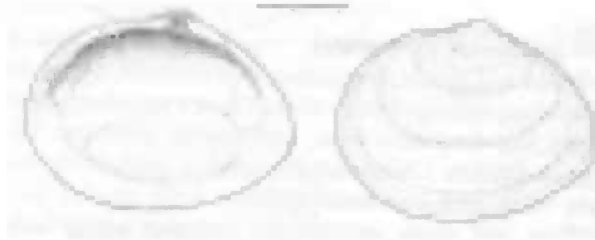


**Predatie van vissen
op de migrerende bivalve
Macoma balthica.**



Robert P. Kock
Groningen, september 2000
Vakgroep Mariene Biologie
Rijksuniversiteit Groningen
Begeleider: Jan-Geert Hiddink

Inhoudsopgave:

	Blz.
<i>Samenvatting</i>	3
<i>Inleiding</i>	4
<i>Materiaal en methoden:</i>	
• Verzamelen van de 1-jarige <i>Macoma balthica</i>	7
• Verzamelen van de postlarve <i>Macoma balthica</i>	7
• Verzamelen van de vissen	7
• Opstelling van de proef	8
• Uitvoering van de migratie proeven met de 1-jarige <i>Macoma's</i>	9
• Uitvoering van de migratie proeven met de postlarve <i>Macoma's</i>	9
• De verticale buis	11
• Vangen van vissen voor maag/darm inhoud controle	12
<i>Resultaten:</i>	
• Migratie proeven met postlarven	13
• Migratie proeven met juveniele <i>Macoma balthica</i>	16
• Maag/darm inhoud controle van gevangen vissen	16
• De verticale buis	17
<i>Discussie en conclusies</i>	19
<i>Aanbevelingen voor verder onderzoek</i>	22
<i>Dankwoord</i>	22
<i>Literatuur</i>	23
<i>Appendices</i>	25

Samenvatting:

Macoma balthica is één van de meest voorkomende soorten in de Waddenzee. De postlarven migreren in hun eerste zomer (zomermigratie) naar het hoge wad, omdat de levensomstandigheden op het hoge wad gunstiger zijn dan op het lage wad. In hun eerste winter migreren de juvenielen naar het lage wad om te voorkomen dat ze een makkelijk prooi worden voor roofdieren zoals vogels. Tijdens het migreren kunnen de *Macoma*'s grote risico's oplopen. Ze stellen zich dan bloot door uit het sediment te kruipen en in de waterkolom te migreren, waardoor ze een makkelijke prooi kunnen worden. Laboratorium experimenten werden gedaan om te kijken of meer *Macoma*'s opgegeten werden tijdens het migreren dan als ze ingegraven zouden blijven. Proeven werden in het licht en in het donker gedaan. De proeven werden gedaan met postlarven en met juvenielen. Drie vissoorten werden gebruikt als roofdieren. *Dicentrarchus labrax* (Zeebaars) werd gebruikt als roofdier voor de juveniele *Macoma*'s. Voor de postlarven werden *Pomatoschistus minutus* (Grondel) en *Pleuronectes platessa* (Schol) gebruikt als roofdieren. Er werden geen *Macoma*'s opgegeten tijdens de proeven met *Dicentrarchus labrax* als roofdier. Geen significant verschil was gevonden tussen het aantal opgegeten *Macoma*'s die ingegraven waren en die migreerden bij de proeven met *Pomatoschistus minutus* als roofdier. Een significant verschil was wel gevonden bij de proeven met *Pleuronectes platessa* als roofdier. Ook was een significant verschil gevonden tussen de proeven in het licht en in het donker. Meer postlarven waren in het licht opgegeten dan in het donker. Hieruit blijkt dat het gunstiger is voor de postlarven om 's nachts te migreren. Er werd geconcludeerd dat migreren voor de *Macoma*'s gevaarlijk is. Bij aanwezigheid van een visueel jagend roofdier het voordeliger is voor de *Macoma*'s om in het donker te migreren. Er werd bevestigd dat de postlarven een byssus draad vormen en dus dat ze actief migreren.

Abstract:

Macoma balthica is one of the most common species in the Wadden Sea. In the summer the post-larvae migrate to the high tides. The life conditions on the high tides are more favourable than on the low tides for the post-larvae. The juveniles migrate in their first winter to the low tides. If they do not migrate they can be an easy prey for predators, such as birds and shrimps. Leaving the sediment can also be very dangerous for *Macoma balthica*. They can become an easy prey for different animals, such as crabs, shrimps and fishes. Lab experiments were done to investigate the predation risk of *Macoma balthica* when they leave the sediment in the presence of fishes. Experiments were done in daylight and in the dark. Post-larvae and juvenile *Macoma*'s were used. Three different species of fishes were used. *Pomatoschistus minutus* and *Pleuronectes platessa* were used as predators for the post-larvae *Macoma*'s and *Dicentrarchus labrax* was used as predator for the juveniles. No *Macoma balthica* was eaten during the experiments with *Dicentrarchus labrax*. There was no significant difference ($P > 0.05$) in the results where *Pomatoschistus minutus* was used as predator. A significant difference ($P < 0.05$) was found in the experiments using *Pleuronectes platessa* as predator. Also a significant difference was found between the experiments done in daylight and in the dark. More *Macoma balthica* was eaten in the daylight than in the dark by *Pleuronectes platessa*. It was concluded that it is dangerous for *Macoma balthica* to migrate. In the presence of a visually hunting predator it is more favourable to migrate when it is dark. It was also confirmed that the post-larvae produce a byssus thread and thus they have also an active migration.

Inleiding:

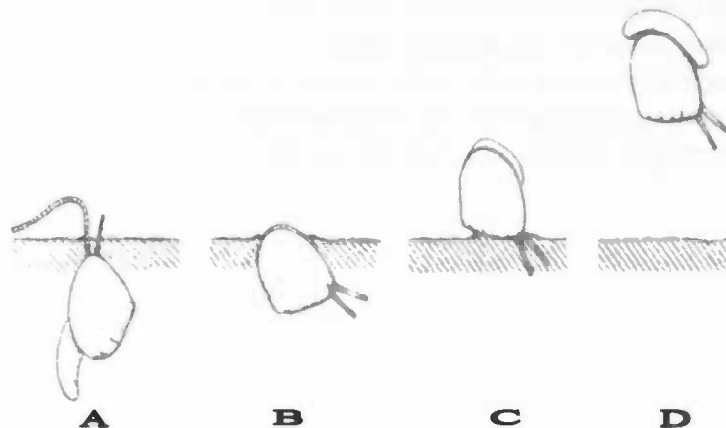
Volwassen- en juveniele dieren hebben bij veel soorten andere leefomgevingen nodig om te overleven en om te groeien. De juvenielen en de larven hebben een gespecialiseerder milieu nodig, omdat ze kwetsbaarder zijn in deze periode van hun leven dan wanneer ze volwassen zijn. Vaak liggen deze gebieden uit elkaar en moeten de dieren na elke levensfase migreren naar een gunstiger gebied. Verschillende diersoorten gebruiken deze strategie, zoals vogels, larven van krabben (Christy, 1998), vissen, wormen (Dean, 1978) en schelpdieren (Beukema, 1989). Tijdens het migreren lopen ze grote risico's. Ze kunnen opgegeten worden door andere dieren of ze kunnen geen geschikte leefomgeving vinden. Om de risico's van migratie te beperken moeten ze een manier vinden om de gevaren te vermijden, zoals in groepen migreren, 's nachts of in troebel water migreren. Het vormen van stekels, camouflage kleuren gebruiken of migreren wanneer de gevaren (roofdieren) niet aanwezig zijn, zijn ook strategieën om roofdieren te vermijden (Ansell, 1994, Armonies, 1992a, 1994b, Christy, 1998, Dean, 1978, Gregory, 1996, Metcalfe, 1998, Sörlin, 1988).

Zoals eerder beschreven migreren sommige soorten schelpdieren ook tijdens verschillende levensfasen. In de Waddenzee komen verschillende soorten tweekleppigen die tijdens hun levenscyclus migreren. Veel jonge dieren migreren naar het hoge wad om hier bescherming te zoeken tegen potentiële roofdieren die zich op het lage wad bevinden. De volwassen dieren worden ook bedreigd als ze op het hoge wad zouden blijven. Op het hoge wad worden ze langer blootgesteld aan gevaren zoals roofdieren. Daarom migreren ze naar het lage wad waar de gevaren minder zijn (Beukema, 1989).

