

**INTERSPECIFIEKE KONKURRENTIE ALS MOGELIJKE VERKLARING
VOOR AANTALSFLUKTUATIES VAN TWEE GRONDELSOORTEN IN
DE GREVELINGEN (POMATOSCHISTUS MINUTUS EN P. MICROPS)**

door

A.K. Glazenburg



Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek
Vierstraat 28, 4401 EA Yerseke

Studentenverslagen D6-1982

Rechten voorbehouden: Van de "Studentenverslagen" is herdruk of aanhaling slechts toegestaan met uitdrukkelijke toestemming van de directeur van het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek te Yerseke.

Inhoud	blz.
Voorwoord	
I. Inleiding	1
II. Materiaal en methode	4
III. Resultaten	6
III.1. De prooien van het dikkopje en de brakwatergrondel	6
III.2. Het voedsel van de verschillende lengteklassen	7
III.3. Het voedsel op de verschillende monsterplaatsen	7
III.4. De biomassa aan prooidieren per 100 magen	8
III.4.1. Het dikkopje	8
III.4.2. De brakwatergrondel	8
III.4.3. Het verschil in maaginhoud tussen het dik- kopje en de brakwatergrondel	9
III.5. De predatie op de bodemfauna	9
IV. Diskussie	10
IV.1. Verspreiding en dichtheid	11
IV.2. Het voedsel	12
IV.3. Intraspecifieke concurrentie	13
IV.4. Experimenteel onderzoek naar concurrentie tussen het dikkopje en de brakwatergrondel	13
IV.5. Konklusies naar aanleiding van de bespreking van de kriteria	14
V. Samenvatting - Summary	15
VI. Literatuur	18
Tabellen	20
Figuren	30

Voorwoord

Hierbij mijn dank aan Geerdinus Doornbos voor de kritische begeleiding bij de totstandkoming van dit verslag en aan Fred Twisk voor de hulp bij de berekeningen.

I. Inleiding

In het kader van de Deltawerken werd het Grevelingenbekken in mei 1971 afgesloten van de Noordzee. Aan de oostkant was het bekken reeds in 1964 van de Krammer afgesloten. Zodoende ontstond er een stagnant zout meer, met een oppervlakte van 108 km² (Fig. 1). Door het wegvallen van het getij is het intergetijdengebied verdwenen en is de helderheid van het water sterk toegenomen. Bovendien veranderde het zoutgehalte: het chloridegehalte daalde van ca. 17 ‰ in 1971 tot beneden de 12,5 ‰ Cl⁻ in 1978. Deze veranderingen hebben grote gevolgen gehad voor de flora en fauna in dit gebied (Nienhuis, 1978).

Ook de visfauna heeft veranderingen ondergaan. Van 1960 tot 1978 liep het aantal met de boomkor gevangen soorten terug van 31 naar 20. (Vaas, 1979). In december 1978 werd het contact met de Noordzee hersteld via een doorlaatsluis in de Brouwersdam. Het doel hiervan was om de chloriniteit van het water in het meer terug te brengen op een peil van tenminste 16 ‰ Cl⁻. Doordat de sluis in 1979 het hele jaar open stond steeg het aantal soorten met ca. 30%. Het jaar daarop echter was de sluis 's zomers dicht en waren deze "nieuwe" soorten weer verdwenen (Doornbos, 1980).

Van schol, de belangrijkste platvis in het gebied, liepen de aantallen na de afsluiting sterk terug. Alleen in het jaar dat de sluis open stond was er sprake van een lichte toename als gevolg van intrek van jonge exemplaren. Koornaarvissen, sprot en driedoornige stekelbaars namen sinds de afsluiting in aantal toe. De laatste jaren nemen de eerste twee echter weer af. Een nieuwe soort is de zwarte grondel *Gobius niger*, die in 1976 voor het eerst werd waargenomen. Deze soort verscheen ook in het Veerse Meer regelmatig in de vangsten enkele jaren na de afsluiting van deze zeearm (Vaas et al., 1975). Behalve de zwarte grondel komen er in de Grevelingen nog vier grondelsoorten voor (Doornbos, 1980): het dikkopje *Pomatoschistus minutus*, de brakwatergrondel *P. microps*, de kleurige grondel *P. pictus* en de glasgrondel *Aphia minuta*.

Dit onderzoek richt zich op de twee algemeenste grondelsoorten, het dikkopje en de brakwatergrondel. Beide soorten lijken veel op elkaar. Het dikkopje is iets groter en heeft een wat andere pigmentatie dan de brakwatergrondel (Wheeler, 1969). Ze komen langs een groot deel van de Europese Atlantische kust voor. De vissen worden hoogstens twee jaar oud,

een groot deel van de populatie leeft echter maar één seizoen (de Graaf, 1979). Slechts een beperkt aantal doet dus mee aan de voortplanting en brengt na de winter een nieuwe populatie voort. In het Grevelingenmeer betreft dat slechts 1 à 2 procent van de populatie die aan het einde van de zomer aanwezig is (Doornbos, 1981). De brakwatergrondel komt op ondiepere plaatsen voor dan het dikkopje (van der Gaag, 1977) en is beter aangepast aan de hoge temperaturen die daar in de zomer kunnen voorkomen (Fonds en Veldhuis, 1973).

Vanaf de afsluiting tot 1977 zijn de aantallen dikkopjes en brakwatergrondels in het Grevelingenmeer niet wezenlijk veranderd. Opvallend is de sterke toename van beide soorten in 1978 (Fig. 2). In 1979 en 1980 blijven de dikkopjes in de vangsten toenemen, de brakwatergrondel wordt dan echter nauwelijks meer gevangen. Ook in andere gebieden komen sterke fluctuaties in de aantallen van beide soorten voor, waarbij de ene soort veel talrijker is dan de andere (Vaas, 1970; Fonds, 1973).

Door Fonds (1973) is gesuggereerd dat deze fluctuaties o.a. een gevolg zouden zijn van de watertemperaturen in de winter. De brakwatergrondel overwintert namelijk over het algemeen in ondieper water dan het dikkopje en zou dientengevolge meer te lijden hebben van een strenge winter. Dit kan het verschil in ontwikkeling van beide populaties in het Grevelingenmeer gedeeltelijk verklaren. De winter van 1978/1979 was erg koud. Op sommige plaatsen in de Grevelingen had zich ijs afgezet, terwijl de lethale temperatuur voor beide soorten bij 1 à 2 graden boven het vriespunt ligt (Fonds, 1973). Het niet weer op peil komen van de populatie brakwatergrondels in de zomer van 1979 is hiermee verklaarbaar. Er is nog zo'n voorbeeld waarop deze verklaring van toepassing is: na de strenge winter van 1962/1963 nam in het Veerse Meer de populatie brakwatergrondels drastisch af en bleef de populatie dikkopjes onaangetast. De dichtheid van de brakwatergrondels nam af van bijna 1000 (aantal per 100 min. korren) tot enkele tientallen. De dichtheid dikkopjes bleef constant op ± 1000 (Vaas, 1970). Aan de gegevens van het Veerse Meer is te zien hoe snel de populatie zich daarna weer kan herstellen. Reeds de tweede zomer na de strenge winter is het aantal gevangen brakwatergrondels weer als daarvoor.

Het is de vraag waarom dit herstel niet in de Grevelingen heeft plaatsgevonden. Aan de enorme toename van het aantal dikkopjes te zien zijn de omstandigheden in de zomer van 1979 gunstig geweest. Er zijn verschillende antwoorden mogelijk. Het zou kunnen, dat de populatie brakwater-

grondels dermate was uitgedund dat er ook voor de tweede zomer nog te weinig volwassen dieren waren om de populatie te kunnen herstellen. Het feit dat de winter van 1962/1963 strenger was dan die van 1978/1979 maakt deze verklaring niet onmogelijk, gezien het om verschillende gebieden gaat, maar wel minder waarschijnlijk. Er is echter nog een andere hypothese mogelijk en deze is uitgangspunt geweest voor het verdere onderzoek, namelijk dat concurrentie mede een rol kan spelen bij de dominantie van één van beide soorten. Verondersteld wordt dat de populatiegrootte van de brakwatergrondel in 1980 beperkt is geweest door concurrentie van deze soort met het dikkopje. Mogelijk hebben de betrekkelijk koude zomers van 1979 en 1980 het dikkopje de kans gegeven ook in de ondiepe gedeeltes van het meer door te dringen om daar de opengevallen niche van de brakwatergrondel in te nemen.

Miller (1967) belicht in een beknopt overzicht aan de hand van voorbeelden het begrip concurrentie en bespreekt de problemen van het aantonen van concurrentie. Reynoldson en Bellamy (1970) stelden naar aanleiding hiervan criteria op waaraan vermeende gevallen van concurrentie getoetst zouden moeten worden. Zij definiëerden concurrentie als volgt: "competition is occurring when an organism uses more energy to obtain or maintain a unit of resource due to the presence of another individual than it would otherwise do". Deze criteria zijn op de twee grondels toegepast:

1. Verspreiding en dichtheid van de twee soorten moeten uit het oogpunt van concurrentie verklaarbaar zijn.
2. Beide soorten moeten iets uit de habitat samen gebruiken.
3. Bij beide soorten moet er sprake zijn van intraspecifieke concurrentie. Dit zou moeten blijken uit gegevens over groei, vruchtbaarheid en de leeftijdsopbouw van de twee populaties.
4. Manipulaties in het veld met voedsel, ruimte e.d., alsook met de beide populaties moeten met concurrentie verklaarbare gevolgen hebben. (Of aan dit criterium wordt voldaan zal in de meeste gevallen niet onderzocht kunnen worden. Reynoldson en Bellamy stellen dit echter niet als essentieel om concurrentie te kunnen veronderstellen).
5. Verwijdering, reductie of introductie van een andere soort moet met concurrentie verklaarbare gevolgen hebben.

Hoe de voedselsamenstelling van beide grondelsoorten in de Grevelingen precies is werd aan de hand van maaginhoud-analyses bestudeerd. Het resul-

taat hiervan maakt duidelijk of aan criterium twee wordt voldaan. De criteria 1, 3 en 5 worden verder besproken in de Diskussie.

