld door het aantal resterende vrijheidsgraden. Ook als de bijdrage aan de verklaring niet veel groter is dan dat quotiënt wordt die verklarende variabele i ha niet in het model betrokken. In zo'n geval is de nauwkeurigheid van de bijhorende parameter (a, b, \dots) in het algemeen ook klein.

b) de nauwkeurigheid van de gevonden parameters (a, b, c, \dots) groot genoeg is (i.h.a $p < 0.01$)

Ook is steeds beoordeeld of de gevonden (deel-)functies geen merkwaardige respons vertoonden bij uiterste waarden (onrealistisch hoge waarden voor Y bij hoge of lage waarden van X). Het komt voor dat bij uiterste waarden van X nauwelijks meetpunten Deze uiterste waarden dragen daardoor nauwelijks bij aan de totale variatie, terwijl de extreme uitkomsten (berekende dichtheden) het visuele beeld storen. Dergelijke uitkomsten zijn vermeden.

Er is van een achterwaartse selectie gebruik gemaakt.

Generalized Additive Models (GAM)

Een GAM kan samengevat worden als

$$g(Y) = \beta_0 + s_1(X_1) + s_2(X_2) + \dots + \varepsilon .$$

(9)

Drie componenten zijn daarbij te onderscheiden, namelijk

1) Een *random component* die bestaat uit de responsvariabele Y met geassocieerde fout ε , waarvan in deze studie de verdeling binomiaal is.

2) Een *link functie* $g(\cdot)$. De functies van verklarende variabelen kunnen in het algemeen waardes aannemen tussen $-\infty$ en $+\infty$, terwijl de responsvariabelen (hier: het al dan niet voorkomen van een kokkelbank) alleen waardes kan aannemen tussen 0 en 1. De meest voor de hand liggende transformatie van de responsvariabele met een binomiale verdeling (zodat deze ook waardes kan aannemen tussen $-\infty$ en $+\infty$) is de zogenaamde logit link.

$$\text{Logit}(Y) = \log\left(\frac{Y}{1-Y}\right)$$

(10)

3) Een *systematische component* die bestaat uit een lineaire functie van een constante \bullet_0 en afgevlakte (ge-“smooth”-de) termen van de verklarende variabelen $s(X)$. Het gebruikte type afvlakking is de cubic regression spline. Voor meer detail zie Hastie & Tibshirani (1990), Wood (2000) en Wood (2001). Deze smoothing spline kan variëren van een rechte lijn ($df=\text{aantal vrijheidsgraden}=1$) tot een interpolatie van alle datapunten ($df=n-1$, met n het totaal aantal datapunten). Bij de selectie van het beste model dient aan de ene kant het aantal gebruikte vrijheidsgraden te worden geminimaliseerd en aan de andere kant dient het model een zo goed mogelijke fit te hebben. Deze optimalisatie wordt bereikt met behulp van een zogeheten “minimized generalized cross validation (GCV)”. Bij deze methode wordt een model ontwikkeld met op een na alle punten en wordt de voorspelling van dat punt vergeleken met de werkelijke waarde van het niet gebruikte punt. Deze vergelijking wordt gekwantificeerd met behulp van de GCV-score. Het beste model is het model met de laagste GCV-score (zie Wood 2000, 2001). Een nadeel van deze methode is dat deze rekenintensief is.

Met behulp van een achterwaartse modelselectie worden één voor één de variabelen met de hoogste p-waarde (de minst-significante variabelen) uit het model verwijderd. Deze p-waarde wordt bepaald door met behulp van een \bullet -kwadraattest te onderzoeken wat de kans is dat de individuele modelterm ($s(X)$) verschillend is van de horizontale lijn $Y=0$. Vervolgens kan zowel de hoeveelheid verklaarde variatie (explained deviance) als de GCV-score worden gerelateerd aan het aantal gebruikte variabelen. Het beste model is het model met de laagste GCV-score tenzij dit leidt tot een drastische vermindering van de totaal verklaarde variatie.

7.4.4 Modelvoorspelling

Het resulterende model wordt gebruikt om voor elke cel van het 50 bij 50 meter een voorspelling te berekenen. Deze voorspellingen worden vervolgens gepresenteerd in een GIS-systeem. Zulke voorspellingen zijn gemaakt voor de kans op voorkomen van kokkelbanken, én ook verwachte aantals- en biomassadichtheid van kokkels in de verschillende jaren.

Kokkelbestand Waddenzee

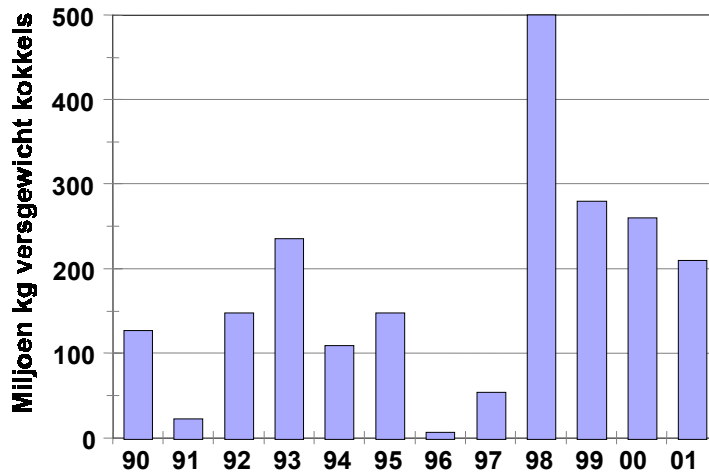


Fig. 32 Ontwikkeling kokkelbestand Waddenzee (naar RIVO-surveys) Zie Kamermans et al (2003)

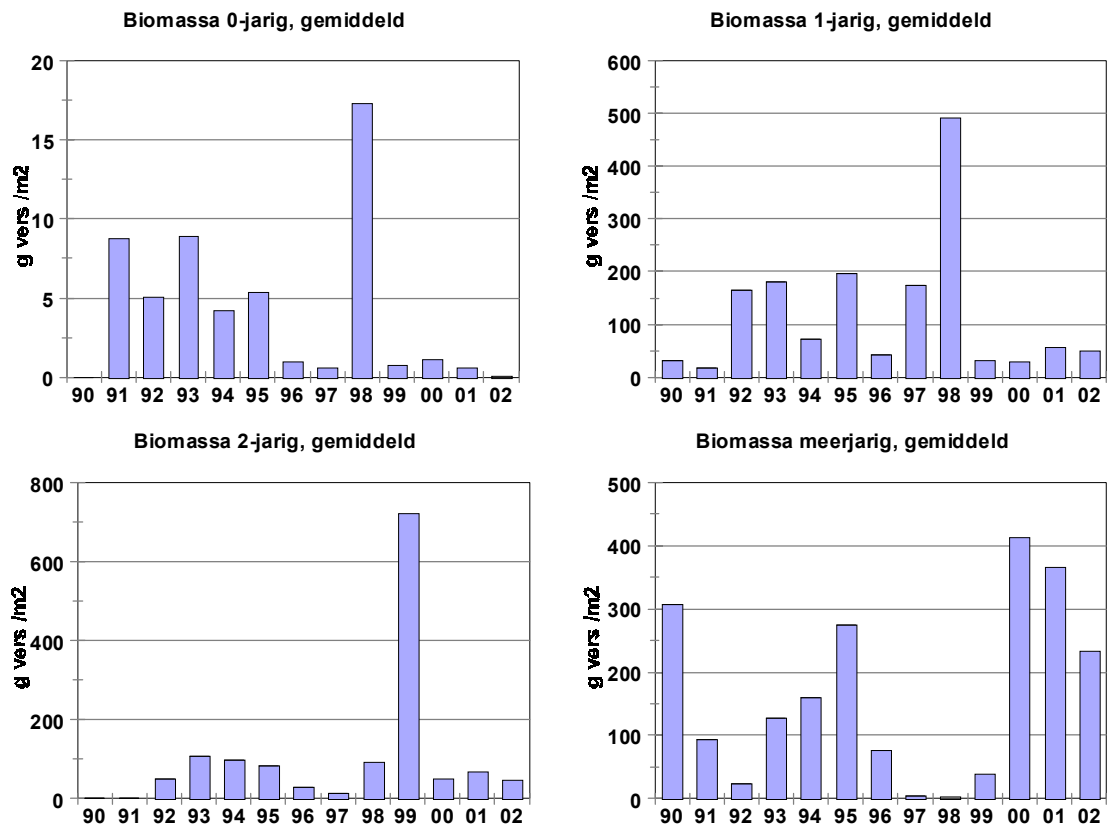


Fig 33. Gemiddelde biomassadichtheden in de monsters in de periode 1990-12002, opgedeeld in 0-jarige kokkels, 1-jarige kokkels, 2 jarige kokkels en meerjarige kokkels. Let wel, dit geeft **niet** een gemiddelde biomassadichtheid voor de Waddenzee weer, omdat in de rijkste gebieden extra vaak gemonsterd is.

8. Resultaten Waddenzee

8.1 Veranderingen in de kokkelbestanden

Allereerst worden kort de variaties besproken die het kokkelbestand heeft ondergaan in de loop van de periode 1990-2002, en hoe de samenstelling van het kokkelbestand veranderde in die periode (fig.33-35).

Er zijn twee of drie perioden te onderscheiden: in het begin van de jaren '90 is er een kokkelbestand van ongeveer 100 miljoen kg versgewicht (ongeveer 3-4 miljoen kg asvrij drooggewicht, AFDW). In 1991 is er een dieptepunt, maar in de jaren erna wordt dit steeds door nieuwe zaadval aangevuld. Van 1995 op 1996 verdwijnen vrijwel alle kokkels uit het systeem, wat deels aan de strenge winter van voorjaar 1996 te wijten is. In 1996 is er een goede zaadval (med. R. Dekker, NIOZ), maar de winter van 1996/1997 kent eveneens een koude periode, en die is de meeste jonge kokkels eveneens fataal. In 1997 is er een weer een goede zaadval, die in een hoge biomassa in 1998 resulteert.

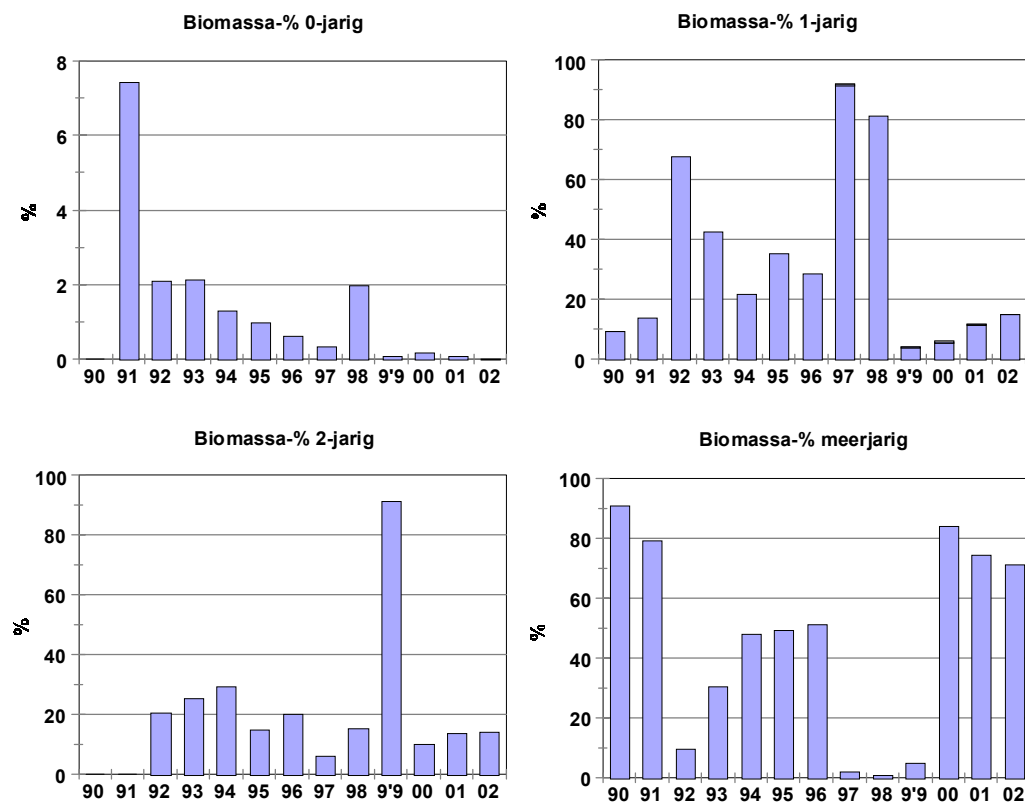


Fig. 34 Aandeel verschillende jaarklassen in de totalebiomassa van de RIVO_monsters. 0-jarige kokkels zijn vaak erg klein ten opzichte van die welke als 1-jarig herkend kunnen worden, maar ze zijn meestal wél van dezelfde jaarklasse. Het is wel goed mogelijk dat dit stamt van kokkelzaad dat erg laat in het jaar aevalen is.

Dit beeld wordt aangevuld met dat uit fig.34, waarin de biomassadichtheden per jaarklasse zijn aangegeven, zoals die in de monsters zijn aangetroffen. Hieruit blijkt dat er in 1997 nog wel 1-jarige kokkels aanwezig waren in de Waddenzee, maar het aantal monsterpunten is in 1997 laag tov dat in 1998. In 1998 zijn er veel 1-jarige kokkels, wat in 1999 als 2-jarige, en in 2000 en verder als meerjarige kokkels teruggevonden wordt. Tevens is duidelijk dat in de jaren 1999-2001 ook nog enige zaadval is geweest, maar die is gering van omvang geweest. De verdeling van biomassa over de verschillende jaarklassen is gegeven in fig. 34, waar ook duidelijk wordt dat het grote kokkelbestand in 1998 voor bijna 80% bestond uit 1-jarige kokkels, in 1999 is bijna 90% 2-jarig, en in 2000 is 80% meerjarig. Deze kokkels zijn alle uit de zaadval van 1997 afkomstig. De vestigingen van zaad in de eerste jaren erna zijn niet onbelangrijk, maar nemen niet meer dan elk 10 % voor hun rekening (fig 34).

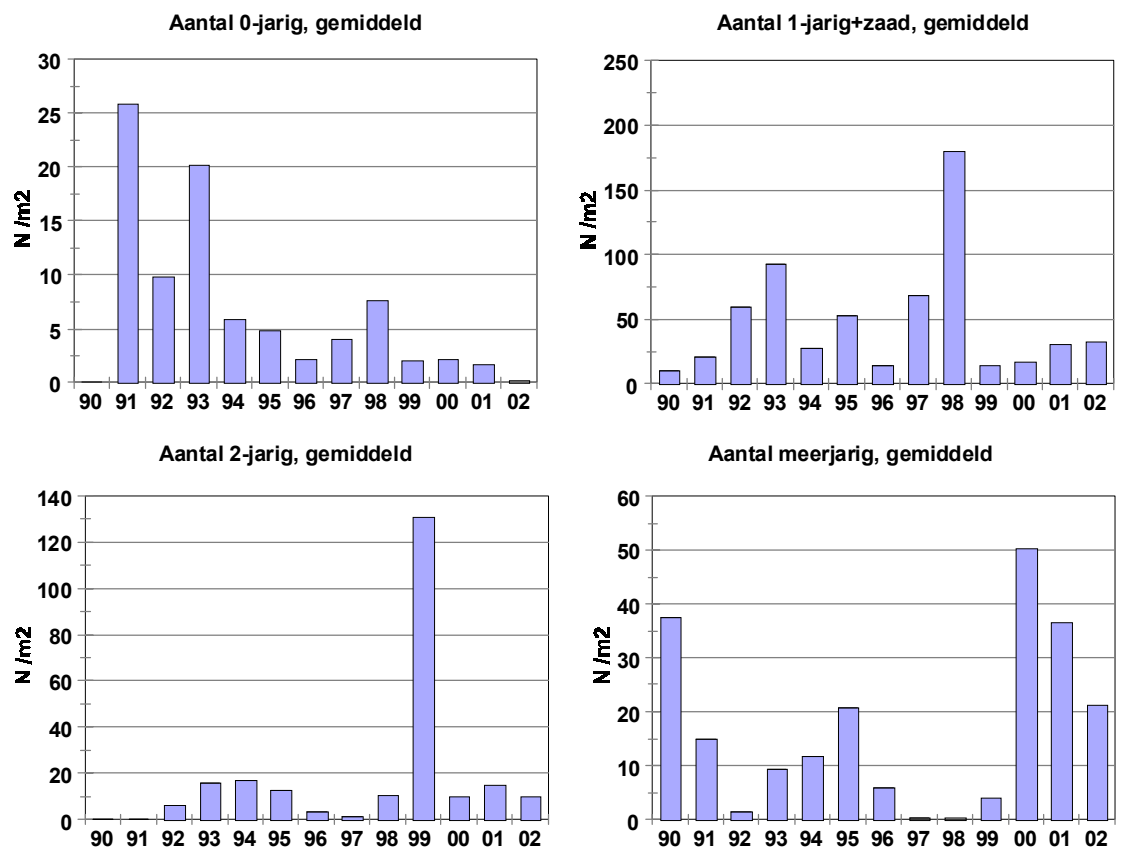


Fig 35. Dichtheid van kokkels, gemiddeld over alle RIVO-monsters. Qua aantallen (na overleving in de winter) zijn de vestigingen van 1992 en 1997 het grootst.

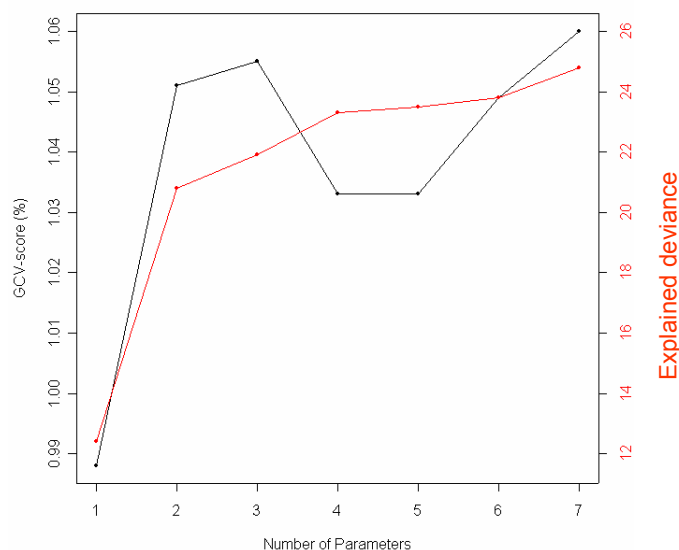
In het volgende deel wordt ingegaan op de vraag wáár de kokkels gevonden worden, en wat uit die uitkomsten af te leiden valt. Hierbij zal in sectie 8.5 met name aan de jaren 1998 (zaad 1997) en 2002 (ook nog zaad 1997) aandacht worden geschonken. In sectie 8.2 wordt eerst ingegaan op de kokkelbankenvoorkomens in de jaren 1998-2002.

8.2 Habitatmodel gehele Waddenzee kokkelbankvoorkomen

8.2.1 Modelselectie

Op basis van de data: "komt een kokkelbank minstens 1 maal voor in de periode 1998-2002", en de genoemde abiotische omgevingsvariabelen, is een kokkelbankenhabitat-model geconstrueerd.

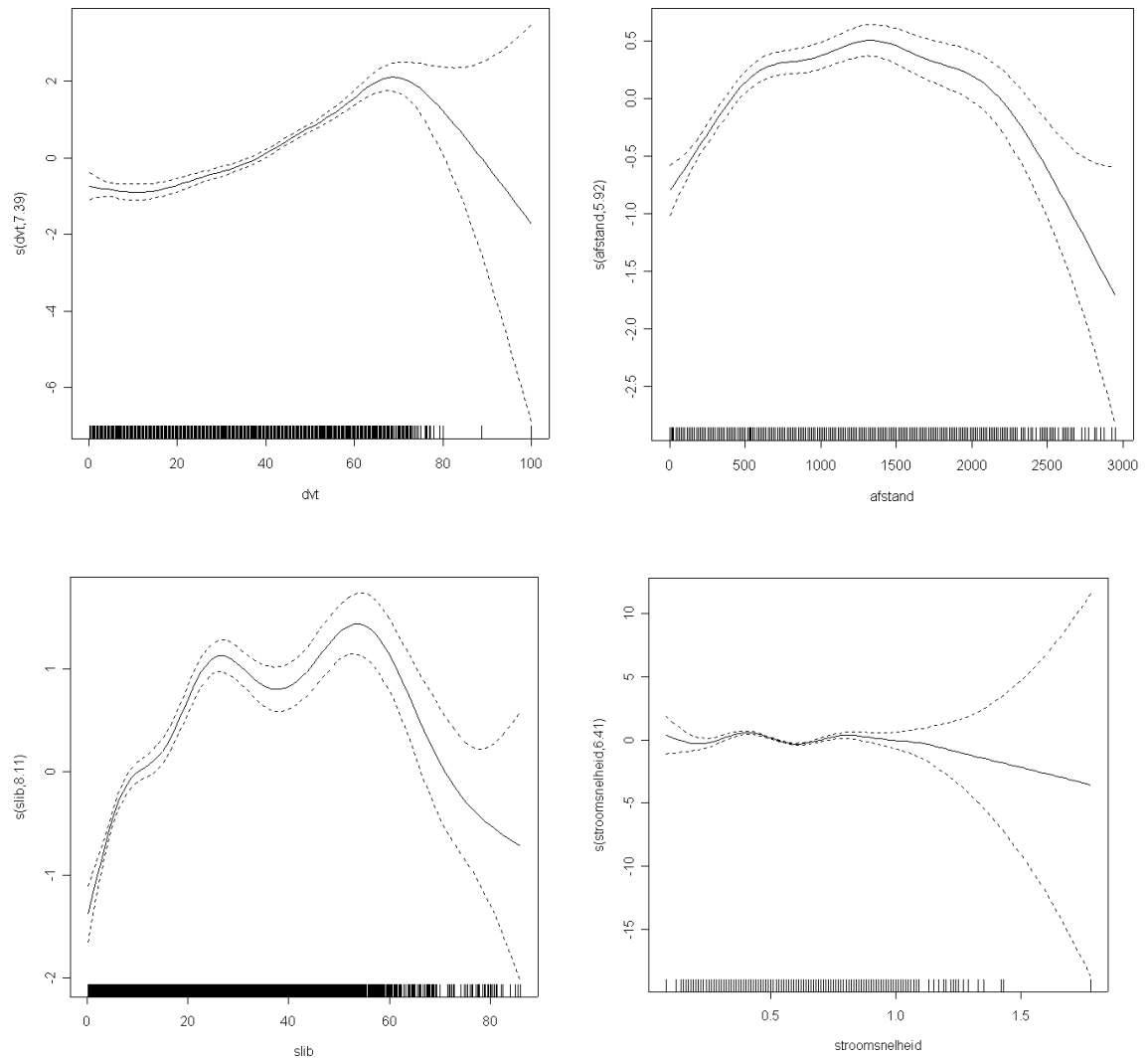
In eerste instantie is daarbij een model geconstrueerd met alle 7 omgevings-variabelen. Vervolgens is steeds de variabele met de hoogste p-waarde verwijderd. Uiteindelijk levert dit 7 modellen met als twee extremen een model met álle variabelen en een model met alléén de meest significante omgevingsvariabele. De variabelen geordend van meest naar minst significant zijn droogvaltijd, slib, afstand tot geul (alle $p < 10^{-5}$), stroomsnelheid, maximale orbitaalsnelheid (beide $p < 10^{-3}$), mediane korrelgrootte ($p < 0.05$) en de som van stroomsnelheid en maximale orbitaalsnelheid ($p = 0.12$). In figuur 36 is voor elk model de GCV-score en de verklaarde variatie genoteerd. Het model met alleen droogvaltijd als verklarende variabele heeft de laagste GCV-score. De totaal verklaarde variatie is echter slechts 12%, een sterke reductie ten opzichte van een verklaarde variatie van ongeveer 25% voor het model met alle 7 variabelen. Om die reden wordt een model gebruikt met de vier verklarende variabelen droogvaltijd, slibgehalte, stroomsnelheid en afstand tot de geul. De totaal verklaarde variatie is ongeveer 24%.



Figuur 36. De GCV-score en de totaal verklaarde variatie van alle modellen variërend van 1 modelvariabele (alleen droogvaltijd) en alle 7 variabelen. Het model met de 4 variabelen droogvaltijd, slib, afstand tot de geul en stroomsnelheid heeft de op-een-na laagste GCV score, maar nog steeds een aanzienlijke totale verklaarde variatie van ongeveer 24%

8.2.2 Relatie individuele covariaat met kokkelbankpresentie

In figuur 37 wordt de logit van de kans op de aanwezigheid van een kokkelbank tegen de afzonderlijke covariaten uitgezet. De meeste nadruk moet gelegd worden op droogvaltijd en ook op slibgehalte aangezien deze beide het meest significant en meest verklarend zijn (zie ook figuur 36). De kans op kokkelbankvoorkomen is in figuur 38 uitgezet tegen slibgehalte en



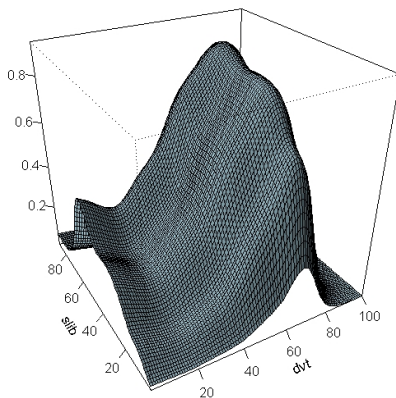
Figuur 37. De logit van de kans op het voorkomen van een kokkelbank uitgezet tegen de afzonderlijke variabelen van het model met de vier variabelen droogvaltijd (dvt), slibgehalte (slib), afstand tot de geul (afstand) en stroomsnelheid (stroomsnelheid). De gestippelde lijn representeert het 95% betrouwbaarheidsinterval. Kokkelbankverspreiding is gerelateerd aan lange droogvaltijden en relatief hoge slibgehaltenes.

droogvaltijd. Opvallend is dat kokkelbanken vooral relatief veel voorkomen in gebieden met een lange droogvaltijd en een hoog slibgehalte.

8.2.3 Voorspelling

Voor zowel het model met de variabelen droogvaltijd en slibgehalte als het model met de variabelen droogvaltijd, slibgehalte, stroomsnelheid en afstand tot de geul is een voorspelling

gemaakt voor elke gridcel met een waarde voor alle betreffende covariaten. Deze resultaten zijn gepresenteerd in Kaart 23. Zoals reeds aangegeven in figuur 36 verschillen de modellen met 2 respectievelijk 4 verklarende variabelen weinig in de totale hoeveelheid verklaarde variatie. Gelet op de onderlinge afhankelijkheid van de betreffende variabelen wekt dit geen verbazing. Zie ook paragraaf 8.6. Dit wordt nogmaals bevestigd in Kaart 23 waarbij weinig verschil tussen beide voorspellingen kan worden opgemerkt. Een opvallend punt is dat nabij de Waardgronden (Kaart 24) er wel kokkelbanken voorkwamen, terwijl het model dit niet voorspelt. Dit zijn laaggelegen, zandige gebieden.