De tweekleppige tellinid *Macoma balthica* is één van de meest voorkomende soorten in de Waddenzee. Hierdoor speelt deze soort een belangrijke rol in het ecosysteem van de Waddenzee en de Noordzee (Beukema, 1989). Net als bij veel andere soorten die op het wad voorkomen, leven de jonge individuen op het hoge wad, terwijl de volwassen dieren op het lage wad leven. *Macoma balthica* heeft twee perioden van migratie. Één gedurende hun eerste zomer en één gedurende hun eerste winter (Armonies, 1994a). Volgens Armonies (1994b) kan migratie van *Macoma balthica* verdeeld worden in actieve- en passieve migratie. De migratie gebeurt via de waterkolom m.b.v. de waterstroming en een fijn slijmerige (byssus) draad (actief) die door de *Macoma's* wordt geproduceerd. De byssus draad dient voor het verhogen van de hydrodynamische weerstand. Hierdoor kunnen de *Macoma's* makkelijk in de waterkolom worden meegesleept (Sörlin, 1988).

Na de planktonische larvale fase vestigen de postlarven zich eerst op het lage wad. In mei, juni en juli migreert de 0-groep (broed van *Macoma*) vanaf het lage wad landwaarts naar het hoge wad. Dit wordt de zomermigratie genoemd (Günther, 1991). Volgens Beukema (1993), Günther (1991) en Van der Veer (1998) blijven de postlarven vrij beweeglijk gedurende de eerste weken of soms maanden na het vestigen op het lage wad. De postlarven zouden volgens hen een passief transport ervaren door resuspensie van het sediment door sterke waterstromingen. Volgens Armonies (1992a, 1996) is het drijven met een byssus draad niet alleen beperkt tot de juveniele en oudere individuen. Volgens haar ervaren de postlarven ook een actief transport. De migratie kan voordelig zijn voor de postlarve *Macoma's*. Ten eerste omdat de larven weinig tijd hebben om een geschikte leefomgeving te vinden. Ten tweede omdat de postlarven andere levensomstandigheden nodig hebben dan de volwassenen en zo intra-specifieke competitie (van ruimte) voorkomen (Armonies, 1996). De zomermigratie wordt gestimuleerd door de hoge temperatuur van het water en langzaam stromend water (Armonies, 1992b). In de winter migreren de juvenielen naar het lage wad. Dit wordt de wintermigratie genoemd. De wintermigratie wordt gestimuleerd door lage omgevings-temperaturen en langzaam stromend water (Armonies, 1992b). Het migratie gedrag van *Macoma balthica* wordt in drie stappen verdeeld door Sörlin (1988) (Figuur 1). Stap 1 is dat

de sifons verdwijnen van de oppervlakte van het sediment, de dorsale kant gaat naar beneden richten en ze benaderen de oppervlakte met de schelp iets geopend. In deze positie glijden ze uit de bodem, met een recht opstaande (verticale) positie en de voet een beetje uitgestoken. Als de waterstroming niet snel genoeg is blijven ze in deze positie gedurende enkele minuten staan en daarna gaan ze op het sediment liggen. Stap 2 houdt in dat als de waterstroming sterk genoeg is, de dieren gaan drijven en meegenomen worden in de waterkolom. Gedurende deze tweede stap is de voet extreem uitgestoken. In stap 3 verliezen de dieren hun drijfvermogen en zinken ze naar de bodem.



Figuur 1: Het migratie gedrag van *Macoma balthica* volgens Sörlin (1988). A. is de normale houding. B. het dier begint te graven naar het oppervlakte toe na stimulatie (stap 1). C. is het einde van stap 1, het dier met de schelp iets geopend en de voet iets uitgestoken. D. de *Macoma* drijft in de waterkolom met de voeten extreem uitgestoken.

Volgens Sörlin (1988) zijn de snelheid van de waterstroming en de temperatuur van het water de voornaamste drijfveren voor de migratie. De temperatuur stimuleert de verplaatsing uit het sediment terwijl de waterstroming ervoor zorgt dat de dieren gaan drijven. Aangezien stroming van water het hele jaar door aanwezig is, zou de verschillen in temperaturen die elk seizoen heeft de bepalende factor kunnen zijn voor het stimuleren van de migratie. Er zijn ook andere factoren die het migratie gedrag stimuleren. Potentiële factoren die migratie van de *Macoma balthica* kunnen stimuleren zijn voedsel, roofdieren zoals krabben, garnalen en vissen, verstoring door hoge dichtheden van soortgenoten en andere soorten, hydrografie, ziektes, de samenstelling van het sediment of andere abiotische factoren (Armonies, 1994b, 1996, Beukema, 1989, 1993, Flach, 1994).

Het sediment verlaten om te migreren heeft ook zijn gevaren voor de *Macoma balthica*. In de waterkolom migreren heeft zijn risico's zoals opgegeten worden door roofdieren en te ver door de waterstroming meegenomen worden waardoor ze geen gunstige leefomgeving kunnen vinden (Armonies, 1994b, 1996, Flach, 1994). De dieren worden ook opgegeten door epibenthische roofdieren als ze ingegraven zijn, zoals *Pleuronectes platessa* (L.) en *Carcinus maenas*. Maar door zich uit het sediment te kruipen en in het water te drijven verhogen ze de kansen om opgegeten te worden (Bonsdorff, 1995, 1997, Reading, 1979). Het risico om opgegeten te worden kan verminderd worden door bijvoorbeeld 's nachts te migreren (Bonsdorff, 1997). Door in grote groepen te migreren kunnen ze de overlevingskansen ook vergroten. Door sterke waterstromingen te vermijden kunnen ze voorkomen dat ze ver weg meegenomen worden en niet op een geschikte leefomgeving terechtkomen (Armonies, 1996).

Er is geen onderzoek gedaan naar de predatie van vissen op migrerende *Macoma balthica*. Aan de hand van laboratorium experimenten werd gekeken of predatie van vissen effect heeft op de risico's die *Macoma*'s nemen om uit het sediment te komen en zich bloot te stellen door in de waterkolom te drijven. Na het vergelijken van de verschillende migratie proeven werd er gekeken welke strategie gunstiger zou zijn voor de *Macoma balthica*.

Er waren drie vraagstellingen, namelijk:

1. Is het gevaarlijker voor de *Macoma balthica* om uit het sediment te komen en in de waterkolom te migreren in plaats van ingegraven te blijven?
2. Is het minder gevaarlijk om in het donker te migreren dan in het licht?
3. Produceren de postlarven ook een byssus draad, waardoor ze wel actief migreren?

Macoma's die uit het sediment komen zouden volgens de verwachtingen een groter risico lopen om opgegeten te worden dan de *Macoma*'s die in het sediment blijven. *Macoma*'s die in het donker ('s nachts) migreren zouden volgens de verwachtingen minder risico lopen om opgegeten te worden dan *Macoma*'s die in het licht (overdag) migreren, als de roofdieren visueel jagen.

Materiaal en methoden:

Met behulp van een tank, waarin zich twee cilinders bevinden, werd waterstroming kunstmatig geproduceerd. Hierdoor werden *Macoma*'s, die op een zandplaat waren ingegraven, gestimuleerd voor migratie. In de tank werden drie verschillende vissoorten gebruikt als roofdieren. Door de waterstroming migreerden de *Macoma*'s en werd er gekeken hoeveel *Macoma*'s na de migratie proef terug werden gevonden.

De proeven waren in de periode van 31 maart 2000 t/m 28 juli 2000 uitgevoerd. Alle *Macoma*'s waren verzameld op het wad in de buurt van de Noordpolderzijl in de provincie Groningen, Nederland.

Het licht in de klimaatkamer waar de dieren leefden werd automatisch aan/uitgeschakeld. Om 08:30 ging het licht aan en om 18:00 ging het weer uit. De proeven werden in daglicht uitgevoerd. Alleen voor de vissoort *Pleuronectes platessa* werden ook proeven gedaan in het donker. De procedures waren hetzelfde, alleen de stromingstank werd bedekt met zwarte plastic tijdens de uitvoering van de proef en de helft van de lichten in het laboratorium werd uitgeschakeld.

Verzamelen van de 1-jarige *Macoma balthica*:

In de maand april werden proeven gedaan met 1-jarige (met één jaarring) *Macoma*'s. Deze konden door de nog lage temperatuur van het water de wintermigratie doen. De dieren werden op verschillende dagen en in verschillende weken verzameld. Het verzamelen van de 1-jarige werd op de volgende manier uitgevoerd: met een grote schep of vork werd de boven laag (± 2 cm) van het sediment genomen en in een zeef (1 mm maaswijdte) gezeefd. Alles wat achterbleef in de zeef werd in een plastic zakje gedaan. In het laboratorium werd er gezocht naar de 1-jarige *Macoma*'s. De lengte van de dieren was niet relevant. De gevonden exemplaren werden in een bak met uitgegloeid zand gedaan. De bak werd dan in een aquarium in de klimaatkamer gelegd. De watertemperatuur was 10° C en de saliniteit van het water was 29 ‰ (± 1 ‰). De 1-jarigen kregen één keer per week "Instant algae" toegediend om te eten.