II. Materiaal en methode

Voor interspecifieke voedselkonkurrentie is het nodig dat de voedselspektra van beide soorten elkaar overlappen. Om dit te onderzoeken zijn in de periode augustus tot december 1980 beide grondelsoorten gevangen in de Grevelingen. Bij de aanvang van deze periode is de dichtheid grondels het grootst, in november en oktober neemt deze vrij snel weer af (Doornbos, 1981). Aangenomen is dat vooral in augustus en september konkurrentie zou kunnen optreden.

Voor het verzamelen van de dieren werd om de veertien dagen een vis-tocht gehouden. Er werd op vier plaatsen gemonsterd, in het oostelijk deel ten zuidoosten van de Veermansplaat en ten oosten van Herkingen, in het westelijk deel ten zuiden van de Hompelvoet en ten oosten van de Brouwersdam (Fig. 1). In het westelijk en midden gedeelte van het Grevelingenmeer bestaat de bodem voornamelijk uit fijn tot zeer fijn zand en schelpresten en is vrijwel onbegroeid. In het oostelijk deel daarentegen bestaat de bodem hoofdzakelijk uit zavel en slib en is begroeid met zee-gras en allerlei wieren, waarvan *Chaetomorpha spec.* de belangrijkste is (Nienhuis, 1978; Nieuwenhuize et al., 1980). In deze gebieden werd diep (meer dan 5 m), middeldiep (tussen 2 en 5 m) en ondiep (tussen 0,60 en 2 m) gevist. Op diep en middeldiep water werd gevist met de "Maris Stella" voorzien van een drie meter boomkor en een fijnmazig net met een maaswijdte van 6 mm in de staart, op ondiep water werd gevist met de visvlet "Riekus" voorzien van een twee meter boomkor en een maaswijdte van 5 mm in de staart. Aangenomen is dat met de gegevens van deze 12 monsterplaatsen tezamen een representatief beeld van het hele Grevelingenmeer verkregen werd. In totaal is op iedere plaats zeven maal gevist.

De gevangen grondels werden verdoofd in een MS 222 oplossing om eventueel uitbraken van voedsel te voorkomen en daarna gefixeerd in een 4% formaline-oplossing. De krimp die daarbij optreedt is dermate gering, minder dan 1%, dat deze te verwaarlozen is (de Graaf, 1979). Op het laboratorium werden de grondels in lengteklassen van 5 mm verdeeld. Per lengteklasse werden maximaal 10 dieren uit één trek onderzocht. Onder de binoculair werden de magen uitgeprepareerd en werd de inhoud bepaald. Getracht werd de prooien

zo veel mogelijk op soort te determineren. Daarnaast werden hogere taxonomische groepen onderscheiden. Dat werd bijvoorbeeld gedaan bij copepoden, waarbij het op soort determineren erg tijdrovend is en bovendien niet essentieel voor het onderzoek werd geacht. Van polychaeten werden meestal slechts enkele borstels aangetroffen, zodat vaak de soort niet bepaald kon worden.

Hierna werd het aantal prooidieren per soort of groep geteld. Bovendien werden de grotere prooisoorten, zoals aasgarnalen en zeepissebedden in lengteklassen van hele millimeters verdeeld. Krimp door formaline treedt bij deze dieren vanwege hun exoskelet vrijwel niet op (A. Fortuin, pers. meded.). Er zal verschil zijn in verteringssnelheid van de verschillende prooisoorten. Het is bijvoorbeeld te verwachten dat een bepaalde biomassa van een groot prooidier langzamer verteerd wordt dan eenzelfde biomassa van een aantal kleine prooidieren. Daarom kan de verhouding in aangetroffen prooisoorten verschillen met de verhouding gegeten prooisoorten. Dit verschil is niet onderzocht, maar zal in de maag nog minder groot zijn dan verderop in de darmtractus. Bij de verdere berekeningen is hiermede dan ook geen rekening gehouden.

De aantallen van de verschillende soorten prooidieren in magen van het dikkopje zijn vergeleken met die in magen van de brakwatergrondel. Tevens zijn de biomassa's van de belangrijkste prooisoorten berekend. Pas dan kan men zien in welke verhouding bijvoorbeeld copepoden en grotere crustaceeën gegeten worden. Voor deze "vertaling" van aantallen in biomassa's zijn de incidenteel gegeten prooisoorten weggelaten daar zij wat de totale biomassa betreft niet van belang zijn. De berekende maaginhouden zullen dus een fractie lager zijn dan ze in werkelijkheid waren.

Voor foraminiferen en copepoden is een gemiddeld gewicht aangenomen. Van honderd foraminiferen die in magen werden gevonden werd het volume bepaald, hun soortelijk gewicht werd gesteld op 1. Gemiddeld was het versgewicht 0,1 mg, voor het drooggewicht werd daarvan 10% genomen (C. Bakker, pers. meded.). Voor het verschil tussen asvrijdrooggewicht en drooggewicht werd een faktor 0,7 genomen (van Beek, 1976). Voor copepoden werd uitgegaan van een gemiddeld gewicht van 0,01 mg drooggewicht per individu. Er waren grote verschillen in lengte bij de grotere prooisoorten. Omdat de lengte-gewichtrelatie niet lineair is kan niet van een gemiddelde lengte worden uitgegaan voor de berekening van het gewicht. Daarom zijn deze prooien per soort in lengteklassen van hele millimeters verdeeld,

waarna met de lengte-gewichtrelatie voor iedere lengteklasse van een prooi soort het gewicht is berekend en daarna de gemiddelde aangetroffen biomassa van elke soort per maag. De gebruikte lengte-gewichtrelaties zijn afgeleid uit gegevens van A. Fortuin (pers. meded.):

$$\textit{Praunus flexuosus} : W = 1,0 \times 10^{-3} \cdot L^{3,09}$$

(aasgarnaal)

$$\textit{Gammarus locusta} : W = 6,23 \times 10^{-3} \cdot L^{2,49}$$

(vlokreeft)

$$\textit{Idotea chelipes} : W = 17,8 \times 10^{-3} \cdot L^{2,01}$$

(zeepissebed)

Tenslotte is er nog een schatting gemaakt van de predatie van de totale populaties van het dikkopje en de brakwatergrondel op de bodemfauna met behulp van de omrekeningsformule van Healey (1971) waarmee uit de maaginhoud de hoeveelheid opgenomen voedsel per dag kan worden afgeleid:

$$Y = 0,0081 T + 0,0395 F + 0,1115$$

Hierin is "Y" het aantal mg drooggewicht opgenomen voedsel per uur, "T" de watertemperatuur in C° en "F" de gemiddelde maaginhoud in mg drooggewicht. De 10% korrektie die Healey aanbeveelt is toegepast. Met behulp van deze schatting kan een indruk worden verkregen van de kwantitatieve rol van beide grondelsoorten in het voedselweb van het Grevelingenmeer.

III. Resultaten

III.1. De prooien van het dikkopje en de brakwatergrondel

Van de grote variëteit aan prooi soorten (Tabel I) werden slechts enkele soorten veelvuldig aangetroffen. Het hoofdvoedsel van beide grondelsoorten bleek te bestaan uit copepoden (voornamelijk harpacticiden), de aasgarnaal *Praunus flexuosus*, de vlokreeft *Gammarus locusta* en de zeepissebed *Idotea chelipes* (Tabel II). Uit het totaaloverzicht blijkt dat er een grote overlap is van de voedselspektra van beide soorten. Tevens blijkt dat het dikkopje een uitgebreider menu heeft dan de brakwatergrondel. De "extra" prooien van het dikkopje zijn polychaeten, foraminiferen en ostracoden. Bij een splitsing van de twaalf monsterplaatsen blijkt dat deze organismen, op twee plaatsen na, vooral dieper dan twee meter gegeten worden (Tabel III). De brakwatergrondel werd voornamelijk gevangen in de ondiepe trekken (Fig. 3),

daar waar beide soorten samen voorkomen is hun voedselsamenstelling dus vrijwel indentiek. Het verschil tussen beide grondelsoorten wat betreft de incidenteel aangetroffen prooisoorten kan louter veroorzaakt worden door het verschil in aantal onderzochte magen.

III.2. Het voedsel van de verschillende lengteklassen

Bij een vergelijking van het menu van de verschillende lengteklassen blijken de kleinste grondels vrijwel uitsluitend copepoden te consumeren (Tabel II). Met toenemende lengte van de vissen neemt het aantal gegeten copepoden af. Dit houdt wellicht verband met het feit dat de overige prooidieren voor de kleinste vissen te groot of te snel zijn. Met toenemende lengte wordt overgeschakeld op aasgarnalen en vlokreeften en daarna op zeepissebedden. Bij het dikkopje komen daar nog foraminiferen bij.

Aan de gegevens van het dikkopje is te zien dat het percentage lege magen met toenemende lengte groter wordt (Tabel II). Dit heeft vermoedelijk te maken met het overschakelen op grotere prooisoorten. Copepoden worden mogelijk met grote regelmaat van de bodem opgehapt, terwijl aasgarnalen, vlokreeften en zeepissebedden met grotere tussenpozen gegeten zullen worden.

III.3. Het voedsel op de verschillende monsterplaatsen

Bekijken we de resultaten van de verschillende monsterplaatsen dan blijkt dat de grotere crustaceeën vooral in het oostelijk deel van het Grevelingenmeer gegeten worden (Tabel III). In het westelijk deel worden vrijwel alleen copepoden gegeten. Dit houdt naar alle waarschijnlijkheid verband met de aanwezigheid van *Chaetomorpha spec.* en zeegras op de slikkige bodem in het oosten, waarin aasgarnalen, vlokreeften en zeepissebedden talrijk voorkomen (Nienhuis en de Bree, 1977).

De grote aantallen foraminiferen en ostracoden worden veroorzaakt door enkele monsters waarbij deze prooidieren in enorme aantallen in de magen werden aangetroffen. Deze vissen moeten op een plaats zijn gevangen waar deze prooisoorten massaal voorkwamen. Het duidelijkst was dit bij Herkingen, op een plaats dieper dan vijf meter.