Figuur 38. De kans op kokkelbankvoorkomen (z-as) uitgezet tegen droogvaltijd en slibgehalte. Bij een droogvaltijd van 70% en een slibgehalte van ongeveer 70% is de berekende kans op het voorkomen van kokkelbanken ongeveer 0.8

8.3 Habitatmodel gesloten Waddenzee

8.3.1 Modelselectie

Een soortgelijke analyse is uitgevoerd voor de 25% gesloten gebieden (zie kaart 20). Bij deze analyse is de som van maximale orbitaalsnelheid en stroomsnelheid buiten beschouwing gelaten. In figuur 39 is zowel de GCV-score als de verklaarde variatie aangegeven als functie van het aantal variabelen in het model. Deze variabelen zijn van meest naar minst significant; droogvaltijd, maximale orbitaalsnelheid, afstand tot de geul, slibgehalte, mediane korrelgrootte (alle $p < 10^{-4}$) en stroomsnelheid ($p < 10^{-3}$). Uit figuur 39 kunnen we opmaken dat het beste model (laagste GCV-score) dat model is met slechts droogvaltijd als verklarende variabele. De totaal verklaarde variatie is echter gedaald van ongeveer 31% naar 17%. Rekeninghoudend met de verklaarde variatie is het model met de vier variabelen droogvaltijd, afstand tot de geul,

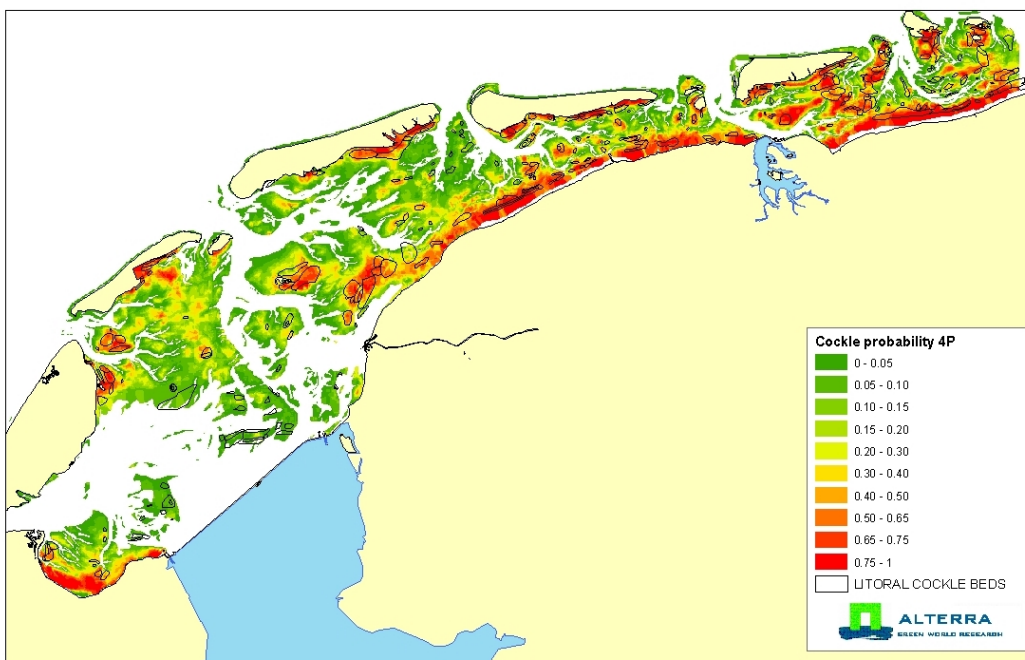
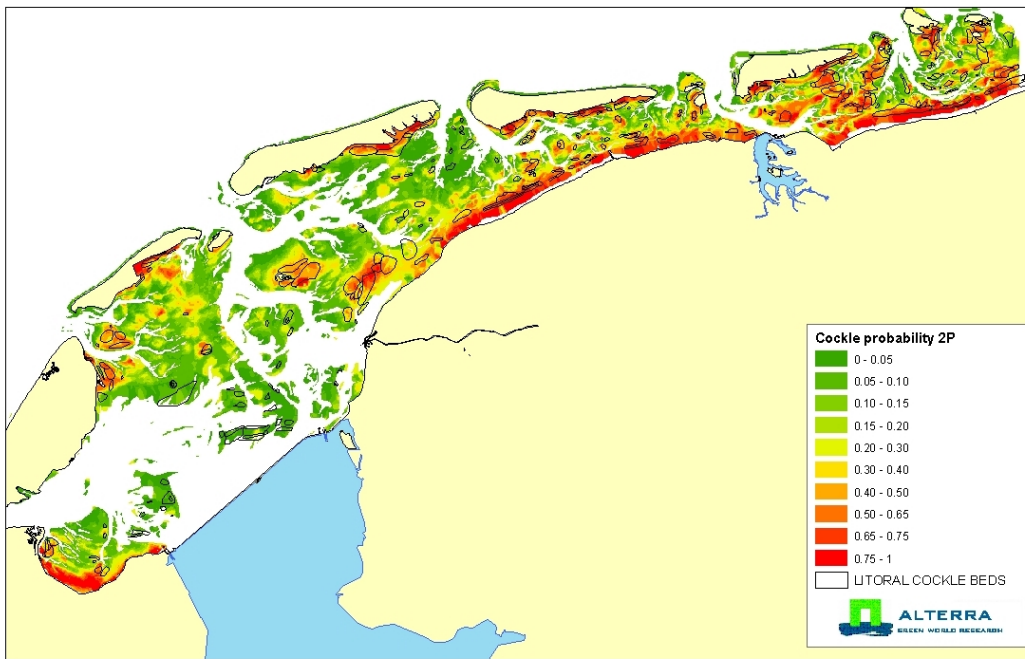
maximale orbitaalsnelheid en slib het beste model. Dit model verklaart nog 28% van de variatie. Ook ditmaal is droogvaltijd de meest verklarende variabele. Nu is echter de maximale orbitaalsnelheid de tweede meest significante variabele en niet het slibgehalte.

8.3.2 Relatie individuele covariaat met kokkelbankpresentie

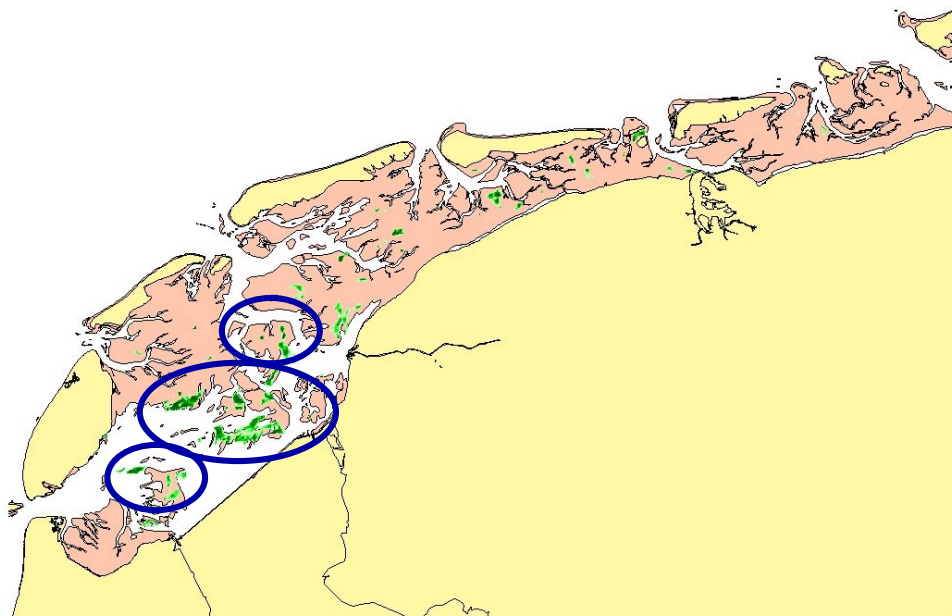
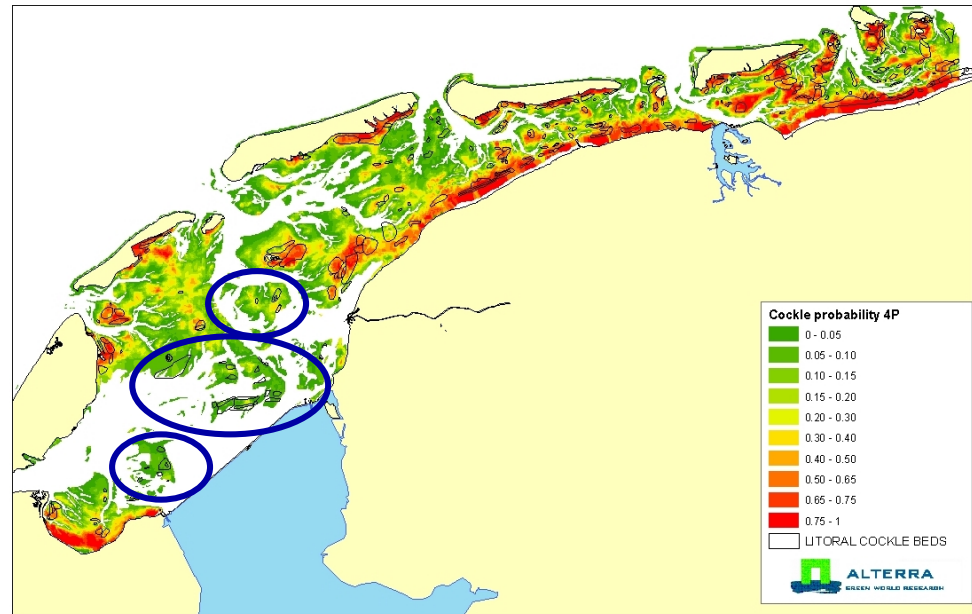
In figuur 40 is de logit van de kans op de aanwezigheid van een kokkelbank voor de gesloten gebieden afzonderlijk uitgezet tegen de vier meest significante covariaten. Ook hier valt op dat kokkelbanken in het algemeen een voorkeur hebben voor lange droogvaltijden. De kans op kokkelbanken is het grootst bij droogvaltijden tussen de 50 en 85%.

8.3.3 Voorspelling

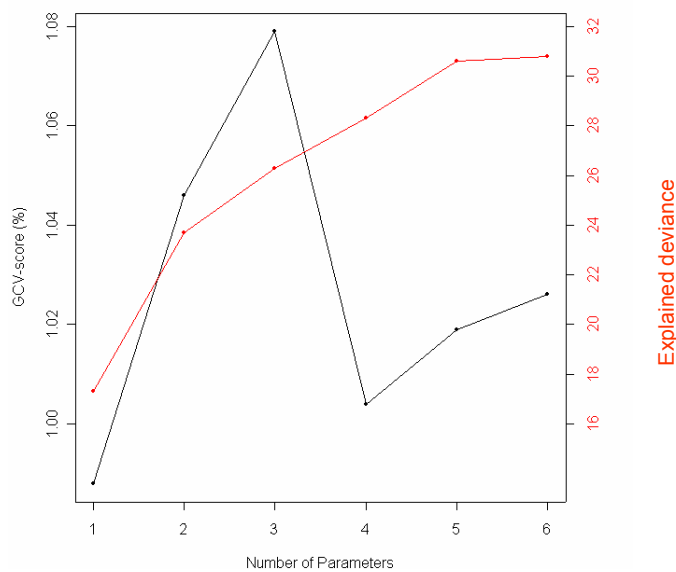
Ook dit model is gebruikt om een voorspelling te maken voor de hele Waddenzee: Kaart 25. Met andere woorden: de kaart geeft aan waar kokkelbanken zich zouden bevinden in de gehele Waddenzee indien ze in het hele gebied eenzelfde voorkeur voor abiotische factoren hebben als in de gesloten gebieden.



Kaart 23 Voorspelling van het model met 2 variabelen (boven) en 4 variabelen (beneden) voor de gehele Waddenzee. De zwarte polygonen stellen de kokkelbanken in 1998 voor. Kokkelverspreiding is voornamelijk geconcentreerd op de hoge en slikkige delen.



Kaart 24 De bovenste figuur geeft de belangrijkste plekken aan waar kokkelbanken voorkomen, maar het model een lage kans op kokkelbankvoorkomen voorspelt. Dit zijn zandige en laaggelegen gebieden. Op deze plaatsen vindt het daaropvolgende jaar direct intensieve visserij plaats (onder, groen gekleurd). In de zandige en lage gebieden zijn de groeiomstandigheden beter, maar is de overleving door intensieve visserijdruk lager.

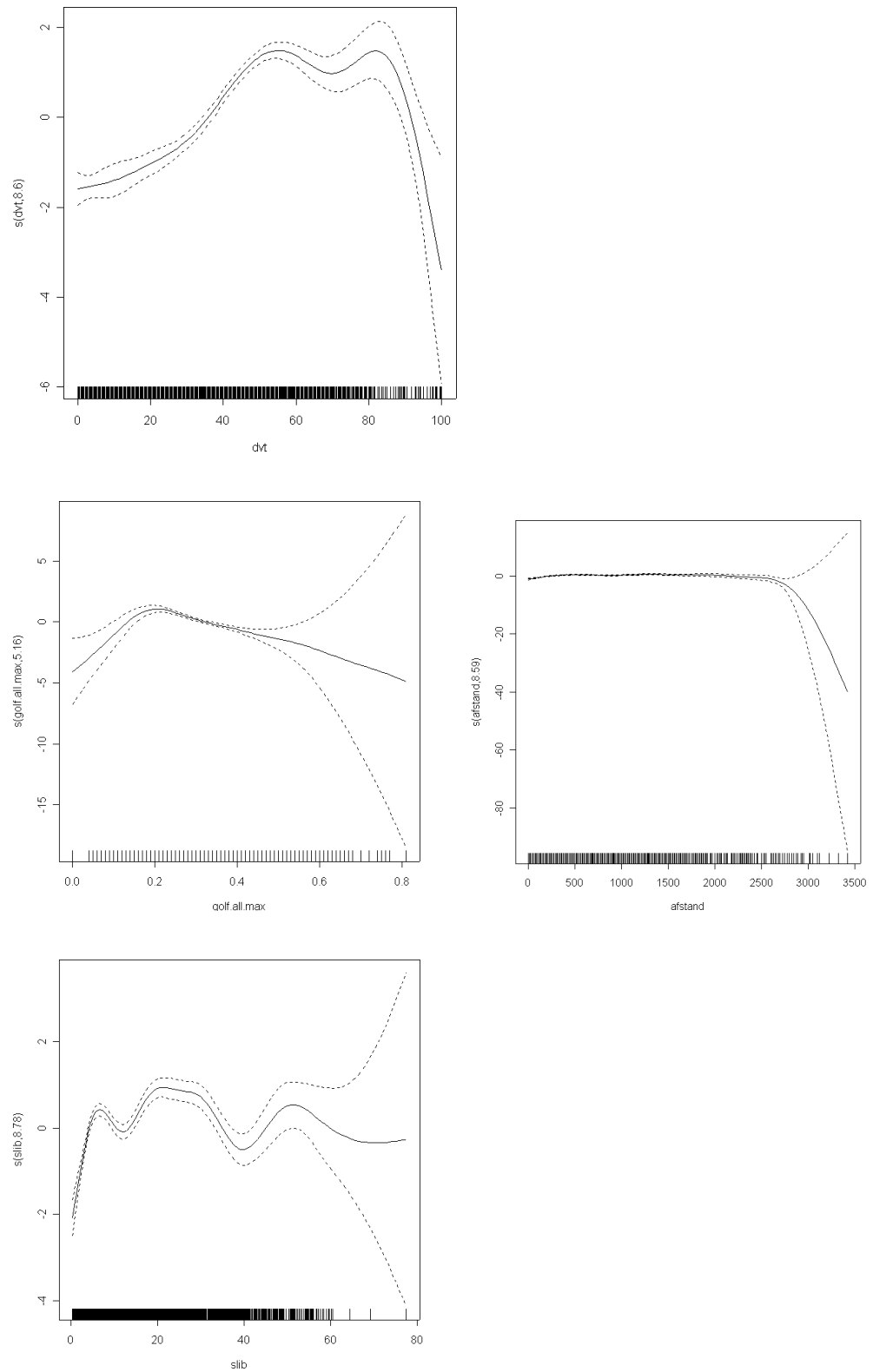


Figuur 39 De GCV-score en de totaal verklaarde variatie van alle modellen variërend van 1 modelvariabele (alleen droogvaltijd) en alle 6 variabelen (nb: de som van orbitaalsnelheid en stroomsnelheid is hierbij buiten beschouwing gelaten). Het model met de 4 variabelen droogvaltijd, slib, afstand tot de geul en stroomsnelheid heeft de op-een-na laagste GCV-score, maar nog steeds een aanzienlijke totale verklaarde variatie van ongeveer 28%

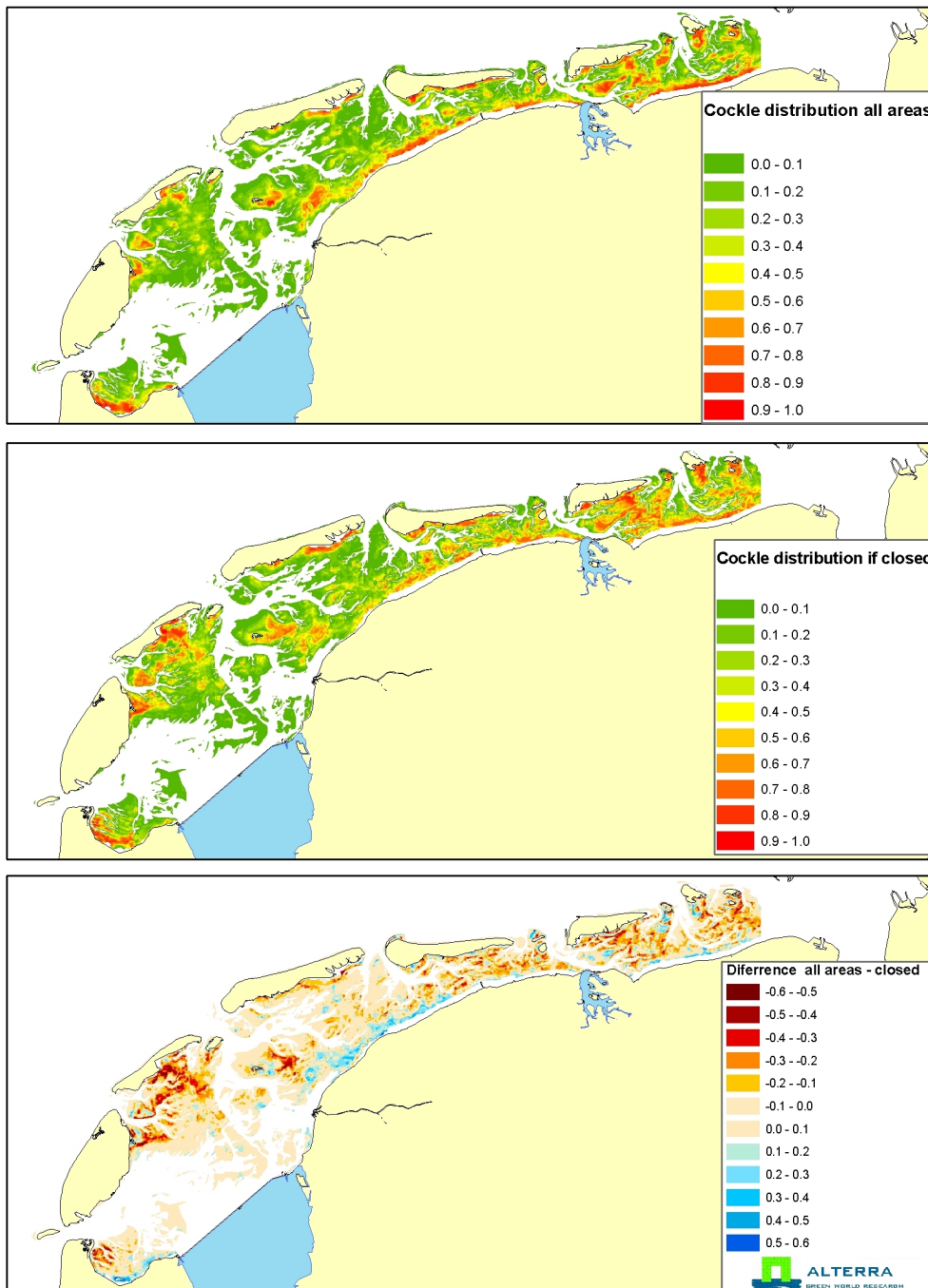
8.4 Vergelijking kokkelmodel voor de gehele Waddenzee en gesloten gebieden

Een van de opvallende verschillen tussen de open en de gesloten gebieden is dat de kokkels in de gesloten gebieden ook weliswaar op de hoge delen voorkomen, maar daarnaast ook in de iets lagere litorale zone. Een ander opvallend verschil is dat slibgehalte de tweede meest significante verklarende variabele is in het model voor de gehele Waddenzee, maar dat het weinig bijdraagt aan de verklaarde variatie in de gesloten gebieden. In kaart 25 zien we het verschil tussen de voorspelde verspreiding van kokkels gebaseerd op het gehele-Waddenzeemodel en de verspreiding gebaseerd op het gesloten-gebiedmodel. Duidelijk valt op dat kokkels in de gesloten gebieden in het algemeen de neiging hebben om meer voor te komen op de mid-litorale gebieden, maar daarentegen minder op de erg hoge delen zoals nabij de Friese en Groningse kust.

De voorspelling gebaseerd op het model voor het gesloten gebied resulteert in een hogere kansrijkdom dan de voorspelling gebaseerd op het model voor de héle Waddenzee. Met andere woorden, er worden in de gesloten gebieden ook meer banken aangetroffen dan verwacht zou worden op basis van de aanwezige abiotische kenmerken. Of: de gemiddelde habitatgeschiktheid voor kokkelbanken in de gesloten gebieden is iets hoger dan in de open gebieden.



Figuur 40. Model voor de gesloten gebieden. De logit van de kans op het voorkomen van een kokkelbank uitgezet tegen de afzonderlijke variabelen van het model (gesloten gebieden) met de vier variabelen droogvaltijd (dvt), maximale orbitaalsnelheid ($golf.all.max$), afstand tot de geul ($afstand$) en slibgehalte ($slib$). De gestippelde lijn representeert het 95% betrouwbaarheidsinterval. Ook hier hebben kokkelbanken een duidelijke voorkeur voor lange droogvaltijden.



Kaart 25. Voorspelde kans op het voorkomen van kokkels gebaseerd op het model voor de hele Waddenzee (boven) en gebaseerd op het model voor de gesloten gebieden (midden). De onderste figuur geeft het verschil tussen beide bovenste kaarten (bovenste kaart minus middelste kaart). De onderste figuur bevat meer rood dan blauw, wat betekent dat indien de kokkelverspreiding precies zo was als in de gesloten gebieden, er dan meer kokkelbanken zouden liggen dan nu het geval is. Ook valt op dat de kokkels in de gesloten gebieden iets lager in de litorale zone voorkomen dan de kokkels in de open gebieden.

Tabel 16. Overzicht resultaten analyse van kokkelbiomassadichtheden.

<i>jaar</i>	<i>Maximaal verklaarde variatie</i>	<i>verklaarde variatie door model</i>	<i>1000 ton vers in systeem naar model. Alleen platen</i>	<i>1000 ton vers in systeem naar extrapolatie RIVO- meetdata. Alleen platen</i>	<i>meting RIVO (survey-data, ton vers in systeem) *)</i>
1990	18.3	17.8	105.6	110.3	101.8
1991	26.7	25.0	20.5	18.6	31.3
1992	26.3	25.4	58.1	57.7	131.7
1993	21.3	21.1	146.8	133.1	247.0
1994	12.5	12.5	84.5	88.5	101.9
1995	15.8	15.3	136.5	160.4	146.1
1996	7.0	7.0	8.2	6.9	7.6
1997	13.6	13.5	26.3	24.5	49.7
1998	13.1	13.0	314.1	308.1	519.6
1999	22.9	22.9	389.7	374.2	377.9
2000	23.9	23.9	308.8	377.4	279.6
2001	29.8	29.8	241.9	267.6	260.6
2002	26.8	26.8	179.2	188.5	201.0

*) De modellen zijn gebaseerd op de dichtheden zoals die bij de RIVO-bemonsteringen gevonden zijn, en er is gewogen naar het oppervlak waar het monster representatief voor wordt geacht. Dat houdt in dat monsters met hoge dichtheden relatief even vaak voorkomen in het bestand. Modelcoëfficiënten staan in bijlage 12.3

8.5 Habitatmodel kokkelbiomassadichtheden

8.5.1 Modellen op basis van totale biomassa

Op basis van de dichtheden in de verschillende jaren is voor elk jaar een habitatgeschiktheidsanalyse uitgevoerd. Omdat de habitatgeschiktheid wordt uitgedrukt in verwachte kokkelbiomassa-dichtheden (g versgewicht m²) wordt ook steeds de (verwachte) totale litorale biomassa gevonden.

In tabel 16 is een overzicht van de uitkomsten gegeven.

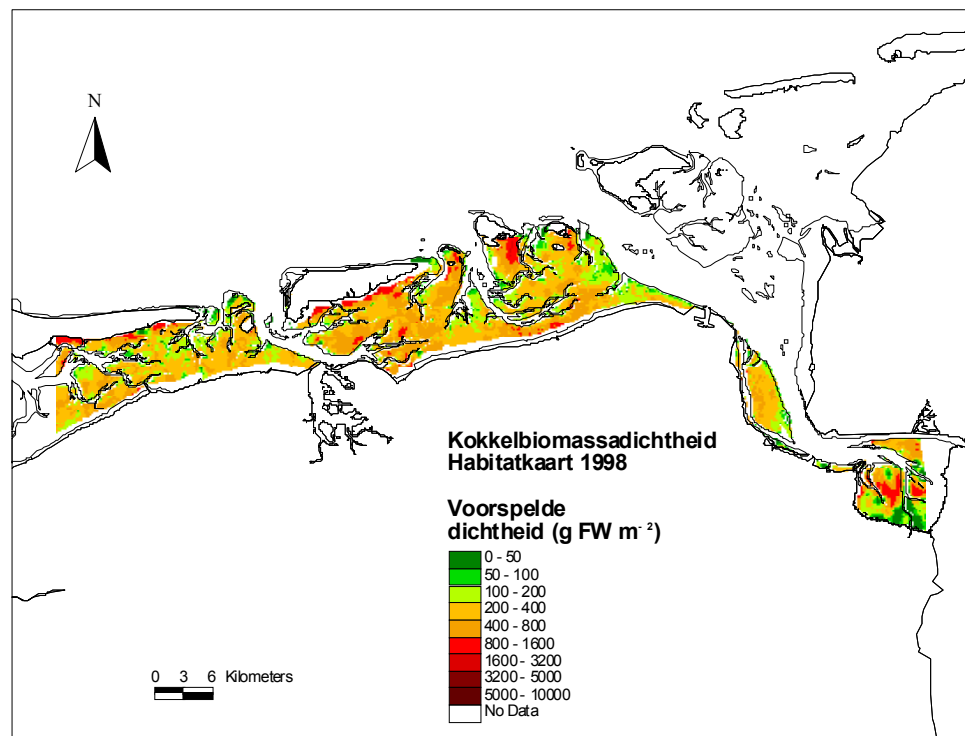
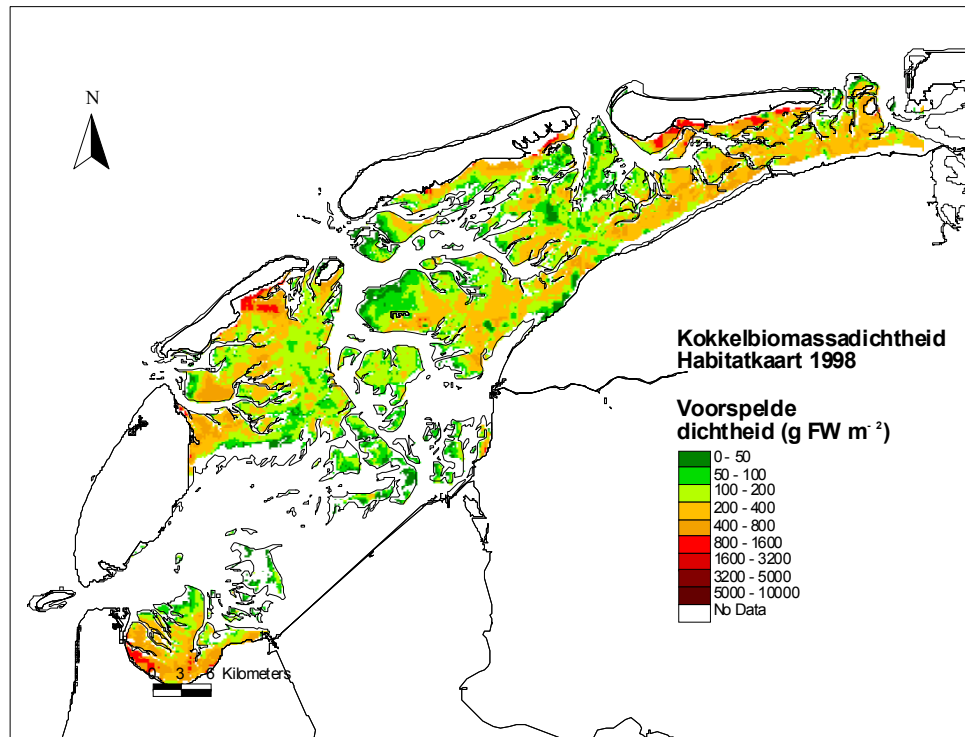
In het algemeen geldt dat de modellen ongeveer 15-30 % van de gevonden variatie verklaren, met als uitzondering 1996, toen slecht 7% van de variatie werd verklaard door het complete model.