Verzamelen van de postlarve *Macoma balthica*:

Vanaf mei tot en met juli werden proeven gedaan met de postlarven. Deze werden op het wad verzameld met een kleine schep. Ongeveer 1 cm van de oppervlakte van het sediment werd genomen in verschillende plastic zakjes gezet en naar het laboratorium gebracht. Hier werd het sediment in bakken gedaan met ongeveer 2 cm diep zeewater boven het sediment en in de klimaatkamer gezet. De temperatuur in de klimaatkamer was in het begin 10° C en vanaf juni 15° C. De dieren kregen niks te eten. Het water werd met zeewater (29 ‰) bijgevuld als het waterpeil door verdamping daalde.

Verzamelen van de vissen:

De vissoorten die gebruikt werden waren *Dicentrarchus labrax* (Zeebaars), *Pomatoschistus minutus* (Grondel) en *Pleuronectes platessa* (Schol). De *D. labrax* exemplaren werden gebruikt voor de predatie proeven met de 1-jarige *Macoma balthica*'s. De *Pomatoschistus minutus* en de *Pleuronectes platessa* exemplaren werden gebruikt voor de predatie proeven met de postlarven. De *Dicentrarchus labrax* exemplaren werden in februari met een boomkor in Oosterschelde gevangen. De *Pomatoschistus minutus* en de *Pleuronectes*

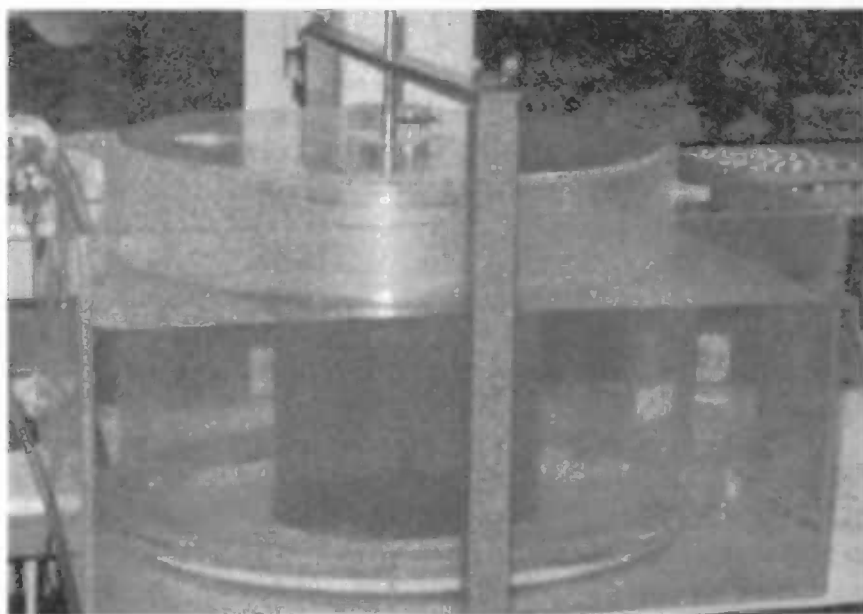
platessa exemplaren werden met een garnalennet (maaswijdte 0,5 cm) gevangen in hetzelfde gebied waar de *Macoma*'s werden verzameld.

De drie exemplaren *D. labrax* die gebruikt werden voor de migratie proeven hadden een totale lengte (TL) van 14,0 cm (2x) en van 14,5 cm (1x) (in augustus). De verschillende *Pomatoschistus minutus* exemplaren hadden een TL die varieerde van 3,6 – 4,5 cm en de verschillende *Pleuronectes platessa* exemplaren hadden een TL die varieerde van 2,5 – 3,5 cm. De *D. labrax* exemplaren kregen stukjes kabeljauw vlees te eten. De *Pomatoschistus minutus* en de *Pleuronectes platessa* exemplaren kregen diepgevroren *Artemia* te eten en soms kleine stukjes kabeljauw vlees. Ze werden twee keer per week gevoerd. Twee dagen voor de migratie proeven kregen de vissen geen voer. Echter bij de proef met de *Pleuronectes platessa* soort op 24 mei kregen de dieren een dag van tevoren eten toegediend.

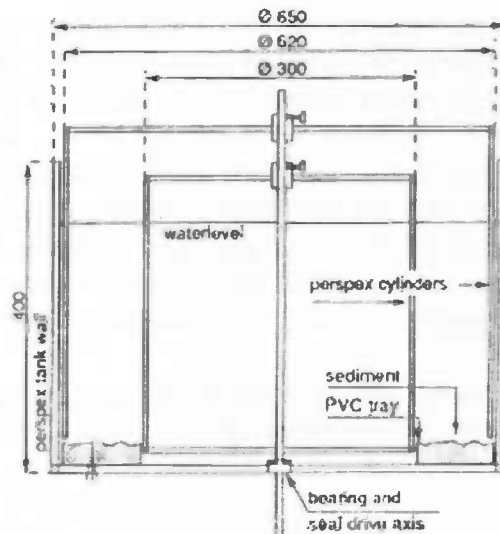
Opstelling van de proef:

De migratie proeven werden in een stromingstank (gemaakt van perspex) uitgevoerd (Figuur 2). In de stromingstank zaten twee concentrische cilinder buizen. De twee cilinders werden gedraaid door een elektrische motor en hierdoor ontstond een waterstroming tussen de twee cilinders. Zie figuur 3 voor de afmetingen van de stromingstank. De stromingsnelheid werd bepaald met behulp van een grafiek die te vinden was in het artikel van De Jonge (1992). Tussen de twee cilinders lag een PVC-plaat. Hierin werd uitgedroogd zand gevuld die een mediane korrelgrootte had van tussen de 125 en 300 μm . De korrelgrootte werd bepaald volgens dezelfde methode die Blok (2000) gebruikte.

De stromingstank werd bedekt met kartonnen aan de kanten waar vaak mensen lopen om te voorkomen dat de vissen verstoord werden tijdens de migratie proeven.



Figuur 2: Stromingstank die gebruikt werd voor de migratie proeven met *Macoma balthica*. De stromingstank bestaat uit twee cilinders die door een elektrische motor worden gedraaid. Hierdoor ontstaat een waterstroming tussen de cilinders. Tussen de twee cilinders bevindt zich een zandplaat.



Figuur 3: Stromingstank met afmetingen volgens De Jonge (1992).

Uitvoering van de migratie proeven met de 1-jarige *Macoma*'s:

Het zand op de PVC-plaat ($\pm 1,5$ cm diep) werd eerst nat gemaakt met zeewater (29 ‰) en in de klimaatkamer gelegd bij 10°C voor ongeveer 30 minuten. Hierdoor kon het water op de juiste temperatuur komen. Daarna werden de *Macoma*'s willekeurig op het zand verspreid. Het aantal 1-jarigen die gebruikt werd was 75. De exemplaren die zich na 10 minuten niet hadden ingegraven, werden gewisseld met nieuwe exemplaren. Nadat alle dieren zich hadden ingegraven werd de zandplaat in de stromingstank gezet. De watertemperatuur in de stromingstank werd gelijk gehouden (met behulp van een koeler) als die van de aquaria in de klimaatkamer. De saliniteit van het water in de stromingstank was ook 29 ‰. Het gebruikte water was helder. Na 15 minuten werden de drie exemplaren *D. labrax* in de tank gedaan. Ze kregen een adaptatie periode van 1 uur. Hierna werd de stroming (zie appendix 1 bij Opmerkingen voor stromingssnelheden per proef) voor 2 uur aangezet, zodat de *Macoma*'s konden migreren (stroom snelheid ± 7 cm/s). Als controle werd dezelfde proef gedaan maar zonder waterstroming.

Uitvoering van de migratie proeven met de postlarve *Macoma*'s:

Voor de proeven met de postlarven werd het sediment uit het veld dat in de bakken lag gezeefd in twee zeven met een maaswijdte van $500\ \mu\text{m}$ en $1000\ \mu\text{m}$. De *Macoma*'s die op de zeef van $500\ \mu\text{m}$ achterbleven werden gebruikt voor de migratie proeven.

De zandplaat werd gevuld met uitgegloeid zand (± 1 cm diep) en in de tank gelegd tussen de twee cilinders. De *Macoma*'s werden met behulp van een pipet toegevoegd. Doordat de postlarven heel moeilijk te zien zijn met blote ogen kregen ze een adaptatie periode van een nacht om zeker te zijn dat ze zich allemaal hadden ingegraven. Er werden tien exemplaren *Pomatoschistus minutus* of tien exemplaren *Pleuronectes platessa* gebruikt per proef tijdens de migratie proeven. De volgende dag werden de vissen in de stromingstank gedaan. Ze kregen een adaptatie periode van 1 uur en daarna begon de migratie proef (tijdsduur was 2 uur). De stromingssnelheid was 8 cm/s. De watertemperatuur en de saliniteit waren hetzelfde als bij de migratie proeven met de 1-jarigen. Net als bij de 1-jarigen werd er ook controle proeven zonder stroming gedaan.