Het is niet precies bekend, maar de stellige indruk bestaat dat het grootste deel van de grondels zich bevindt in het westelijk deel van

de Grevelingen (G. Doornbos, pers.meded.). Als dit juist is moet gekonkludeerd worden dat de aanwezigheid van aasgarnalen, vlokreeften en zeepissebedden geen voorwaarde voor de grondels is om zich goed te kunnen ontwikkelen. Wellicht is er in het oostelijk deel alleen maar sprake van een voorkeur voor deze grotere crustaceeën. Het zou interessant zijn te onderzoeken of de gemiddelde lengte van deze vissen afwijkt van die in het westelijk deel.

III.4. De biomassa aan prooidieren per 100 magen

III.4.1. Het dikkopje

Als de aantallen prooidieren worden omgerekend in biomassa's blijkt het aandeel van de copepoden in het voedselpakket minder groot te zijn dan men in eerste instantie uit de aantallen zou afleiden (Fig. 4a). Tot een lengte van ca. 40 mm bestaat het hoofdvoedsel uit copepoden. Hoe groter de dikkopjes hoe meer de aasgarnaal, de vlokreeft en de zeepissebed de plaats van de copepoden innemen. Vissen groter dan 50 mm prefereren hoofdzakelijk op zeepissebedden. Het kleine percentage dieren groter dan 50 mm buiten beschouwing gelaten is de gemiddelde biomassa per 100 magen iets minder dan 20 mg AVDG.

Gedurende de periode september-november was ongeveer 70% van de dikkopjes tussen de 35 en 45 mm lang (Fig. 4b). Voor deze groep blijken copepoden het meest belangrijke voedsel te zijn, de grotere crustaceeën tezamen worden iets minder gegeten. Zeepissebedden zijn voor deze groep minder belangrijk dan vlokreeften en aasgarnalen.

III.4.2. De brakwatergrondel

De dichtheid brakwatergrondels was in 1980 veel lager dan die van de dikkopjes. Het aantal onderzochte magen van de brakwatergrondel is daardoor veel kleiner gebleven dan die van het dikkopje. De voedselsamenstelling is, ook in biomassa's uitgedrukt vrijwel hetzelfde, alleen zijndeze grondels kleiner (Fig. 5). Tot een lengte van ongeveer 40 mm worden vrijwel uitsluitend copepoden gegeten, daarna wordt overgeschakeld op aasgarnalen, vlokreeften en zeepissebedden. De hoeveelheid zeepissebedden bij de grootste lengteklassen is echter minder extreem

dan bij het dikkopje, daarentegen is de biomassa aasgarnalen groter. Deze laatste waarden hebben echter minder betekenis omdat ze van slechts enkele vissen afkomstig zijn. De biomassa's per maag zijn bij de brakwatergrondel veel groter dan bij het dikkopje: tussen de 40 en 50 mg AVDG per 100 magen, het kleine percentage vissen groter dan 40 mm buiten beschouwing gelaten.

III.4.3. Het verschil in maaginhoud tussen het dikkopje en de brakwatergrondel

De biomassa's in de dikkopjesmagen zijn maar de helft van de biomassa's in de brakwatergrondelmagen. De lengte-gewichtrelaties zijn echter voor beide grondelsoorten verschillend. Voor een juiste interpretatie zijn de maaginhouden daarom per gewichtseenheid grondel met elkaar vergeleken (Fig. 6). Ook dan blijkt echter dat de brakwatergrondel meer dan tweemaal zoveel voedsel in zijn maag heeft en waarschijnlijk dus ook meer eet (zie Diskussie).

III.5. De predatie op de bodemfauna

Nu per lengteklasse de gemiddelde maaginhoud bekend is, alsmede het totaal aantal brakwatergrondels en dikkopjes en de frequentie waarmee iedere lengteklasse voorkomt (Doornbos, 1981), kan de predatie van beide grondelsoorten op de epibenthische fauna in het Grevelingenmeer berekend worden. Hiervoor is een omrekeningsformule nodig waarmee voor de gevonden maaginhoud een bijpassende waarde voor de per tijdseenheid gegeten hoeveelheid voedsel bepaald kan worden. Zo'n formule geeft Healey (1971) voor het dikkopje (zie hfst. II). Omdat er geen formule voor de brakwatergrondel bestaat is voor de berekening van de konsumptie door de brakwatergrondels van dezelfde formule gebruik gemaakt. Zeker wat de brakwatergrondels betreft is er dus sprake van een ruwe schatting.

Van september tot december neemt de konsumptie af. Dit wordt veroorzaakt door de sterke afname van het aantal grondels en de dalende watertemperatuur. We krijgen dan ook een snelle afname van de totale hoeveelheid gegeten prooien te zien (Tabel IV). Met behulp van deze getallen en de verhouding in voedselsamenstelling op basis van biomassa (Fig. 4 en 5) kan dan afgeleid worden hoeveel van iedere soort gegeten is:

Totale konsumptie aan epibenthische fauna door de populaties van het dikkopje en de brakwatergrondel in het Grevelingenmeer gedurende de periode 1 september - 1 december 1980.

Prooi	Dikkopje	Brakwatergrondel
Copepoda	35,7 ton AVDG	1,44 ton AVDG
Foraminiferida	1,4 " "	0 " "
Praunus flexuosus	9,1 " "	0,16 " "
Idotea chelipes	6,3 " "	0,30 " "
Gammarus locusta	7,0 " "	0,41 " "
Totaal	59,5 " "	2,31 " "

Of deze predatiedruk aanleiding geeft om voedselkonkurrentie te veronderstellen wordt bepaald door de grenswaarde van de dichtheid waarbij de konditie van de vissen achteruit gaat (Reynoldson en Bellamy, 1970).

Voor een schatting van de jaarkonsumptie is het dichtheidsverloop van de vissen een belangrijk gegeven, alsmede de watertemperaturen. Van december tot eind juni is voor het dikkopje - en tot eind juli voor de brakwatergrondel - de dichtheid zeer laag en is mede gezien de lage watertemperaturen de konsumptie, ten opzichte van die in de zomer, te verwaarlozen. In de maand augustus is de dichtheid het grootst maar is de gemiddelde lengte van de vissen klein. Daarentegen zijn in juli en augustus de watertemperaturen het hoogst. De konsumptie op jaarbasis zal dan ook niet meer dan een faktor 2 hoger liggen dan de konsumptie tijdens de onderzoeksmaanden. Over geheel 1980 wordt daarmee in het Grevelingenmeer (108 km²) de konsumptie voor de totale populatie van het dikkopje geschat op ca. 119 ton AVDG en voor de totale populatie van de brakwatergrondel op ca. 4,62 ton AVDG. Omgerekend komt dat neer op respektievelijk 1,1 en 0,04 g AVD m⁻².⁻¹_j.

IV. Diskussie

Hierin wordt besproken in hoeverre de omstandigheden van de grondels in het Grevelingenmeer voldoen aan de door Reynoldson en Bellamy (1970) opgestelde criteria voor interspecifieke konkurrentie.

IV.1. Verspreiding en dichtheid

Op het Balgzand werd gevonden dat waarschijnlijk de daar voorkomende dikkopjes onderdeel zijn van een populatie die over de gehele Noordzee verspreid is (van der Gaag, 1977; Fonds, 1973). Van Beek (1976) vraagt zich daarentegen af of de aantalstoename op het Balgzand wel door immigratie veroorzaakt wordt, aangezien dezelfde toename ook in het van de Noordzee afgesloten Veerse Meer te zien is in de maanden juli en augustus. Ook in het Grevelingenmeer zijn de dikkopjes als een vrijwel zelfstandige populatie te beschouwen.

Reeds is vermeld dat de Grevelingen een stagnant meer is, getijdenmigratie van de brakwatergrondel, zoals die door van der Gaag (1977) is vastgesteld op het Balgzand, komt hier dus niet voor. Ook door anderen (Jones en Miller, 1966; Healey, 1972) is vastgesteld dat de brakwatergrondel vooral in het getijdengebied te vinden is. Het dikkopje daarentegen komt nooit in grote getale op de droogvallende platen voor. Van deze soort blijft op het Balgzand 80% ook bij hoog water in de geulen (van Beek, 1976). Hieruit kan afgeleid worden dat in getijdengebieden beide soorten sterk gescheiden leven, ieder aan een kant van de laagwatergrens. In het stagnante Grevelingenmeer is de situatie anders, van getijdenmigratie en een laagwatergrens is geen sprake. De verspreidingsgebieden van beide grondelsoorten zijn hier dan ook veel minder duidelijk gescheiden. In 1980 verbleef 2/5 van de dikkopjespopulatie in water van minder dan 2 meter diep (Fig. 3). In het Grevelingenmeer komt de brakwatergrondel ook in dieper water voor, zij het in minder grote aantallen dan in de ondiepe delen. Er kan dan ook vastgesteld worden dat de overlapping van de verspreidingsgebieden van beide grondelsoorten in het Grevelingenmeer groter is dan in een getijdengebied zoals in de Waddenzee. In 1980 was de hoogste dichtheid grondels $7,2 \text{ ind. m}^{-2}$. Dat was in het gebied dieper dan 5 meter. De populatie bestond daar voor vrijwel 100% uit dikkopjes. In het middeldiepe gebied (2 - 5 m) was de dichtheid in augustus $5,5 \text{ ind. m}^{-2}$, waarvan 0,01% brakwatergrondels en 99,99% dikkopjes. In het ondiepe gebied (0,60 - 2 m) was de dichtheid 3 ind. m^{-2} , waarvan 12% brakwatergrondels en 88% dikkopjes (Tabel V). Vergeleken met andere gebieden zijn de geschatte maximale dichtheden in het Grevelingenmeer hoog (Tabel VI). Dat bij deze hoge dichtheden in het Grevelingenmeer de grondels elkaar regelmatig verstoren is niet onwaarschijnlijk. Homogeen verspreid zouden de vissen in het ondiepe gebied onge-

veer 60 cm van elkaar vandaan zitten. In het diepe gebied zitten de dikkopjes zelfs minder dan 30 cm van elkaar. Daar waar beide grondelsoorten samen voorkomen en de totale dichtheid grondels hoog is, zal ook sprake van interspecifieke concurrentie kunnen zijn. Intraspecifieke concurrentie ten gevolge van grote dichtheden is o.a. waargenomen bij de "bay goby", *Lepidogobius lepidus*, (Grossman, 1980).