In 1997 vond een sterke zaadval plaats, die leidde tot hoge biomassa's in 1998. Het lijkt dan aantrekkelijk om juist dát jaar tot een soort standaard te verheffen, omdat directe invloed van visserij (onttrekking van een deel van de banken) dan nog niet aanwezig is. Voor juist dat jaar wordt een lage verklaarde variatie gevonden, nl. 13.1% bij het volledige model. Het gebruikte model verklaart 13.0% van de variatie; voor de uitkomst zijn alle variabelen relevant. Grote delen van het waddengebied zijn in meerdere of mindere mate geschikt. In de jaren er na neemt met het jaar het aandeel verklaarde variatie toe; en de verwachte totale biomassa af, en worden de kaarten specifiek, en wijzen ze met name het relatief hooggelegen en slikkige Friese en Groninger wad als meest geschikt aan.

De berekende totaalbiomassa is voor de meeste jaren goed in overeenstemming met de hoeveelheid die waargenomen is tijdens de survey's van het RIVO.

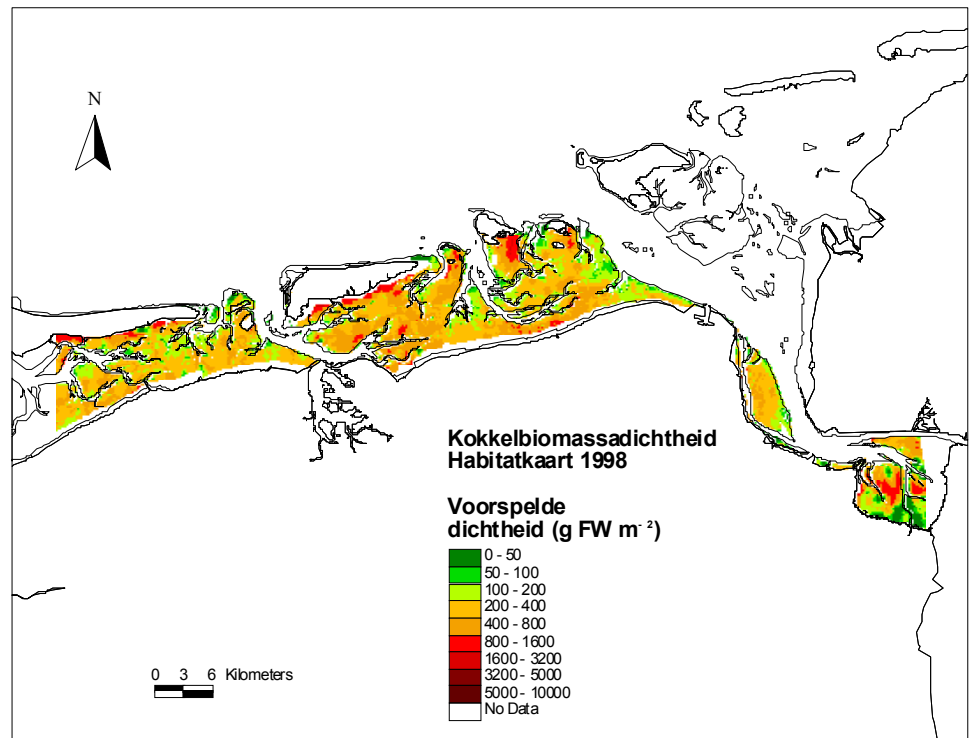
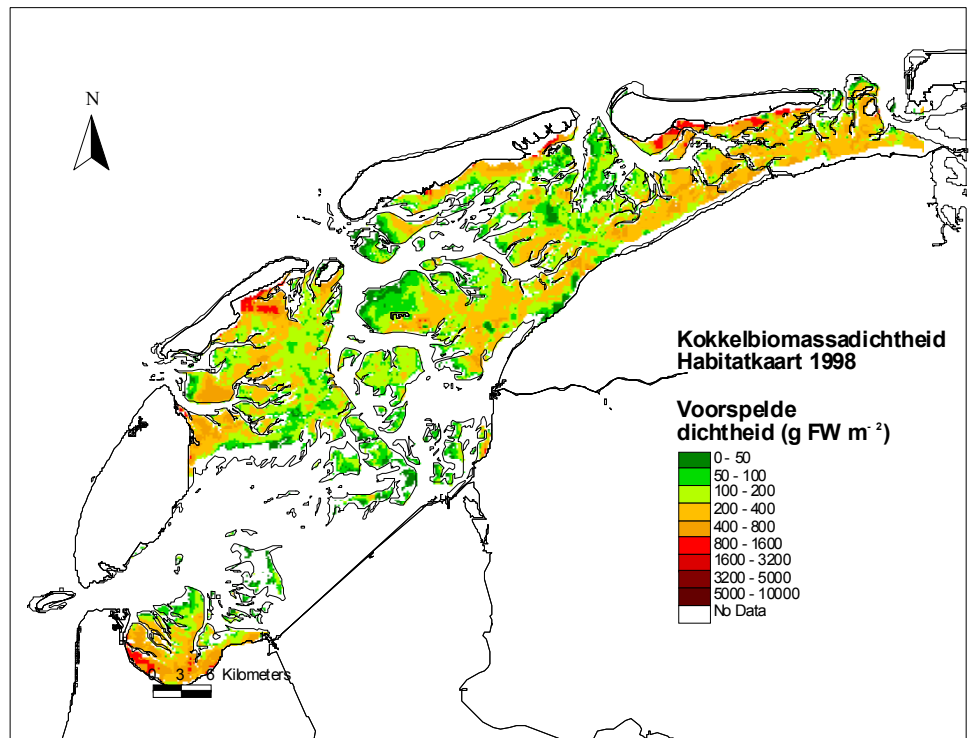
8.5.2 Kokkelhabitatkaart

Zoals gezegd, was 1998 het jaar waarin na de omvangrijke broedval van 1997 een relatief groot kokkelbestand aanwezig was in de Waddenzee, terwijl er in de voorgaande jaren maar weinig was gevist. Het bestand in dat jaar is dus –althans niet direct- weinig door visserij-activiteiten beïnvloed. De gevonden habitatkaart is gegeven in



Kaart 26 In fig. 41-43 is een overzicht aangegeven van de verdeling van de berekende kokkeldichtheid in 1998 naar de gebruikte abiotische variabelen. In fig. 44 en 45 is voor alle jaren de gevonden uitkomst voor droogvalduur weergegeven, zowel wat de meetdata als de analyse-uitkomst betreft. In fig. 45 zijn de analyse-uitkomsten betreffende het verband met het

slibgehalte gegeven, voor alle jaren, in fig. 46 de analyse-uitkomsten betreffende de relatie met de mediane korrelgrootte.



Kaart 26 Kokkelhabitatkaart, gebaseerd op RIVO-survey-data 1998 (kokkelbiomassadichtheden). Bestand kok98map_biom. Weergegeven zijn verwachte biomassadichtheden (gram vers m²)

Het onderscheid tussen deze habitatkaart en die uit par. 8.3/8.4 (kaart 23) is betrekkelijk gering. In het algemeen werd bij de analyses uit de ligging van de kokkelbanken (nóg) een iets hogere ligging in de getijdenzone gevonden dan bij de analyse op basis van de kokkelbiomassadichtheden; met name de gebieden dicht bij de Groningse en Friese kust krijgen in kaart 23 een hogere waardering. In beide gevallen faalden de modellen ook bij de beschrijving van de kokkelvoorkomens op de Waardgronden.

1998 Resultaten regressie-analyse biomassa-dichtheden

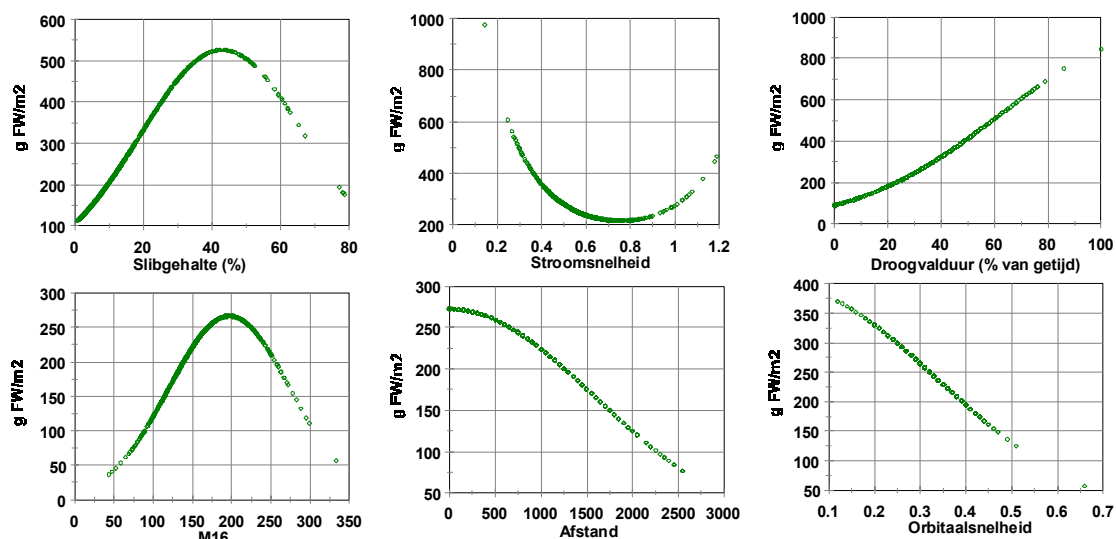
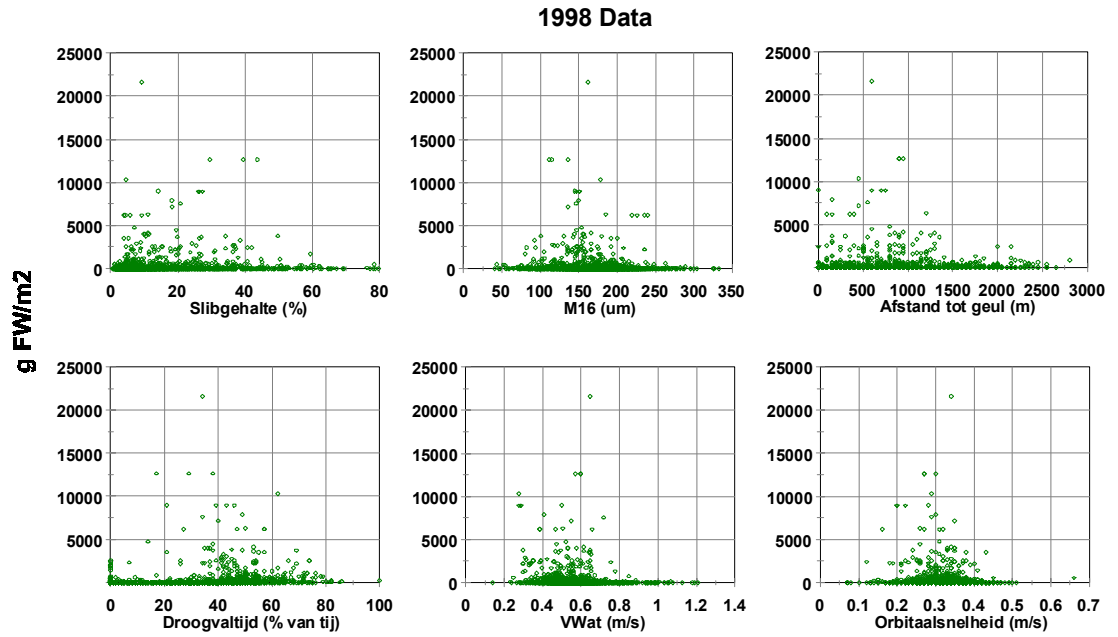


Fig.41. Verwachte kokkeldichtheden (biomassa vers/m²) op basis van de regressieresultaten voor 1998. In fig. 42 is weergegeven welke erdeling van waarnemingen verwacht worden. Zie ook de appendix voor meer details.

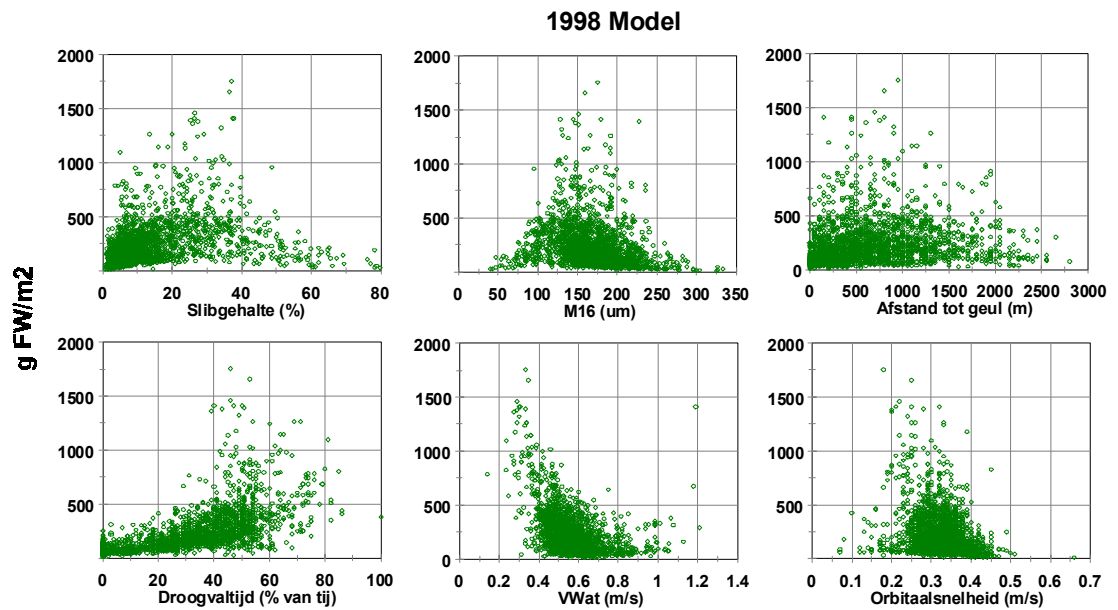
8.5.3 Karakteristieken van de rijkste kokkelgebieden, zoals berekend met het model gebaseerd op biomassadichtheid, 1998.

De karakteristieke relaties tussen abiotische variabelen en kokkelbiomassadichtheid voor het jaar 1998 is in fig. 41 weergegeven. De lijnen zijn berekend voor een gemiddelde waarde van al de overige abiotische karakteristieken. De puntenlijnen geven tevens aan in welk bereik er nauwelijks metingen voorhanden waren. Deze bereiken tellen bij de berekende percentages verklaard variatie dan ook nauwelijks mee.

In de werkelijkheid moet niet met de gemiddelde waarden van de abiotische karakteristieken gerekend worden, maar met de werkelijke waarden. Deze berekende waarden (voorspelde biomassadichtheden) zijn in fig. 43 gegeven voor 1998; in fig 42 zijn meetdata voor 1998 weergegeven.



Figuur 42 Meetdata voor 1998. Weergegeven zijn gevonden kokkelbiomassadichtheden in het litorale deel van de Waddenzee. Een random-selectie is gemaakt van 2000 punten (uit het totaal van ongeveer 550.000 punten)



Figuur 43 Modeldata voor 1998. Weergegeven zijn berekende kokkelbiomassadichtheden in het litorale deel van de Waddenzee. Een random-selectie is gemaakt van 2000 punten (uit het totaal van ongeveer 550.000 punten). Let op dat de assen in fig. 43 verschillen van die in fig. 42. Extreme waarden komen in de modelberekeningen niet zo voor.

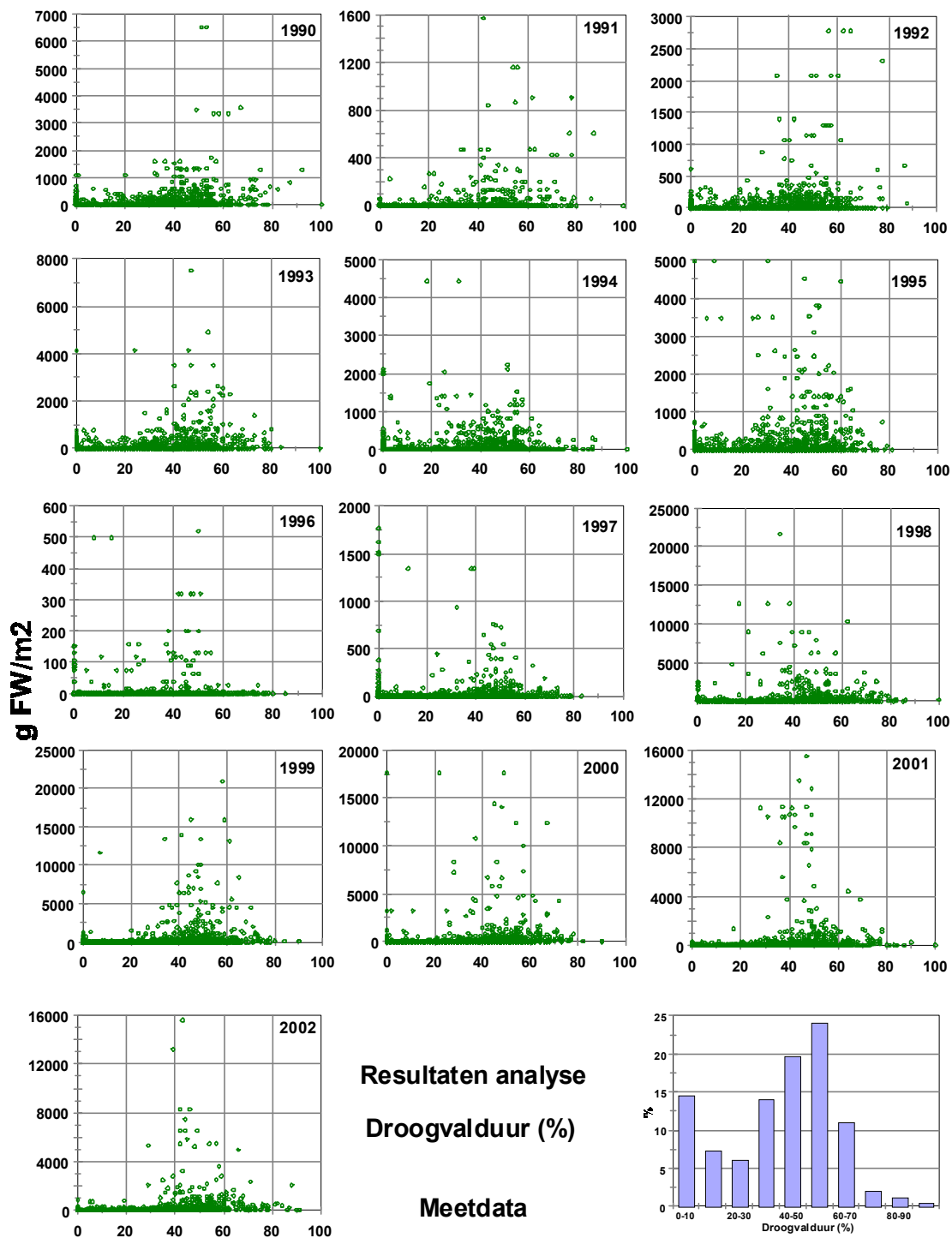
Zwaartepunt van voorkomen blijken in fig 42 en 43 te zijn:

- Slibgehalte: gehalten tot ongeveer 40% (fractie < 63 μm)
- Mediane korrelgrootte (M16): hoogste dichtheden bij die M16-waarden zoals die ook het meest in de Wadenzee voorkomen
- Afstand tot de geul: hoogste dichtheden bij ongeveer 500-1000 afstand
- Droogvalduur: hoe langer droog, hoe beter, naar de lijn uit fig. 41. Maar in praktijk komen grote droogvaltijden (>80%) nauwelijks voor. Het aandeel droogvaltijden >60% is zelfs al klein. Tijdens de discussie met de kokkel vissers (dd 28 juli 2003 te Rijswijk) bleek al dat zij de gevonden voorkeur voor hoge droogvaltijden nauwelijks konden herkennen. Het antwoord ligt in deze verdeling besloten: de kans op voorkomen is weliswaar hoog bij hoge droogvalduur, maar de fractie van het droogvallende gebied dat daar bij hoort is weer klein. De resultante van beide is dat de massa van de kokkels gevonden wordt rond de gemiddelde waterlijn, eenvoudigweg omdat die karakteristiek het meest ruim vertegenwoordigd is. Er is dus feitelijk geen discrepantie tussen de analyse-uitkomst en de idee van de kokkel vissers over de locatie van de huidige kokkelvoorkomens
- Maximale stroomsnelheid van het water: de hoogste dichtheden worden gevonden bij geringe maximale stroomsnelheden, maar voor het gebied <0.3 m s^{-1} is deze constatering weinig eeggend gezien het ontbreken van voldoende waarnemingen. Omdat de gemiddelde V_{wat} ongeveer 0.45-0.6 m s^{-1} is, is een relatief einge maximale stroomsnelheid blijkbaar gunstig
- Maximale orbitaalsnelheden: hoogste dichtheden worden aangetroffen bij waarden <0.3 m s^{-1} , dat is juist lager dan de meest voorkomende waarde in de Waddenzee. Relatief rustige omgeving is dus gunstig

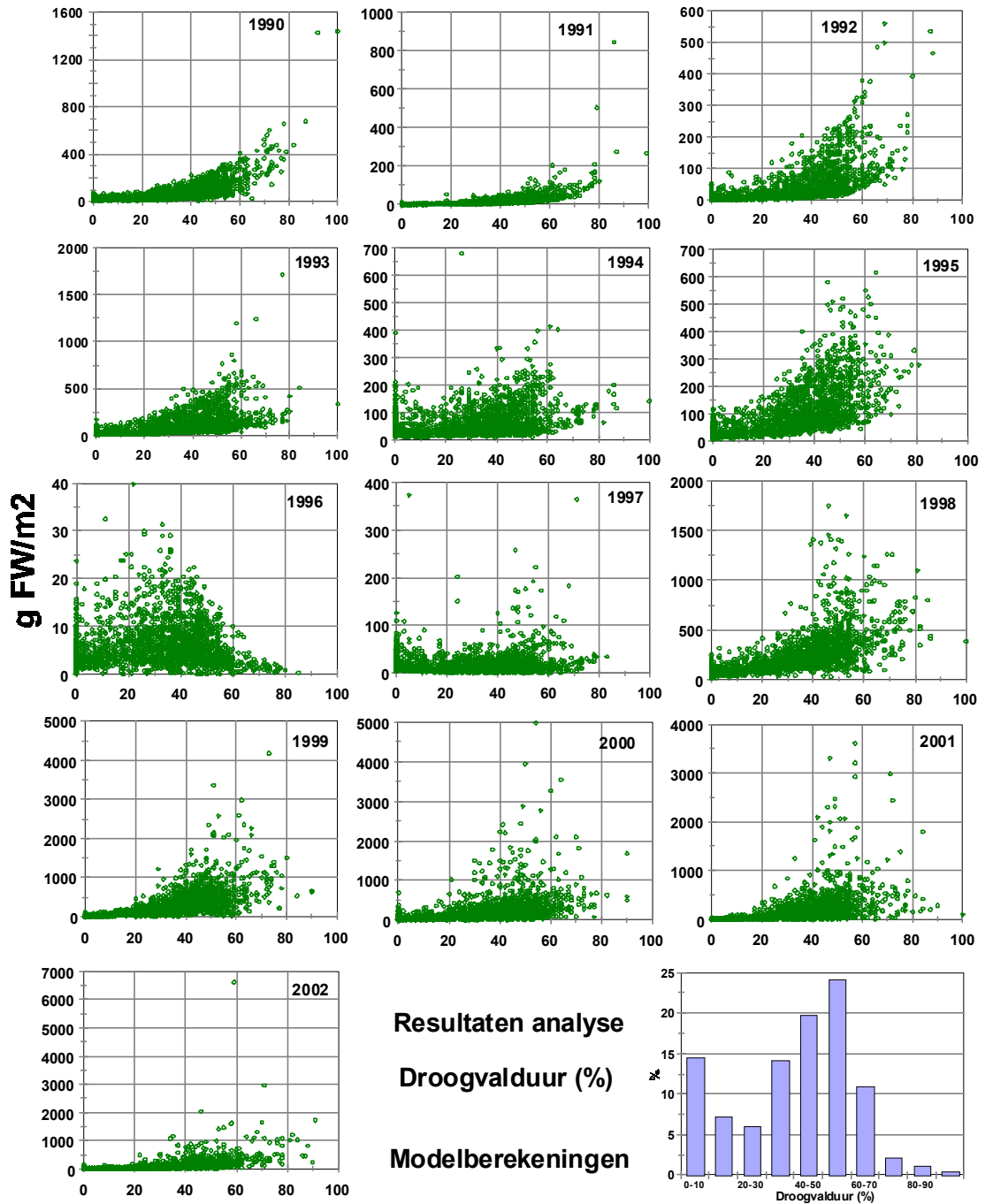
8.5.4 Karakteristieken van de rijkste kokkelgebieden, zoals berekend met het model gebaseerd op biomassadichtheid, overzicht over alle jaren.