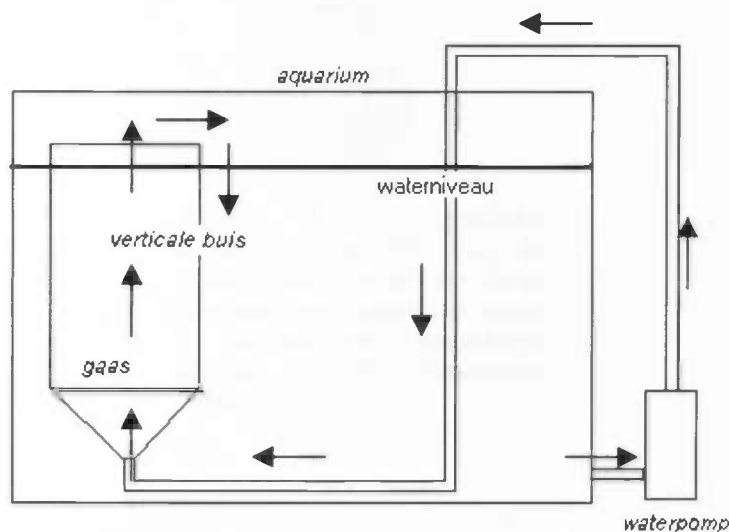
Om te kijken hoeveel postlarve *Macoma*'s kwijtraakten door de behandeling zelf in plaats van door predatie van de vissen tijdens de migratie proeven, werden een aantal proeven gedaan met dezelfde uitvoering als hierboven alleen zonder vissen. Deze proeven worden hierna de Correctie proeven genoemd.

Ook werd een aantal migratie proeven (met stroming) gedaan om te bepalen hoeveel *Macoma*'s migreren tijdens de proeven (zonder vissen). Alle procedures waren hetzelfde als hierboven alleen het aantal gebruikte *Macoma*'s was 200 en de proeven duurden één uur. Een net (maaswijdte 250 μm) werd 10 cm boven de bodem (tot de aan de wateroppervlakte) tussen de twee cilinders geplaatst om de migrerende *Macoma*'s te vangen.

Zie verder voor meer details van de proeven (zoals datum, tijd, aantal niet gevonden *Macoma*'s per proef en opmerkingen) naar de tabellen in de appendices.

De verticale buis:

Om te bepalen of de postlarven een byssus draad maken om actief te migreren werd een verticale buis in een aquarium gezet die in de klimaatkamer stond (Figuur 4). De verticale buis werd aan de onderkant bedekt met een gaas (250 μm). Water werd vanaf de onderkant van de buis gepompt (stroom snelheid $\pm 0,2$ cm/s). Deze methode werd door Sigurdsson (1976) uitgevoerd voor het bepalen van de toename van de hydrodynamische weerstand door de byssus draad van verschillende soorten tweekleppigen in het water. De watertemperatuur en de saliniteit waren hetzelfde als die in de andere aquaria. De *Macoma*'s (postlarven: >500 μm en <1 mm) werden op het gaas die de onderkant van de buis bedekte gelegd. Na een half uur werd het water in de verticale buis een aantal keren heel langzaam geroerd. Sommige van de dieren gingen dan in de waterkolom zweven, anderen bleven op het gaas liggen. Na enkele minuten werden de *Macoma*'s die in de waterkolom zweefden met een pipet gepakt. Ze werden in een petrischaal gedaan met een oplossing van alcian blauw in zeewater en onder een binoculair bekeken. Met deze oplossing kunnen mucopolysacchariden (de byssus draden) gekleurd worden volgens Sigurdsson (1976) en dus zichtbaar worden. In het laboratorium werd er foto's gemaakt van de dieren waarvan de byssus draden nog intact waren. Bij het transporteren van de *Macoma*'s vanuit de klimaatkamer naar het laboratorium en bij het dieren in de petrischaal doen, moest er heel voorzichtig gehandeld worden. De byssus draden gaan heel snel kapot bij aanraking (Beukema, 1989).

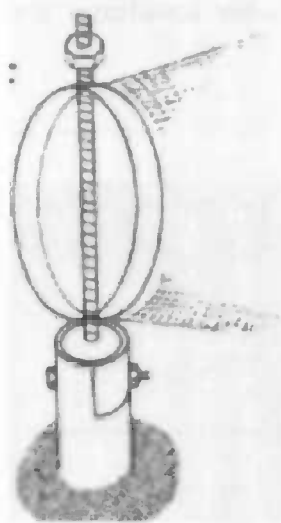


Figuur 4: Schematische weergave van de verticale buis (in een aquarium) die gebruikt werd om te bepalen of de postlarven ook een byssus draad vormen. De pijlen geven de richting van de waterstroming aan.

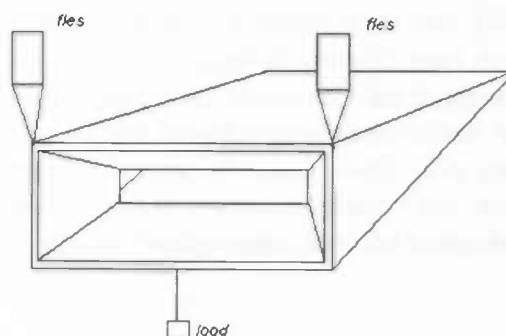
Vangen van vissen voor maag/darm inhoud controle:

Drie netten (diameter van de opening = 20 cm; maaswijdte 2 mm) werden langs een geul in het gebied waar de *Macoma*'s werden verzameld gezet bij laagwater (Figuur 5). De volgende dag werden de netten weer opgehaald en gecontroleerd of er vissen in de netten zaten.

Ook tijdens hoogwater werden er met een sleepnet (Figuur 6) vissen gevangen. De maaswijdte van het sleepnet was 2 mm. De opening van het net had een afmeting van 75x36 cm. Het net werd met een touw gesleept op het wad in hetzelfde gebied als bij hierboven. Ter voorkoming dat het sleepnet de bodem raakte, werden er twee lege flessen aan de bovenkant vastgebonden om het drijfvermogen van het net te vergroten. Aan de onderkant werd een stuk lood vastgebonden om te zorgen dat de opening van het net rechtop bleef staan. De gevangen vissen werden in een fles met zeewater met 7% formaline geconserveerd. In het lab werden de gevangen vissen open geprepareerd om naar de maag/darm inhoud te kijken.



Figuur 5: Een grafische afbeelding van één van de netten (plankton net) dat langs een geul werd gezet om vissen te vangen voor maag/darm inhoud controle (Armonies, 1994b).



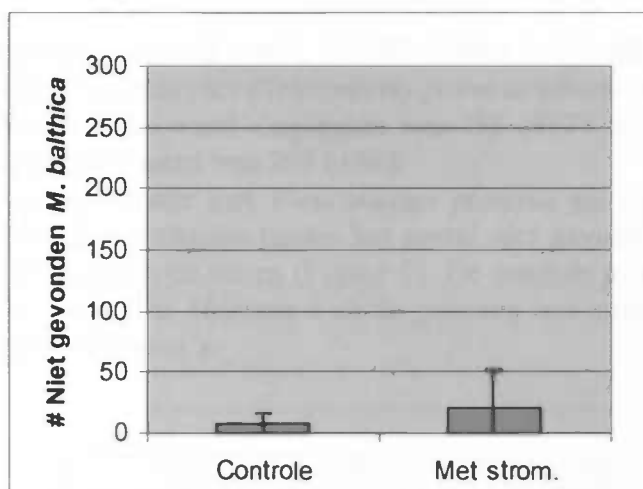
Figuur 6: Schematische weergave van het sleepnet die gebruikt werd voor het vangen van vissen voor maag/darm inhoud controle.

Resultaten:

Migratie proeven met postlarven:

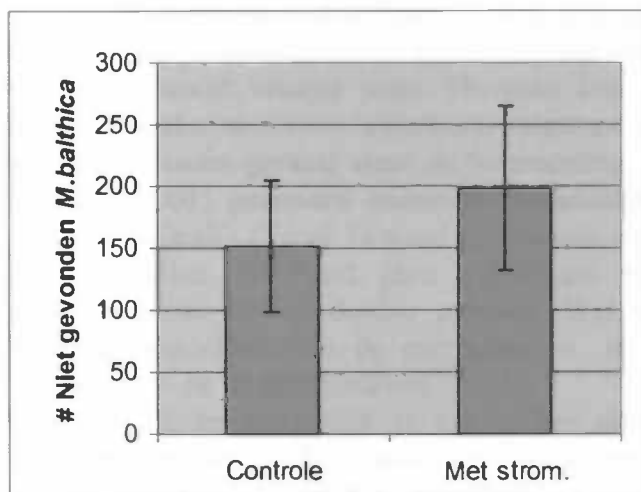
Een aantal proeven werden gedaan om te bepalen hoeveel *Macoma*'s migreerden in de stromingstank. Uit deze proeven blijkt dat in het licht van de 200 *Macoma*'s er 8 tot 42 migreerden ($n=5$). In het donker werden 24 *Macoma*'s gevangen ($n=1$) van de 200.