Dat er jaren zijn waarin afwisselend de ene soort veel talrijker is dan de andere, dat beide soorten er in hoge dichtheden voorkomen en dat de verspreidingsgebieden elkaar overlappen maakt dat de situatie in het Grevelingenmeer voldoet aan criterium 1.

IV.2. Het voedsel

De belangrijkste prooi-soort voor grondels in het Elbe estuarium (Kühl, 1961) en op het Balgzand (Fonds, 1973) is de garnaal *Crangon crangon* en in het Yhtan estuarium (Healey, 1972) is dat de langsprietgarnaal *Corophium volutator*. Daarnaast waren in deze gebieden copepoden en gammariden belangrijk als voedsel. In de brakke Schlei fjord (Oostzee) predeerden jonge brakwatergrondels en dikkopjes hoofdzakelijk op calanoïden en harpacticiden en in mindere mate op oligochaeten (Schmidt-Moser en Westphal, 1981). In het Grevelingenmeer is alleen voor de maanden september tot december het menu van de grondels bekend. Vergelijken we de prooidieren uit deze maanden met die uit dezelfde periode van het Balgzand (van Beek, 1976) dan valt op dat garnalen in het Grevelingenmeer, in tegenstelling tot het Balgzand, een onbeduidende voedselbron zijn. Daarentegen zijn mysiden, voor al *Praunus flexuosus* en in mindere mate *Idotea chelipes*, in het Grevelingenmeer een belangrijke voedselbron, terwijl deze prooidieren nauwelijks in de grondelmagen op het Balgzand voorkomen. Copepoden en gammariden zijn in beide gebieden belangrijk voedsel.

Mogelijk houdt de toename van het aantal dikkopjes vanaf 1978 in het Grevelingenmeer verband met het voedselaanbod. Vanaf 1977 namelijk is er een enorme stijging te zien van het aantal crustaceeën (R.H.D. Lambeck, pers. meded.). Het aantal dikkopjes vertoont hetzelfde beeld.

In het Grevelingenmeer overlapt het voedselspektrum van het dikkopje dat van de brakwatergrondel volledig, bovendien overlappen de verspreidingsgebieden elkaar. Beide soorten delen dus zowel ruimte als voedsel, zodat ook aan criterium 2 wordt voldaan. Een ruwe schatting van de jaarproductie

in de totale Grevelingen (in 1978) van *Praunus flexuosus* is 150-402 ton AVDG. Voor *Idotea chelipes* is dat 94-218 ton AVDG (pers. meded. A. Fortuin). De jaarkonsumptie van *P. flexuosus* en *I. chelipes* door grondels in de Grevelingen in 1980 kan geschat worden op respectievelijk 19 en 13 ton AVDG. Vermoedelijk komen andere konsumenten van deze prooidieren niet in grote aantallen voor. Door predatie zal dus ruwweg niet meer dan 10% van de *P. flexuosus* en de *I. chelipes* populatie verdwijnen. Voedselschaarste lijkt daarmee onwaarschijnlijk.

IV.3. Intraspecifieke concurrentie

In 1980 is de groei van de dikkopjes minder geweest dan in de jaren daarvoor. De groei van de brakwatergrondels is daarentegen hetzelfde gebleven (Tabel VII). Mogelijk is er sprake van een oorzakelijk verband: onderlinge verstoring kan de groei van de dikkopjes hebben vertraagd. Daarbij komt dat de magen van de dikkopjes minder goed gevuld zijn dan die van de brakwatergrondels. In principe zou dit verband kunnen houden met het feit dat de meeste brakwatergrondels in ondieper water gevangen zijn dan de dikkopjes. De temperatuur kan in het ondiepe deel overdag sterk oplopen en als gevolg daarvan zou ook het metabolisme en de voedselopname sneller kunnen zijn. In de maanden september tot en met november zijn de middagtemperaturen gemiddeld echter niet zo hoog als in de zomer. In de 's ochtends in ondiep en diep water gemeten watertemperaturen zijn geen verschillen van betekenis waar te nemen (Fig. 7). Bovendien hoeft een versnelde voedselopname niet automatisch tot een grotere maaginhoud te leiden.

Zowel de trage groei bij de dikkopjes in 1980 als de slecht gevulde magen zijn aanwijzingen voor intraspecifieke concurrentie. Of er ook aan criterium 3 wordt voldaan kan niet met zekerheid gezegd worden, omdat er geen aanwijzingen zijn dat er ook bij de brakwatergrondel sprake is van intraspecifieke concurrentie.

IV.4. Experimenteel onderzoek naar concurrentie tussen het dikkopje en de brakwatergrondel

Hierover is kort geleden een artikel verschenen van Edlund en Magnhagen (1981). Uit hun aquariumproeven blijkt dat het dikkopje de brakwater-

grondel kan verdringen bij een "konkurrentieslag". Waar beide soorten voorkwamen was het voedselspektrum van het dikkopje het breedst en overlapte dat van de brakwatergrondel volledig. Wanneer beide soorten gescheiden werden gehouden was het voedselspektrum van de brakwatergrondel gelijk aan dat van het dikkopje. Een dominante rol van het dikkopje kan ook verwacht worden vanuit een theoretische benadering: de soort met de grootste groeisnelheid en het efficiëntste metabolisme (Fonds en Veldhuis, 1973) heeft de beste kansen om de konkurrentie te winnen (Miller, 1967; de Wit, 1970).

In het overlappingsgebied in het Grevelingenmeer is de voedselsamenstelling van de brakwatergrondel vrijwel identiek aan die van het dikkopje. Of aan criterium 5 wordt voldaan is onduidelijk. Experimenteel onderzoek laat zien dat konkurrentie tussen beide soorten zeer wel mogelijk is, maar de resultaten geven geen aanwijzing dat dat in de Grevelingen ook het geval is.

IV.5. Konklusies naar aanleiding van de bespreking van de criteria

Er kan alleen gesteld worden dat konkurrentie tussen het dikkopje en de brakwatergrondel in het Grevelingenmeer in principe mogelijk is (criteria 1 en 2), maar dat niet aangetoond kan worden dat ook aan de criteria 3 en 5 wordt voldaan. Het enige eenduidige gegeven voor deze laatste criteria is de vertraagde groei van het dikkopje. Dit strookt met het gegeven dat de magen van de dikkopjes minder goed gevuld zijn dan die van de brakwatergrondels.

Drievijfde van de populatie van het dikkopje bevindt zich in water dieper dan twee meter en er zijn geen aanwijzingen dat de minder goed gevulde magen en de vertraagde groei juist in de ondiepe gebieden voorkwamen. Dat leidt tot de konklusie dat in het gedeelte dieper dan 2 m er vermoedelijk sprake is van intraspecifieke konkurrentie bij de dikkopjes. Immers, brakwatergrondels komen daar, zeker in het gebied dat dieper dan 5 m is, nauwelijks voor.

Gezien het feit, dat de dichtheden in het diepe gebied meer dan twee maal zo hoog waren als in het ondiepe gebied en dat de gegevens van de brakwatergrondel wat voedselsamenstelling, maaginhoud en groei betreft geen aanwijzingen geven dat deze gevolgen van intraspecifieke konkurrentie ondervonden, lijkt er ook geen sprake te kunnen zijn van interspecifieke konkurrentie. Wat betreft de konkurrentie tussen de dikkopjes onderling

in het diepe gebied is het niet duidelijk of het gaat om competitie om ruimte of om voedsel. Gezien de grote dichtheid lijkt de eerste mogelijkheid niet onwaarschijnlijk.

Voor het onderzoek naar de mogelijkheid van voedselschaarste is een schatting van de predatie door de grondels op de epibenthische fauna nodig. Voor de omrekening van de biomassa's in de magen naar de dagelijks gegeten biomassa's is de formule van Healey (1971) gebruikt. De reikwijdte wat de geldigheid van deze formule betreft is klein. De formule is afgeleid van de specifieke omstandigheden in het Yhtan estuarium, waar het hoofdvoedsel van de grondels anders is dan in het Grevelingenmeer. De invloed van de hoeveelheid voedsel in de maag is, vergeleken met de invloed van de watertemperatuur, klein. Hierdoor vallen de verschillen in maaginhoud na omrekening tot consumptie per uur grotendeels weg. De vraag dient zich aan of dit wel terecht is. Mogelijk geldt de formule niet in omstandigheden met een voedseltekort. Ook de faktor lengte is niet in de formule opgenomen. De berekende consumptie zou daarom een overschatting kunnen zijn, met name de consumptie voor het dikkopje in de maand november.

De consumptie door de totale dikkopjespopulatie in het Grevelingenmeer in september 1980 was volgens de formule 35 ton AVDG, omgerekend is dat $74 \text{ mg AVD m}^{-2} \text{ week}^{-1}$. De dichtheid was in die maand gemiddeld 4,4 dikkopjes m^{-2} . Van der Gaag schatte in 1976 op het Balgzand de dichtheid brakwatergrondels op $2,3 \text{ ind. m}^{-2}$ en de consumptie in de maand september tussen 50 en $60 \text{ mg AVD m}^{-2} \text{ week}^{-1}$. Bij een bijna 2 maal zo grote populatiedichtheid is de berekende consumptie slechts $\pm 1,35$ maal zo groot. Wegens de vermoedelijk beperkte geldigheid van de formule van Healey zal het verschil in consumptie in werkelijkheid nog groter zijn. In hoeverre dit verschil veroorzaakt wordt door het verschil in berekeningswijze of door het optreden van konkurrentie blijft onduidelijk.

De eindkonklusie is tweeledig: In principe is interspecifieke konkurrentie in het Grevelingenmeer tussen het dikkopje en de brakwatergrondel mogelijk, maar de verzamelde informatie geeft onvoldoende aanwijzingen om de aantalsfluctuaties zoals die bij beide grondelsoorten voorkomen met interspecifieke konkurrentie te mogen verklaren.