De discussie omtrent de gebieden waar kokkels of kokkelbanken het meest worden aangetroffen heeft zich bij de analyse vooral gericht op droogvalduur. In fig. 44 en 45 zijn voor deze abiotische variabele voor alle jaren metingen en analyseresultaten gegeven. Duidelijk is dat voor vrijwel alle jaren een lange droogvalduur gunstig is, al komen punten met een droogvalduur >60 relatief weinig voor. Grote uitzondering is het jaar 1996, waarin na de vorst in de winter van 1995/1996 alleen nog sublitorale en laag-litorale kokkelbestanden over bleven. De bestanden zijn overigens erg laag, wat ook in tabel 16 is aangegeven. Ook in 1997 is dit verschijnsel nog enigszins te zien; van de broedval van 1996 die op zich goed was, resteerde na de winter van 1996/1997 weinig.

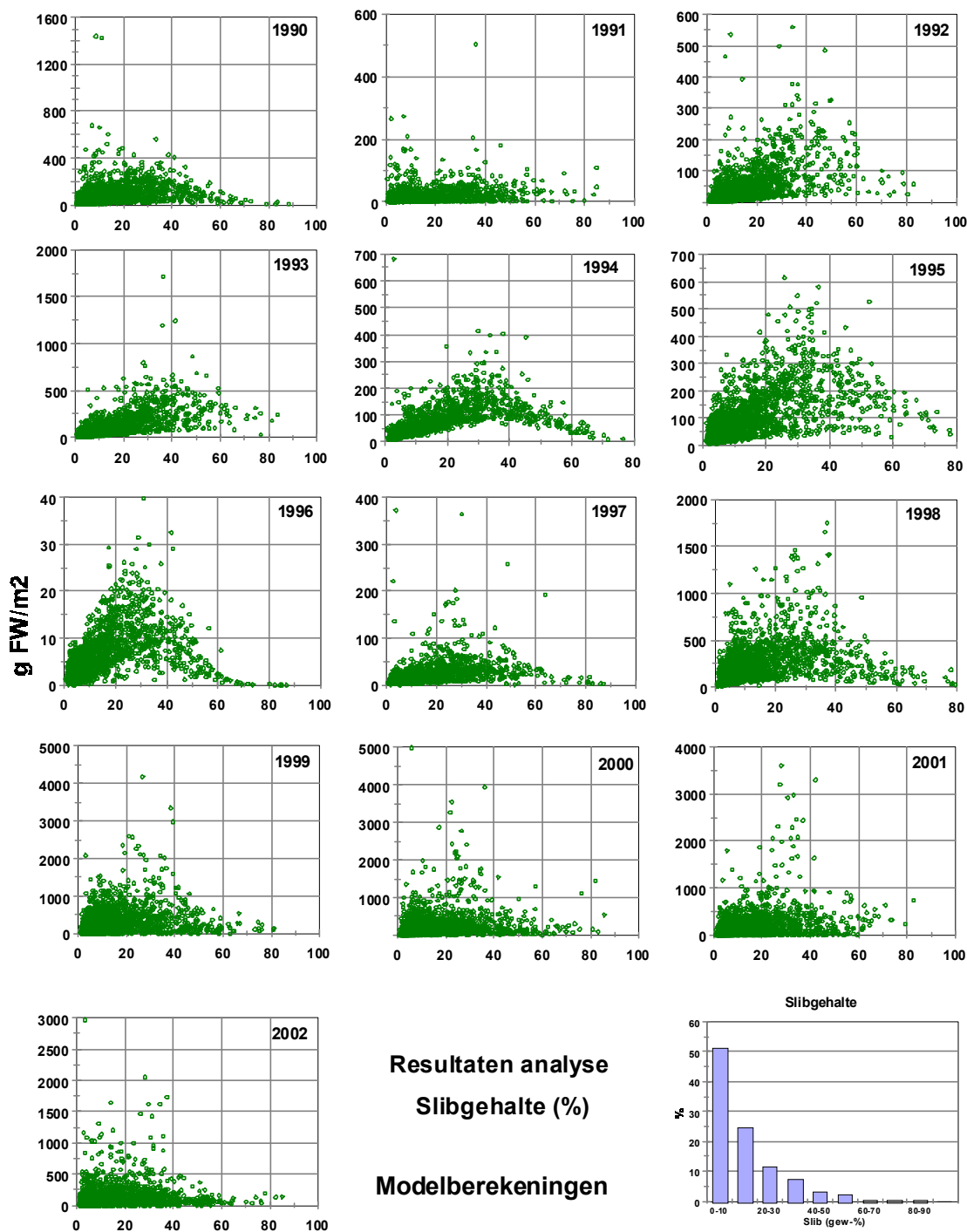
De broedval van 1997 leverde een goed bestand in 1998 en de volgende jaren, waarbij wel te zien is dat de dichtheden in de laag-litorale zone in de loop van de tijden sterker af nemen dan die in de hogere getijdenzone.



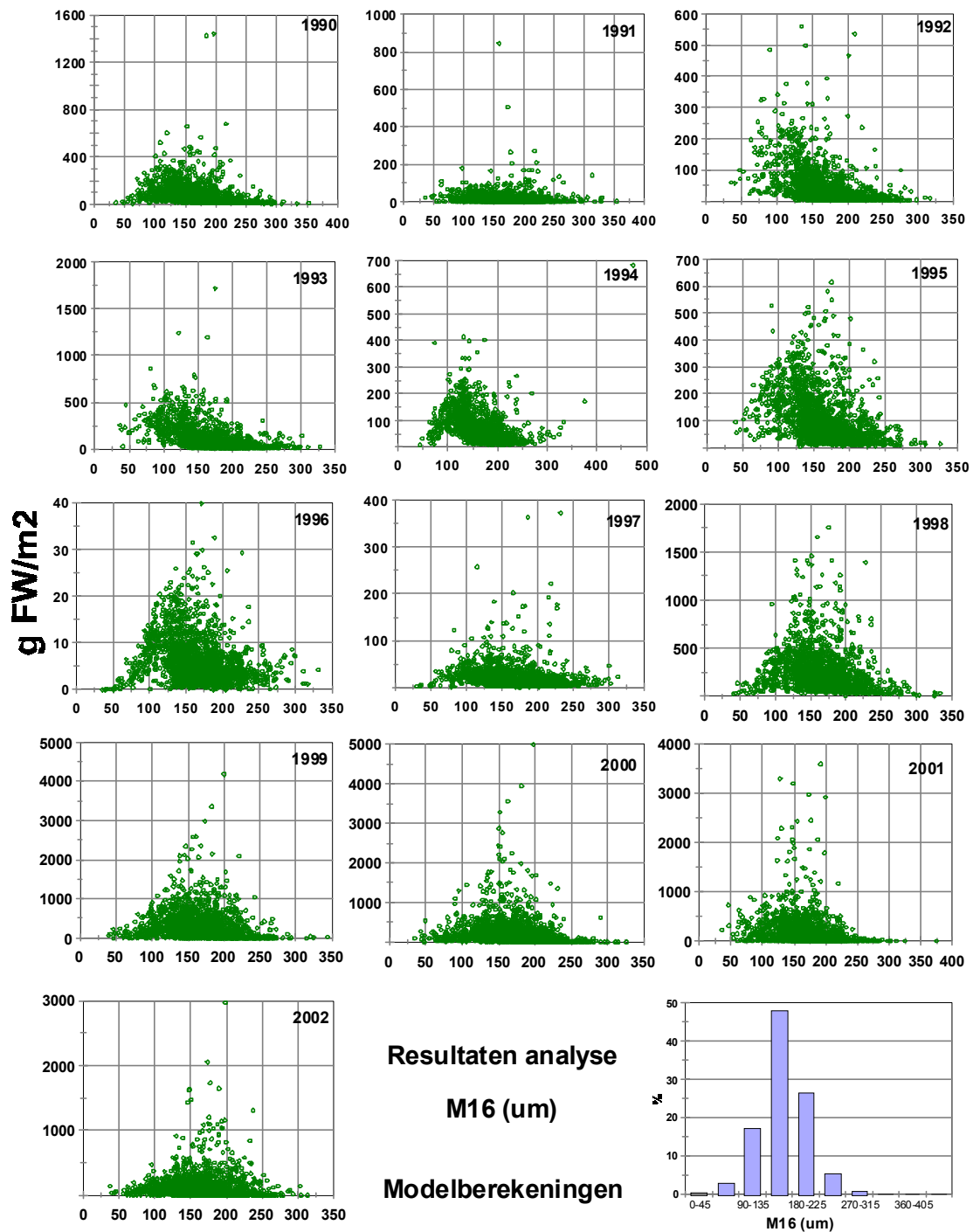
Figuur 44. Kokkelbiomassadichtheden gerelateerd aan droogvalduur. Weergegeven zijn waargenomen kokkelbiomassadichtheden in het litorale deel van de Waddenzee. Een randomselectie is gemaakt van 2000 punten (uit het totaal van ongeveer 550.000 punten)



Figuur 45. Kokkelbiomassadichtheden gerelateerd aan droogvalduur. Weergegeven zijn berekende kokkelbiomassadichtheden in het litorale deel van de Waddenzee. Een random-selectie is gemaakt van 2000 punten (uit het totaal van ongeveer 550.000 punten)



Figuur 46. Kokkelbiomassadichtheden gerelateerd aan slibgehalte (% < 63 µm) van het sediment. Weergegeven zijn berekende kokkelbiomassadichtheden in het litorale deel van de Waddenzee. Een random-selectie is gemaakt van 2000 punten (uit het totaal van ongeveer 550.000 punten)



Figuur 47. Kokkelbiomassadichtheden gerelateerd aan mediane korrelgrootte (M16). Weergegeven zijn berekende kokkelbiomassadichtheden in het litorale deel van de Waddenzee. Een random-selectie is gemaakt van 2000 punten (uit het totaal van ongeveer 550.000 punten). Let op dat de X-as niet overal dezelfde is.

Slibgehalte en/of mediane korrelgrootte

Op een enkele uitzondering na wordt een optimum gevonden bij 20-40% slibgehalte (fig 46). Dat is het slibgehalte volgens de Malvern-analyses door GeoSea (RIKZ-meting begin jaren '90), waarbij slib de verzameling deeltjes $<63 \mu\text{m}$ is. Omgerekend naar de definitie die normaliter in Nederland wordt aangehouden (deeltjes $<16 \mu\text{m}$; deelproject G2 van EVA-II, Zwarts et al, 2003) betekent dit een optimum bij ongeveer 5-10 % slib ($<16 \mu\text{m}$). Het zwaartepunt van de verdeling van slibgehalten zelf ligt veel sterker bij lagere waarden (fig.31, en ook getekend in fig. 46), zodat resulterend een duidelijke voorkeur voor wat slikkiger omgeving volgt. In de jaren ná 1996 lijkt het zwaartepunt overigens bij wat lagere slibgehalten te liggen.

Die voorkeur voor slikkiger gebieden wordt voor de jaren 1990-1995 ook zeker teruggevonden voor de correlatie met de mediane korrelgrootte M16 (fig 47): lage waarden hebben een zekere voorkeur. In de jaren ná 1996 is dat niet zo geprononceerd meer, de hoogste biomassadichtheden worden berekend bij ongeveer de gemiddelde waarden zoals die ook in de Waddenzee voorkomen, het zwaartepunt bij lagere slibgehalten is hiermee consistent.

Hydrodynamische omstandigheden (stroomsnelheden, orbitaalsnelheden)

In het algemeen geldt dat er een voorkeur is voor hydrodynamisch rustige omstandigheden: optima worden gevonden voor vrij lage orbitaalsnelheden en relatief lage maximale stroomsnelheden. De karakteristieken uit fig. 42 en 43 wordt in de overige jaren in meerder of mindere mate teruggevonden.

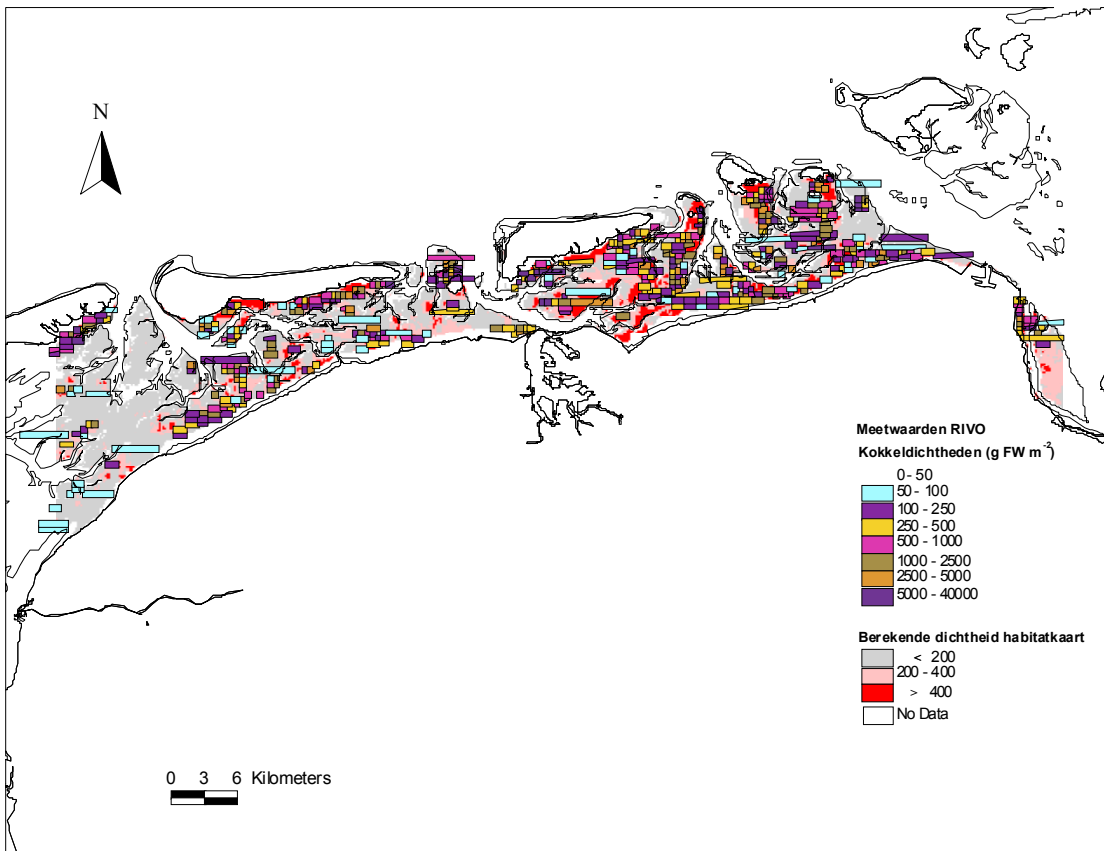
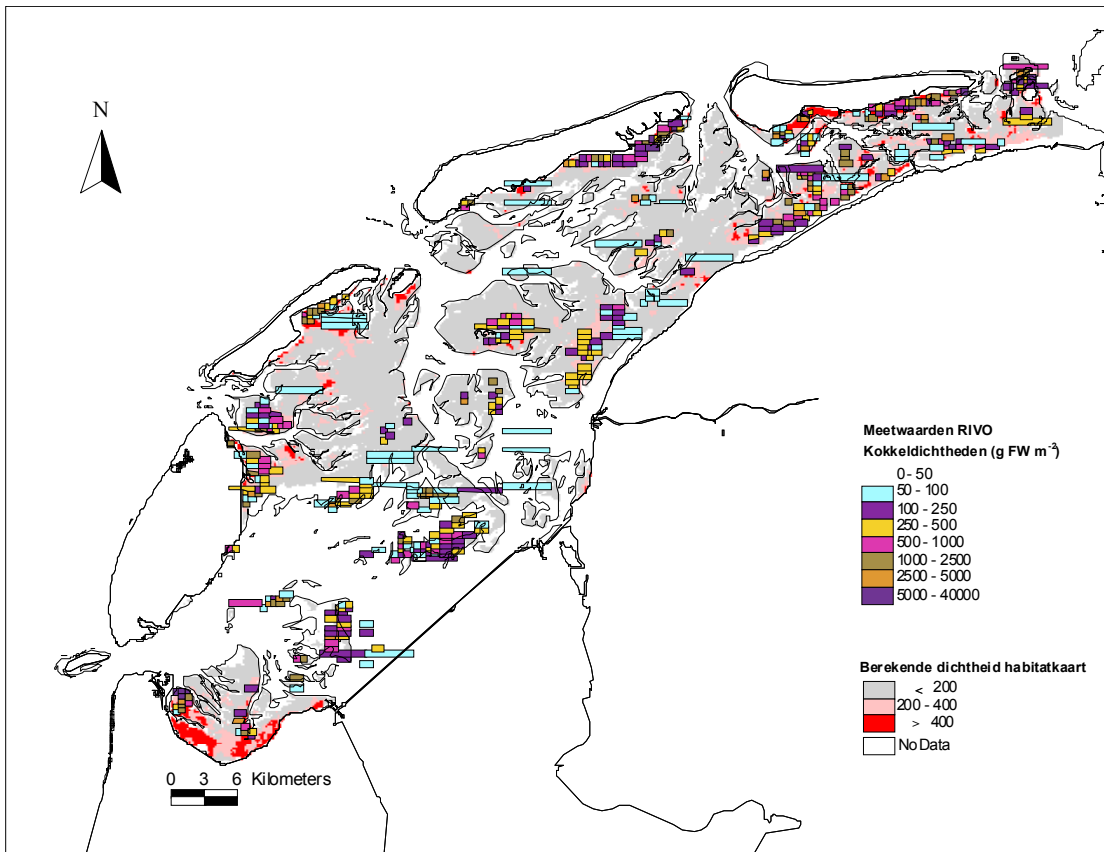
Hoogteligging en/of afstand tot de geul

Over het algemeen worden optima gevonden bij afstanden tot de geul van maximaal 1000 m. Dichtbij de geulrand zijn de omstandigheden blijkbaar minder gunstig; dit is consistent met de relatie met de droogvalduur.

Vergelijking tussen de kokkelhabitatkaart en de kokkelbankeninventarisaties

In kaart 27 is de kokkelhabitatkaart omgewerkt naar een kokkelbankenkaart, waarin de resultaten van de RIVO-survey in dat jaar (1998) zijn ingetekend. De overeenkomst is niet slecht, maar er zijn markante verschillen aan te geven in het zuidoostelijke deel van de westelijke Waddenzee (Waardgronden en omgeving), waar de analyse weinig geschikt gebied aangeeft, maar wel degelijk kokkels worden aangetroffen. Op het wad onder Schiermonnikoog en bij Rottumeroog vindt het omgekeerde plaats: er worden beduidend minder kokkels aangetroffen dan de kaart voorspelt. In de discussie met de kokkelsector dd 28 juli 2003 werd door kokkelvissers aangegeven dat in de gebieden rond de zoetwateruitvoer vanuit het Lauwersmeer wel steeds broedval plaatsvindt, maar dat de groeiomstandigheden (blijkbaar)

slecht zijn. De bij de discussie aanwezige vissers weten dit aan de gevoeligheid van de kokkels voor het zoete water.



Kaart 27 Habitatkaart 1998, omgewerkt naar voorkomen van kokkelbanken, en de gemeten dichtheden door het RIVO. De grenzen van de dichtheden waarbij gebaseerd op de habitatkaart nog een kokkelbank wordt gedacht, zijn aangegeven: <200 gram vers/m²: geen bank, 200-400 gram vers/m²: overgang, >400 gram vers/m²: kokkelbank.

8.6 Modellen voor 1-jarige kokkels op basis van aantalsverdeling

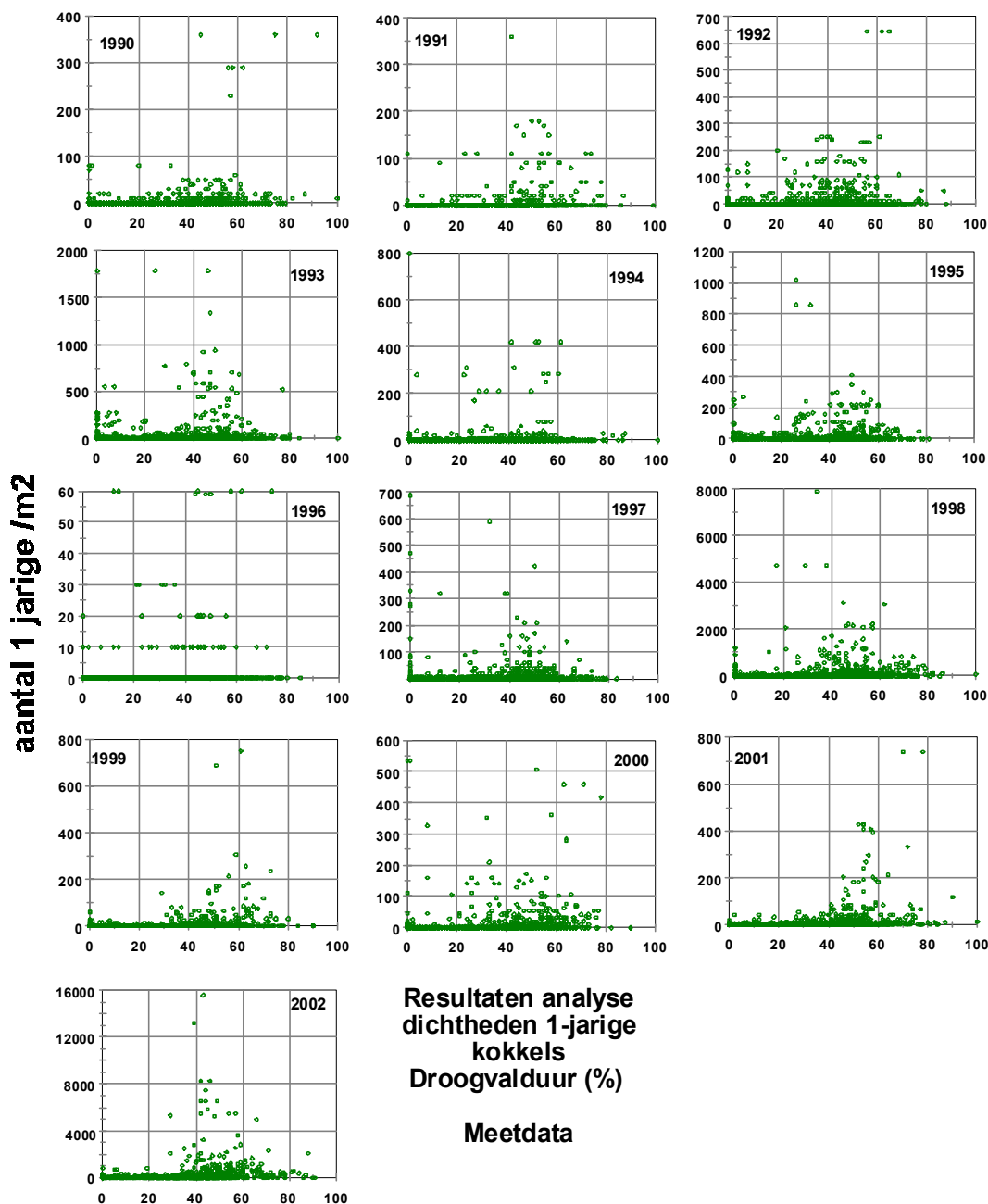
Evenals voor de biomassadichtheden is voor de dichtheden van 1-jarige kokkels voor elk jaar (1990-2002) een analyse uitgevoerd waarbij 1/17-e van alle droogvallende 50*50m Waddenzeecellen als meetpunten gebruikt werd (ongeveer 35000 punten). In het algemeen geldt dat door de modellen waarbij een voldoende geachte significantie van de gevonden parameters doorslaggevend was, ongeveer 22% van de variatie ook daadwerkelijk verklaard wordt door de modellen; met als uitschieters de verspreiding van 1-jarige kokkels in 2001 (34% verklaard) en die in 1995 (8% verklaard). De maximale modellen (alle variabelen in het model betrokken) verklaarden maar iets meer dan de voldoende geachte modellen. De reden is dat bijna alle variabelen ook significant ($p < 0.001$) gevonden werden. Deze waarde wordt uiteraard gestuurd door de mate waarin de gebruikte meetwaarden ook daadwerkelijk onafhankelijk zijn, maar hoe goed aan die voorwaarde voldaan is, is niet echt bekend. Door 1 op de 17 punten te gebruiken (ongeveer 30 punten per km²) is hopelijk voor de meetpunten het grootste deel van de onderlinge afhankelijkheid verwijderd, maar zoals gezegd, het is niet bekend hoe goed deze aanname inderdaad op gaat.

Gezien de discussie over de verdeling van kokkelbanken naar droogvalduur van de locatie, is vooral het mogelijke zwaartepunt van 1-jarige kokkels bij bepaalde droogvaltijden interessant. In fig. 48 zijn meetdata en in fig. 49 de analyseresultaten weergegeven.

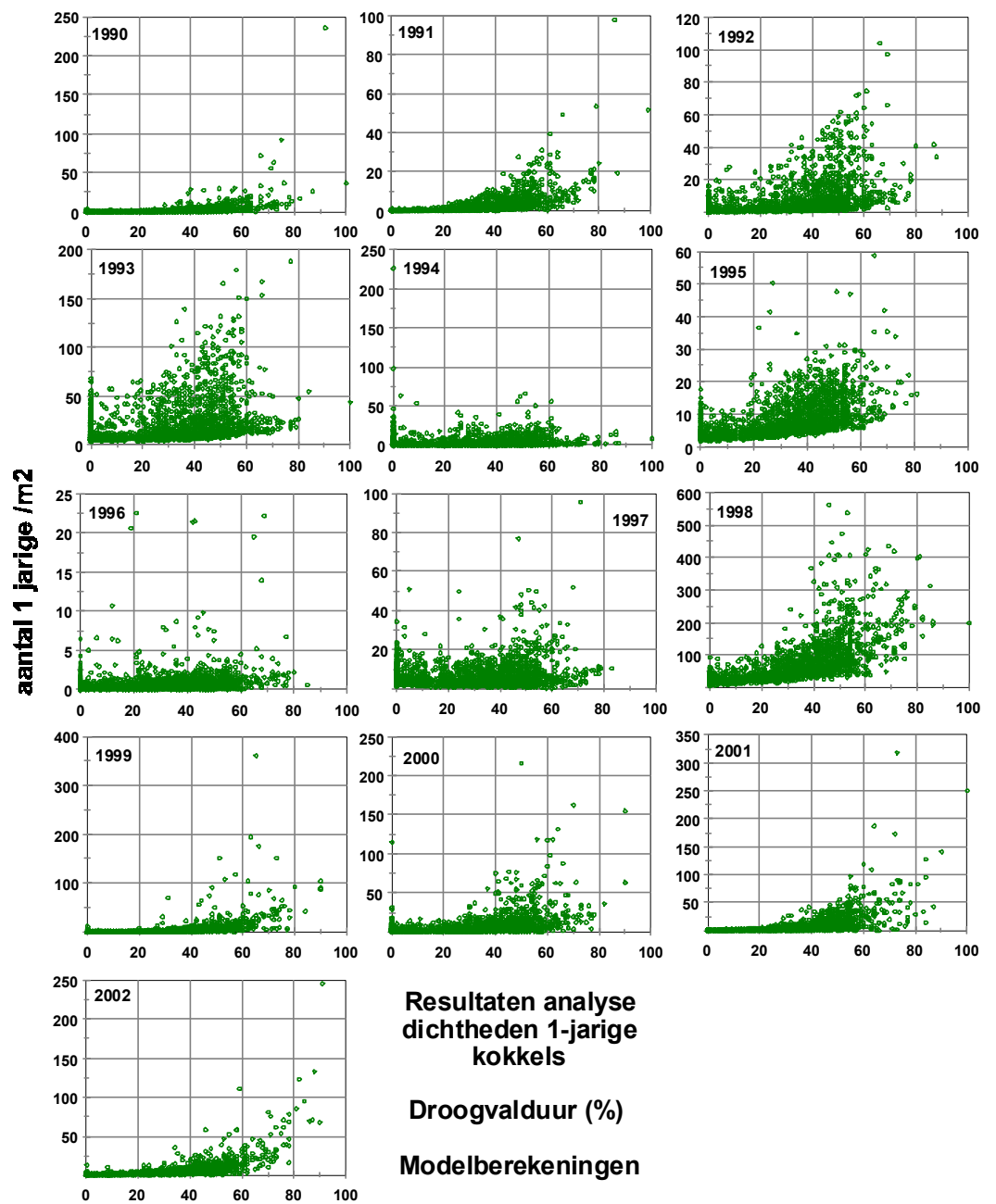
Zowel metingen als de modelvoorspellingen duiden op een zwaartepunt rond de gemiddeld waterlijn (rond 40-50% droogvaltijd). Wel zijn er duidelijk verschillen tussen de jaren; in 1993 en 1997 komt een aanzienlijk deel ook laag in de getijdenzone voor, maar in latere jaren is dat aandeel vrij gering.