Figuur 7 geeft het aantal niet terug gevonden *Macoma*'s (postlarven) na de migratie proeven zonder vissen. Dit zijn de correctie proeven. Ze dienen om te bepalen hoeveel *Macoma*'s kwijtraakten door de behandeling zelf en niet door de predatie van de vissen. Een gemiddelde van 9 *Macoma*'s (Standaard deviatie = ± 8) werd niet gevonden van de 500 bij de controle van de correctie proeven. Een gemiddelde van 22 (± 30) postlarven werd niet gevonden bij de correctie proeven met stroming. Geen significant verschil werd gevonden tussen de twee gemiddelden (t-test, $P=0,61$).



Figuur 7: Aantal verdwenen dieren in de migratie proeven met *Macoma balthica* in de stromingstank zonder vissen: correctie proeven (controle $n=2$; met stroming $n=3$).

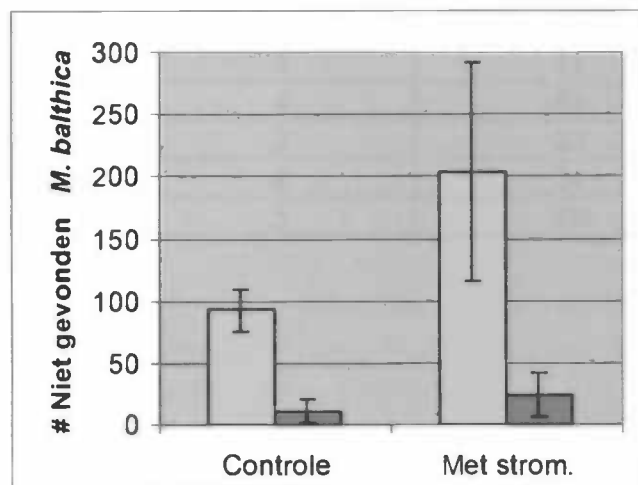
Figuur 8 laat het aantal opgegeten *Macoma*'s in de proeven met *Pomatoschistus minutus* zien. In de controle proeven werd een gemiddelde van 152 (± 53) *Macoma*'s opgegeten en in de proeven met migrerende *Macoma*'s werd een gemiddelde van 198 (± 66) opgegeten. Er was geen significant verschil (t-test, $P=0,25$) tussen de proeven met stroming en zonder stroming. Na het vergelijken van het aantal opgegeten *Macoma*'s die ingegraven waren met de correctie proef (controle) werd er een significant verschil gevonden tussen de twee gemiddelden (t-test, $P=0,02$). Een significant verschil (t-test, $P=0,01$) werd ook gevonden tussen het aantal opgegeten migrerende *Macoma*'s en de correctie proef (met stroming). Hierdoor werd er bepaald dat de *Macoma*'s niet waren kwijtgeraakt door de behandeling maar door de predatie van *Pomatoschistus minutus*.



Figuur 8: Predatie van *Pomatoschistus minutus* op ingegraven (controle) en migrerende (met stroming) *Macoma balthica* in het licht (n=4).

Er werd een significant verschil (t-test, $P=0,03$) tussen de gemiddelden van de controle- en de stromingsproeven in het licht met *Pleuronectes platessa* gevonden (Figuur 9). Het gemiddelde ingegraven *Macoma*'s die werd opgegeten was 93 (± 17) en het gemiddelde migrerende *Macoma*'s die opgegeten werd was 204 (± 88).

Bij de proeven in het donker met *Pleuronectes platessa* als roofdier werd geen significant verschil (t-test, $P=0,25$) gevonden tussen het aantal niet gevonden *Macoma*'s die ingegraven waren en die aan het migreren waren (Figuur 9). De controle proeven hadden een gemiddelde van 11 (± 10) niet gevonden *Macoma*'s en de proeven met stroming een gemiddelde van 24 (± 18) niet gevonden *Macoma*'s.



Figuur 9: Aantal niet gevonden *Macoma balthica*'s tijdens de migratie proeven met *Pleuronectes platessa* als roofdier. De geel gekleurde staven zijn de proeven die gedaan werden in het licht (controle n=4 ; met stroming n=5). De rode staven de proeven in het donker (n=4).

Om te bepalen of er een verschil ligt tussen het aantal opgegeten *Macoma*'s die ingegraven waren, werden de gemiddelden van de drie controles van de proeven in het licht, in het donker (met *Pleuronectes platessa* als roofdier) en de correctie proef met elkaar vergeleken. Hierdoor werd bepaald of deze vissoort visueel jaagt. Hiermee kon ook bepaald worden of het gunstiger zou zijn voor de *Macoma*'s om 's nachts te migreren dan overdag. En ook of er wel of geen *Macoma*'s kwijt waren geraakt door de behandeling zelf. Er werd een significant verschil (ANOVA, $P=0,0001$) gevonden onder de gemiddelden. Met de "Multiple Range Test" (Student- Newman-Keuls) (Tabel 1) werd er bepaald welke van de gemiddelden van elkaar significant verschillen. Er werd geen significant verschil gevonden tussen de gemiddelden van de correctie- en de donker proeven. Wel werd een significant verschil gevonden tussen de gemiddelden van de correctie- en de licht proeven en tussen de gemiddelden van de donker- en de licht proeven.

Om te bepalen of het minder gevaarlijk is om in het donker te migreren werden de gemiddelden opgegeten *Macoma*'s in het donker vergeleken met die in het licht. Ook werden de twee gemiddelden vergeleken met het gemiddeld niet gevonden *Macoma*'s van de correctie proeven met stroming. Hiermee werd er bepaald of de *Macoma*'s kwijt waren geraakt door de behandeling zelf of door de predatie van de vissen. Een significant verschil (ANOVA, $P=0,02$) werd gevonden onder de gemiddelden van de correctie-, de licht- en de donker proeven. Uit de "Multiple Range Test" (Student-Newman-Keuls) (Tabel 1) blijkt dat er geen significant verschil is tussen de gemiddelden van de correctie- en de donker proeven. Tussen de gemiddelden van de correctie- en de licht proeven werd wel een significant verschil gevonden. Ook werd een significant verschil gevonden tussen de gemiddelden van de donker- en de licht proeven.

Tabel 1: "Multiple Range Tests"(Student-Newman-Keuls) voor het bepalen van welke gemiddelden van de proeven met *Pleuronectes platessa* als predator (in het licht en in het donker) en de correctie proeven met elkaar significant verschillen.

Behandeling:	n	Gemiddeld:	Gelijksoortige groepen:
Correctie (controle)	2	9	A
Donker (controle)	4	11	A
Licht (controle)	4	93	B
Correctie(met stroming)	3	22	A
Donker (met stroming)	4	24	A
Licht (met stroming)	5	204	C

Migratie proeven met juveniele *Macoma balthica*:

Uit de resultaten van de predatie proeven met *Dicentrarchus labrax* is gebleken dat er geen van de 75 gebruikte *Macoma*'s werden opgegeten tijdens de migratie proeven. Zowel migrerende (n=3) als ingegraven (n=5) *Macoma*'s werden niet opgegeten. Soms reageerden de vissen wel als ze de migrerende *Macoma*'s voorbij zagen drijven. Ze zwommen heel snel naar ze toe en als ze op een afstand van ongeveer 5 cm ver van de *Macoma*'s waren, zwommen ze weer weg.

Maag/darm inhoud controle van gevangen vissen:

Het aantal vissen dat werd gevangen in de netten tijdens hoogwater was zeer gering. Er werden drie vissoorten gevangen, namelijk: Grondel, Zeenaald en Haring. Geen *Macoma*'s werden gevonden in het spijsverteringskanaal van de drie gevangen vissoorten (Tabel 2).

Tabel 2: Aantal gevangen vissen in de netten en de maaginhouden van deze vissen.