V. Samenvatting

Aantalsfluctuaties, waarbij in het Grevelingenmeer afwisselend *Poma-*

toschistus minutus of *P. microps* domineerde, gaven aanleiding om interspecifieke concurrentie te veronderstellen. De overlap van de verspreidingsgebieden van beide soorten is in het stagnante Grevelingenmeer groter dan in een getijdengebied. Hun dichtheden zijn relatief hoog. Door middel van maaginhoud-analyses is de voedselsamenstelling van beide grondelsoorten onderzocht in de maanden september, oktober en november 1980.

In het gebied waar het dikkopje en de brakwatergrondel naast elkaar voorkomen zijn de voedselsamenstellingen vrijwel aan elkaar gelijk. De meest voorkomende prooidieren zijn achtereenvolgens: copepoden, *Praunus flexuosus*, *Gammarus locusta* en *Idotea chelipes*. Kleine vissen eten hoofdzakelijk copepoden. Met toenemende grootte wordt geleidelijk overgeschakeld op de grotere crustaceeën. Deze grotere crustaceeën worden vooral veel gegeten in het slibrijke en met zeegras en wieren begroeide oostelijk deel van het Grevelingenmeer. Het totale voedselspektrum van een dikkopje is zeer breed. Tenslotte is een schatting gemaakt van de predatie door beide soorten op de epibenthische fauna.

Er zijn aanwijzingen gevonden voor intraspecifieke concurrentie bij *P. minutus*. Maar hoewel interspecifieke concurrentie mogelijk kan worden geacht, zijn er onvoldoende aanwijzingen om de aantalsfluctuaties zoals die bij beide grondelsoorten voorkomen met interspecifieke concurrentie te kunnen verklaren.

Summary

Fluctuations in numbers of alternately dominating *Pomatoschistus minutus* or *P. microps* in Lake Grevelingen indicated that interspecific competition between the two species might exist. The overlap area where both species appear in the stagnant saline Lake Grevelingen is larger than in intertidal areas. Their densities are relatively high.

The food composition of sand goby and common goby is determined by analyzing their stomach contents during September, October and November, 1980. Where both species coexist, their diet is similar. The animals most frequently preyed upon, successively, copepods, *Praunus flexuosus*, *Gammarus locusta* and *Idotea chelipes*. Small fish eat mainly copepods; with increasing length, these are replaced more and more by larger crustaceans. These larger crustaceans are found more often in fish caught

in the muddy eastern part of Lake Grevelingen where eelgrass and seaweeds are prevalent. The complete food spectrum of *P. minutus* is very diverse. An estimation of the predation on the epibenthic fauna is made for both species.

There are indications of intraspecific competition for *P. minutus*. However, though interspecific competition is probable, there is not enough evidence to explain the fluctuations in the numbers of *P. minutus* and *P. microps* by interspecific competition.

VI. Literatuur

- Beek, F.A. van, 1976. Aantallen, groei, produktie en voedselopname van de zandgrondel *P. minutus* en de wadgrondel *P. microps* op het Balgzand. NIOZ Publ. en Versl. 1976-9.
- Doornbos, G., 1980. Veranderingen in de visstand van het Grevelingenmeer sedert de opening van de doorlaatsluis in de Brouwersdan in 1979. DIHO Rapp. en Versl. 1980-2.
- Doornbos, G., 1981. Verwachtingen voor de ontwikkeling van de visstand in een zoute of zoete Grevelingen tegen de achtergrond van de veranderingen die zijn opgetreden in de visfauna in de periode 1960-1980. Yerseke/Middelburg DIHO/RWS, DDMI. Nota Z 81 III 6.
- Edlund, A.M. en C. Magnhagen, 1981. Food segregation, consumption suppression in two coexisting fishes, *Pomatoschistus minutus* and *P. microps*: an experimental demonstration of competition. *Oikos* 36 (1): 23-27.
- Fonds, M., 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, *Gobiidae*, *Pisces*). *Neth. J. Sea Res.* 6 (4): 417-478.
- Fonds, M. en C. Veldhuis, 1973. The oxygen consumption of four different *Pomatoschistus* species (*Pisces*, *Gobiidae*) in relation to water temperature. *Neth. J. Sea Res.* 7: 376-386.
- Gaag, M. van der, 1977. Aantallen, verdeling, groei en voedselopname van twee grondelsoorten op het Balgzand in 1975 en 1976. NIOZ Int. Versl. 1977-9.
- Graaf, U.H. de, 1979. Enkele kleine vissoorten in de ondiepe delen van het Grevelingenmeer: een schatting van hun aantal, biomassa en produktie. DIHO Rapp. en Versl. 1979-1.
- Grossman, G.D., 1980. Food, fights and burrows: the adaptive significance of intraspecific aggression in the bay goby (*Pisces*, *Gobiidae*). *Oecologia* 45 (2): 261-266.
- Healey, M.C., 1971. The distribution and abundance of sand gobies, *Gobius minutus* in the Yhtan estuary. *J. Zool., Lond.* 163: 177-229.
- Healey, M.C., 1972. On the population ecology of the common goby in the Yhtan estuary. *J. Nat. Hist.* 6: 133-145.
- Jones, D. en P.J. Miller, 1966. Seasonal migrations of the common goby, *Pomatoschistus microps* (Krøyer), in Morecambe Bay and elsewhere.

- Hydrobiologia 27: 515-528.
- Kühl, H., 1961. Nahrungsuntersuchungen an einigen Fischen im Elbe-Mündungsgebiet. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch. 16 (2): 90-104.
- Miller, R.S., 1967. Pattern and process in competition. Adv. Ecol. Res. 4: 1-74.
- Nienhuis, P.H., 1978. Lake Grevelingen: a case study of ecosystem changes in a closed estuary. Hydrobiol. Bull. 12 (3/4): 246-259.
- Nienhuis, P.H. en B.H.H. de Bree, 1977. Production and ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Grevelingen estuary, The Netherlands, before and after the closure. Hydrobiologia 52 (1): 55-66.
- Nieuwenhuize, J., J.M. van Liere en A.G. Vlasblom, 1980. Een bodemkaart van het Grevelingenmeer in 1979. DIHO Rapp. en Versl. 1980-6.
- Reynoldson, T.B. en L.S. Bellamy, 1970. The establishment of interspecific competition in field populations, with an example of competition in action between *Polycelis nigra* (Mull.) and *P. tenuis* (Ijima) (*Turbellaria*, *Tricladida*). Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970) pp. 282-297.
- Schmidt-Moser, R. en D. Westphal, 1981. Predation of *Pomatoschistus microps* Krøyer and *P. minutus* Pallas (*Gobiidae*, *Pisces*) on macro- and meiofauna in the brackish fjord Schlei. Kieler Meeresforsch., Sonderh. 5: 471-478.
- Vaas, K.F., 1970. Studies on the fish fauna of the newly created lake near Veere, with special emphasis on the plaice (*Pleuronectes platessa*). Neth. J. Sea Res. 5 (1): 50-95.
- Vaas, K.F., 1979. Studies on the fish fauna of an estuary in the S.W. Netherlands, before and after its change into the stagnant, saline, Lake Grevelingen. Hydrobiol. Bull. 13 (2/3): 177-188.
- Vaas, K.F., A.G. Vlasblom, P. de Koeijer, 1975. Studies on the black goby (*Gobius niger*, *Gobiidae*, *Pisces*) in the Veerse Meer, S.W. Netherlands. Neth. J. Sea Res. 9 (1): 56-68.
- Wheeler, A., 1969. The fishes of the British Isles and North-West Europe. MacMillan, London etc.
- Wit, C.T. de, 1970. On the modelling of competitive phenomena. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970). pp. 269-281.

Legenda Tabellen

- Tabel I. Aangetroffen prooien in magen van *Pomatoschistus* en *P. microps* in het Grevelingenmeer van mei tot december 1980. Totaal aantal onderzochte magen: *P. microps* 117 en *P. minutus* 1880.
- Tabel II. Gemiddeld aantal prooien per 100 magen voor elke lengteklasse van *Pomatoschistus minutus* en *P. microps*.
- Tabel III. Het verschil in prooikeuze naar plaats en diepte bij *Pomatoschistus minutus*, lengte 40-45 cm.
- Tabel IV. Hoeveelheid voedsel per maag voor *Pomatoschistus minutus* en *P. microps* en de daaruit afgeleide konsumptie met behulp van de formule van Healey (1971).
- Tabel V. Aantal *Pomatoschistus minutus* en *P. microps* per 1000 m² op drie diepte-strata in het Grevelingenmeer van mei tot december 1980. (Naar voorlopige gegevens van G. Doornbos).
- Tabel VI. Dichtheden *Pomatoschistus minutus* en *P. microps* in verschillende gebieden;
- 1) gemiddeld aantal in de periode mei t/m november
 - 2) gemiddeld aantal in de maand met de hoogste dichtheid
 - 3) gemiddeld aantal in november.
- Tabel VII. Vergelijking van de dominante lengteklasse van *Pomatoschistus minutus* en *P. microps* in het Grevelingenmeer voor de maand november in vier opeenvolgende jaren (Naar gegevens van de Graaf, 1979 en G. Doornbos).

Tabel I. Aangetroffen prooien in magen van *Pomatoschistus minutus* en *P. microps* in het Grevelingenmeer van mei tot december 1980. Totaal aantal onderzochte magen: *P. microps* 117 en *P. minutus* 1880.