Over het algemeen volgt als zwaartepunt van het voorkomen van de 1-jarige kokkels niet een uitgesproken hoge of lage ligging in de getijdenzone; als er al een zwaartepunt zou moeten worden aangegeven, dan komt een gebied rond gemiddeld getijniveau en iets lager nog het meest in aanmerking. Een uitgesproken slikkig gebied komt niet als voorkeursgebied naar voren, maar wel lijken rustige hydrodynamische omstandigheden gunstig. Betreffende maximale stroomsnelheid lijkt de voorkeur uit te gaan naar waarden lager dan 0.3 á 0.4 m s⁻¹; maximale orbitaalsnelheden zijn ongeveer 0.3 m s⁻¹.

De voorkeuren voor slibgehalten, mediane korrelgroottes en hydrologische omstandigheden sluiten vrij aardig aan bij die voor de totale kokkelbiomassadichtheid.



Figuur 48. Dichtheid van 1-jarige kokkels gerelateerd aan droogvaltijd als onafhankelijke variabele. Weergegeven zijn **gemeten** kokkeldichtheden in het litorale deel van de Waddenzee. Een random-selectie is gemaakt van 2000 punten (uit het totaal van ongeveer 550.000 punten). Let op dat de X-as niet overal dezelfde is.



Figuur 49. Dichtheid van 1-jarige kokkels gerelateerd aan het voorkomen van 1-jarige kokkels naar droogvaltijd als onafhankelijke variabele. Weergegeven zijn voorspelde kokkeldichtheden in het litorale deel van de Waddenzee. Een random-selectie is gemaakt van 2000 punten (uit het totaal van ongeveer 550.000 punten). Let op dat de X-as niet overal dezelfde is.

Tabel 17. Overzicht resultaten van analyse van dichtheden 1-jarige kokkels.

<i>Jaar</i>	<i>Maximaal verklaarde variatie</i>	<i>Verklaarde variatie door model</i>
1990	28.6	28.4
1991	27.1	25.1
1992	28.4	27.9
1993	15.5	14.7
1994	22.7	22.6
1995	8.6	8.0
1996	15.4	15.4
1997	11.3	11.3
1998	13.8	13.8
1999	31.4	31.3
2000	27.3	27.3
2001	34.1	34.1
2002	21.7	21.7

*) De modellen zijn gebaseerd op de dichtheden zoals die bij de RIVO-bemonsteringen gevonden zijn, en er is gewogen naar het oppervlak waar het monster representatief voor wordt geacht. Dat houdt in dat monsters met hoge dichtheden relatief even vaak voorkomen in het bestand als monsters met lage dichtheden. Modelcoëfficiënten staan in bijlage 12.4

Samenvattend geldt dat een ligging tot aan het midden in de getijdenzone onder rustige hydrodynamische omstandigheden locaties kenmerken waar 1-jarige kokkels worden aangetroffen. Het slibgehalte varieert, er zijn jaren waarin relatief slikkige gebieden de hoogste dichtheid 1-jarige kokkels hebben (vooral vóór 1996) en jaren waarin wat lagere slibgehalten de voorkeur lijken te hebben (de jaren ná 1997).

In 1998, wanneer de sterke broedval van 1997 tot ontwikkeling komt, worden er vooral hoog in de getijdenzone 1-jarige kokkels worden aangetroffen. Uiteindelijk leidt dit tot de hooggelegen kokkelbanken waarop de kokkelbankenanalyse is gebaseerd.

8.7 Conclusies

Blijkbaar worden meerjarige kokkels hoog in de getijdenzone aangetroffen. Dit is in de meeste jaren tussen 1990 en 2002 het geval, al zijn er wel nuances aan te brengen. Na een strenge vorstperiode blijven slechts laaggelegen bestanden over, en zijn er ook jaren waarin het zwaartepunt bij 40% droogvaltijd lijkt te liggen. De sterke zaadval van 1997 resulteerde in hooggelegen 1-jarige kokkels (zwaartepunt rond gemiddeld waterniveau), de daaruit

voortkomende kokkelbanken laten elk jaar daarna een hoger in de getijdenzone liggend zwaartepunt zien.

Hierbij moet aangetekend worden dat er een verschil is tussen de droogvalduur waar kokkels *relatief* veel voorkomen, en die waar ze *absoluut* veel voorkomen. Dit heeft te maken met de frequentieverdeling van de droogvaltijden zelf: droogvaltijden > 60% komen relatief weinig voor in het Waddengebied. Wanneer gevonden wordt dat bij lange droogvalduur de kans om kokkels aan te treffen groot is, dan wil dat niet zeggen dat daar ook (in termen van biomassa) ook de meeste kokkels liggen. Die komen –gezien de verdeling van die droogvaltijden- rond droogvaltijden van 40-50% voor. Hiermee wordt de mening van kokkelvissers, die aangaven dat zij bij gemiddeld waterniveau en iets dieper de meeste kokkels vissen, consistent met de analyse-resultaten.

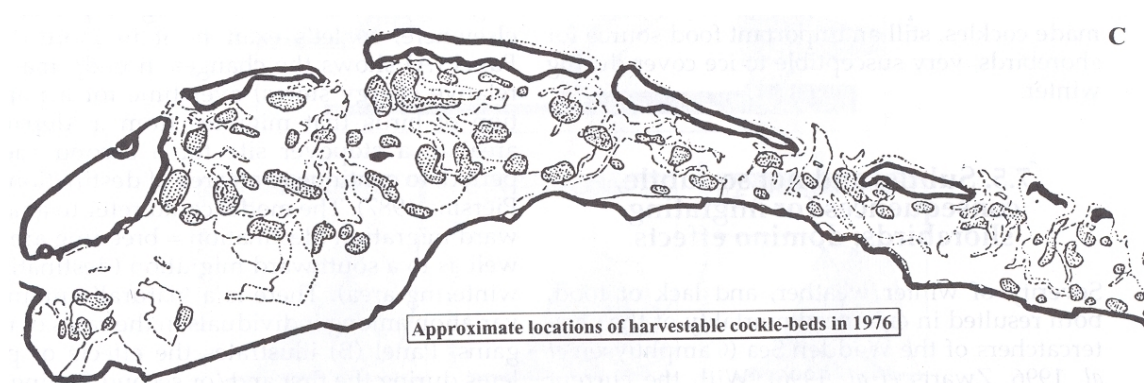
Wel is het zo dat het kokkelbestand in de diepere litorale delen sneller terug loopt dan in de hoger gelegen litorale delen van het wad. Zwarts et al (1993) geven aan dat dit verschijnsel in de gesloten gebieden weliswaar ook plaats vindt, maar in veel mindere mate. Bevissing van de kokkelbestanden die lager in het litoraal gelegen zijn hiervoor een belangrijke oorzaak zijn; dit werd ook in de discussie met kokkelvissers door hen geopperd.

In de gesloten gebieden is slib niet de belangrijkste determinant voor het voorkomen van kokkelbanken.

9. Discussie en conclusie Waddenzee

9.1 Kokkelverspreiding in het verleden

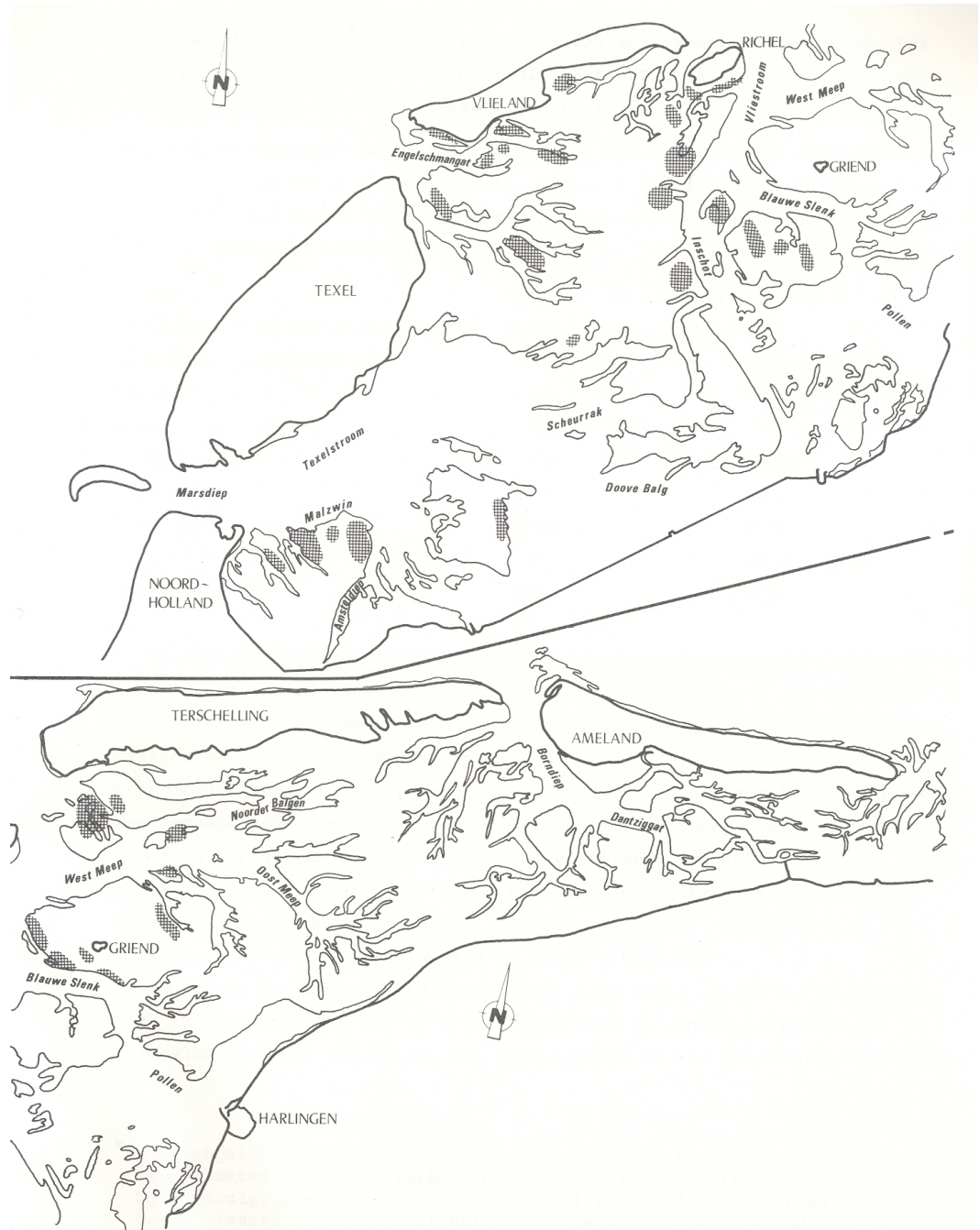
Een van de oudere waarnemingen over de verspreiding van kokkels is gepubliceerd door Verwey (1952), waarin hij aangeeft dat deze zich beperkt tot zandige gebieden, met het gemiddelde getijniveau als bovengrens. Hij noemt eveneens dat kokkels op hooggelegen gebieden slechte groeiomstandigheden treffen.



Kaart 28. Locaties van oogstbare (bevisbare) kokkels in 1976 (Bosschieter (1981) uit Piersma & Koolhaas (1997)). De oogstbare kokkels komen vooral voor aan de randen van de platen.

Kaart 28 laat een kaart van de verspreiding van oogstbare kokkels in 1976 zien, samengesteld door Bosschieter (1981). Kaart 29 toont de visserij 4 jaar later (De Vlas, 1981). Uit deze informatie komt naar voren dat toentertijd in relatief laaggelegen, zandige gebieden belangrijke concentraties bevisbare kokkels voorkwamen.

De huidige verspreiding, die gebaseerd is op de broedval van 1997 (na de koude winter van 1996/1997), heeft haar zwaartepunt daarentegen niet op de lage en zandige delen, maar op de hoge en slikkige delen. Bij de huidige verspreiding ontbreken vooral de laaggelegen kokkelbanken. Bij de kaarten van 1976 (Kaart 28) en 1980 (Kaart 29) kan nog opgemerkt worden dat de eventueel hooggelegen banken eenvoudig niet vermeld zijn omdat die niet oogstbaar waren (1976) noch bevist zijn (1980); dat beperkt het "relevante" gebied tot de laag-litorale zone. Het aandeel kokkelbanken dat na de broedval van 1997 nog in de laag-litorale zone voorkomt is evenwel gering. Beukema (NIOZ, niet-gepubl) observeert voor het Balgzand in de afgelopen twintig jaren, gebaseerd op data van de afgelopen 30 jaren, een verschuiving van kokkelbanken naar de hogere delen van het wad.



Figuur 26. Beviste plekken in het westelijke Waddengebied; seizoen 1980. Ten oosten van het wantij van Terschelling is weinig gevist.

Kaart 29. Beviste kokkelbanken in 1980 uit de Vlas (1982). Bevissing vond voornamelijk plaats op de randen van de platen. Dit heeft 2 redenen: -1) de individuele biomassa is in deze gebieden groter, en -2) de kokkelschepen waren vanwege hun diepgang (althans toen) niet in staat hoger op de platen te vissen. Pas ná deze periode komen ondiepere kokkelschepen in gebruik, die de hoger gelegen gebieden wél kunnen bereiken

Hét wezenlijke probleem bij al de waarnemingen is dat de locatie van de allereerste vestiging (de eigenlijke zaadval) niet goed bekend is; ook de processen die spelen tussen die eerste vestiging en de waarneming van kokkelbanken zijn niet goed bekend. De eerste metingen van het NIOZ (Beukema/Dekker) vinden eerst enkele maanden ná de broedval plaats; de RIVO-surveys, waarop de analyse voor 1-jarige kokkels gebaseerd is, worden eerst driekwart jaar ná de broedval uitgevoerd. Door Kornman et al (2001) is weliswaar op het Groninger wad gericht onderzoek uitgevoerd naar de vestiging van broed van kokkels en nonnetjes, maar zij deden hun onderzoek in een jaar dat er weinig kokkelbroed gevonden werd. Armonies (1992) geeft voor het Sylt-Rømø-gebied aan dat er deels passieve vestiging plaats vindt (gedreven door getij en stroming, maar ook dat er later een gedeeltelijke actieve herverdeling plaats kan vinden. Zo blijft de vraag grotendeels onbeantwoord welke locaties in eerste instantie door zich vestigend broed verkozen wordt, en welke mechanismen bepalend zijn voor de verdeling zoals die bij de surveys wordt aangetroffen.

Het staat buiten kijf dat predatie door krabben, zeesterren en vissen op het jonge broed een rol speelt, maar de mate waarin is niet bekend. Visserij op grote kokkels, waarbij verlies van kleine kokkels optreedt zal eveneens een rol spelen. Wanneer we naar het jaar 1998 kijken (broedval 1997) dan moet geconstateerd worden dat er in 1997 nauwelijks visserij plaats heeft gevonden, dus kan die ook niet gemakkelijk een overwegende invloed hebben gehad, althans niet een directe.

9.2 Ruimtelijke (her-)verdeling

Zoals hierboven genoemd is het door ontbreken van waarnemingen kort na de vestiging van veligerlarven niet goed mogelijk het voorkeursgebied van kokkellarven te beschrijven. Immers, zoals ook Van de Kam et al (1999) schrijven, de verspreiding die na verloop van tijd in het waddensysteem wordt waargenomen is vooral een resultante van vestiging- en predatieprocessen; laag in het getijdengebied prederen krabben e.d. op klein broed, hoog in het getijdengebied vindt predatie door scholeksters plaats. De predatie door krabben, zeesterren, e.d. wordt als veel zwaarder gezien dan die door scholeksters.

Wordt naar de locaties van 1-jarige kokkels gekeken, dan komt een weliswaar wisselend beeld naar voren, maar is toch globaal gesproken het gebied rond gemiddeld tijniveau het rijkst. Het traject tussen broedval en de waarneming van 1-jarige kokkels is hierboven de revu al gepasseerd. Na verloop van tijd verschuift het zwaartepunt van de kokkelvoorkomens naar hoger gelegen gebieden; hierbij zullen verliesfactoren in de lager gelegen delen een belangrijke rol spelen.

Waar we nu in de Waddenzee blijkbaar mee te maken hebben is de 1-jarige kokkels in 1998 al vrij hoog in de getijdenzone te vinden zijn. In de daarop volgende jaren wordt een steeds hoger liggend zwaartepunt geconstateerd, waar visserij wél een belangrijk aandeel in zal hebben gehad, gezien het patroon van de bevissing. In het gesprek met kokkelvisserij dd 28 juli 2003 bevestigden zij dit mechanisme. Zie hiervoor ook de deelprojecten F4a (effecten kokkelvisserij op mosselbanken, Brinkman et al, 2003) en H4 (effecten kokkelvisserij op mosselbanken, Kamermans et al, 2003).

Dit wordt eveneens ondersteund door de waarneming dat in de gesloten gebieden kokkelbanken relatief vaker in laaggelegen delen worden aangetroffen. Bouma et al. (2001) presenteren gegevens over de vroegste vestiging van kokkels, en concluderen dat de hydrodynamica een belangrijke factor kan zijn bij de vestigingskeuze van kokkelbroed. Maar de veranderingen in de Waddenzee kunnen daar niet op teruggevoerd worden; immers, dan zouden de hydrodynamische omstandigheden de laatste 15 jaar in belangrijke mate gewijzigd moeten zijn, en juist daar zijn geen duidelijke aanwijzingen voor.

Deze veranderde ruimtelijke verdeling kan (vergaande) ecologische consequenties hebben.

9.3 Ecologische consequenties

De groeisnelheid van kokkels is negatief gecorreleerd met het slibgehalte (Wanink & Zwarts 1993, Urrutia *et al.* 1996), waarbij hoge slibgehalten in het water ten gevolge van resuspensie een belangrijke oorzaak zijn (Urrutia *et al.* 1996). Ook is groeisnelheid negatief gecorreleerd met droogvaltijd (Wanink & Zwarts 1993), omdat de tijd waarin fytoplankton uit het water gefiltreerd kan worden navenant afneemt. En, kokkels die hoger in de getijdenzone voorkomen zijn in het algemeen gevoeliger voor strenge winters (Strasser *et al.* 2001). Zo kan tijdens strenge winters de kokkelsterfte op de hoge delen van het wad bijna 100% bedragen. Kokkels vormen een belangrijke voedselbron voor scholeksters. Voor scholeksters zijn grote kokkels beter van kwaliteit dan kleine prooien, omdat de vleesinhoud met toenemende grootte meer toeneemt dan de verwerkingstijd (de tijd die een vogel nodig heeft om de prooi te veroveren en te verorberen ('handling time')) (Zwarts *et al.* 1996, Ens *et al.* 1996). Omdat de groeicondities voor kokkels op de hoge (korte onderlooptijd) en slijkige delen verre van optimaal zijn, betekent dit dat de prooidierkwaliteit van de kokkel voor scholeksters in de afgelopen jaren slechter is geworden. Daarnaast is het mogelijk dat modderige condities leiden tot een grotere verwerkingstijd (handling time) door het wegzakken van de kokkel in het slib bij zowel het hameren als het steken. Een studie door Johnstone & Norris (2000) laat inderdaad zien dat scholeksters de slijkige delen met een hoge kokkelbiomassa mijden. Maar zoals gezegd, al blijft de voorkeur voor relatief slijkige omgeving bestaan, kokkels lijken volgens de

analyse na 1997 juist meer voor te komen in wat minder slikkige gebieden dan voorheen. EVA-II deelproject G (onderwerp: sedimentveranderingen; Zwarts et al, 2003) stelt "Op langere termijn verdwijnen in het open gebied kokkelbanken waar het slibgehalte is gedaald. Waar kokkelbanken in het gesloten gebied vanouds voorkomen is het wad daarentegen slikrijker geworden". Dit houdt minstens een oorzakelijk verband in tussen kokkels en slikkigheid van een gebied. Let wel, dat in de voorliggende rapportage slibgehalten worden gebruikt die rond de jaren 1990 zijn gemeten; er is dus géén verandering in de loop der jaren verdisconteerd. Ook voor de eidereend kan de andere verspreiding van kokkels (vérgaande) consequenties hebben. Over de grootselectie van kokkels door eidereenden is betrekkelijk weinig bekend (Leopold *et al.* 2001). Een experiment door Swennen (1976) laat zien dat eiders zowel kleine (5mm) tot grote kokkels (tot 50 mm) consumeren. Groeisnelheidsrestricties onder deze hooggelegen condities hoeft niet direct negatieve consequenties te hebben voor de energie-inname. Wel blijkt dat eidereenden kokkels gelegen in slikkig sediment mijden (Nehls 1991, 1995). Slechts in jaren met voedselschaarste gaan eidereenden foerageren op kokkels in slikkige gebieden zoals in en nabij de landaanwinningswerken (med. Kats, Alterra).

9.4 Hypothetische verklaringen

Dekker (NIOZ; pers. med.) geeft aan dat kokkelbroed de laatste jaren wat rustiger en slikkiger omgeving voor vestiging zoekt; Beukema (NIOZ, pers. med.) geeft aan dat de vindplaatsen van 1-jarige kokkels sinds de 80-er jaren naar hoger op het wad verschuiven. Samen met de uitkomsten van de analyses levert dat de vraag op wat de achterliggende mechanismen kunnen zijn (geweest). We hebben een viertal mogelijkheden op een rij gezet.

A Een van de mogelijke verklaringen zou kunnen zijn dat broedval inderdaad op andere plekken plaats vindt dan vroeger. Het bestaan van toevallige afwijkende hydrologische factoren kan daarbij aan de orde zijn. Te denken valt aan gewijzigde stromingen of stormen in de periode van broedval. Hoewel dergelijke processen zowel de totale toevoer van larven als de vestiging kunnen beïnvloeden, is het onwaarschijnlijk dat dit alléén de habitatswijziging in de gehele Waddenzee kan verklaren. Dit wordt ondersteund door (Bouma *et al.* 2001), die schrijven dat vestiging gedurende een langere periode plaatsvindt (>30 dagen); het lijkt er dus op dat kortetermijnprocessen alléén zo'n veranderde verspreiding niet kunnen verklaren.

B Een tweede mogelijke verklaring voor de huidige verdeling kan predatie zijn. De laaggelegen kokkelbanken zijn meer kwetsbaar voor predatie vanuit het sublitoraal. Te denken valt aan krab (*Carcinus maenes*), garnaal (*Crangon crangon*) en bot (*Platichthys flesus*). Richards *et al.* (1999) toonden aan dat *Carcinus* in kooi-experimenten de totale hoeveelheid gevestigde kokkels

kunnen decimeren. Uiteindelijke depletie van de laaggelegen gebieden leidt tot een relatief hogere dichtheid op de hogere delen. Omdat op de laaggelegen Waardgronden (centrale deel Waddenzee; deels sublitoraal gelegen) wél kokkelbanken worden waargenomen zou daar de predatie dan een ander patroon moeten vertonen. De zoetwaterspui vanuit de spuisluis Kornwerderzand kan invloed hebben, al is niet bekend welk mechanisme de hoofdrol speelt. Ook Beukema (unpublished) geeft aan dat op het Balgzand de locaties van 1-jarige kokkels (de afgelopen 30 jaar) steeds hogerop gevonden werden. Predatie zal overigens wel degelijk mede de verdeling van kokkels beïnvloeden in de periode die direct ná de broedval al begint.

C Een derde hypothese is dat kokkels bij de vestiging in sterke mate beïnvloed worden door chemische stimuli uitgestoten door soortgenoten. In een studie door De Vooijs (ongepubliceerd) leidt een concentratie van een chemische stimulus bij mosselen in de orde van 10^{-10} (molair) tot een aggregatie van mosselen. Zou een dergelijk proces óók bij kokkels plaats vinden, dan zou dat betekenen dat een restbestand aan kokkels dat hoog in de getijdezone ligt, nieuw te vestigen larven aantrekt, en aldus zorgt voor een zwaartepunt van nieuwe vestiging die eveneens hoog in de getijdezone ligt. Zo'n proces is immers te beschrijven als een signaal dat op die locatie de overlevingskansen relatief goed zijn, en dus vestiging relatief gunstig. Bewijzen voor het bestaan van een dergelijk proces in de Waddenzee zijn evenwel niet aanwezig; slechts procesmatig onderzoek kan hier licht op werpen. Omdat dat inhoudt dat de restanten uit 1997 (voorjaarsinventarisatie) deels de zaadval van 1997 (die in de survey van 1998 als hoge biomassa wordt gevonden) zouden sturen, is in Kaart 30 de RIVO-inventarisatie van 1997 en die van 1998 gecombineerd weergegeven. Op het oog lijkt de conclusie niet irreëel dat er enige overeenkomst bestaat, al toont zo'n overeenkomst niet per sé een oorzakelijk verband aan. Maar, omdat in 1997 ook nog restanten op de Waardgronden aanwezig zijn, is de aanwezigheid daar van een grote populatie in 1998 niet zo verrassend meer.

