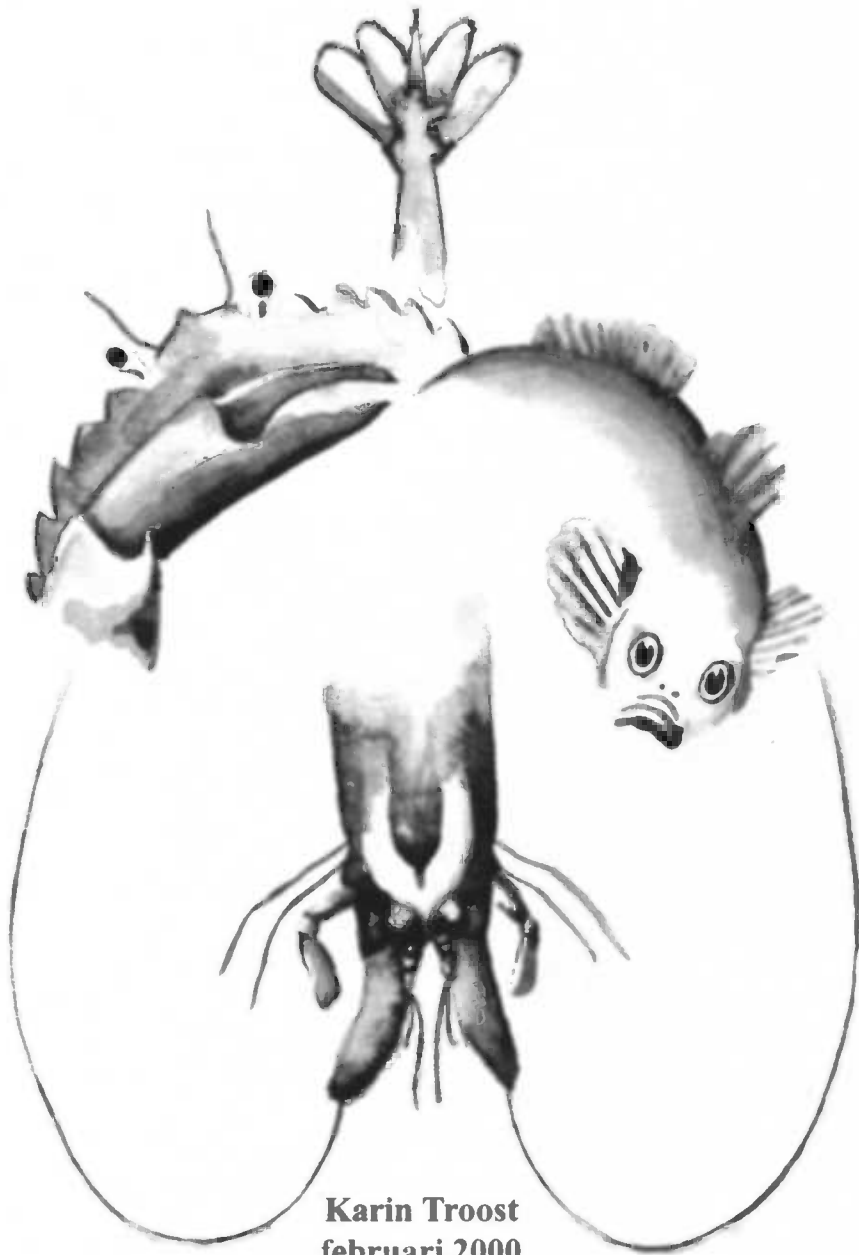


Sterfte van het broed van het nonnetje
Macoma balthica
in relatie tot predatoren



Karin Troost
februari 2000

Vakgroep Mariene Biologie
Rijksuniversiteit Groningen
Begeleider: Jan Geert Hiddink



Sterfte van het broed van het nonnetje
Macoma balthica
in relatie tot predatoren

Karin Troost
Februari 2000
Vakgroep Mariene Biologie
Begeleider: Jan Geert Hiddink

Rijksuniversiteit Groning
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerkiaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

Titelblad: tekening door Karin Troost

Samenvatting

Veel zoöbenthos soorten brengen hun juveniele stadium door in kinderkamers die hoog in de getijdenzone liggen, rond of boven gemiddeld getijniveau. Zo ook het nonnetje, *Macoma balthica*, levend in de Waddenzee. Na vestiging begeeft het nonnetje zich weer in de waterkolom en laat zich voeren naar deze kinderkamers. Tijdens de migratie door de waterkolom, staat het nonnetje bloot aan allerlei gevaren. Het verblijf in de kinderkamers moet dus een voordeel opleveren voor het broed van *Macoma balthica*, dat opweegt tegen de risico's die gepaard gaan met de migratie. Mogelijk zijn de kinderkamers een vluchtplaats voor predatie door mariene predatoren zoals de gewone garnaal (*Crangon crangon*), de strandkrab (*Carcinus maenas*) en de brakwatergrondel (*Pomatoschistus microps*).

Op het Groninger Wad werden deze drie predatoren op verschillende hoogtes in de getijdenzone gevangen om zo dichtheden en biomassa's te bepalen. Op dezelfde hoogtes werden dichtheden van het broed van *Macoma balthica* bepaald en hieruit werden sterftes berekend. De relatie tussen biomassa's van predatoren en de sterfte van het nonnetje werd onderzocht.

Tussen de biomassa's van adulte krabben en de sterfte van het broed van *Macoma balthica* werd een positief verband gevonden. Tussen de biomassa's van de garnaal, de 0-groep krabben en het grondeltje enerzijds en de sterfte van het broed van het nonnetje anderzijds werd geen significant verband gevonden. Desondanks leken toch alle drie predatoren de sterfte van het nonnetje te beïnvloeden.

Abstract

Many zoöbenthic species spend their first months after settlement in so-called nurseries high in the intertidal, around or above mean tidal level. The spat of *Macoma balthica*, living in the Wadden Sea, migrates after initial settlement to these nurseries. This migration is a perilous undertaking, since the *Macoma* run the risk of ending up in the wrong places or being eaten. So their stay in the higher parts of the tidal flat must offer a bonus that compensates for the risks of migration.

It could be that the nurseries offer a refuge from predation by marine predators like the common or brown shrimp (*Crangon crangon*), the shore crab (*Carcinus maenas*) and the common goby (*Pomatoschistus microps*). In the eastern part of the Dutch Wadden Sea these three predators were caught at different intertidal heights in order to determine their densities and biomass. At the same heights, densities of *Macoma balthica* spat were determined and from these densities, mortalities were calculated. The relationship between predator biomass and the mortality of *Macoma* spat at different intertidal heights was investigated.

Between adult crab biomass and mortality of the *Macoma* spat, a positive relationship was found. Between the biomasses of the common shrimps, the juvenile shore crabs and the common gobies on one hand and the mortality of *Macoma* spat on the other, no significant relationships were found. However, these predators do seem to have an influence on the mortality of *Macoma* spat.

Inhoud

<u>Inleiding</u>	blz.	3
<u>Materiaal en methode</u>		5
Monstername		5
Analyse		8
Statistische analyse		11
<u>Resultaten</u>		12
Verloop van dichtheden in de tijd		12
Dichtheden en biomassa's op verschillende hoogtes		13
Sterfte van juveniele <i>Macoma balthica</i>		16
Sterfte van <i>Macoma balthica</i> in relatie tot predatoren		17
Vergelijking van de vangstmethoden		18
<u>Discussie</u>		20
Verloop van dichtheden in de tijd		20
Dichtheden en biomassa's op verschillende hoogtes		21
Sterfte van juveniele <i>Macoma balthica</i>		21
Sterfte van <i>Macoma balthica</i> in relatie tot predatoren		21
Vergelijking van de vangstmethoden		23
Discussie vangstmethoden		24
Aanbevelingen voor verder onderzoek		25
<u>Dankwoord</u>		26
<u>Referenties</u>		27

Inleiding

De Waddenzee is een belangrijke kinderkamer voor veel macrozoöbenthos soorten. Juvenielen worden bij deze soorten de eerste maanden na vestiging vooral hoog in de getijdenzone in hoge dichtheden gevonden terwijl de hoogste dichtheden van adulten vooral lager in de getijdenzone voorkomen (Reise, 1985; Beukema, 1992).

Het nonnetje, *Macoma balthica*, een klein schelpdier dat zeer algemeen voorkomt in de Waddenzee, is een soort die deze strategie toepast. Door zich twee keer te redistribueren, worden zowel in het juveniele als in het adulte stadium hoogtes in de getijdenzone opgezocht die optimaal zijn voor dat levensstadium (Beukema, 1993). *Macoma balthica* larven zijn korte tijd pelagisch. Meteen na vestiging op de lager gelegen platen, laat in het voorjaar, begeven de jonge nonnetjes zich weer in de waterkolom en laten zich transporteren richting kust (Armonies & Hellwig-Armonies, 1992; Günther, 1991). Ze laten zich voeren naar de kinderkamers hoog in de getijdenzone, gelegen rond of boven gemiddeld getijniveau (Beukema, 1993). Om in de waterkolom te kunnen blijven drijven, produceren ze lange slijmraden, byssusdraden genaamd (Armonies, 1992, 1996; Armonies & Hellwig-Armonies, 1992; Beukema & De Vlas, 1989). Hierdoor kunnen ze met het getij migreren. Een paar maanden later bereiken de jonge nonnetjes met een schelpenlengte van 1 tot 10 millimeter hoog in de getijdenzone de hoogste dichtheden (Armonies & Hellwig-Armonies, 1992). In het begin van de winter verlaten de 0-groep *Macoma* deze kinderkamers. Ze laten zich weer door het getij transporteren, maar deze keer in tegenovergestelde richting en migreren naar lager gelegen gebieden in de getijdenzone (Beukema, 1993).

Migratie door de waterkolom is zeer risicovol voor juveniele nonnetjes. Ze zijn dan blootgesteld aan predatie en lopen de kans om op ongunstige plekken terecht te komen. Het ligt voor de hand om aan te nemen dat deze redistributie naar hoger gelegen delen voordeel oplevert voor de juveniele nonnetjes en dat dit voordeel opweegt tegen de risico's die gepaard gaan met migratie door de waterkolom. Er zijn verscheidene verschillen in factoren aan te wijzen tussen hoger en lager gelegen gebieden in de getijdenzone.

Fysische stress, denk aan golfwerking en stroming, is hoger in de getijdenzone minder aanwezig dan in lager gelegen gebieden (Beukema 1993). Hoger in de getijdenzone is voor de juveniele nonnetjes meer voedsel aanwezig waardoor ze sneller groeien (Armonies & Hellwig-Armonies, 1992). Sedimentsamenstellingen verschillen per hoogte, waarbij op de hoger gelegen delen meer fijn sediment te vinden is (Reise, 1985). Hoger in de getijdenzone wordt meer gefoerageerd door vogels, die echter een voorkeur hebben voor nonnetjes die groter zijn dan de juveniele nonnetjes. De Kanoetstrandloper, *Calidris canutus*, eet bij voorkeur nonnetjes tussen 9 en 16 millimeter groot (Zwarts & Blomert, 1992; Piersma et al. 1993). Ook de Scholekster eet bij sterke voorkeur grotere schelpdieren (Sanchez-Salazar et al. 1987) en eet slechts bij uitzondering dieren die kleiner zijn dan 11 millimeter (Hulscher, 1981). Ten slotte is predatie door macrozoöbenthos in lager gelegen gebieden het grootst (Beukema, 1993; Reise, 1985).