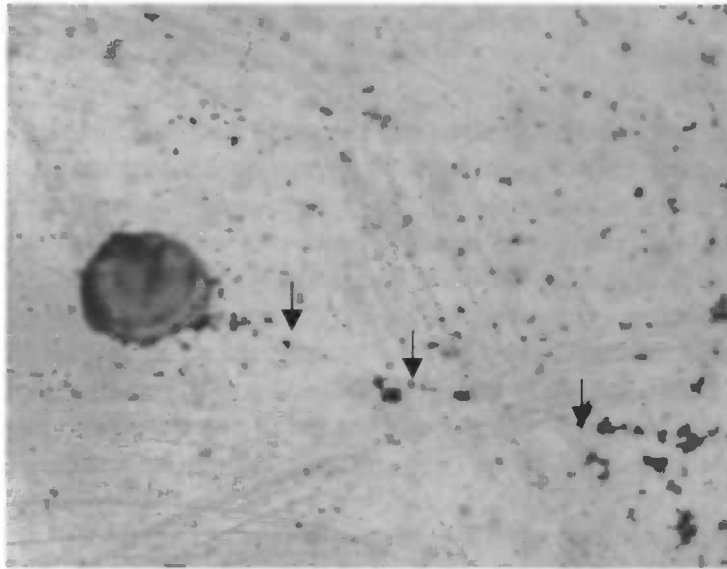
Netten:	Datum:	Gevangen soort vis (TL):	Aantal gevangen vissen:	Aantal opgegeten <i>M.balthica</i>:
Plankton net	07/06/00	--	0	0
Plankton net	07/06/00	Grondel (4,5 cm)	1	0
Plankton net	07/06/00	Grondel (4,1 cm) Zeenaald (9 cm)	1 1	0 0
Sleepnet	15/06/00	Grondel (1,5 cm) Larven van haring (2,0;2,5;1,8 cm)	1 3	0 0

Verticale buis:

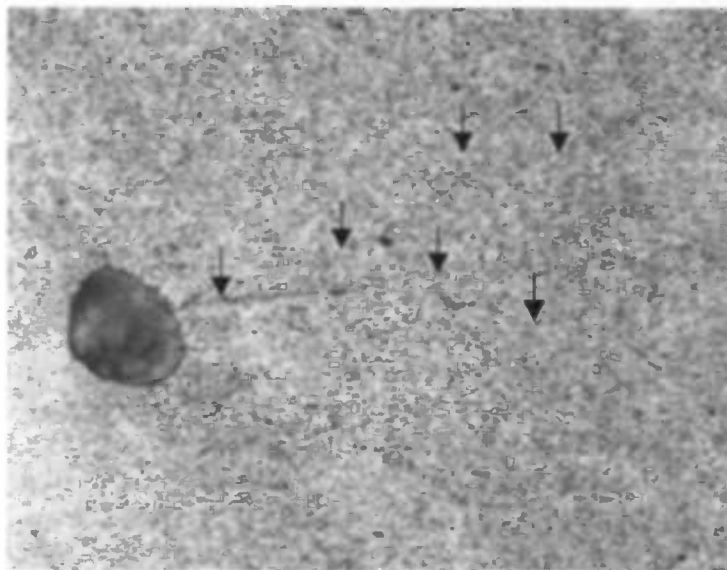
De *Macoma*'s die na het roeren van het water in de verticale buis bleven drijven, werden in een petrischaal gedaan in een oplossing van zoutwater en alcian blauw. Ze werden bekeken onder een binoculair. Sommigen hadden nog een intacte byssus draad en anderen hadden geen byssus draad meer. Waarschijnlijk was de byssus draad kapot gegaan tijdens de handeling. Bij anderen plakte de byssus draad helemaal rond de schelp van de *Macoma*'s. De byssus draad was te zien als een fijne draad die een blauwe kleur had. Figuren 10, 11 en 12 laten de postlarven zien met een zichtbare byssus draad. In de oplossing lag veel deeltjes van de kleurstof die de byssus draden een beetje onduidelijk en dikker maakten. De lengte van de byssus draden op de foto's zijn niet nauwkeurig gemeten. Tijdens observaties met het binoculair hadden de postlarven een byssus draad met een lengte van ± 2 cm. Door met een pincet roterende bewegingen te maken werd waargenomen dat de byssus draden van de *Macoma*'s soms aan de pincet vast plakten, ondanks dat de byssus draden onzichtbaar zijn. De lengte van de byssus draad werd dan geschat. In de verticale buis hadden de byssus draden een lengte van ± 10 cm. De byssus draden bleken ook rekbaar te zijn. In stromend water (verticale buis) hadden ze een maximale lengte en in een petrischaal een minimale lengte. Figuur 12 laat zien, ondanks dat de byssus draad wat onduidelijk te zien is, dat de byssus draden ook vertakt kunnen zijn. Meer observaties zijn nodig om dit te bevestigen.



Figuur 10: Postlarve *Macoma balthica* met byssus draad. De pijlen geven de byssus draad aan. De partikels die op de foto te zien zijn, zijn van de kleurstof alcian blauw (*Macoma* grootte ligt tussen de 500 μm en 1000 μm).



Figuur 11: Postlarve *Macoma balthica* met byssus draad. De pijlen geven de byssus draad aan. (*Macoma* grootte ligt tussen de 500 μm en 1000 μm).



Figuur 12: Postlarve van *Macoma balthica* met vertakte byssus draad. De pijlen geven de byssus draad aan. De byssus draad was onder de binoculair duidelijker te zien dan op deze foto. In deze oplossing lag veel restanten van de kleurstof die niet goed opgelost waren. (*Macoma* grootte ligt tussen de 500 μm en 1000 μm).

Discussie en conclusies:

De risico's die de *Macoma's* hebben genomen om in de waterkolom te gaan drijven is groot. Dit blijkt uit de resultaten met *Pleuronectes platessa* als roofdier (in het licht), waar meer *Macoma's* opgegeten werden tijdens het migreren dan als ze in het sediment hadden gebleven. In het sediment blijven zou beter kunnen zijn voor de *Macoma's*, maar niet risicoloos (Bonsdorff, 1995, 1997 & Reading, 1979). Van het aantal opgegeten *Macoma's* is het niet bekend in welke stap (zie Inleiding) van de migratie ze werden opgegeten. Hazeveld (1999) heeft onderzoek gedaan op de predatie van de krab *Carcinus maenas* op migrerende *Macoma balthica* in de winter. Hij heeft ook ontdekt dat het gevaarlijker is voor de *Macoma's* om in het water te gaan migreren dan in het sediment te blijven. Maar als de *Macoma's* in het sediment blijven dan zullen ze dan te groot worden. Ze zullen dan opgegeten worden door andere soorten roofdieren.

Uit de resultaten is gebleken dat de vissoort *Pleuronectes platessa* visueel jaagt. De *Macoma's* kunnen beter 's nacht migreren om predatie door deze vissoort te voorkomen. Het risico om opgegeten te worden wordt verkleind als de *Macoma's* in het donker migreren. Veel dieren hebben een voorkeur om in het donker te migreren (Armonies, 1994b, 1996 & Bonsdorff, 1997). Volgens Sörlin (1988), die onderzoek deed aan het migratie gedrag van *Macoma balthica*, zijn *Macoma's* in het donker actiever. Christy & Morgan (1998) deden veld onderzoek aan de immigratie van krab postlarven in een estuaria. Ze vonden dat plankton etende vissen meer krab postlarven aten gedurende de dag dan in de nacht en dat de krab postlarven in grotere hoeveelheden 's nachts migreren dan overdag. Ze concludeerden ook dat de krab postlarven de risico om opgegeten te worden kunnen verlagen door 's nachts te migreren. Volgens Dean (1978), die onderzoek deed op de migrerende wormen *Nereis virens*, is de predatie op de migrerende wormen 's nachts minimaal. Dean (1978) concludeerde ook dat migratie 's nachts minder gevaarlijk is dan overdag te migreren.

Niet alleen de migrerende *Macoma's* werden 's nacht niet opgegeten maar ook de *Macoma's* die in het sediment achterbleven, dit blijkt uit de vergelijking van de resultaten van de controle proeven van in het licht en in het donker. Dit bevestigt ook dat *Pleuronectes platessa* visueel jaagt.

De helderheid van het water zou ook invloed kunnen hebben op de predatie van *Pleuronectes platessa* (en andere vissoorten die visueel jagen) op de *Macoma's*. Als de vissen visueel jagen zou het ook voordeliger zijn voor de *Macoma's* om in troebel water te migreren. Tijdens de migratie proeven in het licht moet er rekening gehouden worden met de helderheid van het water. In het veld is het water vaak troebel en in het laboratorium was het water helder. Doordat het water in het laboratorium helder was, zou kunnen zijn dat in het laboratorium meer *Macoma's* werden opgegeten door *Pleuronectes platessa* dan wat er in het veld wordt opgegeten. In helder water is voor de vissen makkelijker om te zien en dus makkelijker om te jagen dan in troebel water.