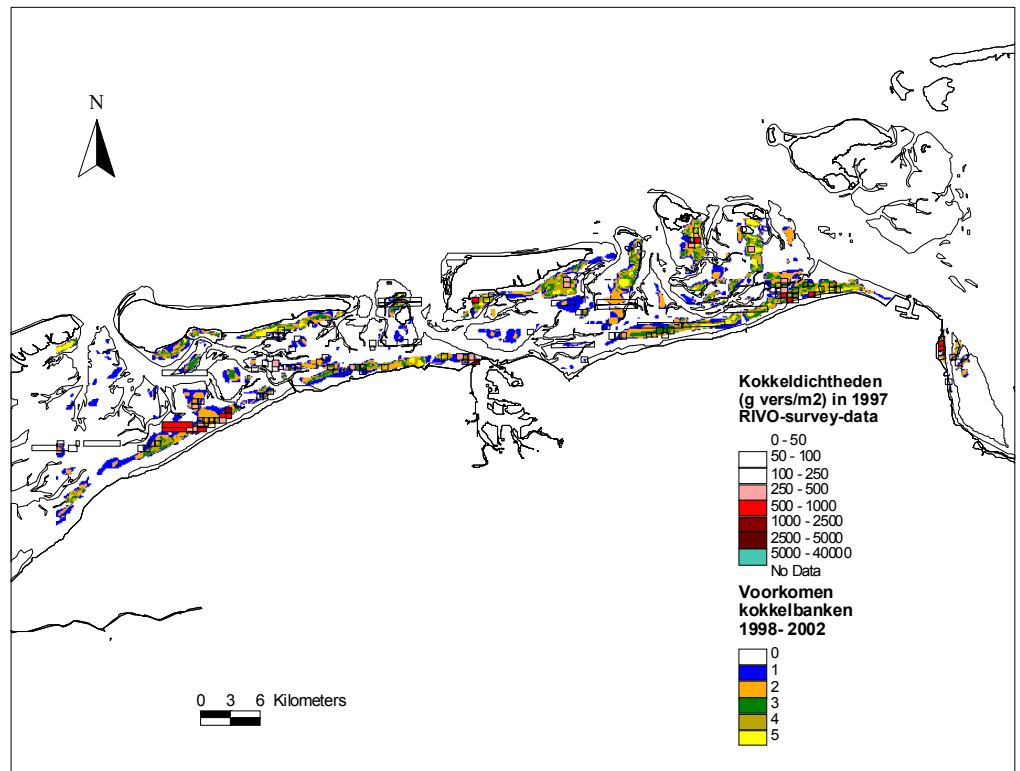
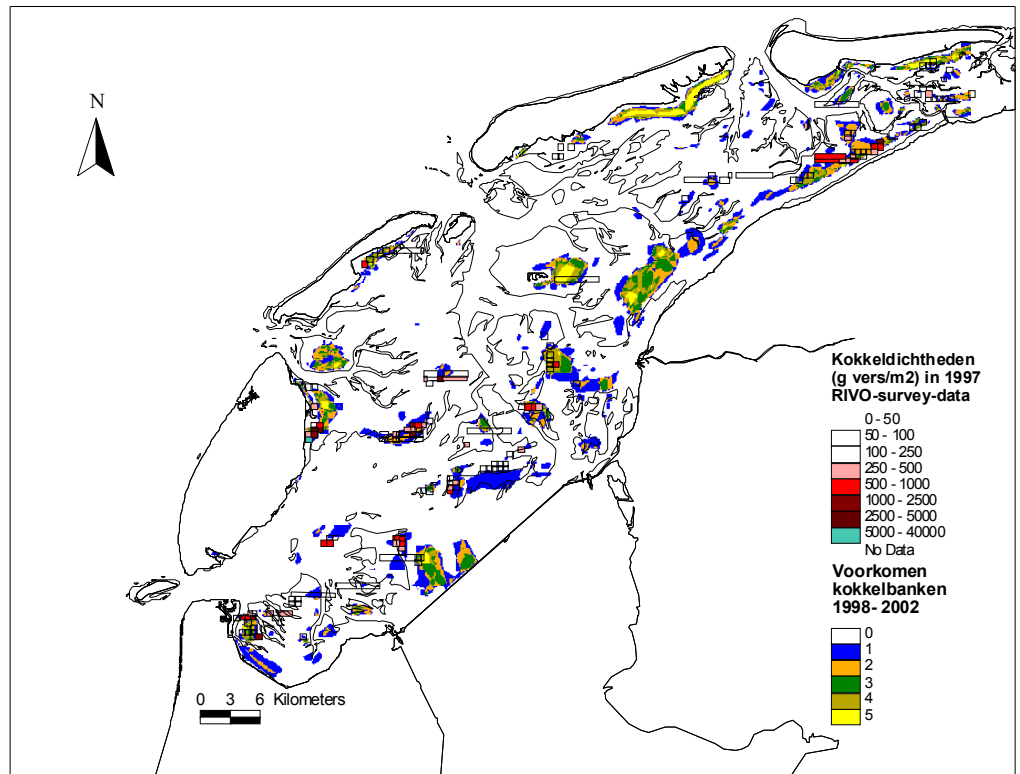
Binnen de onderzoeksgroep is gesuggereerd dat hechting van dergelijke stimula aan sediment (en dan met name slibpartikels) gevolgd door sedimentatie van dergelijk 'gekenmerkt' sediment op de hoge delen verantwoordelijk zou kunnen zijn voor nieuwe vestiging op die hoge delen. Evenwel lijkt het niet waarschijnlijk dat dergelijke organische moleculen sterk resistent zouden zijn en jaren na dato nog hun werking zouden kunnen uitoefenen; deze suggestie hebben we derhalve verworpen. Ze zou ook niet verklaren waarom ook op de Waardgronden een sterke zaadval plaatsvond.

D Een vierde hypothese is dat een combinatie van predatie en toenemende visserijdruk, waarbij de laatste sterk selecteert op grote kokkels, kan leiden tot een versnelde 'selectie' van kokkels richting die gebieden die leiden tot een lagere groeisnelheid. Dit zijn de hooggelegen, slikkige

gebieden. Een lagere groeisnelheid leidt tot kleinere individuen, maar ook tot een zodanig hogere overleving dat fitness voor hooggelegen kokkels toeneemt. Op deze manier verkleinen deze individuen de kans op predatie en bevissing en dus minimaliseren ze hun sterfte. Deze hypothese biedt vervolgens ook een mogelijke hypothese voor het ontstaan van kokkelbanken op de Waardgronden. Gegeven het feit dat kokkelzaadvestiging een stochastisch proces is en gegeven het feit dat vestiging in aggregaties optreedt (Huxham & Richards 2003), kunnen de betreffende larven afstammelingen zijn van een nabijgelegen resterende populatie van zandpreferende kokkels. Het bestaan van een dergelijke selectiviteit en het wijzigen van de life-history van organisme is reeds in veel studies aangetoond (bijvoorbeeld Aktukhov, 1994; Hilton, 2002; Gardmark *et al*, 2003). Luttikhuizen (2002) toonde aan dat er morfologische verschillen bestaan tussen nonnetjes die in de Noordzee voorkomen en die welke in de Waddenzee gevonden worden. Deze studies laten zien dat sterke natuurlijke predatie en visserijdruk leiden tot een afnemen van leeftijd en grootte bij eerste reproductie. Echter, genetische bewijzen zijn nodig om een dergelijke theorie te bevestigen.

Slot

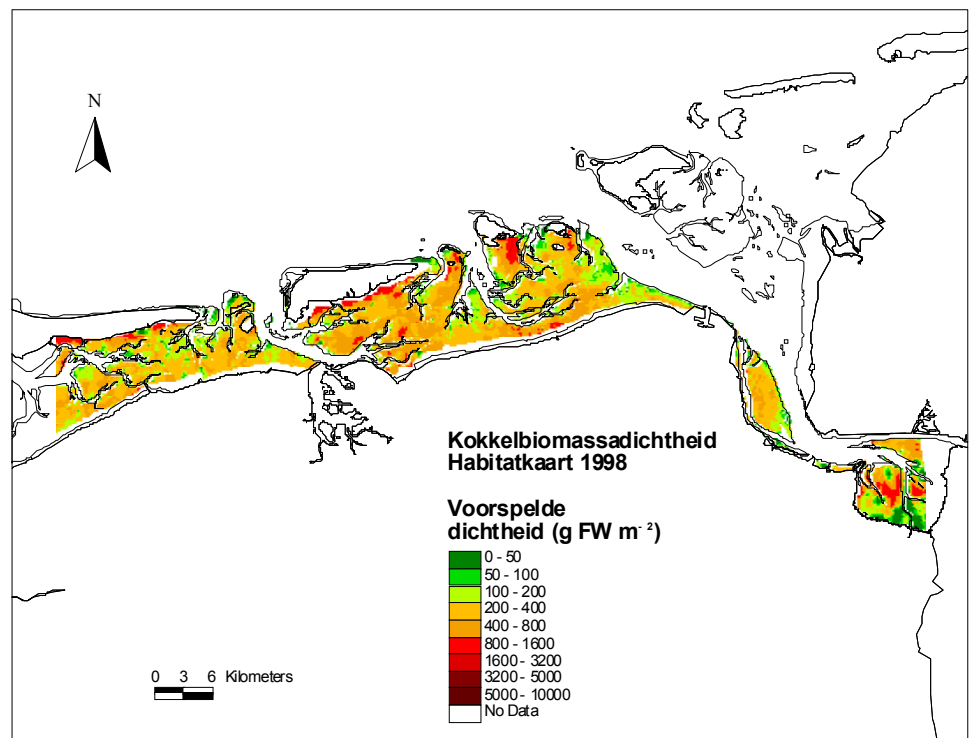
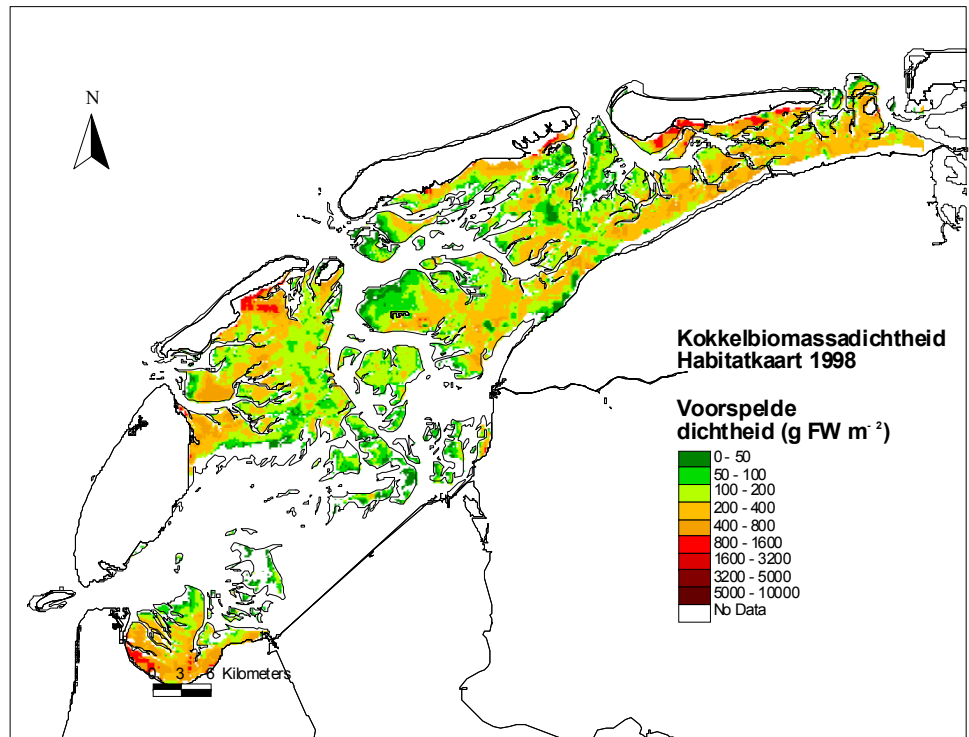
Wat betekenen de conclusies voor de Waddenzee. Om te beginnen lijkt het erop dat visserij structurerend werkt wat de locaties van de belangrijkste kokkelvoorkomens betreft. Dit is óók het geval in situaties waarin er veel kokkels zijn; blijkbaar is dat proces belangrijk genoeg. Mogelijke ecologische consequenties zijn hier op een rij gezet, die vooral betrekking hebben op het voorkomen van kokkels hoog in het getijdengebied, en in relatief slikkige omgeving. Wanneer visserij niet alleen structurerend werkt op het voorkomen van kokkelbanken, maar ook via dat mechanisme óók op de vestiging van jong broed (wat overigens als mogelijkheid is opgevoerd om ook de gemiddeld hoge ligging van 1-jarige kokkels te verklaren, of wel de relatieve áfwezigheid in de laag-litorale gebieden), dan zou dat inhouden dat ook structureel een invloed van visserij aanwezig is.



Kaart 30 Kokkelbiomassadichtheden in mei 1997 (RIVO-survey) en zaadval later in dat jaar, weergegeven als de waargenomen banken in de periode 1998-2002. Het lijkt erop dat vestiging van kokkels na 1997 enig verband vertoont met de locaties van resterende kokkels van 1997 en daarvoor.

9.5 Verschillen tussen de habitatkaart gebaseerd op kokkelbankvoorkomen (data 1998-2002) en die gebaseerd op kokkeldichtheden

De habitatanalyses die gebaseerd zijn op waargenomen dichtheden moesten voor elk jaar apart worden uitgevoerd, en leverden dus ook van jaar tot jaar verschillende uitkomsten op. In de periode 1990-1997 was het kokkelbestand in de Waddenzee vrij gering, en speelde het effect van visserij ongetwijfeld een rol bij de verdeling van kokkels. Toen in een eerdere versie van de rapportage een habitatkaart gebaseerd op de surveyresultaten voor het jaar 1993 gepresenteerd werd, kwam vanuit de kokkelsector de opmerking dat die “gebaseerd was op restanten kokkels”.

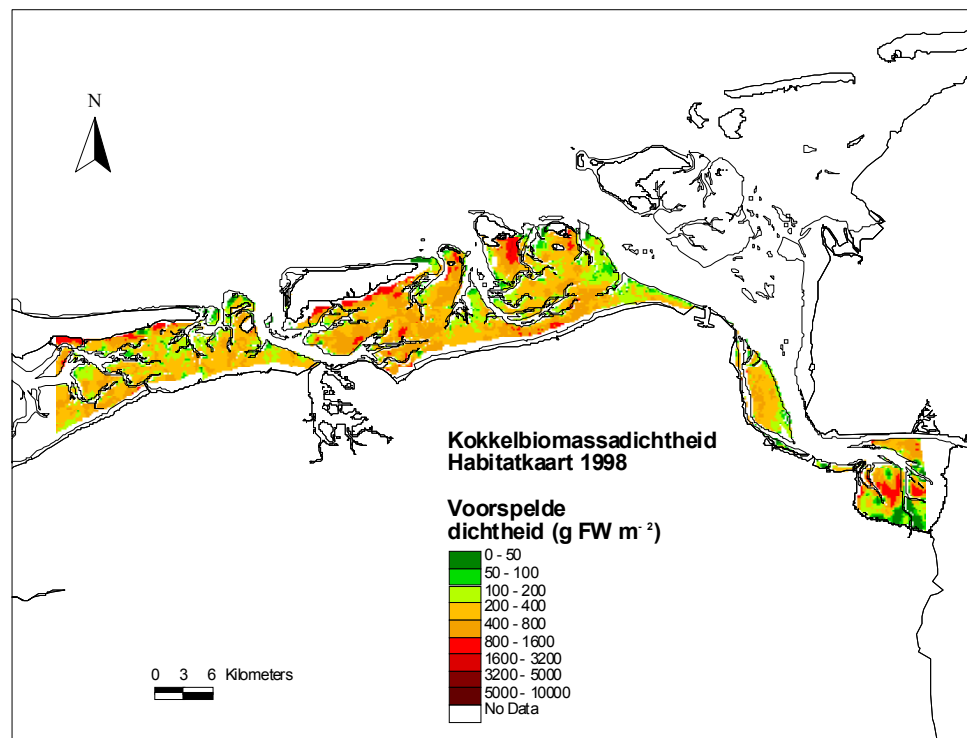
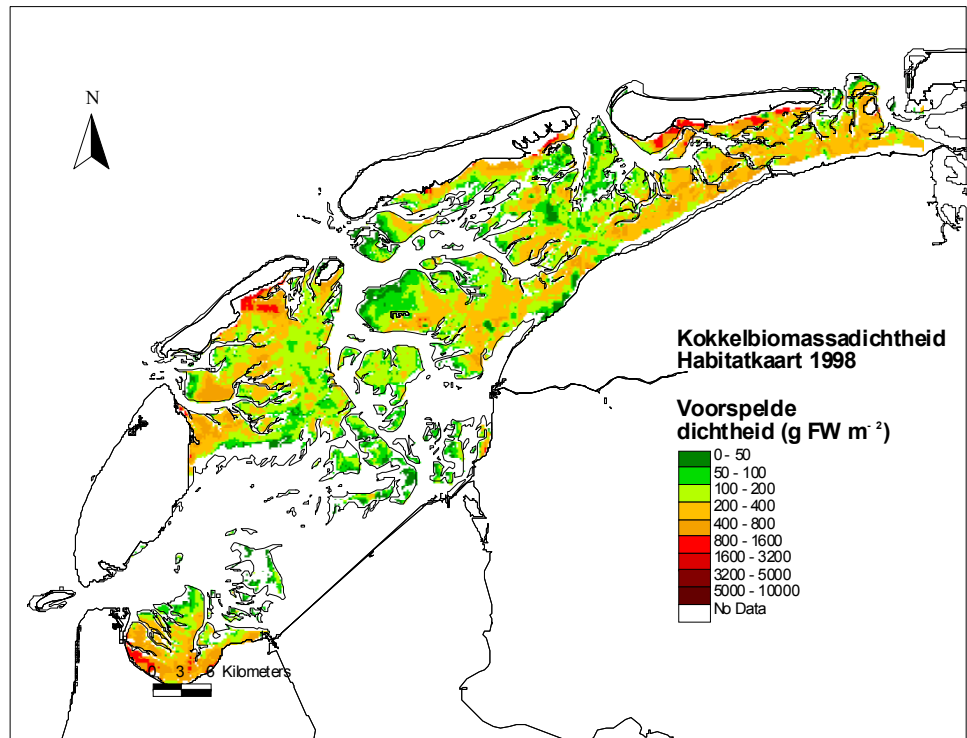


Kaart 26, gebaseerd op de kokkelbiomassadata uit de survey van 1998 wordt nu beschouwd als meest onafhankelijke biomassahabitatkaart. In 1996 heeft geen, in 1997 relatief weinig visserij plaats gevonden, zodat visserij zelf vermoedelijk niet veel directe invloed heeft gehad op

de verdeling van de biomassa van 1998. Daarbij moeten wel de opmerkingen uit sectie 9.4 in gedachte blijven.

Het verschil tussen deze kaart en die welke gebaseerd is op kokkelbankvoorkomens (Kaart 23) is niet al te groot; Kaart 23 benadrukt wat meer de gebieden nabij de Friese en Groningse kust als meest geschikt. In beide gevallen slagen de onderliggende modellen er niet in de kokkelvoorkomens nabij de Waardgronden te voorspellen.

De toegepaste techniek tbv.



Kaart 26 (GLM ipv GAM bij Kaart 23, de analyse van kokkelbankvoorkomens) levert een wat minder goede modelfit dan de GAM-analyses, vooral omdat het aantal vrijheidsgraden beperkter is (de vorm van de curves staat bij een GLM veel meer vast dan bij een GAM). Vergelijking van

de kaarten doet ons concluderen dat de kaart gebaseerd op kokkelbankvoorkomens een iets betere is dan die welke gebaseerd is op de kokkeldichtheden uit 1998.

9.6 Conclusies

De studie heeft een aantal habitatkaarten voor kokkelbanken opgeleverd, die vooral aangeven dat grote delen van het waddengebied in potentie geschikt zijn voor kokkels. 1-jarige kokkels en oudere kokkels worden vooral gevonden in relatief slikkige delen die ook hooggelegen kunnen zijn. Op een beperkt aantal locaties worden ook in laaggelegen, en soms sublitorale, zandige delen, concentraties 1-jarige en oudere kokkels aangetroffen en daarmee omvat de verspreiding van kokkels een groot deel van de habitattypen in de Waddenzee. Als er een verband gevonden wordt met golfwerking en stroming dan hebben lage stroomsnelheden en een geringe golfwerking de voorkeur. Droogvalduur en slibgehalte zijn meestal met meest sturend, waarbij wél geldt dat de laag-litorale en sublitorale aanwezigheid van kokkels nabij de Waardgronden daarmee niét wordt beschreven.

Het idee bestaat in elk geval dat waar vroeger in laaggelegen litorale delen ook veel kokkels werden aangetroffen, het zwaartepunt nu vooral rond de gemiddelde waterlijn gevonden wordt. Dit is toch een verandering ten opzichte van de verspreiding in het verleden (globaal 20-30 jaar voor dato).

Mogelijke suggesties voor die verandering zijn opgevoerd, zonder dat een van die mogelijkheden als meest waarschijnlijke kan worden aangemerkt. Het ontbreken van procesgericht onderzoek is daar debet aan. Voor de verschuiving van het zwaartepunt van voorkomen gedurende een aantal jaren heeft kokkelvisserij zeker een structurerend effect. Indien het voorkomen van (restanten van) kokkelbanken nieuw broed aantrekt, dan zal volledig verwijderen van kokkels nieuwe vestiging bemoeilijken. Daar hooggelegen kokkels pas in een laat stadium bevist worden, kan de verschuiving van de bestandsverspreiding naar hogere delen ook structurerend werken ook voor nieuwe broedval.

10. Slot

In dit rapport worden verschillende habitatkaarten voor zowel de Oosterschelde als de Waddenzee gepresenteerd.

In de Oosterschelde blijken stroomsnelheid en droogvalduur belangrijke bepalende factoren in de biomassa verspreiding te zijn, in de Waddenzee zijn dit vooral de droogvalduur en het slibgehalte. In de Oosterschelde is het slibgehalte niet meegenomen in de analyse, in de Waddenzee de saliniteit niet.

In beide watersystemen wordt de hoogste biomassa niet langs de laagwaterlijn, maar hoger op de platen gevonden.

In de Waddenzee kwamen in het verleden ook grote bestanden voor langs de laagwaterlijn, maar daar wordt de laatste 10 jaar weinig meer van teruggevonden. Er zijn vier hypothesen opgevoerd die dit verschijnsel kunnen verklaren.

In de Oosterschelde is vooralsnog niet duidelijk waar de kokkels in het verleden voorkwamen. De volgende mogelijke verklaringen voor de huidige verspreiding van de kokkels worden genoemd: hoge predatiedruk langs de laagwaterlijn, de combinatie van predatiedruk en visserijdruk, te hoge dynamiek langs de laagwaterlijn en chemische stimuli.

In de Waddenzee wordt voor éénjarige kokkels gevonden dat zij relatief het talrijkst zijn rond het gemiddelde getijniveau, waarna met het ouder worden het zwaartepunt naar hoger gelegen gebied verschuift. Een dergelijke analyse was in de Oosterschelde niet mogelijk door het ontbreken van gegevens.

11. Referenties

- Akçakaya HR & Atwood JL, 1997. A habitat-based metapopulation model of the California gnatcatcher. *Conservation Biology* 11(2): 422-434.
- Altukhov YP, 1994. Genetic consequences of selective fishing. *Genetica* 30 (1): 5-21.
- Armonies, W, 1992. Migratory rhythms of drifting juvenile molluscs in tidal waters of the Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 83: 197-206
- Azouzi L, Bourget E & Borcard D, 2002. Spatial variation in the intertidal bivalve *Macoma balthica*: biotic variables in relation to density and abiotic factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 234: 159-170.
- Banerjee, N, 2000. Script Create Map Grid Theme. Download van <http://arcscripts.esri.com>.
- Bosschieter, JR, 1981. Inventarisatie van ecologisch kwetsbare gebieden langs de Nederlandse kust. Deelproject II: vissen en benthos. Rapport NZ-R-81.33 Directie Noordzee, Rijkswaterstaat, Den Haag.
- Bouma H, Duiker JMC, de Vries PP, Herman PMJ & Wolff WJ, 2001. Spatial pattern of early recruitment of *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.) in relation to sediment dynamics on a highly dynamic intertidal sandflat. *J. Sea Res.* 45 (2): 79-94.
- Brinkman. AG & Van Stralen M, 1999. Toelichting habitatkaart stabiele mosselbanken Waddenzee. IBN-DLO & RIVO-DLO. Bijlage bij brief van Staatssecretaris van LNV G.H. Faber aan Voorzitter Vaste Commissie voor LNV Tweede Kamer Staten Generaal dd 1 maart 1999, bij Beleidsbesluit Schelpdiervisserij Kustwateren 1999-2003
- Brinkman, AG & Bult T, 2002. Geschikte eulitorale gebieden in de Nederlandse Waddenzee voor het ontstaan van stabiele natuurlijke mosselbanken. *Alterra/RIVO. Alterra-rapport 456*, 306 pp.
- Brinkman AG, Dankers N & Van Stralen M, 2002. An analysis of mussel bed habitats in the Dutch Wadden Sea. *Helgol. Mar. Res.* 56: 59-75
- Brinkman. AG, Kater B, Baars JMDD & Aarts G, 2003. Mogelijke effecten van kokkelvisserij op mosselzaadval in de Waddenzee. EVA-II deelstudie F4a. *Alterra/RIVO*, 203 pp (in prep)
- Brock V, 1980. The geographical distribution of *Cerastoderma (Cardium) edule* (L.) and *C. lamarcki* (Reeve) in the Baltic and adjacent seas related to salinity and salinity fluctuations. *Ophelia* 19(2): 207-214.
- Brock V, 1987. Genetic relations between the bivalves *Cardium (Cerastoderma) edule*, *Cardium lamarcki* and *Cardium glaucum*, studied by means of crossed immuno-electrophoresis. *Mar. Biol.* 93: 493-498.
- Brown SK, Buja KR, Jury SH & Monaco ME, 2000. Habitat suitability index models for eight fish and invertebrate species in Casco and Sheepscot Bays, Maine. *North American Journal of Fisheries Management* 20: 408-435.
- Bult TP & Kesteloo JJ, 2001. Het kokkelbestand in de Nederlandse kustwateren in 2001. RIVO Yerseke. Rapport C041/01.
- Burnside NG, Smith RF & Waite S, 2002. Habitat suitability modeling for calcareous grassland restoration on the South Downs, United Kingdom. *Journal of Environmental Management* 65: 209-221.
- Buschbaum C & Saier B, 2001. Growth of the mussel *Mytilus edulis* L. in the Wadden Sea affected by tidal emergence and barnacle epibionts. *J. Sea Res.* 45: 27-36.
- Congalton RG, 1991. A review of assessing the accuracy of classifications of remotely sensed data. *Remote Sensing of the Environment* 37: 35-46.