Op het wad zijn de voornaamste predatoren op het nonnetje de strandkrab (*Carcinus maenas*), de gewone garnaal (*Crangon crangon*) en de brakwatergrondel (*Pomatoschistus microps*) (Reise, 1985). De strandkrab is de belangrijkste predator op benthos in ondiep kustwater en eet vooral veel juveniele tweekleppigen (Beukema, 1991) naast kleine crustacea en polychaeten (Sanchez-Salazar et al. 1987). Volgens

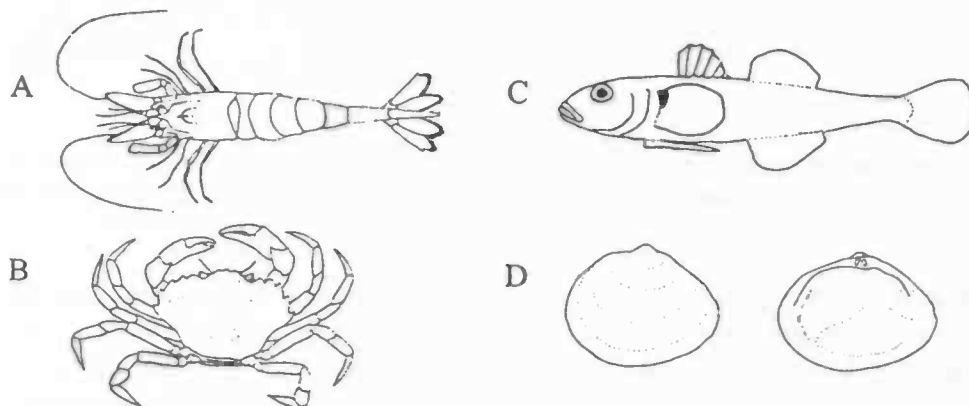
onderzoek door Sanchez-Salazar et al. (1987), Scherer & Reise (1981) en Reise (1977, 1978) lijkt de strandkrab recruitment van deze tweekleppigen, waaronder het nonnetje, negatief te beïnvloeden (Beukema 1991). Juveniele krabben vestigen zich in de vroege zomer (mei-juni) op de wadplaten wanneer ze een carapax-breedte van ongeveer 1,5 mm bereikt hebben. Krabben die zich vroeg gevestigd hebben, bereiken in de herfst een carapax-breedte van bijna 20 mm. Oudere krabben verlaten geleidelijk de getijdenzone en gaan getijdenmigratie vertonen, ze bezoeken de platen alleen nog tijdens hoog water (Beukema 1991).

De gewone garnaal bewoont zachte bodems en kan 9 cm lang worden (Barnes, 1994). Een groot deel van het dieet van deze predator bestaat uit juveniele nonnetjes (Keus, 1986; Van der Veer et al. 1998). Ook voor de gewone garnaal zijn de wadplaten hoog in de getijdenzone een belangrijke kinderkamer (Kuipers & Dapper, 1984; Reise, 1985; Beukema, 1992). Vestiging vindt plaats van februari tot augustus. Bij een lengte van 20-30 mm verplaatsen de jonge garnalen zich van de platen naar de geulen (Beukema, 1992) en in de herfst verlaten de garnalen het kustgebied en trekken naar dieper water (Beukema, 1992; Kuipers & Dapper, 1981, 1984), naar gebieden die 40 tot 100 km uit de kust liggen (Boddeke 1976).

Een belangrijk deel van het dieet van de brakwatergrondel bestaat uit de gewone garnaal (*Crangon crangon*) (Norte-Campos & Temming 1994; Kuipers & Dapper, 1984). Daarnaast eet deze grondel ook andere bodemfauna, het dieet komt overeen met dat van *Crangon crangon* (Reise, 1985). De brakwatergrondel kan 7 cm lang worden en trekt in de herfst wanneer de watertemperatuur lager wordt, naar dieper water (Barnes 1994).

Het doel van dit onderzoek was de verdeling van deze drie predatoren in de getijdenzone te bepalen en te onderzoeken of er een verband is tussen de verdeling van de predatoren en de sterfte van het nonnetje. Hiertoe werden op verschillende hoogtes in de getijdenzone predator dichtheden en biomassa's bepaald. Op dezelfde hoogtes werd ook de sterfte van het nonnetje bepaald. Per predator kon dan bekeken worden of er een correlatie was tussen biomassa per vierkante meter en *Macoma* sterfte.

Verwacht werd, dat in de hoogste gebieden de biomassa van predatoren lager is dan in de laagste gebieden in de getijdenzone en dat de sterfte van het nonnetje in de laagste gebieden groter is dan het hoogst op het wad.

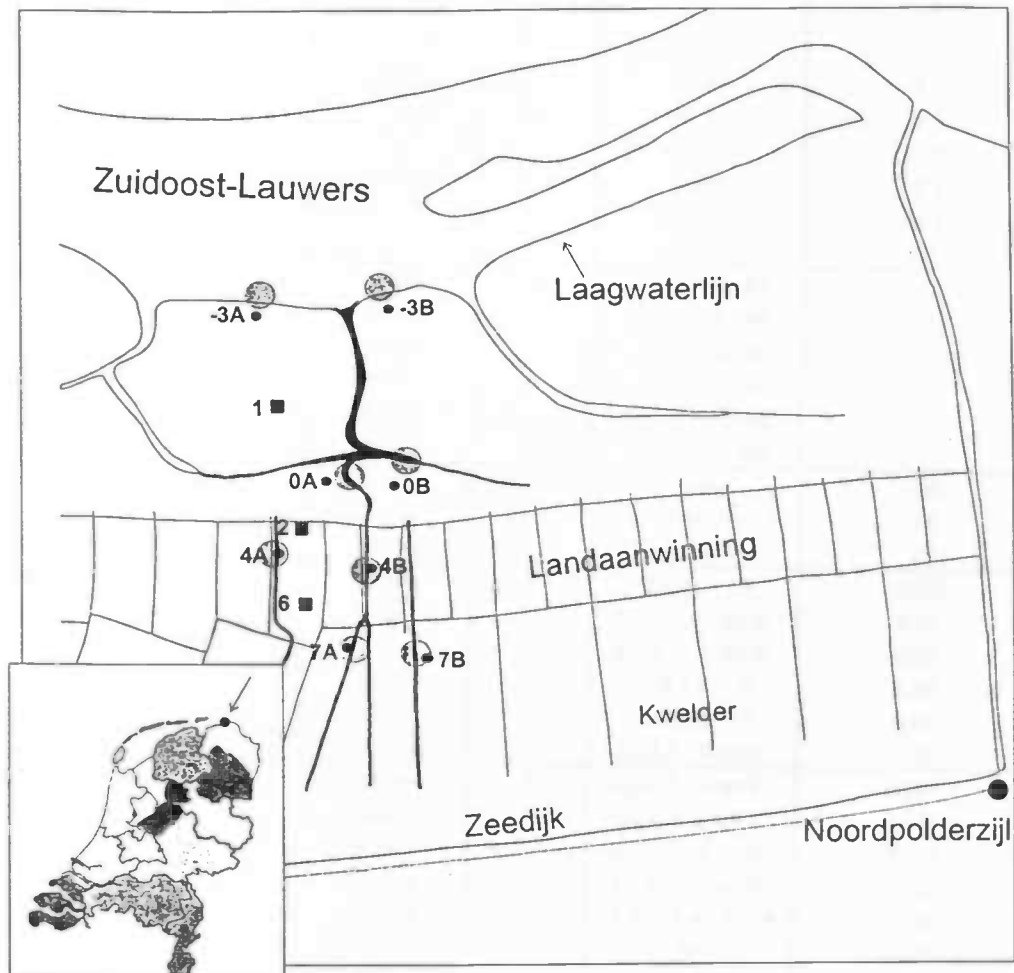


Figuur 1. A: *Crangon crangon*, de gewone garnaal; B: *Carcinus maenas*, de strandkrab; C: *Pomatoschistus microps*, de brakwatergrondel en D: *Macoma balthica*, het nonnetje (adult). (Uit: Barnes, 1994).

Materiaal & Methode

Monsternamen

De dichtheden van predatoren en sterfte van het nonnetje werden geschat op het wad bij Noordpolderzijl in de Oostelijke Waddenzee (figuur 2), van begin augustus tot en met eind november 1999. Bij laag water strekten de drooggevallen wadplaten zich over ongeveer 3 kilometer van de dijk tot de geul uit. Er werden vier hoogtes in de getijdenzone bemonsterd, -3, 0, 4 en 7 dm ten opzichte van NAP, per hoogte steeds op twee punten. Bemonsterde locaties werden met een getal genoemd naar de hoogte en per hoogte met een letter A voor het westelijke punt en met een letter B voor het oostelijke punt.



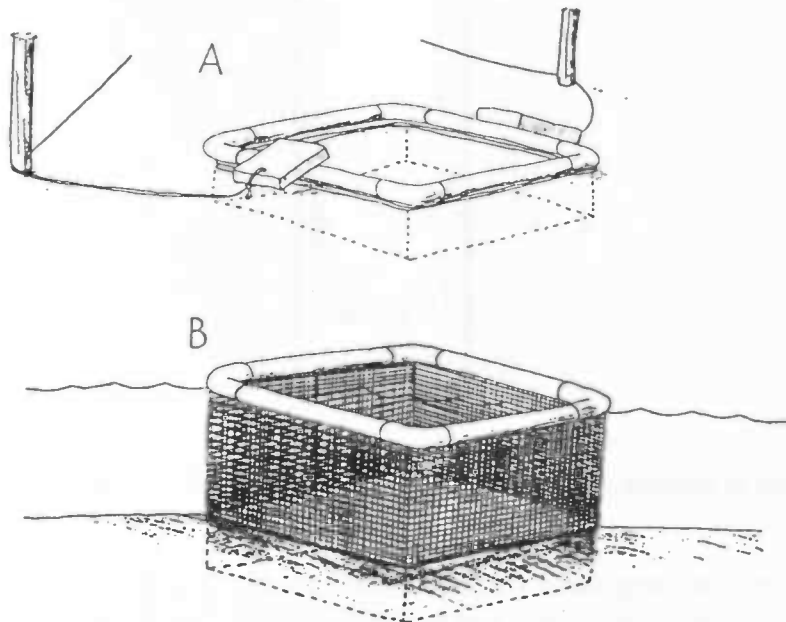
Figuur 2. Locaties van monsternamen op het Groninger Wad bij Noordpolderzijl. ●: gestoken en gezeefd. ●: geulen bevestigd met duwnet. ■: bevestigd met duwnet tijdens hoogwater, naast de 4 punten met A-codering. 4 Punten met A-codering: bevestigd met pop-net.

Voor het bemonsteren van de predatoren werden vijf methoden gebruikt. Kleinere dieren die niet met het getij migreren en dus bij laagwater in de drooggevallen wadbodem achterbleven, werden gevangen door een bepaald oppervlakte (tabel 1) tot zo'n 4 centimeter diep uit de wadbodem te scheppen en uit te zeven over een 1 millimeter zeef. In augustus en september was een bodemoppervlak van 0.25 m² voldoende, later in het seizoen was een groter oppervlak nodig voor een acceptabele monstergrootte (tabel 1).

Methode	Datum	n	Bemonsterde locaties
Duwnet geulen	19-Aug	7	-3,0,4,7 A en B
	1-Sep		-3,0,4,7 A en B
	8-Sep		-3,0,4,7 A en B
	7-Oct		-3,0,4,7 A en B
	30-Oct		-3,0,4,7 A en B
	4-Nov		-3,0,4,7 A en B
	9-Nov		-3,0,4,7 A en B
Duwnet hoog water	17-Sep	3	-3A 0A, 1, 2 4A, 6, 7A
	8-Oct		-3A 0A, 1, 2 4A, 6, 7A
	30-Oct		-3A 0A, 1, 2 4A, 6, 7A
Krabbenvallen	6-Aug	6	-3, 0, 7 B; 4A
	19-Aug		-3, 0, 7 B; 4A
	2-Sep		-3, 0, 7 B; 4A
	8-Oct		-3, 0, 7 B; 4A
	4-Nov		-3, 0, 7 A; 4B
	9-Nov		-3, 0, 7 A; 4B
Pop-net	1-Sep	1	-3A
	7-Sep		0A en 7A
	30-Oct		4A
Steken & zeven	19-Aug	6	-3,0,4,7 B
	2-Sep		-3,0,4,7 A en B
	8-Sep		-3,0,4,7 A en B
	30-Oct		-3,0,4,7 B
	4-Nov		-3,0,4,7 A
	22-Nov		-3,0,4,7 A en B
Macoma steken	22-Jul	8	-3,0,4,7 A en B
	18-Aug		-3,0,4,7 A en B
	7-Sep		-3,0,4,7 A en B
	24-Sep		-3,0,4,7 A en B
	22-Oct		-3,0,4 A en B; 7A 7B
	3-Nov		-3,0 A en B 4 A en B 7 A en B
	8-Nov		-3,0 A en B 4 A en B 7 A en B
	22-Nov		-3,0 A en B 4 A en B 7 A en B

Om de rest van de predatoren, die zich bij laag water in de geulen bevindt, te bemonsteren werd een duwnet (maaswijdte 5mm; breedte 0.5 m) tijdens laag water gebruikt om geultjes in de buurt van de monsterpunten te bevissen (figuur 2). Tien stappen werden genomen in de geul, ondertussen het duwnet voortschuivend. Aangezien de lengte van een stap ongeveer 70 centimeter bedroeg, werd 3,5 m² bevestigd.