Taxonomische groep	Gedetermineerde groep	Aangetroffen in magen van	
		<i>P. minutus</i>	<i>P. microps</i>
Protozoa			
Rhizopodea			
Foraminiferida	Foraminiferida	X	
Nematoda	Nematoda	X	
Annelida			
Polychaeta	Polychaeta	X	
Nereis spec.			
Nephtys spec.			
Flabelligera affines			
Mollusca			
Bivalvia	<i>Cerastoderma edule</i>	X	
	<i>Mytilus edulis</i>	X	
	<i>Macoma balthica</i>	X	
Arthropoda			
Crustacea			
Ostracoda	Ostracoda	X	X
Copepoda	Copepoda	X	X
Calanoida			
Harpacticoida			
Cirripedia	<i>Balanus spec.</i>	X	

Tabel I. vervolg

Taxonomische groep	Gedetermineerde groep	Aangetroffen in magen van	
		<i>P. minutus</i>	<i>P. microps</i>
Malacostraca			
Mysidacea	<i>Pranus flexuosus</i>	X	X
	<i>Neomysis integer</i>	X	
	<i>Schistomysis kerwilliei</i>	X	
Cumacea	Cumacea	X	
Isopoda	<i>Idotea chelipes</i>	X	X
Amphipoda	<i>Gammarus locusta</i>	X	X
	<i>Corophium volutator</i>	X	X
Decapoda	<i>Crangon crangon</i>	X	
Insecta			
Diptera	Chironomidae	X	
Chordata			
Pisces	<i>Pomatoschistus spec. (eieren)</i>	X	
	Overige	X	

Tabel II. vervolg

<i>P. microps</i>	lengte (mm)	35	40	45	50	
	lengteklasse	VII	VIII	IX	X	XI
aantal onderzochte magen		49	42	17	6	3
% lege magen		14	33	35	17	33
% magen met polychaetborstels						
aantal prooien per 100 magen						
Copepoda		6606	6831	24	18	
Foraminiferida						
Ostracoda		20				
<i>Praunus fleumosus</i>					33	33
<i>Idotea chelipes</i>		18		53	33	200
<i>Gammarus locusta</i>		37	21	53	66	
<i>Corophium volutator</i>		6	17			

Tabel III. Het verschil in prooikeuze naar plaats en diepte bij *Pomatoschistus minutus*, lengte 40-45 mm.

Cop. = Copepoda, Ostr. = Ostracoda, For. = Foraminiferida, Nem. = Nematoda, Praun. = *Praunus flexuosus*,
 Ido. = *Idotea chelipes*, Gam. = *Gammarus locusta* en Cor. = *Corophium volutator*.

Plaats Diepte	aantal onderzochte magen	% leeg	% met polychaet- borstels	aantal prooien per 100 magen						
				Cop.	Ostr.	For.	Nem.	Praun.	Ido.	Gam.
<u>Brouwersdam</u>										
< 2 m	46	11	2	946	2	2	17			
2-5 m	61	15	26	966	13	31	2			
> 5 m	67	4	3	2908		18				
<u>Hompelvoet</u>										
< 2 m	30	23		2643	33					
2-5 m	41	7	10	1071						
> 5 m	58	7	35	1726	5	10	2			
<u>Veermansplaat</u>										
< 2 m	29	28		497	90		4	4	4	4
2-5 m	33	24	6	55			6	18		
> 5 m	57	18	7	826		21	2		14	
<u>Herkingen</u>										
< 2 m	6	17		40			40	20		
2-5 m	28	21	11	121	18	18	11	11	39	18
> 5 m	65	2	15	295	20	474	8	2	9	2

Tabel IV. Hoeveelheid voedsel per maag voor *Pomatoschistus minutus* en *P. microps* en de daaruit afgeleide konsumptie met behulp van de formule van Healey (1971).

<u><i>P. minutus</i></u> periode	mg DG/ maag	gem.T in°C	mg DG/uur	totaal aantal grondels	totale konsumptie ton DG ton AVDG	
september	0,3631	17	0,2899	236x10 ⁶	50	35,0
oktober	0,1524	12	0,2362	144x10 ⁶	25	17,5
november	0,2550	6	0,1852	77x10 ⁶	10	7,0

<u><i>P. microps</i></u>						
periode						
1 sept.	}	0,640	11,7	0,2574	5,8x10 ⁶	3,3
tot						
1 dec.						

Tabel V. Aantal *Pomatoschistus minutus* en *P. microps* per 1000 m² op drie diepte-strata in het Grevelingenmeer van mei tot december 1980. (Naar voorlopige gegevens van G. Doornbos).

Datum (1980)	Aantal grondels per 1000 m ²					
	Diep (> 5 m)		M. diep (2-5 m)		Ondiep (0,60-2 m)	
	min.	micr.	min.	micr.	min.	micr.
7/8 - V	43		11		17	6
20/21 - V	24		1		15	10
3/4 - VI	11		8		17	10
17 - VI	15		4		14	7
18/19 - VI	6		2		4	4
7/10 - VII	263		204		885	10
23/24 - VII	2952		2397		2451	35
5/8 - VIII	7193	1	5555	1	2743	367
19/20 - VIII	5077	1	3535	2	2126	290
2/3 - IX	4074		3808	2	1573	250
29/2 - IX/X	2633		822	3	561	177
28/29 - X	3222	1	167		305	157
25/28 - XI	290	6	25	2	32	14

Tabel VI. Dichtheden *Pomatosehistus minutus* en *P. microps* in verschillende gebieden;

- 1) gemiddeld aantal in de periode mei t/m november
- 2) gemiddeld aantal in de maand met de hoogste dichtheid
- 3) gemiddeld aantal in november.

Gebied	Diepte	Aantal grondels per 100 m ²				Bron	
		<i>P. minutus</i>		<i>P. microps</i>			
		mei-nov.	aug/sept.	nov.	mei-nov.	aug/sept.	nov.
W. Waddenzee	2-25 m		0,3	25			Fonds, 1973
W. Waddenzee	2-25 m		6,9				" "
W. Waddenzee	2-25 m			18,7			" "
Yhtan est.	interge-tijden-gebied	20					
Balgzand	"				40		Healey, 1971
Balgzand	"					230	v. Beek, 1976
Grevelingen	0,7-1,5 m		27		140	450	v.d. Gaag, 1977
Grevelingen	0,6-2 m	83,7	264		12,1	32,9	de Graaf, 1979
Grevelingen	2-5 m	133,3	452		0,1	0,3	" "
Grevelingen	> 5 m	226,3	613		0,1	0,1	" "
Grevelingen	> 5 m			29			" "

Tabel VII. Vergelijking van de dominante lengteklasse van *Pomatoschistus minutus* en *P. microps* in het Grevelingenmeer voor de maand november in vier opeenvolgende jaren (Naar gegevens van de Graaf, 1979 en G. Doornbos).

Dominante lengteklasse in mm		
Jaar	<i>P. minutus</i>	<i>P. microps</i>
1977	56 - 60	36 - 40
1978	51 - 55	36 - 40
1979	51 - 55	36 - 40
1980	46 - 50	36 - 40

Legenda Figuren

- Fig. 1. Het Grevelingenmeer met de 12 monsterplaatsen.
- Fig. 2. Gemiddeld aantal grondels gevangen per 100 minuten korren in het Grevelingenmeer, dieper dan 5 m. Uit: Doornbos, 1981.
- Fig. 3. Aantallen *Pomatoschistus minutus* en *P. microps* per 1000 m² in het Grevelingenmeer, dieper dan 5 m (3800 ha) en minder dan 2 m diep (4300 ha). Naar gegevens van de Graaf, 1979 en G. Doornbos.
- Fig. 4a. Gemiddelde biomassa aan prooidieren per 100 magen van *Pomatoschistus minutus*.
- Fig. 4b. Gemiddelde lengteverdeling van *Pomatoschistus minutus* in september-november 1980.
- Fig. 5a. Gemiddelde biomassa aan prooidieren per 100 magen van *Pomatoschistus microps*.
- Fig. 5b. Gemiddelde lengteverdeling van *P. microps* in september-november 1980.
- Fig. 6. Gemiddelde maaginhoud van *Pomatoschistus minutus* (—————) en *P. microps* (-----), uitgedrukt in mg asvrijdrooggewicht per 100 magen t.o.v. het visgewicht (VG).
- Fig. 7. Temperatuursverloop in het Grevelingenmeer in 1980, gemeten bij boei G₁₁ tussen 9 en 10 uur 's morgens, van 0-2,5 m diep (—————) en van 5-15 m diep (-----). Naar gegevens van J.G.C.M. Goossens.