De resultaten zijn in het laboratorium gevonden. In het veld is er ook ander voedsel aanwezig. Volgens Whitehead et al (1984) eet *Pleuronectes platessa* polychaeten en schelpdieren met een dunne schelp. Als er ander soort voedsel beschikbaar is, dan kunnen de resultaten ook anders uitkomen. *Pleuronectes platessa* zou dan een voorkeur kunnen hebben voor andere prooien dan *Macoma balthica* en dus minder *Macoma's* opeten. Om echt te kunnen zeggen dat *Pleuronectes platessa* een groot effect heeft op *Macoma balthica* door predatie, moet er een inventarisatie gedaan worden om te bepalen hoeveel *Pleuronectes platessa* in een bepaald gebied voorkomen, hoeveel *Macoma's* in hetzelfde gebied migreren en hoeveel *Macoma's* door de vissoort *Pleuronectes platessa* worden opgegeten. Als er weinig *Pleuronectes*

platessa in het gebied voorkomt dan zou de predatie op de *Macoma*'s geen of weinig effect kunnen hebben. Omdat het aantal opgegeten *Macoma*'s dan heel laag kan zijn.

Uit de literatuur blijkt dat de soort *D. labrax* garnalen, vissen en schelpdieren eten (Whitehead, 1984). *D. labrax* zou een potentiële gevaar kunnen zijn tijdens de migratie van de *Macoma*'s omdat ze pelagische vissen zijn. Maar in het gebied waar de *Macoma*'s werden gevangen, werd er geen *D. labrax* gevangen. Uit de resultaten blijkt dat *D. labrax* geen *Macoma*'s eet. Maar dit betekent niet echt dat ze geen *Macoma*'s eten. Een andere factor dat invloed had kunnen hebben op de exemplaren *D. labrax* zou de adaptatie periode kunnen zijn. De vissen zouden meer tijd nodig moeten hebben om zich te kunnen aanpassen in de stromingstank. Tijdens het verplaatsen van de vissen vanuit het aquarium in de klimaatkamer kunnen de vissen veel stress krijgen. Door stress zouden de vissen een abnormaal gedrag kunnen vertonen waardoor ze niet gaan eten. Dus de migrerende *Macoma*'s zouden dan niet opgegeten worden. De vissen in de tank laten overnachten zou misschien ideaal zijn.

Pomatoschistus minutus eten volgens Whitehead et al (1984) wormen, amphipoden, crustaceae, mysiden en schelpdieren. Uit de proeven blijkt dat de grondels wel *Macoma*'s opeten. Hoewel er geen significant verschil werd gevonden tussen de ingegraven en migrerende *Macoma*'s die opgegeten werden, kan niet gezegd worden dat deze vissoort geen groot effect uitoefent op de risico's die *Macoma*'s nemen door te migreren. Maar dit betekent ook niet dat de *Macoma*'s geen gevaar lopen door te migreren in de aanwezigheid van *Pomatoschistus minutus*. Vanaf 6 juli werd ontdekt dat deze vissen geïnfecteerd waren met de huidparasiet *Gyrodactylus*. Het is niet bekend vanaf welke datum de vissen geïnfecteerd werden. Het zou kunnen zijn dat doordat de vissen ziek waren de resultaten anders zijn uitgekomen dan wanneer de vissen gezond zouden zijn geweest. Het aantal uitgevoerde proeven is ook te weinig om een significant verschil te kunnen krijgen tussen de gemiddelden van de controle proeven en de proeven met stroming gezien de variatie binnen één behandeling.

Bij de correctie proeven (zonder vissen) zijn een aantal postlarve *Macoma*'s kwijtgeraakt. Tijdens het wegzuigen van het water uit de stromingstank (voor het zeven) spatte het water soms veel. Door het spatten zou een aantal *Macoma*'s kwijt zijn geraakt en hierdoor werd het aantal (500) postlarven die in de stromingstank werd gedaan in het begin van de proef niet terug gevonden.

De vissoort *Pleuronectes platessa* ontsnapt soms uit de ruimte tussen de twee cilinders. Dit geldt ook voor *Pomatoschistus minutus*. Dit gebeurde vaak tijdens de proeven met stroming met *Pleuronectes platessa*. Zie tabellen in de appendices bij Opmerkingen voor het aantal vissen die waren ontsnapt. Als de vissen (*Pleuronectes platessa*) niet waren ontsnapt dan zou het verschil tussen de gemiddelden waarschijnlijk alleen maar groter zijn geweest en dus geen effect hebben op de conclusies met *Pleuronectes platessa* als predator. Het is ook niet duidelijk wanneer de vissen zijn ontsnapt, in het begin van de proef, tijdens de proef of aan het einde. Er werd geen rekening dan gehouden tijdens het formuleren van de conclusie met het aantal ontsnapte vissen.

De vissen die gevangen werden in het veld hadden geen *Macoma*'s in hun spijsverteringskanaal. Dit betekent echter niet dat ze geen *Macoma*'s eten. In de periode dat ze gevangen werden was het al heel moeilijk om *Macoma*'s te kunnen vinden op het lage wad. Het zou kunnen zijn dat de *Macoma*'s al zijn gemigreerd. Of dat ze te groot zijn geworden om door de gevangen vissen (Zie Tabel 4 voor de TL van de vissen) gegeten te kunnen worden. Het aantal gevangen vissen is ook te weinig om een conclusie te kunnen trekken of ze een gevaar vormen voor migrerende *Macoma*'s.

De foto's (Figuur 10, 11 en 12) laten zien dat de postlarven wel een byssus draad vormen. Dus de postlarven migreren ook actief. Dat ze heel klein zijn betekent niet dat ze makkelijker door waterstromingen gesuspendeerd kunnen worden en dat ze niet actief migreren, zoals

bedoeld wordt door Beukema (1993), Van der Veer (1998) en Günther (1991). Drijvende *Macoma*'s in het verticale buis die een aantal keren aangeraakt werden zonken meteen naar de bodem. Waarschijnlijk doordat de byssus draad gebroken werd. Dit bevestigt wat Armonies (1992a, 1996) schreef, namelijk dat niet alleen de 1-jarige *Macoma*'s actief migreren maar dat de postlarven dat ook doen.

Migreren is gevaarlijk voor de postlarve *Macoma balthica*, maar als de postlarven op het lage wad blijven zullen hun kansen om te overleven kleiner worden door verschillende factoren. Zoals: lichamelijk inspanning, biologische verstoring, groei omstandigheden en predatie druk (Beukema, 1993). Lichamelijk inspanning kan veroorzaakt worden door golven die de postlarven steeds laten resuspenderen in het water. Biologische verstoring kan door dieren zoals *Arenicola marina* veroorzaakt worden doordat *A. marina* het sediment structuur steeds veranderd. Groei gebeurt langzamer op het lage wad dan op het hoge wad, waarschijnlijk door weinig beschikbaar voedsel op het lage wad. Op het hoge wad is er een overvloed van voedsel in de periode dat de postlarven migreren. Potentiële roofdieren zoals *Crangon crangon* worden meestal niet gevonden op het hoge wad, maar komen wel veel voor op het lage wad. Hierdoor is het veiliger voor de postlarve *Macoma*'s om naar het hoge wad te vluchten. Naar het hoge wad vluchten is dus waarschijnlijk gunstiger voor de postlarven, ondanks de risico's van migratie. De gevaren die de postlarven zullen tegenkomen op het lage wad als ze niet migreren zijn dan waarschijnlijk groter dan de gevaren die ze tegenkomen tijdens migratie. Het hoge wad is dan een soort toevlucht voor de postlarve *Macoma balthica*.

Conclusies:

Niet migreren, dus ingegraven blijven, is minder gevaarlijk dan migreren. In het donker migreren levert ook voor de postlarve *Macoma balthica* voordelen op in de aanwezigheid van een visueel jagend predator zoals *Pleuronectes platessa* dan in het licht migreren. *Pomatoschistus minutus* vormt waarschijnlijk geen gevaar voor migrerende *Macoma*'s. Vissen zoals *Pomatoschistus minutus* en *Pleuronectes platessa* eten ook ingegraven postlarven.

Dicentrarchus labrax heeft geen effect op de risico's die 1-jarige *Macoma balthica* nemen om in de waterkolom te migreren.

Dat de postlarven een byssus draad produceren is een goed bewijs dat ze actief migreren. Voor passief migreren hebben ze geen byssus draad nodig.

Aanbevelingen voor verder onderzoek:

Meer onderzoek zou gedaan kunnen worden met andere vissoorten die ook een potentiële roofdier zouden kunnen zijn voor migrerende *Macoma balthica*, zoals *Platichthys flesus* (Bot).

Ook zou er meer veldonderzoek gedaan kunnen worden door bijvoorbeeld vissen te vangen en hun maag/darm inhoud te controleren en "inclosures" en "exclosures" proeven te doen.