Het duwnet werd ook gebruikt om te vissen bij hoog water, wanneer zowel de dieren die getijdenmigratie vertoonden als de dieren die dat nog niet deden, in het water aanwezig waren. Dan werden 7 punten bemonsterd: de locaties 7A, 4A, 0A en -3A liggend op de gebruikelijke monsterhoogtes en drie punten daartussen in. Omdat bij hoog water op de wadplaten dichtheden van krabben, grondels en garnalen lager waren dan bij laag water in de geulen, moest een groter oppervlak bevestigd worden. Deze oppervlakte verschilde per hoogte (tabel 1). Bij de laatste bemonstering tijdens hoog water (30 oktober) werden alle bevestigde oppervlaktes behalve die op het hoogste monsterpunt, vergroot omdat sinds de laatste monsternamen dichtheden afgenomen waren (tabel 1).

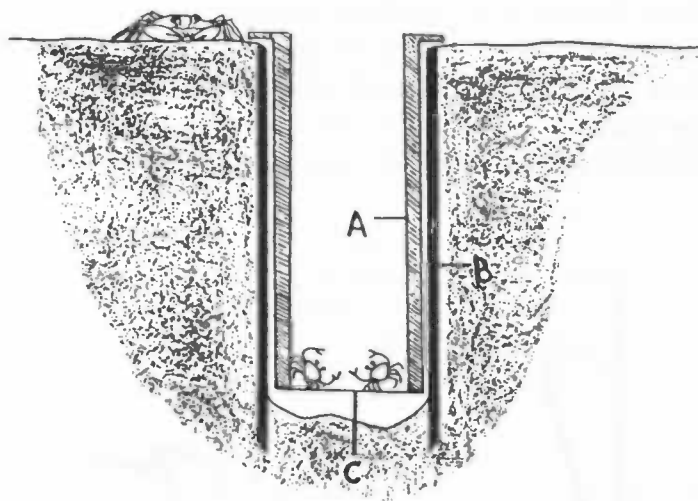


Figuur 3. Het pop-net. A: het net ligt tijdens laagwater op de drooggevalen wadbodem. B: de drijver ligt aan het wateroppervlak bij een waterstand van 40 cm.

Bij hoog water werd nog een andere vismethode toegepast die niet selectief op grootte was. Een "pop-net" (Connolly, 1994) werd gebruikt om bij een waterhoogte van ongeveer 40 centimeter predatoren te vangen. Deze methode was vanwege de kleine maaswijdte (1 mm) goed geschikt om ook de kleinste predatoren te vangen. Het is een vierwandig net waarbij aan de bovenzijde een pvc drijver bevestigd is (figuur 3). Aan de onderkant zijn pvc platen vastgemaakt die met een moker in de wadbodem kunnen worden geslagen waardoor het net aan de onderkant wordt afgesloten. Door het plaatsten van gewichten op de drijver, werd het popnet op de bodem gehouden. Bij een waterhoogte van zo'n 40 centimeter werden de gewichten met behulp van zo'n 15

meter lange touwen losgetrokken, waarna de drijver na 1 à 2 seconden aan de oppervlakte verscheen. Een net, bevestigd tussen twee latten werd gebruikt om de gevangen predatoren zoveel mogelijk naar kant van het pop-net te brengen en vervolgens werd het pop-net leeggemaakt met een schepnetje.

Vier sedimentvallen (diepte = 35 cm; $\varnothing = 12,5$ cm)(figuur 4) werden gebruikt om krabben te vangen op de 4 hoogtes in de getijdenzone. Met deze methode konden ook adulte krabben (krabben van 1 jaar en ouder) gevangen worden. Bovendien gaf deze methode een beeld van de activiteit van de krabben. Gevonden aantallen krabben konden niet omgerekend worden naar dichtheden, maar gaven weer hoeveel krabben gedurende twee getijdencycli over het oppervlak van de krabbenvall (123 cm²) waren komen lopen. De bodems van deze vallen waren gemaakt van gaas met een maaswijdte van <1 millimeter. PVC buizen werden op 5 augustus in de wadbodem geslagen met een moker. De buizen werden met een schepje leeg gegraven zodat de sedimentvallen er in geplaatst konden worden. De sedimentvallen, die nu verder krabbenvallen genoemd zullen worden, werden met tie-wraps aan de PVC buizen bevestigd zodat ze niet uit de buizen gespoeld konden worden. Twee getijdencycli later, na ongeveer 24 uur, werd de vangst opgehaald, evenals de krabbenvallen.



Figuur 4. Een krabbenvall tijdens hoogwater. De krabbenvall (A) is geplaatst in een PVC buis (B), ingegraven in de wadbodem. C: bodem van gaas.

De dichtheden van juveniele *Macoma balthica* werden geschat met een steekbuis met een diameter van 43 cm². Hiertoe werd tot een diepte van ongeveer 10 centimeter gestoken. Het gestoken sediment werd in het veld gezeefd over een maaswijdte van 1 millimeter. Het aantal steken nam toe van 0,017 naar 0,034 omdat dichtheden van het nonnetje afnamen (tabel 1).

Analyse

De monsters werden in plastic zakjes meegenomen naar het laboratorium waar ze meteen ingevroren werden in een vriezer bij -20°C. De volgende dag of een paar dagen later werden ze ontdooid. De inhoud van een monsterzak werd gezeefd over een 1 millimeter zeef en vervolgens uitgezocht in een ondiepe, witte plastic bak in water. *Macoma balthica* juvenielen werden geteld. Deze juvenielen werden onderscheiden van oudere dieren aan de hand van hun grootte en de afwezigheid van een groei-ring. Uit deze aantallen werden dichtheden berekend.

Uit de dichtheden op verschillende tijdstippen kon de sterfte worden bepaald door middel van de formule:

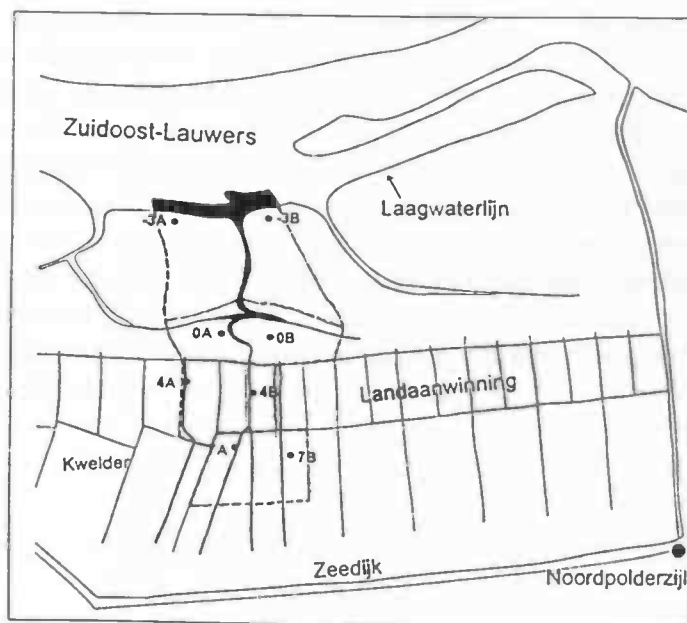
$$\text{Sterfte: } Z = 1/t \cdot -\ln(N_t/N_0)$$

waarin Z de afname van nonnetjes per dag is, N_0 de dichtheid op $t=0$, N_t de dichtheid op $t=t$ dagen en t het aantal dagen.

In een grafiek werd $-\ln(N_t/N_0)$ tegen t werd uitgezet. De helling van de regressielijn door zo'n grafiek kan worden weergegeven door $1/t \cdot -\ln(N_t/N_0)$ en is dus gelijk aan Z . Krabben gevangen met de krabbenvallen werden in twee categorieën ingedeeld: 0-groep krabben en 1⁺-groep (=oudere) krabben. De 0-groep krabben, krabben van dit jaar, bereikten in de herfst bijna een carapax breedte van 20 millimeter (Beukema, 1991). Grotere dieren werden beschouwd als oudere krabben.

Van de krabben die met het duwnet gevangen waren, werden alleen 0-groep krabben geteld omdat in het duwnet slechts weinig oudere krabben werden gevonden en het bemonsterde oppervlak niet groot genoeg was om een betrouwbaar beeld van aanwezige dichtheden te krijgen.

Predatoren werden geteld en gedroogd bij 70°C. Deze monsters werden zo nu en dan gewogen en wanneer er geen gewichtsafname meer optrad, werden biomassa's bepaald door ze gedurende twee uur bij 550°C te verassen in een verbrandingsoven. Per methode werden per soort dichtheden en biomassa's per vierkante meter berekend. Aantallen en biomassa's van krabben die gevangen waren in krabbenvallen, konden echter niet omgerekend worden naar dichtheden en biomassa's per vierkante meter.



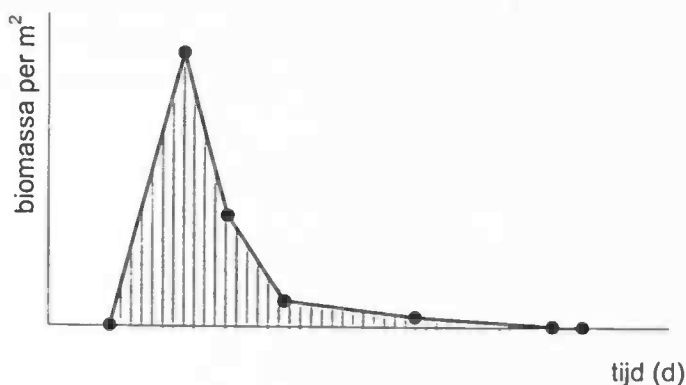
Figuur 5. Ratio geul/wad is bepaald van de vier: -3, 0, 4 en 7. Onderbroken lijnen: gebiedsgrenzen. Grens van -3 in geul ligt bij een diepte van 2,5 meter.

Door het vissen in geulen bij laagwater werden alleen aantallen per geuloppervlak verkregen. Aangenomen dat deze predatoren bij hoog water uit de geulen de platen op migreren, konden deze dichtheden omgerekend worden naar dichtheden op het totale wad. Hiertoe moest eerst de verhouding worden berekend van het geuloppervlak ten opzichte van het totale wadoppervlak, bestaande uit het wad dat bij laagwater droog

ligt en de daarop aanwezige geulen. Hiervoor werden luchtfoto's, gemaakt door de Topografische Dienst en een lodingskaart van het Rijks Instituut voor Kust en Zee gebruikt. Met behulp hiervan werd een kaart geconstrueerd waar nagenoeg alle geultjes op aangegeven waren (figuur 5). Het bemonsterde gebied werd uitgeknipt en gewogen. Vervolgens werden de geultjes uitgeknipt en gewogen. Dit werd voor iedere hoogte gedaan, grenzen tussen hoogtes werden bepaald door middel van aangegeven hoogtes op de lodingskaart. Door het gewicht van de geultjes te delen door het gewicht van het totale wad, kon per hoogte de verhouding tussen geulen en wad bepaald worden. De gevonden verhoudingen waren als volgt (zie figuur 5): gebied -3: 0,20; gebied 0: 0,08; gebied 4: 0,07; gebied 7: 0,03. Dichtheden en biomassa's werden omgerekend door ze te vermenigvuldigen met deze verhoudingen.

Predatoren die tijdens hoogwater gevangen zijn met het duwnet, vallen bij laagwater uiteen in twee groepen: de dieren die bij laagwater achterblijven op het wad en de dieren die met het getij migreren. Deze werden respectievelijk gevangen door te steken en te zeven en door de geulen met een duwnet te bevissen. Om deze reden zijn in grafieken de data voortkomend uit deze twee vangstmethodeën weergegeven naast data voortkomend uit het vissen met een duwnet tijdens hoogwater. Dichtheden bepaald door te steken en door geulen te bevissen met een duwnet werden bij elkaar opgeteld, mits monsternamen op dezelfde datum gedaan was. Deze gecombineerde waarden werden in dezelfde grafieken weergegeven als data verkregen door te vissen bij hoogwater.