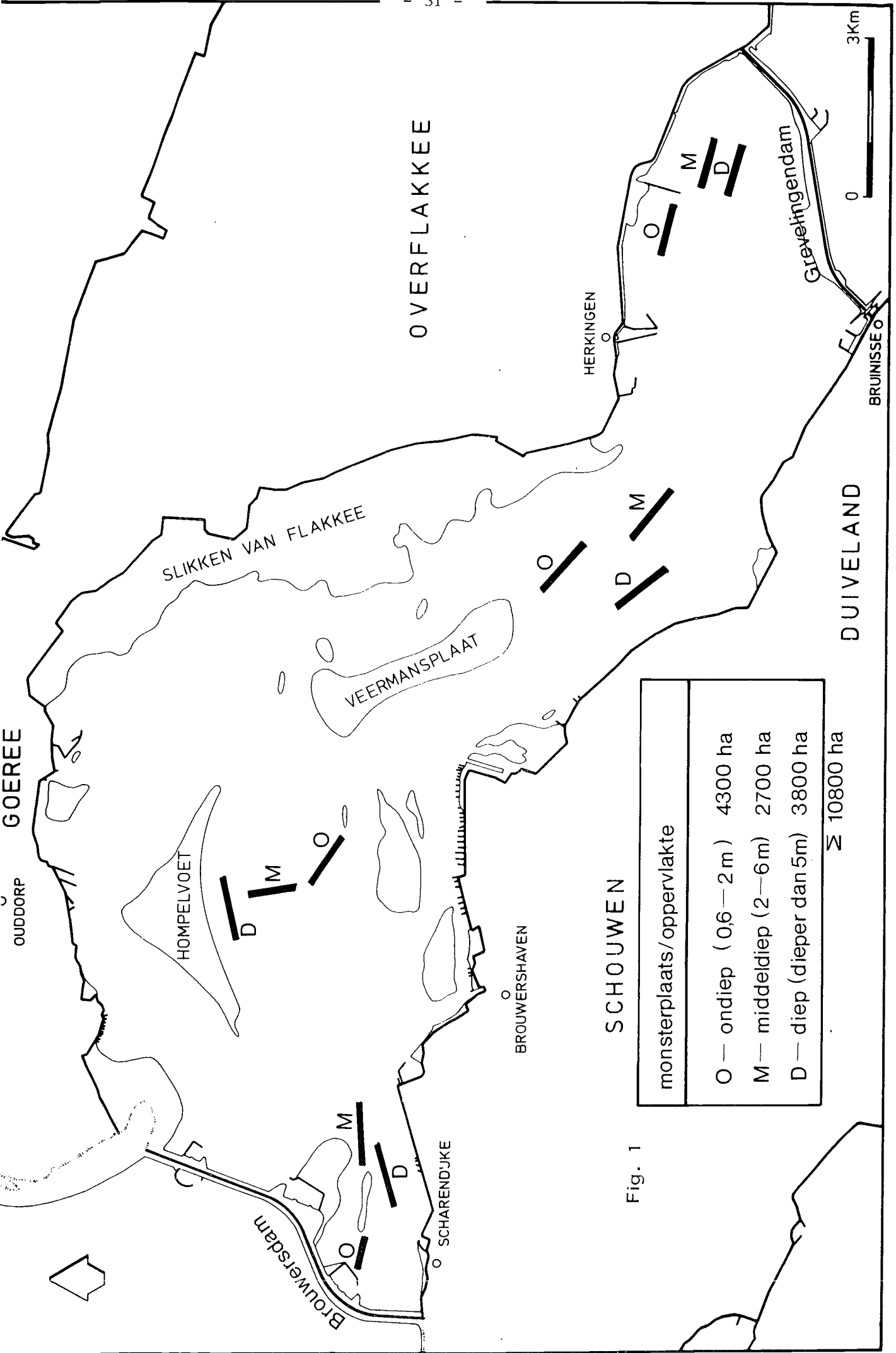


Fig. 1

monsterplaats/oppervlakte	
O — ondiep (0,6—2 m)	4300 ha
M — middeldiep (2—6 m)	2700 ha
D — diep (dieper dan 5 m)	3800 ha
Σ 10800 ha	