- Davies J, 2000. Get Grid Value Extension. Download van <http://arcscripsts.esri.com>.
- De Montauduin X, 1996. Factors involved in growth plasticity of cockles *Cerastoderma edule* (L.), identified by field survey and transplant experiments. *J. Sea Res.* 36(3/4): 251-265.
- De Vlas J, 1982. De effecten van de kokkelvisserij op de bodemfauna van Waddenzee en Oosterschelde. RIN-rapport 82/19, Texel.
- De Vooijs CGN (ongedat). De biologie van de kokkel, *Cerasteroderma edule* L., in het bijzonder met betrekking tot de plaats in de voedselketen. Literatuuronderzoek i.o.v. Rijkswaterstaat, Deltadienst, Middelburg. 39pp+ bijl.
- Denis L., Alliot E & Grzebyk D, 1999. Clearance rate responses of Mediterranean mussels, *Mytilus galloprovincialis*, to variation in the flow, water temperature, food quality and quantity. *Aquat. Living Resour.* 12(4): 279-288.
- Eckman JE, Peterson CH & Calahan JA, 1989 Effects of slow speed, turbulence and orientation on growth of juvenile bay scallops, *Argopecten irradians concentricus* (Say). *J. Exp. Mar Biol. Ecol.* 132: 123-140
- Ens BJ, Dirksen S, Smit CJ, Bunscoeke AJ, 1996. Seasonal changes in size selection and intake rate of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on the bivalves *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*. *Ardea* 84A: 159-176 Sp. Iss.
- Ens BJ, Lanter, R & Smaal AC, 2000. Onderzoeksplan EVA-II, evaluatie scheldiepvisserij 2e fase. Werkdocument Alterra/RIKZ & RIVO, Wageningen/Den Haag/Yerseke.
- ESRI, 1996. ArcView Spatial Analyst. ESRI, USA.
- ESRI, 2000. GIS ArcView 3.2a. ESRI, USA.
- Garcia-Charton JA & Perez-Ruzafa, 2001. Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. *Marine Biology* 138: 917-934.
- Gardmark A, Dieckmann U, Lundberg P, 2003. Life-history evolution in harvested populations: the role of natural predation. *Evolutionary Ecology Research* 5 (2): 239-257.
- Guisan A & Zimmermann NE, 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Guisan A., Edwards Jr TC & Hastie T, 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distribution: setting the scene. *Ecological Modelling* 1657: 89-100.
- Hastie T & Tibshirani R, 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall, London.
- Hilton C, Walde SJ, Leonard ML, 2002. Intense episodic predation by shorebirds may influence life history strategy of an intertidal amphipod. *OIKOS* 99 (2): 368-376.
- Hirzel AH, Helfer V & Metral F, 2001. Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling* 145: 111-121.
- Holthuijsen LH, Booij M, Ris RC, Haagsma IJG, Kieftenburg ATMM & Kriezi EE, 2000. Swan Cycle III. Vs 40.11. User manual. Delft University of Technology, Delft.
- Huettmann F & Diamond AW, 2001. Seabirds colony locations and environmental determination of seabird distribution: a spatially explicit breeding seabird model for the Northwest Atlantic. *Ecological Modelling* 141: 261-298.
- Huxham M & Richards M, 2003. Can postlarval bivalves select sediment type during settlement? A field test with *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 288 (2): 279-293.

Jansen BJM & den Hollander HJ, 2001. Sedimentkartering Oosterschelde op basis van satellietbeelden van juni 1985 en juli 1999. Rapport MD-GAE-2001-06. Meetkundige Dienst Delft.

Johnstone I & Norris K, 2000. The influence of sediment type on the aggregative response of oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, searching for cockles, *Cerastoderma edule*. OIKOS 89 (1): 146-154.

Jones PF, Hudson RJ & Farr DR, 2002. Evaluation of a winter habitat suitability index model for elk in West-Central Alberta. Forest Science 48(2): 417-425.

Kamermans P & Kesteloo-Hendrikse J, 2002. Schattingen van groei en sterfte van de kokkel ten behoeve van de extrapolatie van voorjaarsinventarisaties naar bestandsgroottes in het najaar. RIVO-rapport 2002 (in prep)

Kamermans P, Kesteloo JJ & Baars D., 2003a. Evaluatie van de geschatte omvang en ligging van kokkelbestanden in de Waddenzee, Ooster- en Westerschelde. Rapport - concept. RIVO Yerseke

Kamermans P, Bult TP, Schuiling E, Kater BJ, Kesteloo JJ & Perdon KJ, 2003b. Invloed natuurlijke factoren en visserij op de dynamiek van kokkelbestanden. Rapport – concept. RIVO Yerseke.

Kamermans P, Schuiling E, Baars D & van Riet M, 2003c. Visserij-inspanning. Rapport – concept. RIVO Yerseke.

Kater BJ & Baars JMDD, 2002. De invloed van de bouw van de Oosterscheldewerken op de relatie tussen abiotische factoren en biomassa van kokkels. Rapport C055/02. RIVO Yerseke.

Kater BJ & Baars JMDD, 2003. Reconstructie van oppervlakten van litorale Japanse oesterbanken in de Oosterschelde in het verleden en een schatting van het huidig oppervlak. Rapport C017/03. RIVO Yerseke.

Kingston P, 1974. Some observations on the effects of temperature and salinity upon the growth of *Cardium edule* and *Cardium glaucum* larvae in the laboratory. J. Mar. Biol. Ass. UK 54: 309-317.

Kornman B, Kamermans P & Tydeman O, 2001. De handel en wandel van kokkel en nonnetje in hun eerste levensjaar. Rapport RIKZ/2001.036, 58 pp.

Koulman & Wolff, 1977. The Mollusca of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt in relation to the hydrography of the area. V. The Cardiidae. Basteria 41: 21-32

Kristensen, 1957. Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. Arch. Neerl. Zool. 12: 351-453

Kuenen, 1942. On the distribution of mussels on the intertidal sandflats near Den Helder. Arch. Neerl. Zool. 6: 117-157

Layher WG & Maughan OE, 1985. Spotted bass habitat evaluation using an unweighted geometric mean to determine HSI values. Proceedings of the Oklahoma Academy of Science 65: 11-17.

Leopold MF, Kats RKH & Ens BJ, 2001. Diet (preferences) of Common Eiders *Somateria mollissima*. Wadden Sea Newsletter 2001-1: 25-31

Leopold MF, Dijkman EM, Cremer JSM, Meijboom A & Goedhart P, 2003 De effecten van mechanische kokkelvisserij op de benthische macrofauna en hun habitat EVA-II deelstudie C1/3. Alterra-rapp., in prep.

Li X, Li D, Li Y, Ma Z & Zhai T, 2002. Habitat evaluation for crested ibis: a GIS-based approach. Ecological Research 17: 565-573.

Lievense P, 2002. Bekkenrapportage Oosterschelde Chloridegehalten RWS, Directie Zeeland, Meetinformatiedienst. Middelburg. Concept-rapport.

LNV, 1993. Vissen naar evenwicht. Structuurnota Zee- en Kustvisserij. Ministerie van Landbouw, Natuurbeheer en Visserij.

LNV, 1999. Beleidsbesluit Schelpdiervisserij Kustwateren 1999-2003

Loomans, 2000. Toelichting bij de geomorfologische kartering Oosterschelde 1999-2000. Op basis van false colour-luchtfoto's 1:10.000. Rapport MD-GAE-2000-57. Meetkundige Dienst Delft.

Loukmas JL & Halbrook RS, 2001. A test of the mink habitat suitability index model for riverine systems. Wildlife Society Bulletin 29(3): 821-826.

Maldegem van DC & Hesselink A, 2003. Prognose hoogte/diepteligging en droogvalduur Oosterschelde in 2010. Werkdocument – concept. RIKZ Middelburg.

Mascaro M & Seed R, 2001. Choice of prey size and species in *Carcinus maenas* (L.) feeding on four bivalves of contrasting shell morphology. Hydrobiologia 449 (1-3): 159-170.

Nehls G, 1991. Eiderenten im schleswig-holsteinischen Wattenmeer. Corax 14(3): 1-66

Nehls G, 1995. Strategien der Ernährung und ihre Bedeutung für Energiehaushalt und Ökologie der Eiderente (*Somateria mollissima* (L., 1758)). PhD thesis, Christian-Albrechts Universität, Kiel. 173 pp.

Palma L, Beja P & Rodrigues M, 1999. The use of sighting data to analyse Iberian lynx habitat and distribution. J. Appl. Ecol. 36:812-824.

Piersma T & Koolhaas A, (1997). Shorebirds, shellfish(eries) and sediments around Griend, western Wadden Sea, 1988-1996. Texel: Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ)

Richards MG, Huxham M & Bryant A, 1999. Predation: a causal mechanism for variability in intertidal bivalve populations. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 241 (2): 159-177.

Richardson CA, Ibarrola I & Ingham RJ, 1993. Emergence pattern and spatial-distribution of the common cockle *Cerastoderma edule*. Mar. Ecol. Progr. Series 99 (1-2): 71-81.

Sánchez-Zapata JA & Calvo JF, 1999. Raptor distribution in relation to landscape composition in semi-arid Mediterranean habitats. J. Appl. Ecol 36: 254-262.

SAS, 2000. SAS 8.01 1999-2000. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.

Stralen van MR & Kesteloo-Hendrikse JJ, 1998. De ontwikkeling van het kokkelbestand in de Waddenzee (1971-1997) en Oosterschelde (1980-1997). Rapport C.005.98. RIVO.

Strasser M, Reinwald T & Reise K, 2001. Differential effects of the severe winter of 1995/96 on the intertidal bivalves *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria* in the Northern Wadden Sea. Helgol. Mar. Res. 55 (3): 190-197.

Swennen C, 1976. Populatiestructuur en voedsel van de Eiderende *Somateria mollissima* in de Nederlandse Waddenzee. Ardea 64: 250-256.

SYSTAT, 1998. SYSTAT version 9.0, SPSS Inc.

Uhmans TV, Kenkel NC & Baydack RK, 2001. Development of a habitat suitability index model for burrowing owls in the eastern Canadian prairies. J. Raptor Res. 35(4): 378-384.

Urrutia MB, Iglesias JIP, Navarro E & Prou J, 1996. Feeding and absorption in *Cerastoderma edule* under environmental conditions in the Bay of Marennes-Oleron (western France). J. Journal of The Marine Biological Association of the United Kingdom 76 (2): 431-450.

Van der Veer HW, Feller RJ, Weber A & Witte JIJ, 1998. Importance of predation by crustaceans upon bivalve spat in the intertidal zone of the Dutch Wadden Sea as revealed by immunological assays of gut contents. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 231 (1): 139-157.

-
- Verwey J, 1952. On the ecology of distribution of cockle and mussel in the Dutch Waddensea, their role in sedimentation, and the source of their food supply. Arch. Neerlandaises de Zool. 10: 172-239.
- Wanink JH & Zwarts L, 1993. Environmental-effects on the growth-rate of intertidal invertebrates and some implications for foraging waders. Neth. J. Sea Res. 31 (4): 407-418.
- Widdows J, Lucas JS, Brinsley MD, Salkeld PN & Staff FJ, 2002. Investigation of the effects of current velocity on mussel feeding and mussel bed stability using an annular flume. Helgol. Mar. Res. 56: 3-12.
- Wildish DJ & Kristmanson DD, 1985. Control of suspension feeding bivalve production by current speed. Helgol. Wiss. Meeresunters. 39: 237-243.
- Wildish DJ, Kristmanson DD, Hoar RL, DeCoste AM, McCormick SD & White AW, 1987. Giant scallop feeding and growth responses to flow. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 113: 207-220
- Wildish DG & Miyares MP, 1990. Filtration rate of blue mussels as a function of flow velocity: preliminary experiments. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 142: 213-219.
- Wildish DJ, Kristmanson DD & Saulnier AM 1992 Interactive effect of velocity and seston concentration on giant scallop feeding inhibition. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 155: 161-168
- Wildish DJ & Saulnier AM, 1993. Hydrodynamic control of filtration in *Placopecten magellanicus*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 174: 65-82
- Wintermans G, Dankers N, Leewis R, Molegraaf P, De Nooyer N, Reents S, Staeyert F & Wegman R. 1996. Ecotopes in the Wadden Sea. Habitatkartering en beschrijving van Nederlandse kustwateren, BEON-rapport 96-5
- Wood, 2000. Modelling and Smoothing Parameter Estimation with Multiple Quadratic Penalties. JRSSB 62(2):413-428
- Wood, 2001. mgcv: GAMs and Generalized Ridge Regression for R. R-News 1(2):20-25
- Ysebaert T, Meire P, Herman PJM & Verbeek H, 2000. Macrobenthic species response surfaces along estuarine gradients: prediction by logistic regression. In: Ysebaert T. Macrozoobenthos and waterbirds in the estuarine environment: spatio-temporal patterns at different scales. PhD thesis, University of Antwerp. Communications of the Institute of Nature Conservation 16. Brussel, Belgium.
- Zijp, W.L. 1974. Handleiding voor statistische toetsen. Tjeenk Willink bv. Groningen, 283 pp.
- Zwarts L, Ens BJ, GossCustard JD, Hulscher JB & Durell, 1996. Causes of variation in prey profitability and its consequences for the intake rate of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. Ardea 84A: 229-268 Sp. Iss.

12. Appendix: afkortingen

12.1 Verklarende woordenlijst

AFDW	asvrij drooggewicht. De droge massa van vlees zonder water, en zonder het restgewicht na verassing
areaal	oppervlakte
AVDW	AFDW
benthisch	zich op of in de waterbodem bevindend
biomassa	massa van het levend materiaal
broedval	overgang van schelpdierlarven uit de waterfase naar de bodem
compartimentering (OS)	afscheiding van delen van het Oosterscheldebekken d.m.v. dammen t.b.v. zoet-zout scheiding en regulering van het getijverschil
CSO-database	CSO= Centrum voor Schelpdieronderzoek, Yerseke. Database waarin resultaten van de surveys zijn opgeslagen
draagkracht	voor soorten het maximum aantal individuen van een soort dat in een gebied kan overleven
Droogvaltijd	droogvalduur
Droogvalduur	tijd (per dag) dat een gebied droog staat
Eulitoraal	litoraal
DW	drooggewicht. Gewicht van schelpdier zonder water
ecosysteem	systeem van levende organismen en hun omgeving, dat min of meer begrensaar is
filterfeeder	dier dat zijn voedsel uit het water filtert
foerageren	voedselzoeken
FW	versgewicht; massa van een schelpdier inclusief schelp, vlees en water
fytoplankton	vrij in het water zwevende microscopisch kleine planten
getijvolume	hoeveelheid water die per getij een bepaalde grens passeert
habitat	soortspecifieke levensruimte van een plant of dier
hoge delen	die delen van de wadplaten die meer dan 50% van de tijd droog staan
hydrodynamica	leer van de beweging van vloeistoffen
intergetijdengebied	litoraal
Kokkelpunt	locatie waar een monster is genomen en de kokkeldichtheden zijn bepaald
komberging	hoeveelheid water tussen twee bepaalde niveaus
lage delen	die delen van de wadplaten die minder dan 50% van de tijd droog staan
litoraai	gebied tussen de gemiddelde hoog- en laagwaterlijn
M16	mediane komberging van alle sedimentdelen die groter zijn dan 16 •m
maximum likelihood-estimation	letterlijk: schatting van het meest waarschijnlijke.
MIDZ	Meet- en Informatie Dienst Zeeland
morfologie	geometrische structuur van bijvoorbeeld een compartiment
NIOO-CEME	Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek – Centrum voor Estuariene en Mariene Ecologie, gevestigd te Yerseke
NIOO-CEMO	zie NIOO-CEME
nutriënten	anorganische voedingsstoffen voor planten
Orbitaalsnelheid	snelheid van waterdeeltjes aan de bodem als gevolg van golfbewegingen
plaat	bij eb droogvallend, niet aan land grenzend gebied
PO (Kokkels)	Coöperatieve Producentenorganisatie van de Nederlandse Kokkelvisserij u.a.
PVIS	Productschap Vis
RIKZ	Rijksinstituut voor Kust en Zee
RIVO-CSO	Nederlands Instituut voor Visserij Onderzoek – Centrum voor Schelpdier Onderzoek, gevestigd te Yerseke
Slibgehalte	gewichtsandaeel (%) van al de sedimentdelen kleiner dan 63 •m (de Angelsaksische definitie). De Nederlandse definitie houdt 16 •m als grens aan.
slikken	bij eb droogvallend en aan land grenzende gebieden
Stroomsnelheid	snelheid van waterdeeltjes als gevolg van stroming

sublitoraal verversingsduur	gebieden beneden gemiddeld laagwater de gemiddelde tijd die nodig is om het volume water in een bepaald gebied geheel te verversen
Vleesgewicht	vleesgewicht is de massa van het natte vlees. Voor mosselen geldt bij benadering dat het vleesgewicht één kwart bedraagt van het versgewicht. Bij kokkels is die verhouding ongeveer 1:6.
VW	FW

12.2 Habitatanalyse kokkeldichtheden, betekenis van de afkortingen

Betekenis van afkortingen. Voor toelichting op eenheden en meetmethoden, zie sectie 2

Verklarende variabele		Eenheid	Afkorting
			Constant
Afstand tot geulrand		m	AfG
	ld, kwadraat		AfG2
Droogvaltijd		% van de tijd	Droog
	ld, kwadraat		Droog2
Mediane korrelgrootte, voor De deeltjes boven 16 um		um	M16
	ld, kwadraat		M162
Orbitaalsnelheid (max) bij NO-wind		m/s	MNO
	ld, kwadraat		MNO2
Orbitaalsnelheid (max) bij NW- wind		m/s	MNW
	ld, kwadraat		MNW2
Orbitaalsnelheid (max) bij ZW- wind		m/s	MSW
	ld, kwadraat		MSW2
Orbitaalsnelheid (max) bij WE- wind		m/s	MWE
	ld, kwadraat		MWE2
Percentage slib		gew %	Slib
	ld, kwadraat		Slib2
Maximale stroomsnelheid		m/s	StrS
	ld, kwadraat		StrS2
Orbitaalsnelheid (max) voor Alle windrichtingen samen		m/s	WAll
	ld, kwadraat		wAll2

Bijlage 1: modeluitkomsten analyse kokkelbiomassadichtheden. Coëfficiënten van het GLM-model

Biomassadichtheid

	estimate	s,e,	t(16370)	t. pr	antilog of estimate
1990					
Constant	4,69E+00	3,63E-01	12,89	<,001	108,5
Afstand	1,37E-03	9,21E-05	14,82	<,001	1,001
Afstand2	-5,29E-07	4,04E-08	-13,1	<,001	1
DVT	7,85E-03	2,50E-03	3,14	0,002	1,008
DVT2	3,31E-04	2,93E-05	11,28	<,001	1
M16	-5,04E-03	6,45E-04	-7,81	<,001	0,995
Slib	5,52E-02	3,92E-03	14,07	<,001	1,057
Slib2	-9,67E-04	6,72E-05	-14,38	<,001	0,999
UBWAV	-5,78E+00	1,75E+00	-3,3	<,001	0,003092
UBWav2	1,07E+01	2,60E+00	4,11	<,001	44580
Vwat	-1,99E+00	6,12E-01	-3,25	0,001	0,1367
VWat2	1,26E+00	5,23E-01	2,41	0,016	3,536
1991					
Constant	-2,30E+00	2,64E-01	-8,71	<,001	0,09999
Afstand2	-7,50E-08	1,32E-08	-5,67	<,001	1
DVT	6,71E-02	1,26E-03	53,18	<,001	1,069
M16	1,06E-02	6,38E-04	16,65	<,001	1,011
Slib	8,79E-02	3,67E-03	23,91	<,001	1,092
Slib2	-6,02E-04	4,98E-05	-12,08	<,001	0,9994
UBWAV	-1,15E+00	3,64E-01	-3,15	0,002	0,3181
Vwat	-1,71E+00	5,59E-01	-3,05	0,002	0,1816
VWat2	2,24E+00	4,46E-01	5,03	<,001	9,403
1992					
Constant	2,40E+00	3,66E-01	6,55	<,001	11
Afstand	9,33E-04	9,00E-05	10,37	<,001	1,001
Afstand2	-2,80E-07	3,57E-08	-7,83	<,001	1
DVT	1,75E-02	2,82E-03	6,21	<,001	1,018
DVT2	3,23E-04	3,12E-05	10,35	<,001	1
M16	-9,46E-04	6,91E-04	-1,37	0,171	0,9991
Slib	1,00E-01	3,56E-03	28,16	<,001	1,106
Slib2	-1,10E-03	5,06E-05	-21,8	<,001	0,9989
UBWAV	-1,02E+01	2,09E+00	-4,89	<,001	3,68E-05
UBWav2	1,43E+01	3,35E+00	4,27	<,001	1616628
VWat2	9,76E-01	1,12E-01	8,72	<,001	2,653

Modeluitkomsten analyse kokkelbiomassadichtheden. Coëfficiënten van het GLM-model

1993

Constant	4,54E+00	2,26E-01	20,05	<,001	93,71
Afstand2	-3,57E-08	1,21E-08	-2,95	0,003	1
DVT	3,14E-02	9,92E-04	31,66	<,001	1,032
M16	2,17E-03	6,10E-04	3,56	<,001	1,002
Slib	9,67E-02	3,35E-03	28,87	<,001	1,101
Slib2	-9,58E-04	4,64E-05	-20,67	<,001	0,999
UBWAV	-2,10E+00	3,09E-01	-6,78	<,001	0,1231
Vwat	-6,00E+00	4,61E-01	-13	<,001	0,00249
VWat2	4,34E+00	3,65E-01	11,89	<,001	76,59

1994

Constant	6,81E+00	3,06E-01	22,26	<,001	910,9
Afstand	-7,47E-04	8,76E-05	-8,53	<,001	0,9993
Afstand2	3,13E-07	3,86E-08	8,1	<,001	1
DVT2	1,87E-04	1,48E-05	12,63	<,001	1
M16	-8,48E-03	1,94E-03	-4,36	<,001	0,9916
M162	3,12E-05	4,63E-06	6,73	<,001	1
Slib	1,20E-01	4,27E-03	28,04	<,001	1,127
Slib2	-1,71E-03	7,55E-05	-22,66	<,001	0,9983
UBWAV	-4,48E+00	3,14E-01	-14,28	<,001	0,01135
Vwat	-6,09E+00	5,71E-01	-10,67	<,001	0,00227
VWat2	4,27E+00	4,56E-01	9,36	<,001	71,35

1995

Constant	3,15E+00	3,04E-01	10,35	<,001	23,28
Afstand	3,83E-04	8,85E-05	4,33	<,001	1
Afstand2	-1,91E-07	3,94E-08	-4,86	<,001	1
DVT	3,24E-02	3,06E-03	10,6	<,001	1,033
DVT2	-3,65E-05	4,13E-05	-0,88	0,376	1
M16	7,38E-03	2,95E-03	2,5	0,012	1,007
M162	-1,36E-05	8,35E-06	-1,63	0,104	1
Slib	8,60E-02	3,79E-03	22,71	<,001	1,09
Slib2	-9,92E-04	6,58E-05	-15,09	<,001	0,999
UBWAV	-4,89E+00	3,08E-01	-15,87	<,001	0,007501

Modeluitkomsten analyse kokkelbiomassadichtheden. Coëfficiënten van het GLM-model

1996

Constant	-7,74E+00	8,82E-01	-8,77	<,001	0,000437
Afstand	1,79E-03	1,38E-04	12,93	<,001	1,002
Afstand2	-7,03E-07	6,64E-08	-10,59	<,001	1
DVT	2,60E-02	4,18E-03	6,22	<,001	1,026
DVT2	-6,27E-04	7,14E-05	-8,78	<,001	0,9994
M16	1,62E-02	4,39E-03	3,68	<,001	1,016
M162	-2,10E-05	1,20E-05	-1,74	0,082	1
Slib	1,44E-01	6,25E-03	23,07	<,001	1,155
Slib2	-2,14E-03	1,28E-04	-16,75	<,001	0,9979
UBWAV	1,88E+01	4,26E+00	4,41	<,001	1,46E+08
UBWav2	-2,79E+01	6,64E+00	-4,2	<,001 *	
Vwat	8,56E+00	1,68E+00	5,09	<,001	5244
VWat2	-7,93E+00	1,45E+00	-5,45	<,001	0,000361

1997

Constant	4,97E+00	2,54E-01	19,55	<,001	144,7
Afstand	2,12E-03	1,15E-04	18,41	<,001	1,002
Afstand2	-9,87E-07	5,66E-08	-17,42	<,001	1
DVT	-4,23E-02	2,77E-03	-15,27	<,001	0,9586
DVT2	4,34E-04	4,23E-05	10,27	<,001	1
M16	8,95E-03	6,60E-04	13,55	<,001	1,009
Slib	1,05E-01	4,28E-03	24,5	<,001	1,111
Slib2	-1,12E-03	6,74E-05	-16,56	<,001	0,9989
UBWAV	-1,99E+00	3,39E-01	-5,86	<,001	0,1372
Vwat	-1,12E+01	6,43E-01	-17,34	<,001	1,43E-05
VWat2	6,18E+00	5,90E-01	10,47	<,001	484,4

1998

Constant	3,13E+00	4,03E-01	7,77	<,001	22,98
Afstand2	-1,95E-07	1,51E-08	-12,89	<,001	1
DVT	3,86E-02	2,83E-03	13,67	<,001	1,039
DVT2	-1,62E-04	3,73E-05	-4,34	<,001	0,9998
M16	3,30E-02	3,83E-03	8,62	<,001	1,034
M162	-8,38E-05	1,09E-05	-7,7	<,001	0,9999
Slib	7,43E-02	4,25E-03	17,5	<,001	1,077
Slib2	-8,63E-04	8,27E-05	-10,44	<,001	0,9991
UBWav2	-4,41E+00	5,15E-01	-8,57	<,001	0,0121
Vwat	-6,04E+00	5,98E-01	-10,1	<,001	0,002381
VWat2	4,01E+00	5,05E-01	7,93	<,001	55,03

Modeluitkomsten analyse kokkelbiomassadichtheden. Coëfficiënten van het GLM-model

1999

Constant	1,00E+00	5,29E-01	1,9	0,057	2,73
Afstand	4,96E-04	9,52E-05	5,21	<,001	1
Afstand2	-4,22E-07	4,54E-08	-9,29	<,001	1
DVT	9,46E-02	3,86E-03	24,52	<,001	1,099
DVT2	-6,14E-04	4,37E-05	-14,04	<,001	0,9994
M16	3,54E-02	4,05E-03	8,76	<,001	1,036
M162	-9,32E-05	1,16E-05	-8,06	<,001	0,9999
Slib	3,59E-02	4,09E-03	8,78	<,001	1,037
Slib2	-3,03E-04	7,78E-05	-3,89	<,001	0,9997
UBWAV	8,61E+00	2,15E+00	3,99	<,001	5469
UBWav2	-2,94E+01	3,69E+00	-7,96	<,001 *	
Vwat	-3,81E+00	6,09E-01	-6,25	<,001	0,02219
VWat2	2,57E+00	5,23E-01	4,92	<,001	13,12

2000

Constant	3,08E+00	3,84E-01	8	<,001	21,68
Afstand	-1,35E-04	9,48E-05	-1,43	0,154	0,9999
Afstand2	-2,08E-07	4,53E-08	-4,6	<,001	1
DVT	7,09E-02	3,21E-03	22,07	<,001	1,074
DVT2	-3,92E-04	3,83E-05	-10,23	<,001	0,9996
M16	4,49E-02	4,02E-03	11,17	<,001	1,046
M162	-1,28E-04	1,18E-05	-10,89	<,001	0,9999
Slib	1,14E-02	3,65E-03	3,13	0,002	1,011
Slib2	1,70E-04	5,71E-05	2,98	0,003	1
UBWav2	-2,18E+01	5,66E-01	-38,45	<,001	3,52E-10
Vwat	-2,41E+00	1,56E-01	-15,47	<,001	0,08964

2001

Constant	1,12E+00	4,58E-01	2,45	0,014	3,073
Afstand	6,59E-04	9,16E-05	7,19	<,001	1,001
Afstand2	-3,77E-07	4,06E-08	-9,29	<,001	1
DVT	1,22E-01	4,77E-03	25,6	<,001	1,13
DVT2	-9,24E-04	5,27E-05	-17,53	<,001	0,9991
M16	4,15E-02	3,53E-03	11,76	<,001	1,042
M162	-1,38E-04	1,07E-05	-12,94	<,001	0,9999
Slib2	3,47E-04	2,57E-05	13,51	<,001	1
UBWAV	1,30E+01	2,15E+00	6,03	<,001	437617
UBWav2	-4,48E+01	3,86E+00	-11,6	<,001 *	
Vwat	-5,78E+00	5,63E-01	-10,26	<,001	0,003092
VWat2	3,41E+00	5,28E-01	6,44	<,001	30,12