De sterfte van *Macoma balthica* werd uitgezet tegen de cumulatieve biomassa van predatoren over de periode van bemonstering om te bekijken of er tussen deze twee een relatie bestond in de periode van 19 augustus tot en met 22 november. De sterfte werd tegen de cumulatieve biomassa uitgezet omdat deze cumulatieve biomassa een goed beeld geeft van welke predatorbiomassa over de gehele bemonsterde periode broed van het nonnetje heeft gegeten. Om deze cumulatieve biomassa te bepalen werden allereerst de gegevens van drie vangstmethodeën gecombineerd, zoals eerder beschreven. Voor iedere locatie werden de biomassa's van de drie soorten predatoren bij elkaar opgeteld. Vervolgens moest de cumulatieve biomassa van alle drie predatoren samen berekend worden, die over de hele bemonsterde periode op het wad aanwezig was geweest. Hiertoe moesten met elkaar vermenigvuldigd worden: het aantal dagen waarover bemonsterd was en de biomassa's per vierkante meter van de drie predatoren samen. Dit werd gedaan door per locatie de gemiddelde biomassa per monsterdatum uit te zetten tegen de tijd.



Figuur 6. Biomassa's per m² zijn uitgezet tegen de tijd. Cumulatieve biomassa = oppervlak onder de grafiek = tijd x biomassa per m² (in mg · d).

Oppervlaktes onder de grafieken werden bepaald (zoals in figuur 6), wat inhoudt dat de biomassa per vierkante meter werd vermenigvuldigd met de tijd. Dit werd ook gedaan met de biomassa's van krabben, gevangen in de krabbenvallen van 6 augustus tot en met 9 november 1999. Uiteindelijk werden sterftes van het nonnetje uitgezet tegen deze cumulatieve biomassa's van predatoren.

Om te controleren of het pop-net inderdaad minder selectief was op grootte dan het duwnet, dus of gemiddeld met het pop-net kleinere dieren werden gevangen, werden per hoogte gemiddelde biomassa's per individu tussen deze twee methoden vergeleken door ze uit te zetten in een grafiek. Op deze manier werden ook per hoogte individuele biomassa's van predatoren die tijdens hoogwater met het duwnet gevangen waren, vergeleken met de individuele biomassa's van de dieren die gevangen waren door middel van steken en zeven in combinatie met het vissen in de geulen tijdens laagwater. Dit werd gedaan om te controleren of dichtheden en biomassa's, bepaald door middel van steken en zeven en door met het duwnet tijdens laagwater de geulen te bevissen, inderdaad bij elkaar opgeteld mochten worden en of ze vervolgens in dezelfde grafiek weergegeven mochten worden als dichtheden en biomassa's van predatoren die met het duwnet tijdens hoogwater waren gevangen. Biomassa's per individu werden berekend door de biomassa per vierkante meter te delen door de dichtheid.

Statistische analyse

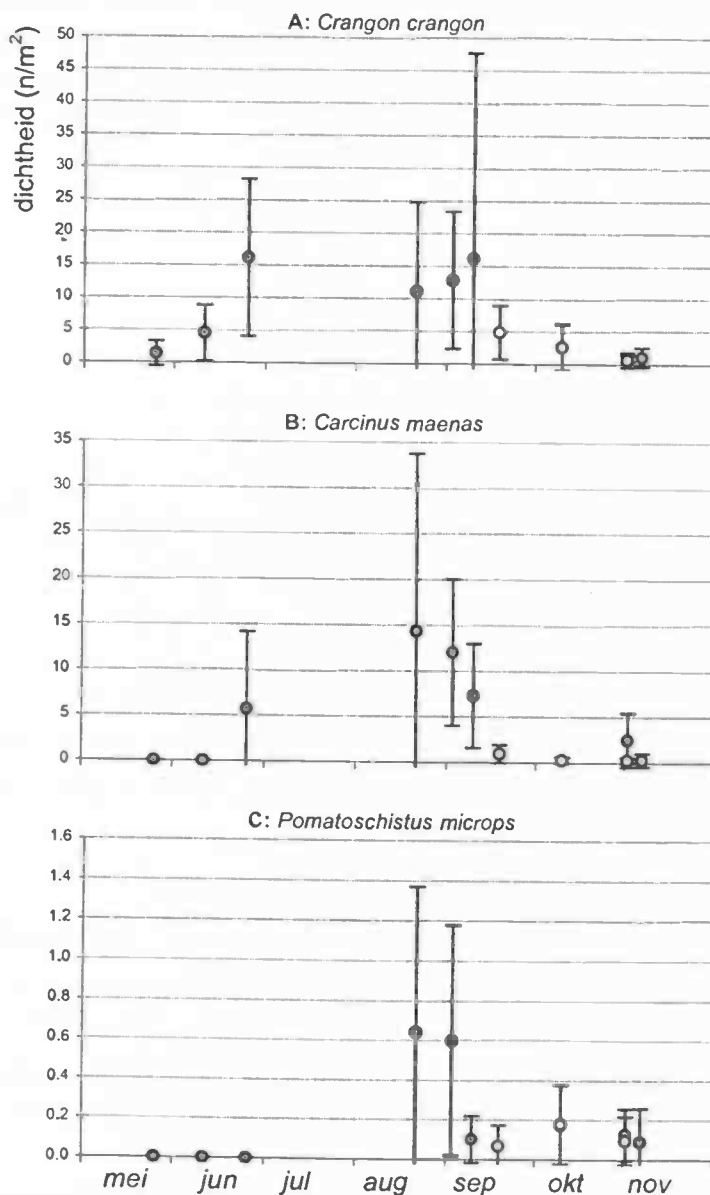
Alle statistische analyses werden uitgevoerd met behulp van het programma StatGraphics 4.0.

Met een one-way ANOVA werd getoetst of dichtheden en biomassa's significant verschilden tussen verschillende tijdstippen van monsternamen en tussen de bemonsterde hoogtes. Als de hoogte een significante invloed had op dichtheden of biomassa's van een predator, werd met een multifactor ANOVA, met als co-variant de tijd (in dagen), getoetst of naast de hoogte ook het tijdstip van monsternamen invloed had. Dit is gedaan voor zowel de gecombineerde data, bepaald met drie vangstmethoden, als ook voor deze drie methoden apart en ook voor de data die bepaald waren met behulp van krabbenvallen. In één geval, waar gemiddelde dichtheden van de garnaal werden uitgezet tegen de tijd, werd met behulp van 'Fisher's Least Significant Difference' getoetst of dichtheden van de garnaal significant verschilden tussen verschillende tijdstippen van monsternamen. Door middel van "Comparison of regression lines" werd getoetst of er significante verschillen waren tussen de sterftes van *Macoma* op verschillende monsterpunten. Met "Simple Regression" werd tenslotte getoetst of de relaties tussen biomassa's van predatoren en de sterfte van *Macoma balthica* broed significant waren.

Resultaten

Verloop van dichtheden in de tijd

Ten eerste is het verloop in de tijd van de gecombineerde dichtheden, verkregen uit drie vangstmethoden te zien in figuur 7. De gewone garnaal, *Crangon crangon*, kwam van eind juni tot en met begin september voor met gemiddelde dichtheden van zo'n 15 individuen per vierkante meter. Vanaf het midden van september namen de dichtheden af tot ze in november niet hoger waren dan gemiddeld 1 garnaal per vierkante meter ('Fisher's Least Significant Difference').

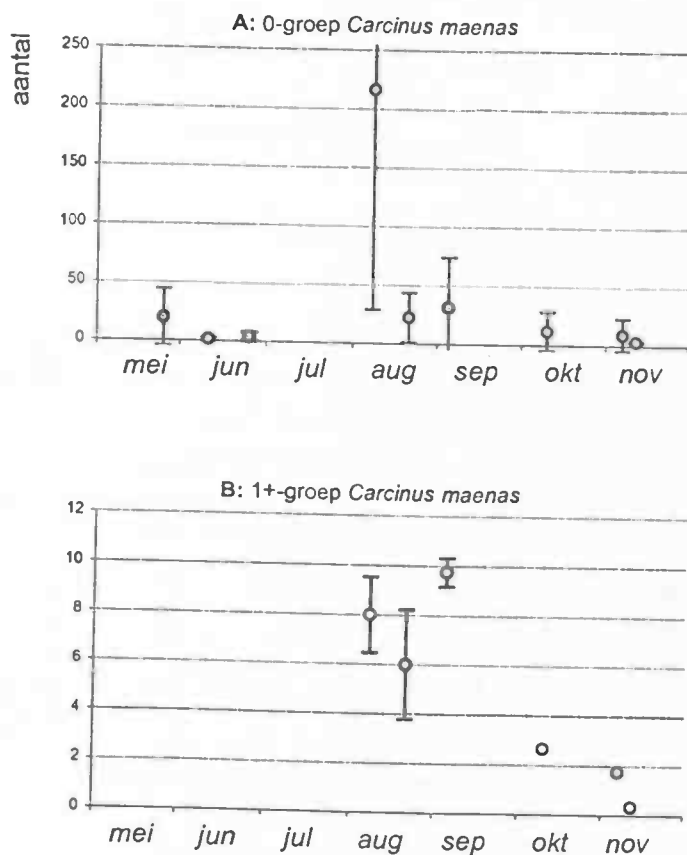


Figuur 7. Het verloop van dichtheden (in aantallen per vierkante meter) van de predatoren *Crangon crangon* (A), *Carcinus maenas* (B) en *Pomatoschistus microps* (C) gedurende de maanden mei tot en met november. Dichtheden zijn bepaald met: ○= duwnet tijdens hoogwater; ●= duwnet in geulen opgeteld bij steken & zeven.

In augustus werd de hoogste gemiddelde dichtheid van 0-groep krabben gevonden van zo'n 15 krabbetjes per vierkante meter. Al in september begonnen de dichtheden af te nemen (ANOVA: $p=0,0002$ met co-variant hoogte $p=0,04$) tot gemiddeld zo'n 1 individu per vierkante meter in november.

In mei en juni werden er geen brakwatergrondels, *Pomatoschistus microps*, gevonden. Dichtheden waren rond begin september maximaal, met een waarde van 0,6 individuen per vierkante meter. Na augustus namen de dichtheden af (ANOVA: $p=0,0008$ met co-variant hoogte $p=0,003$), tot ze in november niet hoger werden dan 0,1 individu in per vierkante meter.

In het begin van augustus waren aantallen 0-groep krabben het hoogst (figuur 8), met een gemiddelde van 216 individuen per krabbenva. De 1⁺-groep krabben kwamen in augustus en begin september voor met het hoogste gemiddelde aantal van 8 krabben per val. In oktober en november zat er gemiddeld steeds niet meer dan 1 volwassen krab in een krabbenva.