Fig. 2

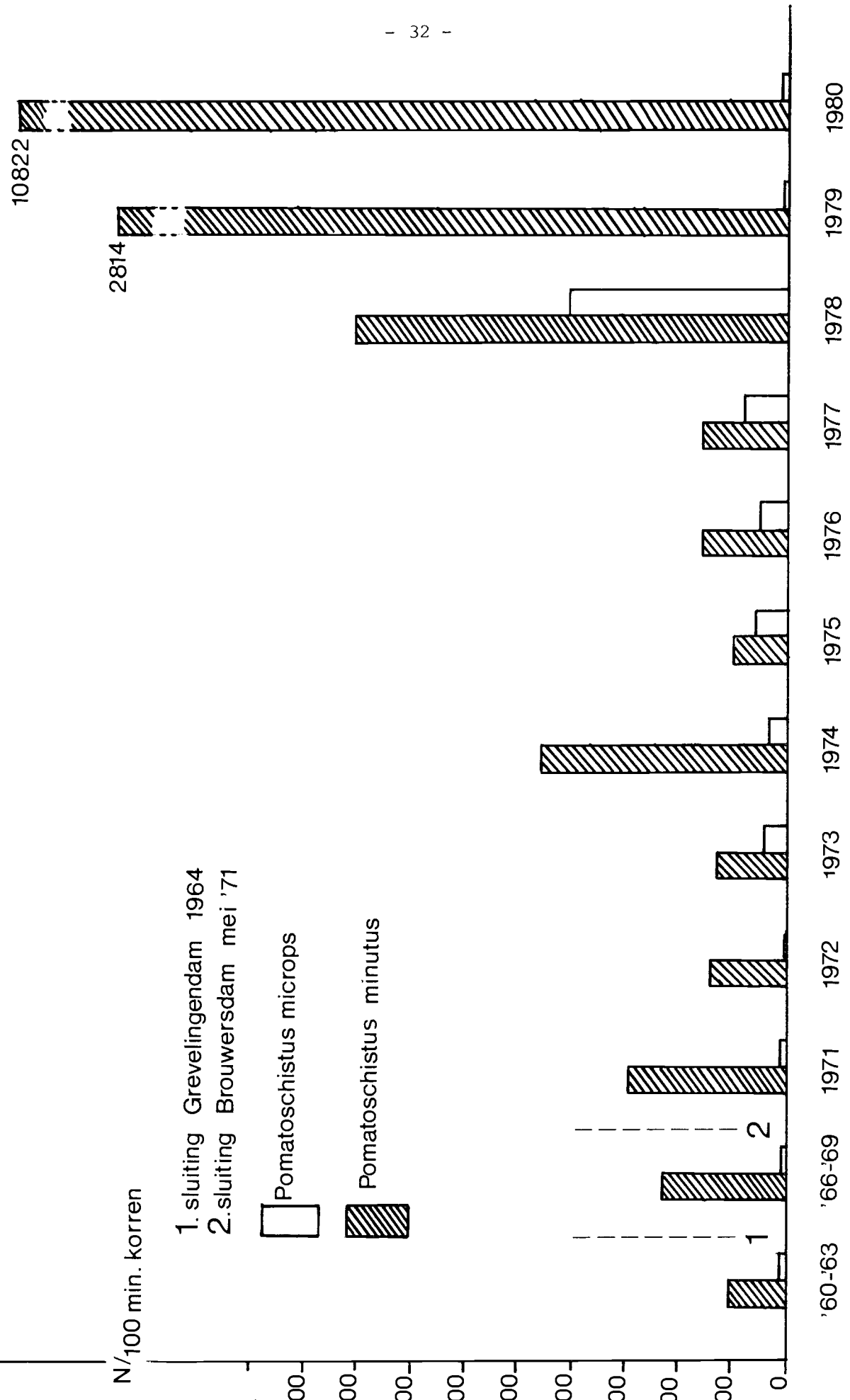


Fig. 3

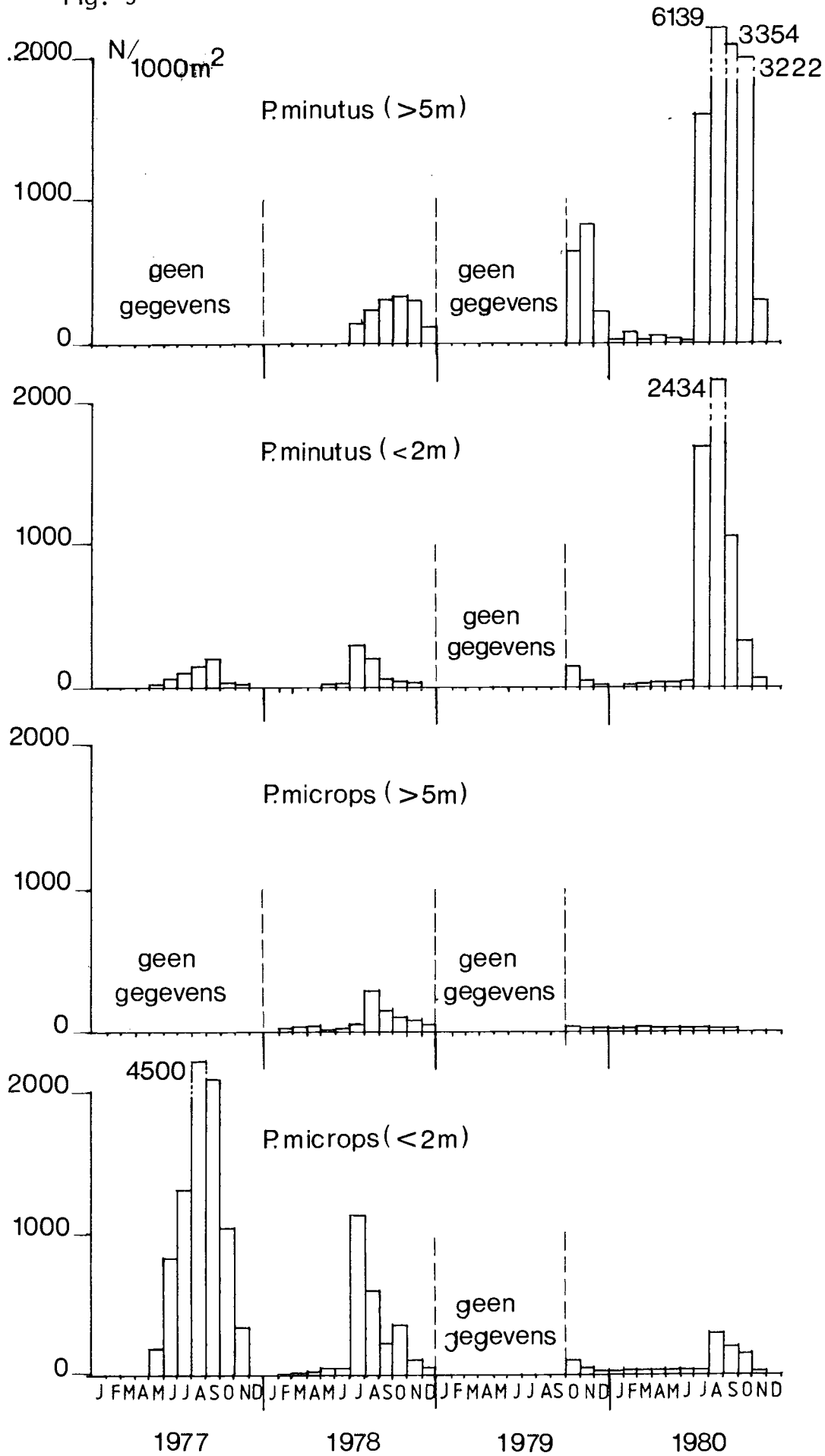


Fig. 4

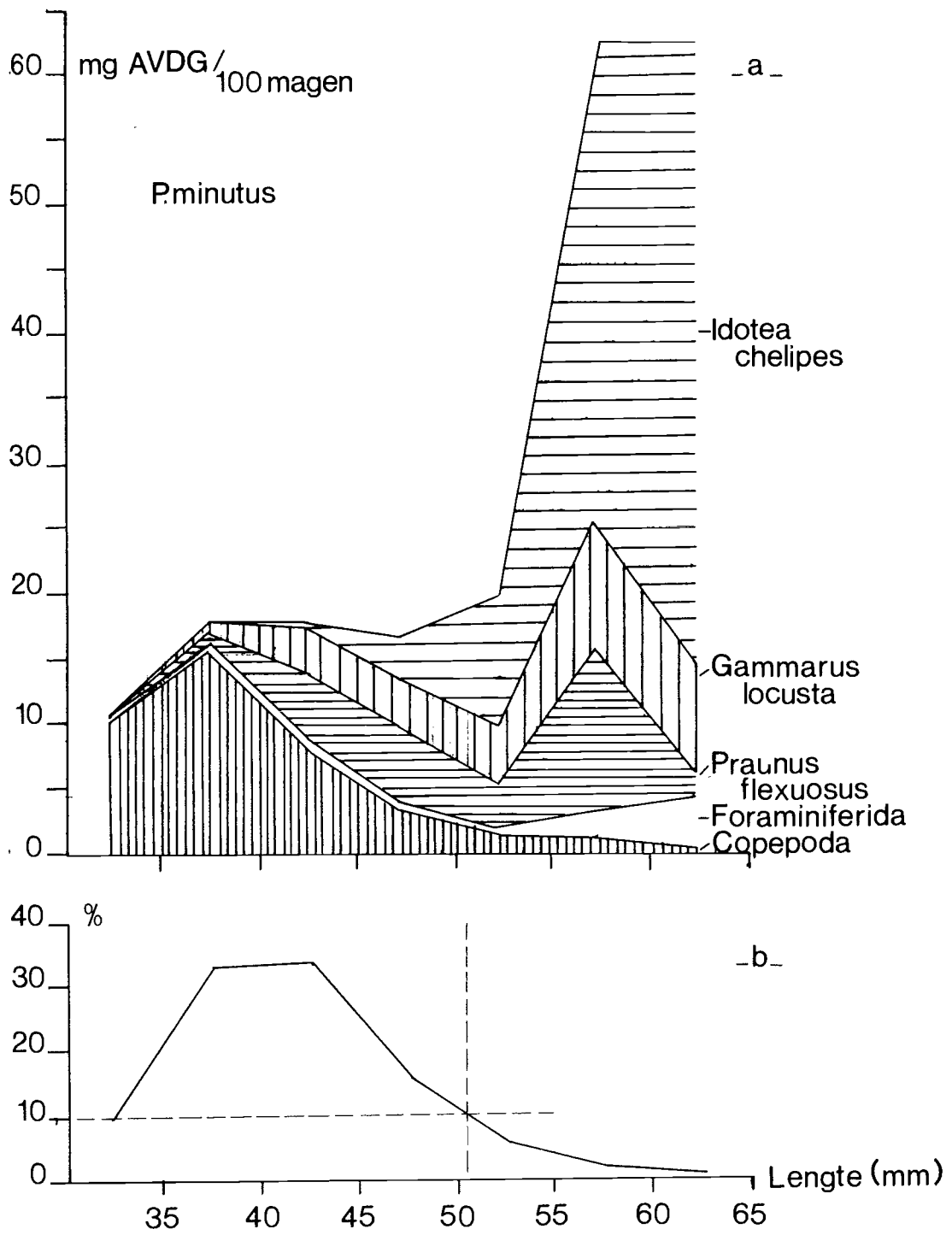


Fig. 5

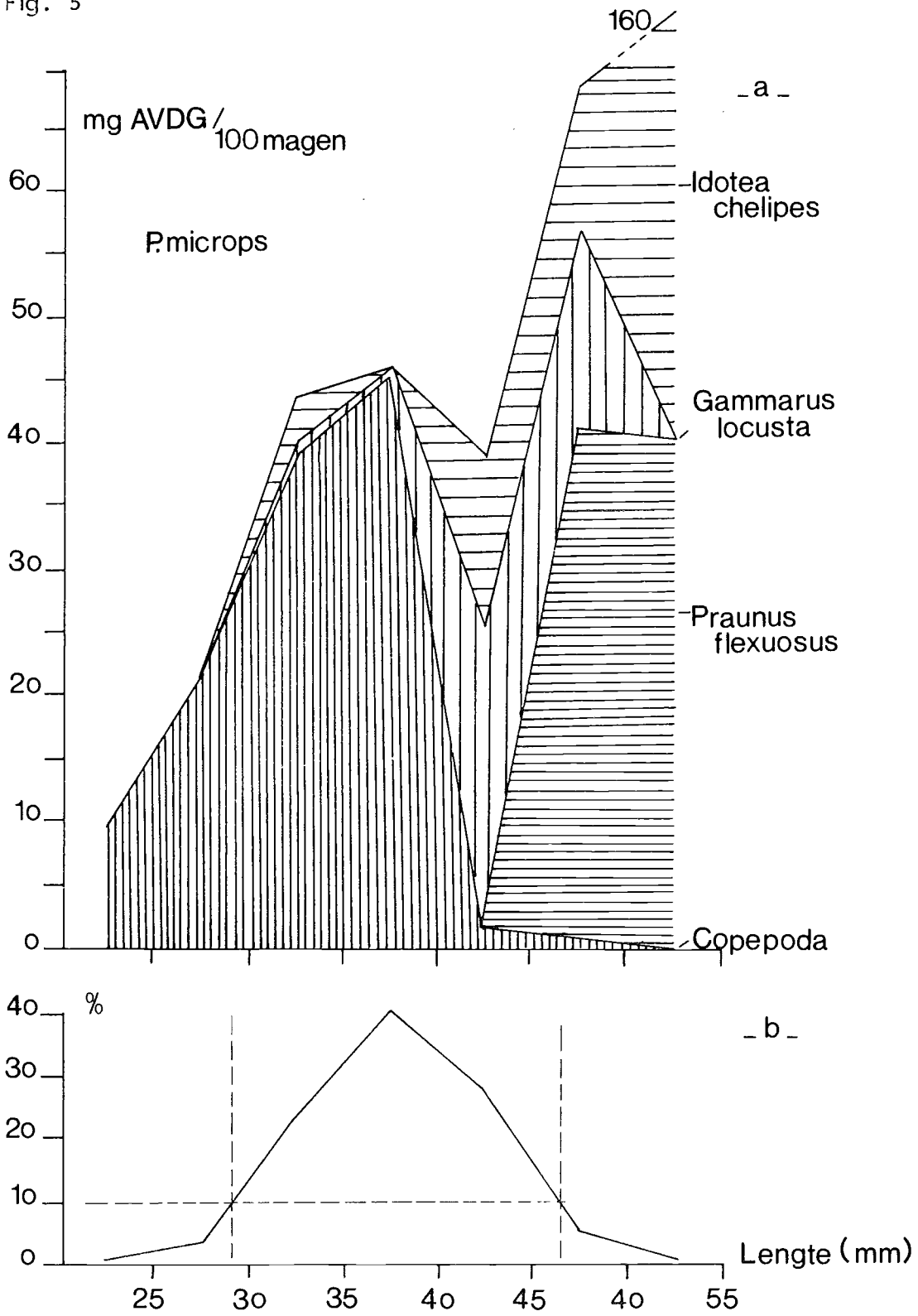


Fig. 6

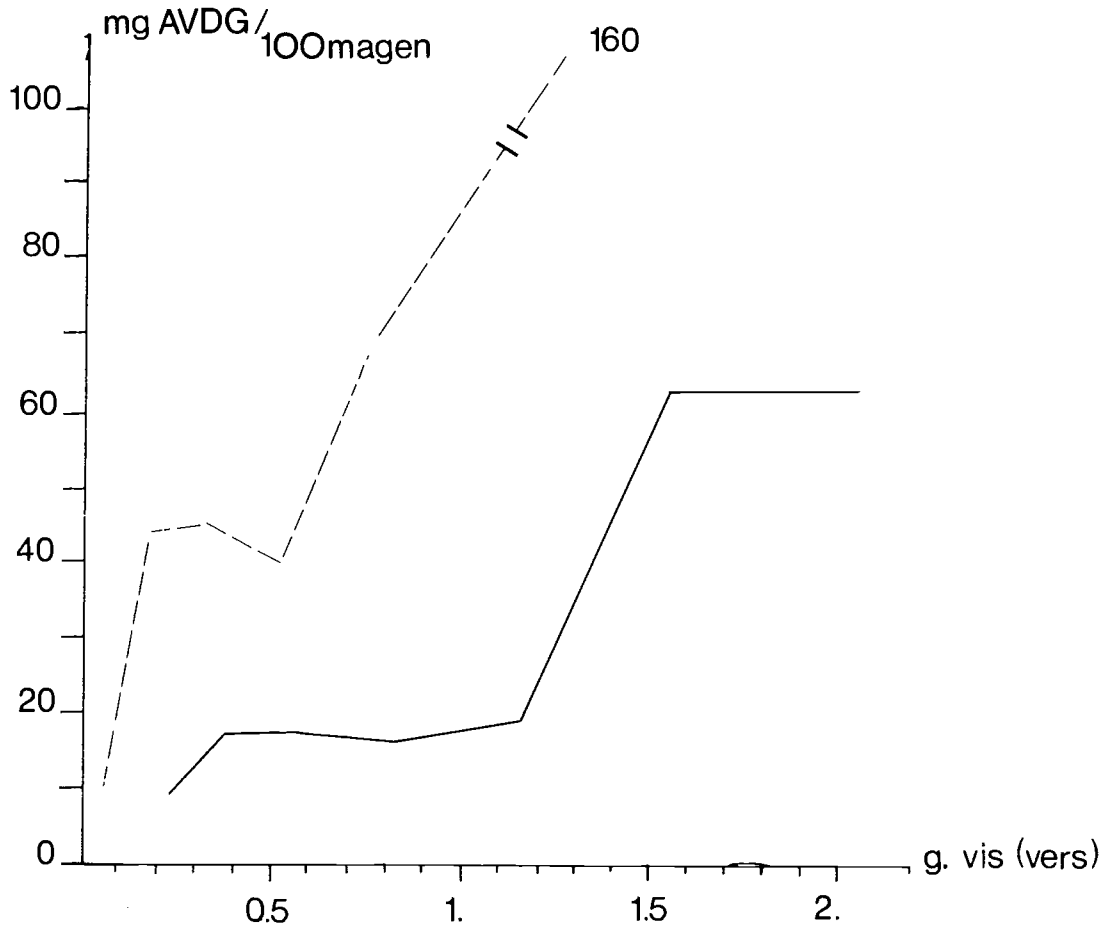


Fig. 7