Modeluitkomsten analyse kokkelbiomassadichtheden. Coëfficiënten van het GLM-model

2002

Constant	3,67E+00	3,67E-01	9,99	<,001	39,05
Afstand	4,87E-04	8,41E-05	5,79	<,001	1
Afstand2	-3,06E-07	3,68E-08	-8,31	<,001	1
DVT	8,87E-02	3,44E-03	25,8	<,001	1,093
DVT2	-5,63E-04	3,73E-05	-15,1	<,001	0,9994
M16	2,90E-02	3,54E-03	8,18	<,001	1,029
M162	-6,63E-05	9,95E-06	-6,66	<,001	0,9999
Slib	1,83E-02	3,62E-03	5,05	<,001	1,018
Slib2	-1,32E-04	6,40E-05	-2,06	0,039	0,9999
UBWAV	-8,60E+00	2,69E-01	-31,99	<,001	0,000185
Vwat	-3,48E+00	1,46E-01	-23,82	<,001	0,03088

Bijlage 2: modeluitkomsten analyse dichtheden 1-jarige kokkels. Coëfficiënten van het GLM-model

Dichtheid 1-jarige kokkels

	estimate	s,e,	t(16370)	t. pr	antilog of estimate
1990					
Constant	4,19E+00	3,00E-01	13,99	<,001	66,29
Afstand	9,62E-04	9,74E-05	9,87	<,001	1,001
Afstand2	-1,90E-07	3,69E-08	-5,14	<,001	1
DVT	1,47E-02	3,04E-03	4,85	<,001	1,015
DVT2	2,95E-04	3,20E-05	9,22	<,001	1
M16	2,75E-03	7,04E-04	3,91	<,001	1,003
Slib	1,18E-01	5,43E-03	21,73	<,001	1,125
Slib2	-2,01E-03	1,06E-04	-19,02	<,001	0,998
UBWAV	-2,32E+01	1,36E+00	-17,06	<,001	8,26E-11
UBWav2	3,25E+01	2,13E+00	15,24	<,001 *	
Vwat	-7,94E+00	4,84E-01	-16,42	<,001	0,000357
VWat2	5,18E+00	4,30E-01	12,06	<,001	178,2
1991					
Constant	-3,41E+00	2,42E-01	-14,08	<,001	0,03301
Afstand2	-1,74E-07	1,45E-08	-11,99	<,001	1
DVT	6,09E-02	1,40E-03	43,45	<,001	1,063
M16	3,94E-03	7,89E-04	4,99	<,001	1,004
Slib	9,62E-02	3,85E-03	24,95	<,001	1,101
Slib2	-7,65E-04	4,80E-05	-15,94	<,001	0,9992
UBWAV	2,61E+00	4,17E-01	6,25	<,001	13,54
VWat2	-2,89E+00	2,05E-01	-14,12	<,001	0,05534
1992					
Constant	9,80E-01	3,93E-01	2,49	0,013	2,665
Afstand	1,32E-03	9,15E-05	14,43	<,001	1,001
Afstand2	-4,59E-07	3,72E-08	-12,34	<,001	1
DVT2	3,99E-04	1,26E-05	31,68	<,001	1
M16	-4,41E-03	7,49E-04	-5,89	<,001	0,9956
Slib	1,23E-01	3,61E-03	34,18	<,001	1,131
Slib2	-1,30E-03	4,70E-05	-27,66	<,001	0,9987
UBWAV	-1,01E+01	2,24E+00	-4,49	<,001	4,24E-05
UBWav2	1,67E+01	3,57E+00	4,69	<,001	18505427
VWat2	6,13E-01	1,20E-01	5,11	<,001	1,845

Modeluitkomsten analyse dichtheden 1-jarige kokkels. Coëfficiënten van het GLM-model

1993

Constant	3,28E+00	2,41E-01	13,63	<,001	26,61
DVT2	1,81E-04	1,46E-05	12,39	<,001	1
M16	1,97E-04	7,13E-04	0,28	0,783	1
Slib	8,54E-02	3,57E-03	23,94	<,001	1,089
Slib2	-6,65E-04	4,34E-05	-15,30	<,001	0,9993
UBWav2	3,46E+00	5,52E-01	6,27	<,001	31,91
Vwat	-6,56E+00	5,46E-01	-12,03	<,001	0,001412
VWat2	4,62E+00	4,24E-01	10,89	<,001	101

1994

Constant	1,06E+01	3,60E-01	29,50	<,001	41028
Afstand	-2,47E-03	1,04E-04	-23,81	<,001	0,9975
Afstand2	8,75E-07	4,50E-08	19,46	<,001	1
DVT	-1,33E-02	3,08E-03	-4,32	<,001	0,9868
DVT2	3,92E-04	4,64E-05	8,44	<,001	1
M16	-4,49E-02	2,35E-03	-19,08	<,001	0,9561
M162	9,56E-05	5,85E-06	16,33	<,001	1
Slib	1,17E-01	4,96E-03	23,66	<,001	1,125
Slib2	-1,81E-03	7,26E-05	-24,94	<,001	0,9982
UBWav2	-5,76E+00	6,70E-01	-8,59	<,001	0,003154
Vwat	-1,21E+01	8,18E-01	-14,74	<,001	5,85E-06
VWat2	5,84E+00	8,07E-01	7,24	<,001	344,7

1995

Constant	4,09E+00	4,17E-01	9,80	<,001	59,79
Afstand	-2,22E-04	3,54E-05	-6,27	<,001	0,9998
DVT	1,55E-02	3,19E-03	4,87	<,001	1,016
DVT2	1,22E-04	4,58E-05	2,66	0,008	1
M16	-2,18E-02	2,17E-03	-10,03	<,001	0,9784
M162	4,61E-05	5,23E-06	8,82	<,001	1
Slib	5,28E-02	4,04E-03	13,07	<,001	1,054
Slib2	-7,31E-04	6,10E-05	-11,97	<,001	0,9993
UBWAV	-7,95E+00	1,86E+00	-4,28	<,001	0,000352
UBWav2	1,59E+01	2,76E+00	5,76	<,001	8066639

Modeluitkomsten analyse dichtheden 1-jarige kokkels. Coëfficiënten van het GLM-model

1996

Constant	-1,71E+01	1,00E+00	-17,08	<,001	3,69E-08
Afstand	2,34E-03	1,48E-04	15,77	<,001	1,002
Afstand2	-1,05E-06	7,40E-08	-14,19	<,001	1
DVT	1,52E-02	1,23E-03	12,35	<,001	1,015
M16	1,44E-02	2,69E-03	5,33	<,001	1,014
M162	2,05E-05	5,90E-06	3,47	<,001	1
Slib	8,06E-02	6,76E-03	11,92	<,001	1,084
Slib2	-1,23E-03	1,49E-04	-8,23	<,001	0,9988
UBWAV	2,96E+01	4,43E+00	6,68	<,001 *	
UBWav2	-2,87E+01	6,19E+00	-4,63	<,001 *	
Vwat	2,17E+01	2,50E+00	8,66	<,001	2,64E+09
VWat2	-2,26E+01	2,28E+00	-9,91	<,001	1,556E

1997

Constant	3,28E+00	2,58E-01	12,74	<,001	26,6
Afstand	1,49E-03	1,15E-04	12,97	<,001	1,001
Afstand2	-7,76E-07	5,65E-08	-13,75	<,001	1
DVT	-2,55E-02	2,91E-03	-8,78	<,001	0,9748
DVT2	2,93E-04	4,46E-05	6,58	<,001	1
M16	6,66E-03	6,93E-04	9,62	<,001	1,007
Slib	1,03E-01	4,28E-03	24,09	<,001	1,109
Slib2	-1,07E-03	6,50E-05	-16,41	<,001	0,9989
UBWav2	-3,49E+00	5,90E-01	-5,92	<,001	0,03049
Vwat	-9,50E+00	6,61E-01	-14,37	<,001	7,52E-05
VWat2	5,56E+00	5,79E-01	9,62	<,001	260,9

1998

Constant	2,36E+00	3,97E-01	5,96	<,001	10,63
Afstand	-1,46E-04	9,03E-05	-1,62	0,106	0,9999
Afstand2	-7,98E-08	4,03E-08	-1,98	0,048	1
DVT	3,30E-02	2,89E-03	11,43	<,001	1,034
DVT2	-4,46E-05	3,65E-05	-1,22	0,222	1
M16	2,62E-02	3,53E-03	7,41	<,001	1,026
M162	-6,04E-05	9,95E-06	-6,08	<,001	0,9999
Slib	7,76E-02	3,99E-03	19,45	<,001	1,081
Slib2	-7,68E-04	7,16E-05	-10,73	<,001	0,9992
UBWAV	-1,89E+00	3,20E-01	-5,91	<,001	0,1509
Vwat	-5,49E+00	6,38E-01	-8,60	<,001	0,004124
VWat2	3,37E+00	5,55E-01	6,06	<,001	28,94

Modeluitkomsten analyse dichtheden 1-jarige kokkels. Coëfficiënten van het GLM-model

1999

Constant	2,30E+00	4,79E-01	4,81	<,001	10
Afstand	1,61E-03	1,05E-04	15,33	<,001	1,002
Afstand2	-5,51E-07	4,20E-08	-13,11	<,001	1
DVT	4,98E-02	1,22E-03	40,98	<,001	1,051
M16	4,21E-02	3,82E-03	11,01	<,001	1,043
M162	-1,26E-04	1,09E-05	-11,52	<,001	0,9999
Slib	1,38E-02	2,13E-03	6,49	<,001	1,014
UBWAV	-2,18E+01	1,59E+00	-13,69	<,001	3,46E-10
UBWav2	2,36E+01	2,87E+00	8,23	<,001	1,83E+10
Vwat	-7,20E+00	6,78E-01	-10,62	<,001	0,000747
VWat2	3,87E+00	6,75E-01	5,73	<,001	47,91

2000

Constant	1,07E+00	4,15E-01	2,59	0,01	2,925
Afstand	8,99E-04	1,01E-04	8,90	<,001	1,001
Afstand2	-4,93E-07	4,39E-08	-11,22	<,001	1
DVT2	4,37E-04	1,27E-05	34,45	<,001	1
M16	4,12E-02	3,71E-03	11,11	<,001	1,042
M162	-1,18E-04	1,15E-05	-10,26	<,001	0,9999
Slib	9,31E-02	3,85E-03	24,16	<,001	1,098
Slib2	-6,99E-04	5,85E-05	-11,94	<,001	0,9993
UBWAV	-1,52E+01	1,81E+00	-8,40	<,001	2,55E-07
UBWav2	1,68E+01	3,25E+00	5,15	<,001	18904270
Vwat	-3,45E+00	1,74E-01	-19,81	<,001	0,03179

2001

Constant	2,33E+00	2,22E-01	10,51	<,001	10,32
Afstand	1,34E-03	1,01E-04	13,31	<,001	1,001
Afstand2	-3,93E-07	3,83E-08	-10,26	<,001	1
DVT	4,49E-02	4,32E-03	10,38	<,001	1,046
DVT2	1,35E-04	4,28E-05	3,16	0,002	1
M162	-5,99E-05	2,68E-06	-22,33	<,001	0,9999
Slib	3,97E-02	4,05E-03	9,80	<,001	1,04
Slib2	-7,93E-04	5,77E-05	-13,75	<,001	0,9992
UBWAV	-2,03E+00	3,86E-01	-5,26	<,001	0,1316
Vwat	-2,65E+00	1,72E-01	-15,35	<,001	0,07086

 Modeluitkomsten analyse dichtheden 1-jarige kokkels. Coëfficiënten van het GLM-model

2002

Constant	1,96E-01	4,48E-01	0,44	0,661	1,217
Afstand	8,28E-04	9,79E-05	8,46	<,001	1,001
Afstand2	-4,38E-07	4,23E-08	-10,34	<,001	1
DVT	3,00E-02	2,90E-03	10,36	<,001	1,03
DVT2	1,69E-04	3,05E-05	5,56	<,001	1
M16	3,10E-02	4,21E-03	7,36	<,001	1,031
M162	-8,32E-05	1,20E-05	-6,91	<,001	0,9999
Slib	5,26E-02	4,45E-03	11,82	<,001	1,054
Slib2	-6,99E-04	8,63E-05	-8,09	<,001	0,9993
UBWAV	-1,30E+01	1,49E+00	-8,70	<,001	2,35E-06
UBWav2	1,33E+01	2,60E+00	5,09	<,001	574103
VWat2	-2,23E+03	0.166	-13.45	<.001	0.1071

Bijlage 3: Commentaar audit.

Evaluatie deelproject H 3

'KOKKELHABITATKAARTEN VOOR DE OOSTERSCHELDE EN DE WADDENZEE'

door B.J. Kater, A.G. Brinkman, J.M.D.D. Baars & G. Aarts

Deelproject H 3 'Kokkelhabitatkaarten voor de Oosterschelde en de Waddenzee' bestaat in wezen uit twee afzonderlijke rapportages: één voor de Oosterschelde en één voor de Waddenzee, bijeengehouden door een gezamenlijk titelblad, samenvatting, literatuurlijst en een aantal aanhangsels. Op zich is dat niet onoverkomelijk, maar het is wel jammer dat beide subrapporten ook inhoudelijk maar zeer matig op elkaar zijn afgestemd.

Wetenschappelijk is deelrapport H3 verantwoord; speciaal het Oosterscheldegedeelte blinkt uit door een zorgvuldige opbouw en vormgeving. De beschikbare data bieden veel mogelijkheden tot het doen van interessant vervolgonderzoek, tot het maken van nadere specificeringen en vastleggen van verbanden. Desalniettemin is de commissie van mening dat het onderhavige rapport duidelijke antwoorden geeft op de gestelde vragen en dat een goed inzicht in de verspreiding van de kokkelvoorkomens wordt gegeven. Toch wil de auditcommissie nog de volgende opmerkingen maken.

Algemene opmerkingen

Zoals de auteurs zelf opmerken in paragraaf 5.1.4 is het gebruikte habitatmodel niet gevalideerd. Men zou de poging om in paragraaf 3.5 het Oosterschelde-model in de Westerschelde toe te passen kunnen beschouwen als een poging tot validatie (die dan negatief uitpakt; zie ook paragraaf 5.2), maar erger is dat niet is getracht het Oosterschelde-model te valideren aan de hand van de Waddenzeegegevens of omgekeerd. Dit is een gemiste kans.

Verwerking: de auteurs onderschrijven dit.

In paragraaf 3.4.3 wordt gesteld dat het model met de grootste nauwkeurigheid, d.w.z. het model dat uitkomsten geeft die het best aansluiten bij de veldwaarnemingen, als definitief habitat model zal worden gebruikt. Hier doet zich de vraag voor of in een situatie die van jaar tot jaar verandert, sprake kan zijn van "een beste model". De modellen verklaren slechts een deel van de variatie en voorspellen met een beperkte accuracy, waarschijnlijk mede omdat ontwikkelingen in de tijd, zoals strenge winters e.d. geen onderdeel zijn van de modellen. Het model dat voor de gegeven dataset de beste resultaten geeft hoeft daarom niet "het beste model" te zijn en de mogelijkheid bestaat dat een ander model betere resultaten geeft voor een serie andere jaren, zoals ook indirect wordt aangegeven in de 2^{de} alinea van paragraaf 5.1.4. Waar modellen 15% - 30% van de gevonden variatie verklaren (zie bijv. par. 8.5.1) verwacht de lezer toch wel een opmerking over de resterende 85% - 70%. Dit kan er op wijzen dat er veel ruis in de gegevens zit of dat een belangrijke bepalende variabele niet gemeten is.

Verwerking: ten behoeve van het Oosterschelde-habitatmodel zijn de metingen naar biomassa over een langere periode gemiddeld, en met dié gegevens is het habitatmodel gekalibreerd. Dat betekent dat het model een gemiddelde situatie het best weergeeft. Maar van jaar tot jaar kunnen vrij grote afwijkingen van dit gemiddelde beeld gevonden worden, wat een gevolg is van het opportunistische voortplantingsmechanisme van kokkels.

Het uiteindelijk gehanteerde Oosterschelde-model is een GLM-model gebaseerd op de abiotische factoren omstreeks 1994 en de gemiddelde kokkelbiomassa over de periode 1990-2001. Door het ontbreken van validatie mag men dit niet gebruiken om de situaties van 1985, 2001 en 2010 te voorspellen. De auteurs doen dit echter toch en geconstateerd moet worden dat de uitkomsten niet onaannemelijk zijn. Ze zijn consistent met onze algemene kennis van de ecologie van de kokkel en bevestigen wat men op grond van 'expert judgment' zou concluderen. Niettemin is het verstandig niet al te veel waarde te hechten aan de beschreven ontwikkelingen op de platen in paragraaf 4.10.

Verwerking: in het rapport is duidelijk aangegeven dat het een model betreft dat (nog) niet gevalideerd kon worden en dat de uitkomsten (percentages) die verkregen zijn d.m.v. extrapolatie als indicatief beschouwd dienen te worden. Er is voor gekozen de extrapolaties met het kokkelhabitatmodel die verkregen zijn door het model constant te houden en uitsluitend te variëren met de onderliggende abiotische variabelen droogvalduur en stroomsnelheid te behouden, omdat dit vooralsnog de enige manier is om een beeld te schetsen van de invloed die de

veranderende omgeving op het kokkelbestand uitoefent. (= opmerking 4 uit het overkoepelende rapport "Veranderende draagkracht van de Oosterschelde voor kokkels").

In paragraaf 4.11.1 wordt de kokkelvisserij gekoppeld aan de habitatkaart. De gedetailleerde bespreking in de vijfde alinea waar de visserij gevist heeft, is echter niet erg zinvol omdat de kleuren van de cellen berusten op een meerjarig gemiddelde.

Verwerking: dit is wel zinvol aangezien de kokkelvisserij gekoppeld is aan habitatkaart 1994 en habitatkaart 2001. De visserij-jaren 1992 t/m 1996 zijn gekoppeld aan habitatkaart 1994 en het visserij-jaar 2001 is gekoppeld aan habitatkaart 2001. In de jaren 1997 t/m 2000 was het gebied gesloten voor visserij. Dit zal tevens in het rapport ter verduidelijking worden opgenomen.

In paragraaf 4.12.1 wordt de vraag gesteld of oesters in de beste kokkelgebieden voorkomen. Het antwoord is ontkennend, maar bedacht moet worden dat het antwoord berust op een kokkelhabitatkaart die weer berust op de gemiddelde verspreiding van kokkels in een periode (1990-2001) dat de oesters reeds algemeen aanwezig waren. Het zou dus kunnen dat de oesters zelf de verspreiding van de kokkels in die periode hebben bepaald.

Verwerking: er is gevalideerd met de gegevens uit 1985 afkomstig van Meire. Ook in 1985, toen er nog nauwelijks litorale oesters waren, was de verspreiding van kokkels zoals door de modellen aangegeven.

In paragraaf 5.1.3 wordt de droogvalduur gerelateerd aan de biomassaverdeling van kokkels. Uit de eerste alinea blijkt dat kokkels bij een droogvalduur van 50% slechter gaan groeien en dat ze bij 70% helemaal niet meer groeien (daar kunnen ze dus niet meer leven). In de derde alinea wordt gesteld dat deze resultaten niet in lijn zijn met het habitatmodel waar de hoogste biomassa's werden aangetroffen tussen 40 en 50% droogvalduur. De auditcommissie ziet hier geen enkele tegenspraak met de literatuur. Ook vermag de commissie niet te zien wat de getallen in de vierde alinea (1985 en 1989) afwijken van die in de voorgaande alinea's.

Verwerking: tekst in rapport is aangepast in: literatuurresultaten zijn in lijn met de resultaten uit deze studie, in die zin dat hoog op de platen lagere kokkelbiomassa's werden gevonden.

Paragraaf 8.2.2 en figuur 38 situeren kokkelbanken bij droogvaltijden rond 70% en slibgehalten van 70%; dit komt niet erg aannemelijk over.

Verwerking: bestaande uit 2 opmerkingen.

Als slibgehalte is het aandeel $63\mu\text{m}$ gebruikt. Omgerekend naar de Nederlandse definitie betekent dat ongeveer 15% slib ($16\mu\text{m}$). Neem niet weg dat het verkregen percentage wel hoog is.

Het voorkomen van kokkelbanken: de figuren geven het resultaat van de GAM-analyse weer. Daarbij kwam naar voren dat juist bij hoge slibgehaltenes en bij lange droogvaltijd de kansdichtheid op het voorkomen van een kokkelbank het grootst was. Dat wil niet zeggen dat dáár de meeste kokkelbanken liggen, maar dat daar relatief het vaakst kokkelbanken voorkomen. Omdat die omstandigheden op zich niet zo vaak te vinden zijn, zijn de meeste kokkelbanken te vinden bij lagere slibgehaltenes en bij kortere droogvalduur. De GLM-analyses die in sectie 8.5 worden besproken laten zien dat het zwaartepunt van de kokkelbanken bij kortere droogvalduur gevonden wordt (40-60%). Ook is het zo dat die gebieden die de hoogste dichtheden te zien geven niet persé ook de bésté gebieden zijn. De groeisnelheid in lang droogvallende gebieden zijn in het algemeen beduidend lager dan in laaggelegen, kort droogvallende gebieden.

Paragraaf 9.4 geeft mogelijke verklaring voor het naar hogere niveaus verschuiven van het voorkomen van kokkels. De audit-commissie wijst in de eerste plaats naar zijn commentaar betreffende deze ontwikkeling op rapport H4. Is de waargenomen verandering in de gesloten gebieden geen artefact? M.b.t. mogelijkheid B kent de auditcommissie geen aanwijzingen dat de predatiedruk op laaggelegen delen van het wad zou zijn vergroot; deze mogelijkheid valt dus waarschijnlijk af.

Verwerking: ook recentelijk gegevens (Beukema & Dekker, pers. med.) wijzen op het waarschijnlijke belang van garnalen als belangrijke predator die het voorkomen van kokkels bepaalt door predatie in de getijdezone lager gelegen gebieden. Dus deze mogelijkheid B valt naar ons idee zeer zeker niet af.

Detailopmerkingen

Paragraaf 3.2.5: Aan te geven ware dat de mediane korrelgrootte is bepaald als M16, d.w.z. de fractie groter dan 16 micron.

Verwerking: is toegevoegd.

Paragraaf 3.3.1, laatste alinea: wat is een individueel model?

Verwerking: is aangepast in "apart" model.

Paragraaf 4.2.1, 3e zin moet waarschijnlijk luiden: 'Saliniteit en alle interactietermen met saliniteit zijn niet significant ...'

Verwerking: dit is aangepast zoals hierboven staat weergegeven.

Figuur 2 zou logischerwijs op zijn plaats zijn na figuren 3 en 4.

Verwerking: in de "materiaal en methode" wordt eerst het model met alle variabelen besproken en vervolgens de individuele/aparte modellen. De volgorde van de figuren sluit aldus aan bij de modelontwikkeling.

Paragraaf 4.2.2.2: 230 g FW per m²? Fig. 4 geeft 300 g FW per m².

Verwerking: dit is inderdaad aangepast in 300 g FW per m².

In paragraaf 4.3.2.1 en 4.3.2.2 is sprake van een klokvormige functie maar dat blijkt niet uit de bijbehorende figuren. Dit dient te worden verbeterd of te worden uitgelegd.

Verwerking: voor de droogvalduur geldt dat dit een deel van een omgekeerde klokvormige functie is. Deze staat niet geheel in figuur 5 weergegeven aangezien in werkelijkheid een negatieve droogvalduur niet voorkomt. Voor stroomsnelheid geldt dat dit ook een deel van een klokvormige functie is en staat niet in zijn geheel in figuur 6 weergegeven.

Paragraaf 4.3.2.2: Er wordt niet een "niet-significant model" doch een niet significante uitkomst gegenereerd.

Verwerking: is aangepast in "niet-significante uitkomst".

Tabellen 5 – 8: in het bijschrift noemen op welke variabele de betreffende tabel betrekking heeft.

Verwerking: is aangepast

Paragraaf 4.4.1.3: Koulman & Wolff (1977. The Mollusca of the estuarine region of the rivers

Rhine, Meuse, and Scheldt in relation to the hydrography of the area. V. The Cardiidae.

Basteria 41: 21-32) geven informatie over de verspreiding van kokkels in Oosten

Westerschelde in relatie tot het zoutgehalte.

Verwerking: verwijzing is overgenomen.

Paragraaf 4.5, 2e alinea: wat is natuurlijk hard substraat en wat zijn ruggen?

Verwerking: onder natuurlijk hard substraat wordt veen- en kleibanken verstaan.

Onder ruggen wordt zand- en schelpruggen verstaan.

Is aangevuld.

Paragraaf 4.8, 1^{ste} alinea: de significante verbanden vinden hun oorzaak mede in de onderlinge afhankelijkheid van de variabelen, bijv. diepte en droogvalduur zijn direct gerelateerd en zullen idealiter een correlatie van -1.00 hebben.

Verwerking: droogvalduur staat er ten onterechte tussen en is verwijderd uit het rapport.

Paragraaf 4.8, Stroomsnelheid: verwijzing naar fig. 13 moet zijn fig. 14.

Verwerking: is aangepast.

Paragraaf 4.10, op 1 na laatste alinea, laatste zin: De geconstateerde overeenkomst vloeit voort uit het feit dat men het gemiddelde als input voor het model heeft gebruikt!

Verwerking: de auteurs onderschrijven dit. De zin is opgenomen ter bevestiging van de constatering.

In paragrafen 4.13.1 en 4.13.2 is herhaaldelijk sprake van watertemperatuur en wintertemperatuur. Als hetzelfde wordt bedoeld is het beter om steeds dezelfde term te gebruiken en daarbij tevens de eerste keer aan te geven hoe die temperatuur is bepaald (bijv. over welke periode).

Verwerking: is aangepast in watertemperatuur gedurende de winterperiode (december-februari).

Paragraaf 5.1.2, 2e alinea: 'clearance rate' en 'filtratiesnelheid' betekenen niet hetzelfde.

Verwerking: De termen, zoals gebezigd door de betreffende auteurs, zijn hier gebruikt. Daardoor worden filtratiesnelheid en clearance rate (=filtratiesnelheid maal de filtratie-efficiëntie) door elkaar gebruikt.

Paragraaf 5.1.2, laatste zin: hier zou men naar Kristensen (1957. Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. Arch. Neerl. Zool. 12: 351-453) kunnen verwijzen.

Verwerking: verwijzing is overgenomen.

Paragraaf 5.1.3, 1e alinea: hier zou men naar Kuenen (1942. On the distribution of mussels on the intertidal sandflats near Den Helder. Arch. Neerl. Zool. 6: 117-157) kunnen verwijzen.

Verwerking: is overgenomen.

Paragraaf 5.1.3, 3e alinea van achteren: de ribmossel *Geukensia demissa* is gebonden aan met *Spartina* begroeide platen. Zijn ondergrens wordt dus beperkt door de ondergrens van *Spartina*.

Verwerking: is uit het rapport verwijderd.

Kaart 20: de gebieden van Staatsbosbeheer en dat van Natuurmonumenten in de Dollard ontbreken op de kaart.

Verwerking: de afwezigheid van gesloten gebieden in de Dollard is vermeld in legenda van kaart 20.