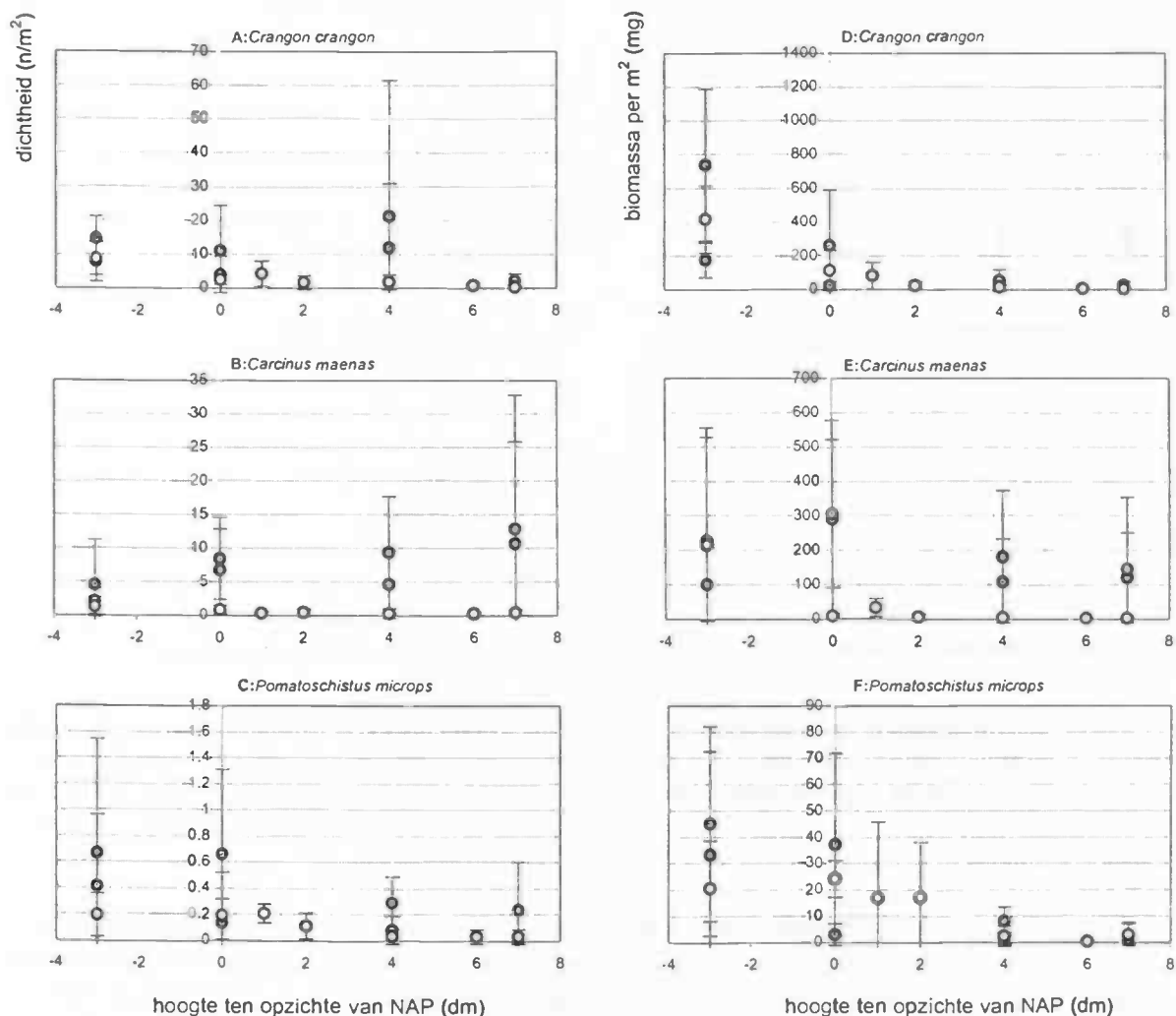


Figuur 8. Krabben gevangen in krabbenvallen: het verloop van dichtheden (in aantallen per vierkante meter) van 0-groep (A) en 1⁺-groep (B) *Carcinus maenas* in de tijd.

Dichtheden en biomassa's op verschillende hoogtes

Als eerste zijn dichtheden en biomassa's, bepaald met behulp van de drie gecombineerde methoden, uitgezet tegen de getijdenhoogte (figuur 9). Tussen de hoogte en dichtheden van de garnaal, de strandkrab en de brakwatergrondel bestond geen verband (figuren 9a,b,c). De drie gecombineerde methoden werden ook los van elkaar getoetst. Met een toenemende getijdenhoogte namen dichtheden van de garnaal, gevangen met het duwnet in de geulen en dichtheden van 0-groep

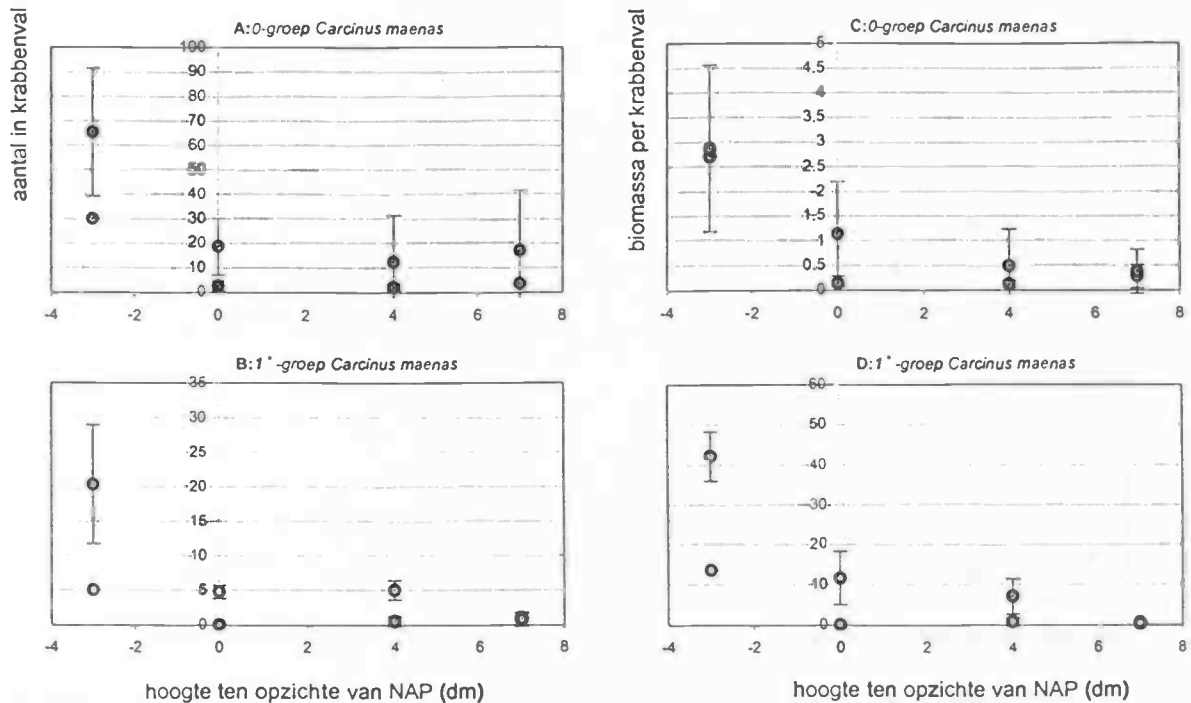
strandkrabben, gevangen met dezelfde methode significant af (ANOVA garnaal: $p=0,0001$ met co-variant tijd $p=0,001$, 0-groep krab: $p=0,006$ met co-variant tijd $p=0,007$). Ook was er, met een toenemende hoogte, een afname in dichtheden van garnalen, gevangen met het duwnet tijdens hoogwater (ANOVA: $p=0,0007$ met co-variant tijd $p=0,0005$). Tenslotte namen dichtheden van zowel 0-groep krabben als ook 1⁺-krabben, gevangen in krabbenvallen (figuur 10) eveneens af met een toenemende hoogte (ANOVA 0-groep: $p=0,008$ met co-variant tijd $p=0,04$ en 1⁺-groep: $p=0,0003$ met co-variant tijd $p=0,03$).



Figuur 9. Dichtheden (in aantallen per m^2) en biomassa's (in mg per m^2) van predatoren per getijdenhoogte (in decimeter ten opzichte van NAP). Tegen de hoogte zijn dichtheden uitgezet van: A: *Crangon crangon*, B: *Carcinus maenas* en C: *Pomatoschistus microps* en biomassa's van: D: *Crangon crangon*, E: *Carcinus maenas*, F: *Pomatoschistus microps*. Gebruikte methoden: ○ = duwnet bij hoogwater, ● = duwnet in geulen opgeteld bij steken en zeven.

Biomassa's van de garnaal en de grondel (figuren 9d,f), bepaald met de drie gecombineerde methoden, namen af met een toenemende hoogte (ANOVA garnaal: $p=0,0006$ en grondel: $p=0,004$) terwijl biomassa's van de krab (figuur 9e), bepaald met dezelfde methode, slechts beïnvloed werden door de tijd (ANOVA: $p=0,008$). Het

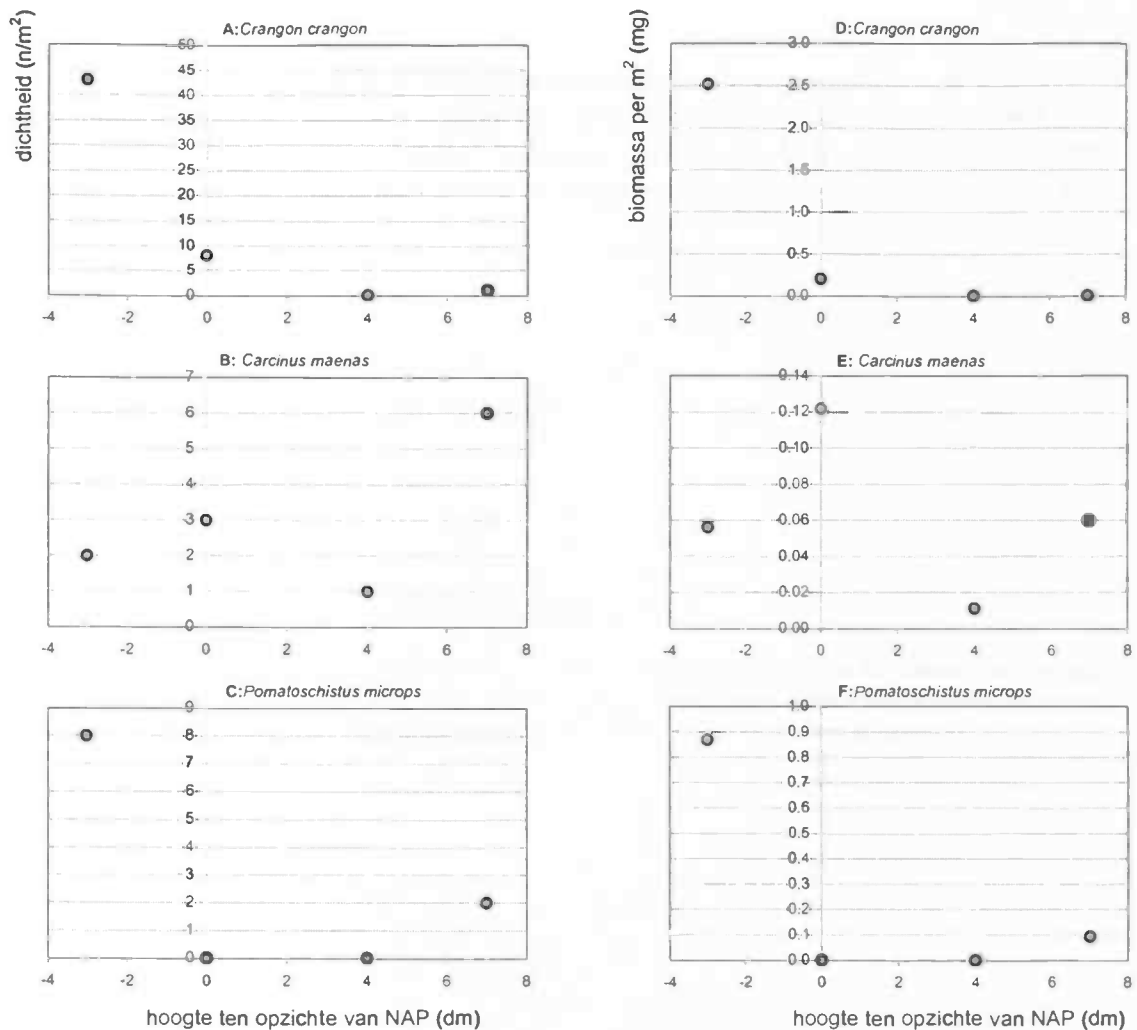
effect van de hoogte op biomassa's werd voor de drie methoden afzonderlijk getoetst. Biomassa's van alle drie predatoren, bepaald door met het duwnet geulen te bevissen, nemen af met een toenemende hoogte (ANOVA garnaal: $p=0,0003$; krab: $p=0,03$; grondel: $p=0,004$ met co-variant tijd $p=0,05$). Ook biomassa's van de garnaal, gevangen met het duwnet tijdens hoogwater en biomassa's van zowel 0-groep als ook 1⁺-groep krabben, gevangen in de krabbenvallen, vertoonden deze afname met een toenemende hoogte (ANOVA garnaal: $p=0,001$ met co-variant tijd $p=0,002$; strandkrab 0-groep: $p=0,001$; brakwatergrondel: $p=0,004$).



Figuur 10. Aantallen en biomassa's (in mg) van 0-groep en 1⁺-groep krabben, gevangen in krabbenvallen, per hoogte (in decimeter ten opzichte van NAP). Figuren A en C: respectievelijk aantallen en biomassa's van de 0-groep krabben. Figuren B en D: respectievelijk aantallen en biomassa's van de 1⁺-groep krabben.