Dankwoord:

Mijn dankwoorden gaan naar mijn begeleider Jan-Geert Hiddink die met goede suggesties kwam en heel behulpzaam was tijdens het onderzoek. Jos de Wiljes wil ik bedanken voor alle benodigde materialen, E. Bennett en J. Malawau voor het lezen en corrigeren van het verslag. Verder wil ik iedereen, die mij op één of andere manier hebben geholpen, bedanken.

Literatuur:

- Ansell, A.D., 1994. In situ activity of the sandy beach bivalve *Donax vittatus* (Bivalvia Donacidae) in relation to potential predation risks. *Ethology, Ecology & Evolution*, 6: 43-53.
- Armonies, W., 1992a. Migratory rhythms of drifting juvenile molluscs in tidal waters of the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 83: 197-206.
- Armonies, W. & M. Hellwig-Armonies, 1992b. Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles. *Netherlands Journal of Sea Research*, 29 (4): 371-378.
- Armonies, W., 1994a. Turnover of postlarval bivalves in sediments of tidal flats in Königshafen (German Wadden Sea). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 48: 291-297.
- Armonies, W., 1994b. Drifting meio- and macrobenthic invertebrates on tidal flats in Königshafen: a review. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 48: 299-320.
- Armonies, W., 1996. Changes in distribution patterns of 0-group bivalves in the Wadden Sea: byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography. *Journal of Sea Research*, 35 (4): 323-334.
- Berthold, P., 1993. *Bird Migration: A General Survey*. Oxford Ornithology Series, pag. 84.
- Beukema, J.J. & J. de Vlas, 1989. Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 52: 193-200.
- Beukema, J.J., 1993. Successive changes in distribution patterns as an adaptive strategy in the bivalve *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 47: 287-304.
- Blok, D.B., 2000. Groei van juveniele en adulte nonnetjes op grof en fijn sediment. Doctoraal verslag, Rijksuniversiteit Groningen, Vakgroep Mariene Biologie.
- Bonsdorff, E. & A. Norkko & E. Sandberg, 1995. Structuring zoobenthos: the importance of predation, siphon cropping and physical disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 192: 125-144.
- Bonsdorff, E. & J. Mattila, 1997. Predation by juvenile flounder (*Platichthys flesus* L.): a test of prey vulnerability, predator preference, switching behaviour and functional response. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 227: 221-236.
- Christy, J.H. & S.G. Morgan, 1998. Estuarine immigration by crab postlarvae: mechanisms, reliability and adaptive significance. *Marine Ecology Progress Series*, 174: 51-65.
- Dean, D., 1978. Migration of the sandworm *Nereis virens* during winter nights. *Marine Biology*, 45: 165-173.

Flach, E.C. & W. de Bruin, 1994. Does the activity of cockles, *Cerastoderma edule* (L.) and lugworms, *Arenicola marina* L., make *Corophium volutator* Pallas more vulnerable to epibenthic predators: a case of interaction modification? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 182: 265-285.

Gregory, R.S. & C.D. Levings, 1996. The effects of turbidity and vegetation on the risk of juvenile salmonids, *Oncorhynchus* spp., to predation by adult cutthroat trout, *O. clarkii*. *Environmental Biology of Fishes*, 47 (3): 279-288.

Günther, C.P., 1991. Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 76: 73-79.

Hazeveld, M., 1999. The risk of predation on *Macoma balthica* by the crab (*Carcinus maenas*) during the wintermigration. Doctoraal verslag, Rijksuniversiteit Groningen, Vakgroep Mariene Biologie.

De Jonge, V.N. & J. van den Berg, 1992. Experiments on the resuspension of estuarine sediments containing benthic diatoms. Phd-thesis, Rijksuniversiteit Groningen, 127-138.

Metcalf, N.B. & N.H.C. Fraser & M.D. Burns, 1998. State-dependent shifts between nocturnal and diurnal activity in salmon. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 265 (1405): 1503-1507.

Reading, C.J., 1979. Changes in the downshore distribution of *Macoma balthica* (L.) in relation to shell length. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 8; 1-13.

Sigurdsson, J.B. & C.W. Titman & P.A. Davies, 1976. The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads. *Nature*, 262: 386-387.

Sörlin, T., 1988. Floating behaviour in the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.). *Oecologia*, 77: 273-277.

Veer, H. van de & R.J. Feller & A. Weber & J.I.J. Witte, 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. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 231: 139-157.

Whitehead, P.J.P. & M.L. Bauchot & J.C. Hureau & J. Nielsen & E. Tortonese, 1984. *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Unesco. Pag. 794, 1074 & 1305.

Appendices:

Appendix I:

Dicentrarchus labrax

Behandeling: licht

Tijdsduur: 2 uur

Aantal vissen	Datum	Tijd	Watertemp. p. (°C)	Stromingsnelheid (cm/s)	Aantal gebruikte <i>Macoma balthica</i>	Aantal opgegeten <i>Macoma balthica</i>	Opmerkingen
3	31/3/00	13:25	10	7	75	0	--
3	03/4/00	14:45	10	0	75	0	--
3	18/4/00	09:20	10	7	75	0	--
3	19/4/00	13:20	10	7	75	0	In het begin 4-5 mb migreerden, daarna (1h) 0.
3	25/4/00	15:00	10	0	75	0	--
3	27/4/00	12:10	10	13	75	0	--
3	28/4/00	09:15	10	10	75	0	Koudschok voor 5 min. in water van ± 0°C.
3	28/4/00	12:10	10	0	75	0	Idem.

Appendix 2:

Pomatoschistus minutus

Behandeling: licht

Tijdsduur: 2 uur

Aantal vissen	Datum	Tijd	Watertemp p. (°C)	Stromingsnelheid (cm/s)	Aantal gebruikte <i>Macoma balthica</i>	Aantal opgeeten <i>Macoma balthica</i>	Opmerkingen
10	15/5/00	12:39	11	8	500	185	Maag/darm inhoud van 1 dood vis: 0 mb.
10	17/5/00	11:15	11	8	500	247	1 vis ontsnapt.
10	18/5/00	10:18	11	0	500	132	--
10	19/5/00	11:10	11	0	500	184	--
10	26/5/00	11:50	11	8	500	198	--
10	29/5/00	13:05	11	0	500	150	--
10	30/5/00	10:25	11	8	500	265	--
10	13/6/00	12:15	12	0	500	216	4 dagen zonder eten
10	27/6/00	12:50	15	8	500	95	6 vissen ontsnapt. Vissen geïnfecteerd met parasiet (?)
10	30/6/00	12:05	15	0	500	77	Vissen geïnfecteerd met parasiet (?)
10	06/7/00	11:10	15	8	500	65	6 vissen ontsnapt. Idem.

Appendix 3:

Pleuronectes platessa

Behandeling: licht

Tijdsduur: 2 uur

Aanta l vissen	Datum	Tijd	Watertem p. (°C)	Stromingsnelh eid (cm/s)	Aantal gebruikte <i>Macoma balthica</i>	Aantal opgeeten <i>Macoma balthica</i>	Opmerkingen
10	22/5/00	11:45	11	8	500	282	2 vissen ontsnapt.
10	23/5/00	12:50	11	0	500	113	--
10	24/5/00	11:15	11	8	500	101	1 vis ontsnapt. Dag ervoor eten gekregen.
10	25/5/00	10:20	11	0	500	75	Maag/darm inhoud van 1 dood vis: 1 mb. 2 vis. Ontsn.
10	31/5/00	10:05	11	8	500	255	--
10	06/6/00	11:05	11	0	500	100	--
10	14/6/00	10:15	13	8	500	267	3 vissen ontsnapt.
10	16/6/00	12:15	13	0	500	83	--
10	20/6/00	10:55	13	8	500	116	2 vissen ontsnapt.

Appendix 4:*Pleuronectes platessa*

Behandeling: donker

Tijdsduur: 2 uur

Aanta l vissen	Datum	Tijd	Watertem p. (°C)	Stromingsnelh eid (cm/s)	Aantal gebruikte <i>Macoma balthica</i>	Aantal opgegeten <i>Macoma balthica</i>	Opmerkingen
10	21/6/00	11:20	13	0	500	1	4 vissen ontsnapt.
10	23/6/00	11:40	14	8	500	24	6 vissen ontsnapt.
10	28/6/00	12:20	15	0	500	14	1 vis ontsnapt.
10	29/6/00	12:15	15	8	500	26	--
10	04/7/00	12:15	15	0	500	6	3 vissen ontsnapt.
10	05/7/00	11:15	15	8	500	1	4 vissen ontsnapt.
10	14/7/00	11:07	15	0	500	23	--
10	18/7/00	10:45	15	8	500	45	3 vissen ontsnapt.