Vervolgens is in de figuren 10a en 10c te zien hoe zowel aantallen als biomassa's per krabbenval van de 0-groep krabben afnamen met een toenemende getijdenhoogte (ANOVA aantallen: $p=0,008$ met co-variant tijd $p=0,04$ en biomassa's: $p=0,001$). Ook aantallen en biomassa's van 1⁺-groep krabben, gevangen met dezelfde methode, namen significant af met een toenemende getijdenhoogte (ANOVA aantallen: $p=0,0003$ met co-variant tijd $p=0,03$ en biomassa's: $p=0,004$) (figuren 10b,d).

Figuur 11 laat dichtheden en biomassa's per hoogte zien van de drie predatoren, gevangen met het pop-net. Met een toenemende getijdenhoogte lijken dichtheden van de garnaal en de grondel af te nemen, evenals de biomassa's van alle drie predatoren. Dit kon echter niet statistisch getoetst worden.



Figuur 11. Dichtheden (in aantal per m²) en biomassa's (in mg per m²) van *Crangon crangon* (A en D), *Carcinus maenas* (B en E) en *Pomatoschistus microps* (C en F) per hoogte (in dm ten opzichte van NAP). De drie predatoren zijn gevangen met het pop-net.

Sterfte van juveniele *Macoma balthica*

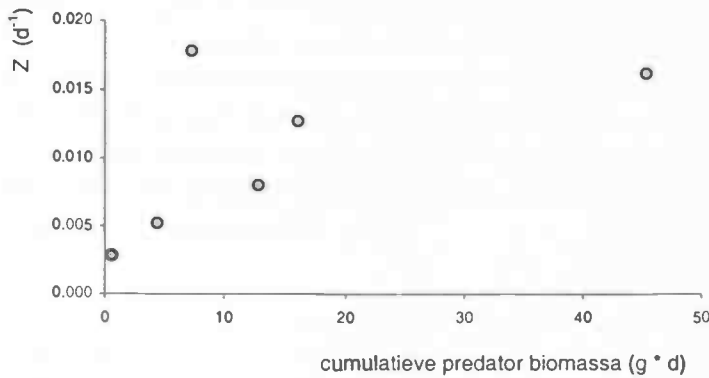
Voor de twee locaties liggend op een hoogte van -3 decimeter kon Z niet berekend worden omdat hier na de eerste bemonstering geen juveniele *Macoma balthica* meer werden aangetroffen (dan is $N_t=0$ en $-\ln(0/N_0)$ bestaat niet). Op de overige zes locaties paste de regressielijn vrij goed op de punten, locatie 7B uitgezonderd (tabel 2). In tabel 2 is weergegeven welke locaties, wat betreft de sterfte van *Macoma*, significant van elkaar verschilden.

Tabel 2. De sterfte van *Macoma balthica* (Z) per locatie.

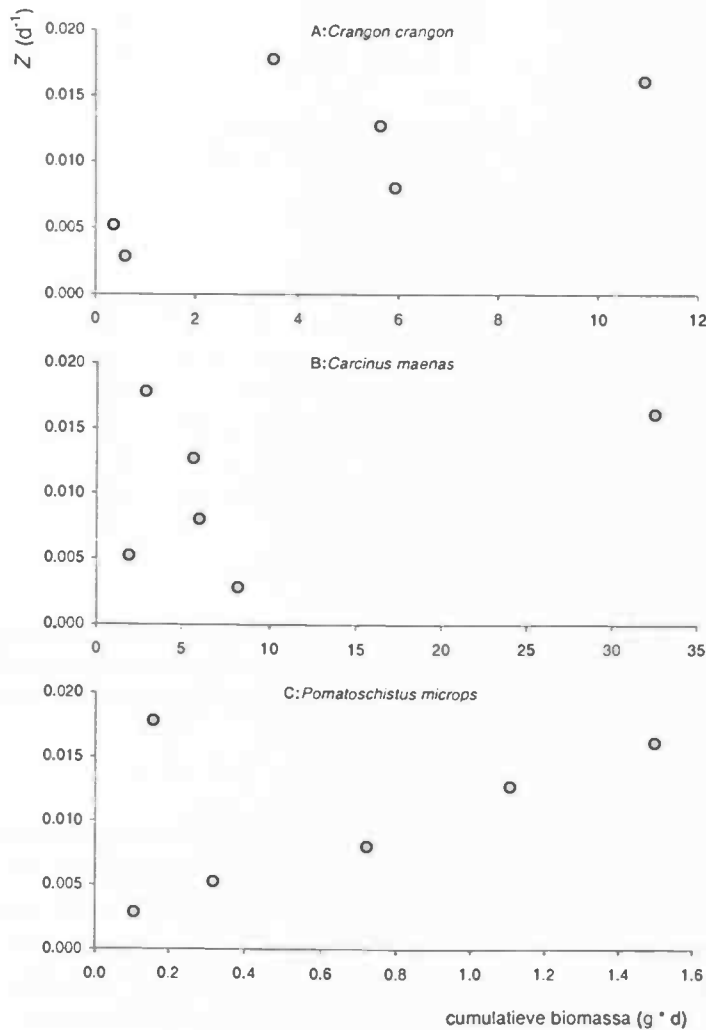
Locatie	dichtheid		Z d ⁻¹	R^2	p	Significant verschil met:				
	begin	eind				0B	4A	4B	7A	7B
0A	989	407	0.013	0.64	0.030					X
0B	3895	465	0.016	0.61	0.020					
4A	6861	1008	0.018	0.87	0.001			X	X	X
4B	1919	504	0.008	0.57	0.030					
7A	5582	2907	0.005	0.94	0.002					
7B	3663	2500	0.003	0.39	0.130					

Sterfte van *Macoma balthica* in relatie tot biomassa's van predatoren

In figuur 12 is de relatie te zien tussen de cumulatieve biomassa van predatoren, gevangen met drie vangstmethoden, tijdens de periode van bemonsteren en de sterfte (*Z*) van *Macoma balthica*. Deze relatie is echter niet significant ($r^2=0,35$ en $p=0,22$).



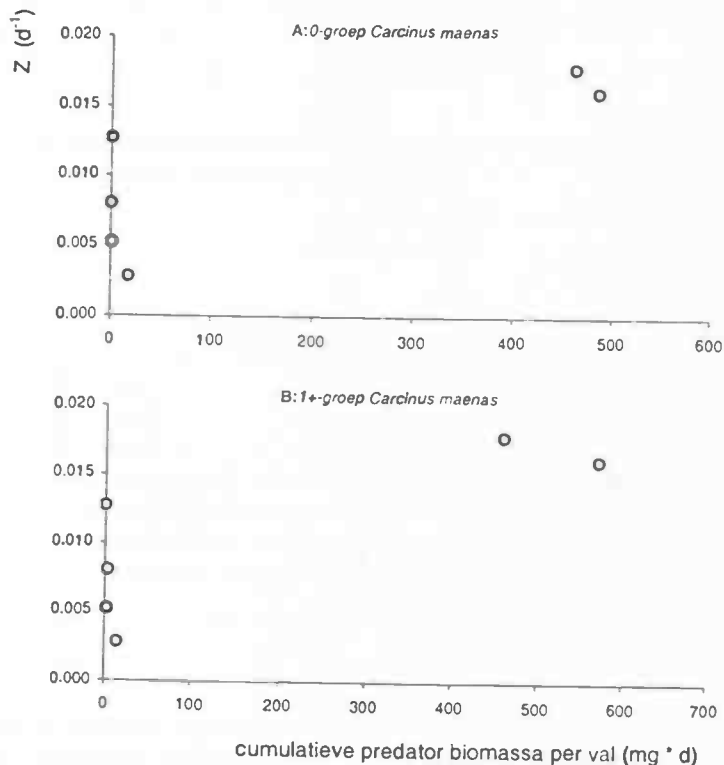
Figuur 12. De relatie tussen de cumulatieve biomassa van alle drie predatoren bij elkaar over de hele bemonsterde periode (augustus tot en met november) (in g · dag) en de sterfte van *Macoma balthica* (per dag). $R^2=0,35$ en $p=0,22$. Gebruikte vangstmethoden: Duwnet en steken & zeven.



Figuur 13. De relatie tussen de sterfte (*Z*) van het broed van *Macoma balthica* en de cumulatieve biomassa's van predatoren (g · d). *Z* is uitgezet tegen biomassa's van: *Crangon crangon* (A), *Carcinus maenas* (B) en *Pomatoschistus microps* (C).

Dezelfde relatie, deze keer voor de drie predatoren apart, is te zien in figuur 13. Geen van de drie relaties is echter significant (*C. crangon*: $r^2=0,45$ en $p=0,15$; *C. maenas*: $r^2=0,14$ en $p=0,46$; *P. microps*: $r^2=0,22$ en $p=0,35$).

Er bestaat wel een significante relatie tussen de cumulatieve biomassa van 0-groep krabben, gevangen in krabbenvallen en de sterfte van het nonnetje ($r^2=0,67$ en $p=0,046$). Ook de relatie tussen de cumulatieve biomassa van 1+-groep krabben, gevangen in krabbenvallen en de sterfte van het nonnetje is significant ($r^2=0,65$ en $p=0,05$). Hierbij is te zien dat, wanneer de biomassa van de krabben relatief laag is, de sterfte van het nonnetje waarden aan kan nemen tussen 0,002 en $0,014 \cdot d^{-1}$. Wanneer de biomassa van krabben relatief hoog is, is de sterfte van het nonnetje ook hoog, met waarden van 0,016 en $0,018 \cdot d^{-1}$.



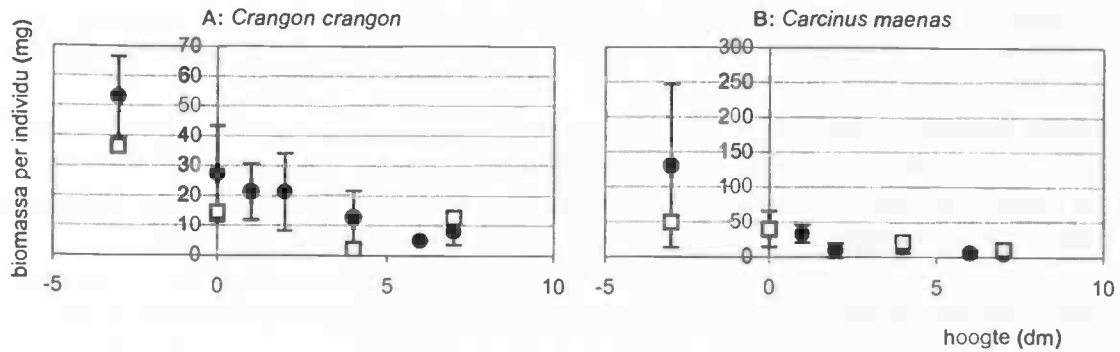
Figuur 14. De relatie tussen de cumulatieve biomassa's van 0-groep (A) en 1+-groep (B) krabben over de hele periode van bemonsteren (augustus tot en met november) (in g · dag) enerzijds en de sterfte van *Macoma balthica* anderzijds. 0-Groep: $R^2=0,67$ en $p=0,046$. 1+-Groep: $R^2=0,65$ en $p=0,052$.

Vergelijking van de vangstmethoden

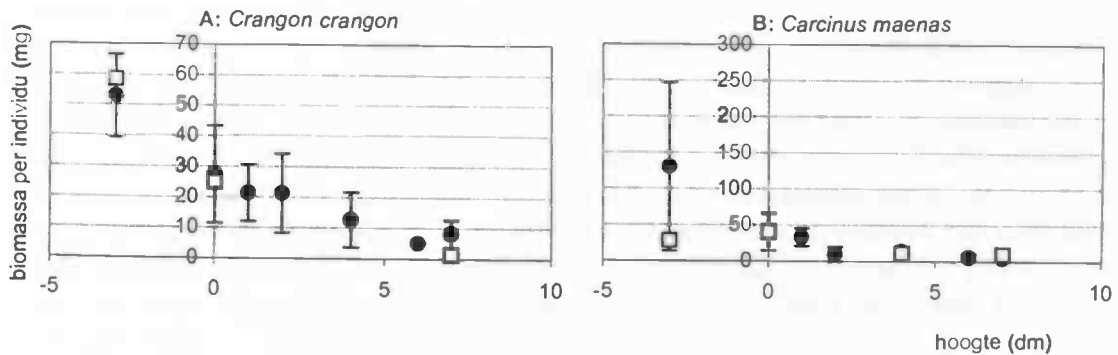
Met een toenemende getijdenhoogte namen de predatoren in biomassa per individu af (figuren 15 en 16). Dus het hoogst op het wad werden de kleinste predatoren gevonden, het laagst op het wad de grootste, wat betreft predatoren die werden gevangen met het duwnet tijdens hoogwater, het pop-net en het steken en zeven in combinatie met het vissen in de geulen met een duwnet.

Tussen het pop-net en het duwnet bij hoogwater waren per hoogte geen verschillen in individuele biomassa's van de predatoren te zien (figuur 15). Omdat de grondel, *Pomatoschistus microps*, met het pop-net slechts op twee hoogtes werd gevangen, is

voor deze soort geen vergelijking weergegeven. Ook tussen het duwnet bij hoogwater enerzijds en het steken in combinatie met het duwnet in de geulen anderzijds waren per hoogte geen duidelijke verschillen in individuele biomassa's van de predatoren te zien (figuur 16). Hier is de vergelijking voor de brakwatergrondel niet weergegeven omdat bij het steken en zeven deze soort niet gevangen werd.



Figuur 14. Biomassa's per individu (in mg), voor de methoden: duwnet bij hoogwater (●); pop-net (□). A: *Crangon crangon*. B: *Carcinus maenas*.



Figuur 15. Biomassa's per individu (in mg) voor de methoden: duwnet bij hoogwater (●); steken & zeven + duwnet in geulen (□). A: *Crangon crangon*. B: *Carcinus maenas*.

Discussie

De hoogste dichtheden van de garnaal kwamen voor van eind juni tot begin september. De hoogste dichtheden van zowel 0-groep krabben als brakwatergrondels kwamen voor van eind augustus tot begin september. In krabbenvallen werden in het begin van augustus maximale aantallen 0-groep krabben gevonden en rond het begin van september maximale aantallen 1⁺-groep krabben. In september namen dichtheden van alle drie predatoren af.

Zowel *Crangon crangon* als ook *Carcinus maenas* en *Pomatoschistus microps* namen in dichtheden en biomassa's per vierkante meter af met een toenemende getijdenhoogte. Op de laagste plaatsen op het wad kwamen de grootste dichtheden en biomassa's van predatoren voor. Dit ging echter niet op voor de kleinste garnalen en krabben die bij laagwater in het drooggeval wad achterbleven. De sterfte van het broed van *Macoma balthica* nam eveneens af met een toenemende getijdenhoogte.

Alle drie predatoren, *Crangon crangon*, *Carcinus maenas* en *Pomatoschistus microps* bepaalden de sterfte van *Macoma balthica*. Deze sterfte werd echter niet uitsluitend door de predatoren bepaald, ook andere factoren speelden blijkbaar een rol.

Verloop van dichtheden in de tijd

Gemiddelde dichtheden van garnalen, met 15 individuen per vierkante meter, waren het hoogst van eind juni tot en met begin september. Dichtheden namen in deze periode waarden aan tot 35 individuen per vierkante meter, tot zelfs 92 garnalen per vierkante meter in september. De 0-groep strandkrabben, gevangen in krabbenvallen, kwamen met gemiddelde dichtheden van 15 krabben per vierkante meter voor in augustus, toen dichtheden maximale waarden aannamen van 50 krabben per vierkante meter. Brakwatergrondels kwamen met een gemiddelde dichtheid van 0,6 individuen voor rond begin september en met een maximale dichtheid van 2 individuen per vierkante meter.

In juli zijn geen dichtheden bepaald van de drie predatoren. Dat is jammer, want bij de gewone garnaal en de krab zouden maximale dichtheden heel goed in deze maand voorgekomen kunnen zijn. De maximale dichtheden van de garnaal zouden dan hoger gelegen hebben dan 35 individuen per vierkante meter en de strandkrab zou met maximale dichtheden van meer dan 50 krabbetjes per vierkante meter voorgekomen zijn. Dit zou in overeenstemming zijn met Beukema (1991, 1992) volgens wie op het Balgzand zowel garnalen als 0-groep krabben in juni of juli voorkomen in maximale dichtheden van respectievelijk 100 en 80-200 (80 krabbetjes na strenge winters en 200 na milde winters) individuen per vierkante meter. Ook Van der Veer et al. (1998) vonden op het Balgzand de hoogste dichtheden van garnalen en 0-groep krabben in juni en juli, van respectievelijk 100 en 25 individuen per vierkante meter. Tenslotte werden door Hiddink en Jager (1998) in de Dollard garnalen in maximale dichtheden van zo'n 30 individuen per vierkante meter aangetroffen in juni en juli en maximale dichtheden van de brakwatergrondel van juni tot september met waarden tot 4 individuen per vierkante meter.

Garnalen en 0-groep krabben lijken dus bij Noordpolderzijl met lagere dichtheden voor te komen dan op het Balgzand. Dit kan te maken hebben met een verschil in saliniteit tussen deze locaties. Volgens Boddeke (1976) komen garnalen bij hogere saliniteiten met grotere dichtheden voor.

Hoewel vanaf augustus dichtheden van alle drie predatoren afnamen, was dit niet het geval voor biomassa's van deze dieren, die natuurlijk per individu toenamen in de tijd aangezien de dieren groeiden.

Dichtheden en biomassa's op verschillende hoogtes

Met een toenemende getijdenhoogte namen dichtheden en biomassa's van de drie predatoren af. Laag op het wad, bij een hoogte van -3 decimeter, waren dichtheden en vooral biomassa's van deze predatoren veel hoger dan hoger op het wad, bij een hoogte van 7 decimeter. Dit gold niet voor juveniele garnalen en krabben die gevangen waren bij laag water, door middel van steken en zeven. Deze dieren kwamen overal in ongeveer dezelfde dichtheden en biomassa's voor.

Ook krabben die gevangen waren in krabbenvallen lieten zowel in aantallen als in biomassa's per val een afname zien met een toenemende getijdenhoogte. Deze afname in aantallen vanaf de laagwaterlijn werd ook gevonden bij Traeth Melynog in Wales, waar krabben gevangen werden met vallen met lokaas (Sanchez-Salazar et al., 1987).

Sterfte van juveniele *Macoma balthica*

Zoals eerder gezegd, konden geen sterftes bepaald worden op de laagste plaatsen, bij de locaties -3A en -3B, omdat hier na de eerste bemonstering geen juveniele nonnetjes meer werden gevonden. Over het algemeen nam de sterfte van het nonnetje af met een toenemende getijdenhoogte, hoewel bij locatie 4A de sterfte het hoogst was.

Door Van der Veer et al. (1998) werd op het Balgzand net boven gemiddeld getijniveau een sterfte van het broed van het nonnetje gevonden van $0,045 \text{ d}^{-1}$. Dat is veel hoger dan de waarden die bij Noordpolderzijl zijn gevonden. Daar werden op ongeveer dezelfde hoogte sterftes van $0,013$ en $0,016 \text{ d}^{-1}$ gevonden. Zoals hierboven beschreven, waren ook dichtheden van predatoren op het Balgzand groter dan bij Noordpolderzijl. Dit kan een goede verklaring zijn voor het feit dat de sterfte van het broed van het nonnetje op het Balgzand hoger was.

Sterfte van *Macoma balthica* in relatie tot biomassa's van predatoren

1^+ -Groep krabben bepalen de sterfte van het broed van het nonnetje. Ook de 0-groep krabben bepalen deze sterfte, althans wanneer ze gevangen zijn in krabbenvallen. De cumulatieve biomassa van 0-groep krabben, gevangen met het duwnet en door te steken en zeven, vertoonde echter geen significante relatie met de sterfte van het nonnetje.

Waarom is er wel een verband tussen 0-groep krab biomassa en sterfte van het nonnetje wanneer de krabben gevangen zijn in krabbenvallen en niet wanneer de krabben gevangen zijn met de overige methoden?

Een belangrijk verschil tussen het gebruik van krabbenvallen en het gebruik van de andere methoden, is dat met de krabbenvallen twee weken eerder dan met de andere methoden, voor het eerst krabben werden gevangen. Op 6 augustus werden de eerste krabben uit de vallen gehaald en de aantallen waren enorm vergeleken met wat in de weken erna werd gevangen. Op de locaties 0B en 4A werden maar liefst zo'n 380 0-groep krabben aangetroffen. Als ook met deze methode pas twee weken later voor het eerst krabben waren gevangen, zou er geen verband te zien zijn geweest tussen de cumulatieve biomassa van 0-groep krabben, gevangen in krabbenvallen en de sterfte van het nonnetje. Dit zou aan kunnen geven dat, hoewel in de maanden september, oktober en november de sterfte van het nonnetje niet duidelijk werd bepaald door de biomassa's van krabben, dit misschien in de zomer wel het geval was, toen dichtheden

van 0-groep strandkrabben veel hoger waren. Volgens Beukema (1991) waren biomassa's van 0-groep krabben op het Balgzand in augustus maximaal. Sterfte van het nonnetje werd steeds bepaald van 22 juli tot en met 22 november 1999. Om nog eens het verband te toetsen tussen de sterfte van het nonnetje over de periode dat er met het duwnet en steken en zeven werd bemonsterd en de biomassa's van 0-groep krabben, gevangen in krabbenvallen, werd de sterfte van het nonnetje vanaf 18 augustus berekend en uitgezet tegen biomassa's van 0-groep krabben vanaf 19 augustus. Hiertussen werd geen significant verband gevonden, dus vanaf het midden van augustus kon niet aangetoond worden dat 0-groep krabben, ook wanneer ze gevangen waren in krabbenvallen, de sterfte van het nonnetje bepaalden. Dus het is goed mogelijk dat na augustus sterfte van het nonnetje niet meer duidelijk werd bepaald door 0-groep krabben omdat dichtheden en biomassa's van deze predator niet meer hoog genoeg waren.

Misschien is dit ook in het geval van *Crangon crangon* een goede verklaring voor het feit dat er geen relatie werd gevonden tussen biomassa's van deze predator en de sterfte van het nonnetje, naast mogelijkheid dat die relatie ook in de zomer niet duidelijk aanwezig was.

Volgens Van der Veer et al. (1998) vestigde *Macoma balthica* zich eind april op het Balgzand en kwam begin juni 1993 voor met maximale dichtheden van zo'n 4300 individuen per vierkante meter. Vanaf toen trad een afname in aantallen op en vanaf juli waren de dichtheden min of meer constant. Dit zou kunnen betekenen dat als populaties van *Macoma balthica* gereguleerd worden door *Crangon crangon*, *Carcinus maenas* en *Pomatoschistus microps*, dit waarschijnlijk vooral rond eind juli gebeurt. Rond eind juni zijn dichtheden van zowel *Crangon crangon* als *Carcinus maenas* maximaal (Beukema, 1991, 1992; Van der Veer et al., 1998; Hiddink & Jager, 1998). Volgens Hiddink en Jager (1998) waren, in de Dollard, dichtheden van *Pomatoschistus microps* van juni tot en met september maximaal. Op het wad kwam *Crangon crangon* rond eind juni al voor in alle lengteklassen, tot een lengte van 30-35 millimeter (dieren met een lengte van 30-35 millimeter vertrekken in de zomer en herfst geleidelijk naar dieper water) (Kuipers & Dapper, 1981, 1984). Rond eind juni hadden nonnetjes een schelpenlengte van 1,0 – 1,5 millimeter (Van der veer et al., 1998). Deze lengteklasse wordt al gegeten door garnalen met een lengte van 15 millimeter en door 0-groep krabben met een carapax- breedte van 4 millimeter (Marijnissen, ongepubliceerd). Al in augustus bereiken de juveniele nonnetjes een gemiddelde schelpenlengte van 4 millimeter (Beukema, 1993). Volgens Möller (1986) eet *Crangon crangon* geen tweekleppigen die groter zijn dan 30 millimeter. Dit zou kunnen betekenen dat er voor de garnaal vanaf augustus weinig *Macoma* te eten viel omdat toen de nonnetjes te groot waren geworden voor consumptie. 0-Groep *Carcinus maenas* zal wel gewoon nonnetjes zijn blijven eten aangezien krabben met een carapax-breedte van 4 millimeter al op nonnetjes met een schelpenlengte van 3,5 millimeter prederen (Marijnissen, 1998). Hoewel door Van der Veer et al. (1998) werd geconstateerd dat juveniele nonnetjes de 0-groep krabben en jonge garnalen niet ontgroeien, kan het toch zo zijn dat na de zomer predatie door de garnaal veel lager is dan in de zomer en zich voornamelijk richt op de kleinste nonnetjes. Naast de mogelijkheid dat de populatie van het nonnetje niet werd gereguleerd door biomassa's van de garnaal, kan het ook zo zijn dat in de zomer de garnalen wel invloed hebben op de sterfte van het nonnetje en in het najaar, vanaf augustus, in veel mindere mate omdat het merendeel van de nonnetjes te groot is geworden voor consumptie.

Dit gaat voor de strandkrab niet op. Zoals hierboven genoemd, worden de nonnetjes niet te groot voor de 0-groep krabben, zodat ze ook na augustus nog als voedsel kunnen dienen voor deze predatoren. Waarschijnlijk zijn na augustus dichtheden en biomassa's van 0-groep krabben te laag om nog een duidelijke invloed op de sterfte van het nonnetje uit te kunnen oefenen. Waarschijnlijk werd wel een positief verband tussen de cumulatieve biomassa van 0-groep krabben, gevangen in krabbenvallen en de sterfte van het nonnetje, omdat de eerste bemonstering nog in het begin van augustus was, toen biomassa's nog hoog waren. Bij locaties 0B en 4A werden grote aantallen 0-groep krabben gevonden en ook de hoogste sterfte van het nonnetje.

In de figuren 12, 13A en 13C lijkt een sterk verband te bestaan dat wordt verstoord door één punt, behorende bij de hoogste sterfte van het nonnetje ($0,018 \cdot d^{-1}$) en bij een lage biomassa van predatoren, namelijk punt 4A. Tussen juli en december 1998 zijn op dezelfde monsterlocatie bij Noordpolderzijl door Jan Geert Hiddink sterftes van het broed van het nonnetje bepaald. Ook toen was de sterfte bij locatie 4A, hoewel niet significant, hoger dan op vergelijkbare punten. De sterfte van het broed van *Macoma balthica* moet op deze locatie zo hoog zijn door een andere factor dan predatie. Mogelijk speelt de aanwezigheid van de uitstroomopening van een vuilwater-persleiding die zo'n 60 meter ten westen van locatie 4A ligt, een rol. Via deze persleiding wordt van september tot en met december afvalwater geloosd afkomstig van bietsuiker fabrieken (Essink, 1978). Volgens Essink (1978), die van 1968 tot en met 1974 onderzoek deed naar de gevolgen van deze lozingen op macrofauna, werd plaatselijk het zuurstofgehalte in het water verlaagd door de lozing van organische stoffen. Dit had, in het najaar, plaatselijke sterfte van onder andere de gewone garnaal (*Crangon crangon*) de strandkrab (*Carcinus maenas*), grondels (*Pomatoschistus sp.*) en *Macoma balthica* tot gevolg. Hoewel tegenwoordig minder afvalwater per jaar wordt geloosd (pers. med. J.G. Hiddink), zouden in dichte nabijheid van de uitstroomopening sterftes van macrofauna soorten nog steeds beïnvloed kunnen worden door een laag zuurstofgehalte in het water als effect van deze lozingen. Dit zou de hoge sterfte van het nonnetje en de lage biomassa's van predatoren op locatie 4A kunnen verklaren.

Predatoren bepalen de sterfte van het nonnetje, hoewel deze sterfte ook door andere factoren bepaald wordt. Bij een lage biomassa van predatoren is de sterfte van het nonnetje variabel, wat aangeeft dat locale factoren, anders dan predatoren, een belangrijke rol spelen. Bij een hoge biomassa van predatoren, is de sterfte van het nonnetje hoog. Dan zijn predatoren bepalend voor de sterfte.

Vergelijking van de vangstmethoden

Als wordt aangenomen dat twee methoden even efficiënt zijn wanneer tussen de twee methoden geen verschillen zijn in gemiddelde biomassa's per individu van de predatoren, dan waren het duwnet en het pop-net even efficiënt. Hoewel de maaswijdte van het pop-net (1 mm) kleiner was dan de maaswijdte van het duwnet (5 mm), hadden de predatoren die gevangen waren met het pop-net gemiddeld niet een kleinere biomassa dan predatoren die gevangen waren met het duwnet of in de krabbenvallen. Vreemd was dit niet, want met een trawl-net met een maaswijdte van 5 x 5 millimeter werden door Kuipers en Dapper (1984) zelfs de kleinste lengteklassen van *Crangon crangon* gevangen.

De garnaal en de 0-groep strandkrab namen in biomassa per individu af met een toenemende getijdenhoogte. Dus hoog op het wad zijn kleinere garnalen en 0-groep

krabben te vinden dan lager op het wad. Dit is niet verwonderlijk aangezien de hogere platen, behalve voor het nonnetje, ook een kinderkamer zijn voor deze drie predatoren (Reise, 1985; Beukema, 1992).

Aangezien tussen de methoden 'duwnet tijdens hoogwater' en 'steken & zeven + duwnet in geulen' per hoogte geen verschillen waren in biomassa's per individu, was het geoorloofd om deze methoden te combineren. Door te steken en zeven in combinatie met het gebruik van het duwnet in de geulen, zijn niet meer kleine dieren gevangen dan met het duwnet tijdens hoogwater.

Discussie vangstmethoden

Een groot nadeel aan het vissen met een duwnet in de geulen, was dat gevonden dichtheden omgerekend moesten worden naar dichtheden op het wad tijdens hoogwater. Verhoudingen tussen dichtheden van verschillende hoogtes en ook tussen biomassa's van verschillende hoogtes werden voor een groot deel bepaald door de verhoudingen tussen het geuloppervlak en de totale wadoppervlakte. Wat dat betreft was het vissen tijdens hoogwater met het duwnet een betrouwbaardere methode aangezien dichtheden en biomassa's niet omgerekend moesten worden met behulp van geschatte getallen (de verhoudingen tussen geul- en wadoppervlak).

Wat steken en zeven betreft, werd in augustus een steekbuis gebruikt. Al gauw was echter een oppervlak van zo'n 0,25 m² nodig voor een voldoende monstergrootte. Omdat acht punten bemonsterd moesten worden tijdens een laagwaterperiode was het gebruik van een steekbuis te arbeidsintensief. Tijd werd bespaard door het gewenste bodemoppervlak tot zo'n 5 centimeter uit de bodem te scheppen met een schepje. Een nadeel aan de krabbenvallen was, dat aantallen niet omgerekend konden worden naar dichtheden en biomassa's per val en naar biomassa's per vierkante meter. Het gebeurde ook we eens dat de krabbenval het laagst in de getijdenzone, bij een hoogte van -3 decimeter, vol sedimenteerde waardoor gevangen krabben konden ontsnappen. Dit is echter niet een probleem dat eenvoudig verholpen kan worden.

Met het popnet werd een te klein oppervlak bemonsterd. Bovendien, in de tijd dat het pop-net naar een te bemonsteren plek werd gedragen en opgesteld, kon een veel groter oppervlak met het duwnet bevestigd worden. Aangezien ook de kleinste garnalen gevangen kunnen worden met een net met een maaswijdte van 5 millimeter (Kuipers & Dapper, 1984), had het popnet geen meerwaarde vanwege de kleine maaswijdte.

Aanbeveling voor verder onderzoek

Hetzelfde onderzoek zou vroeger in de zomer gestart moeten worden, in het begin van juli, want in juni en juli komen de predatoren in maximale aantallen voor (Beukema, 1991, 1992; Hiddink & Jager, 1998; Van der Veer et al., 1998). In augustus komt de 0-groep van de strandkrab voor met een maximale biomassa (Beukema, 1991).

Pas na juni kunnen dan sterftes van het broed van het nonnetje bepaald worden, omdat de juveniele nonnetjes tot juli nog migreren (pers. med. J.G. Hiddink). Per hoogte zouden meer punten bemonsterd moeten worden omdat plaatselijk grote verschillen zijn in milieufactoren. Als per hoogte op meer punten biomassa's van predatoren en sterftes van *Macoma balthica* worden bepaald, hebben punten die onder invloed staan van factoren die zeer plaatselijk een rol spelen, denk aan de potentiële invloed van de vuilwater-persleiding, een minder grote invloed op de resultaten.

Ook zouden gevangen garnalen ingedeeld moeten worden in twee lengteklassen: dieren die te klein zijn om broed van het nonnetje te eten en dieren die daar wel groot genoeg voor zijn. Vooral bij de garnaal is dit belangrijk omdat vestiging van jonge garnalen met een lengte van zo'n 5 millimeter gedurende de hele zomer plaatsvindt (Kuipers & Dapper, 1984; Boddeke, 1976). Wanneer dieren, die nog geen *Macoma* eten, meegenomen worden in de berekening van de totale biomassa van garnalen die prederen op het nonnetje, wordt hiervan een overschatting gemaakt.

Krabbenvallen zouden weer gebruikt kunnen worden, die geven een beeld van hoeveel krabben gedurende twee getijdencycli over een oppervlak van 123 cm² lopen. Ook het duwnet kan weer gebruikt worden, zowel bij hoogwater als bij laagwater, in combinatie met steken en zeven. Het gebruik van het duwnet tijdens hoogwater heeft de voorkeur boven het gebruik van het duwnet in de geulen, omdat dichtheden die hiermee gevonden worden niet omgerekend hoeven te worden, zoals wel het geval is bij dichtheden die gevonden worden bij laagwater in de geulen. Het pop-net bemonstert een te klein oppervlak. Bovendien kan in de tijd dat het pop-net wordt opgesteld, een veel groter oppervlak bemonsterd worden met het duwnet. Dieren die bij laagwater achterblijven op het wad, kunnen bemonsterd worden door middel van steken en zeven.

Dankwoord

Ten eerste wil ik Jan Geert Hiddink bedanken voor zijn hulp tijdens monsternames in het veld en voor het bijsturen tijdens de verslaglegging. Vooral voor het advies op het gebied van statistiek was ik erg dankbaar. Ook wil ik Daniël Blok bedanken voor zijn gezelschap en assistentie op het wad. Verder bedank ik Jos de Wiljes en de werkplaats van het Biologisch Centrum voor het regelen van spullen die ik nodig had voor veldwerk.

Literatuur

- Armonies, W., 1992: 'Migratory rhythms of drifting juvenile molluscs in tidal waters of the Wadden Sea.' *Marine Ecology Progress Series*, 83: 197-206.
- 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.
- Armonies, W., M. Hellwig-Armonies, 1992: '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.
- Barnes, R.S.K., 1994: 'The brackish-water fauna of Northwestern Europe.' *Cambridge university press*.
- Beukema, J.J., 1991: 'The abundance of shore crabs *Carcinus maenas* (L.) on a tidal flat in the Wadden Sea after cold and mild winters.' *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 153: 97-113.
- Beukema, J.J., 1992: 'Dynamics of juvenile shrimp *Crangon crangon* in a tidal-flat nursery of the Wadden Sea after mild and cold winters.' *Marine Ecology Progress Series*, 83: 157-165.
- 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.
- 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.
- Boddeke, 1976: 'The seasonal migration of the brown shrimp *Crangon crangon*.' *Netherlands Journal of Sea Research*, 10: 102-130
- Connolly, R., 1994: 'Comparison of fish catches from a buoyant pop net and a beach seine net in a shallow seagrass habitat.' *Marine Ecology Progress Series*, 109: 305-309.
- Essink, K., 1978: 'The effects of pollution by organic waste on macrofauna in the Eastern Dutch Wadden Sea.' *Netherlands Institute for Sea Research Publication Series, No. 1*.
- Günther, C.P., 1991: 'Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea.' *Marine Ecology Progress Series*, 76: 73-79.
- Hiddink, J.G. & Z. Jager, 1998: 'De dichtheid van de garnaal *Crangon crangon* en grondels *Pomatoschistus* sp. In het Eems-Dollard estuarium.' *Werkdocument RIKZ*.
- Hulscher, J.B., 1981: 'The oystercatcher *Haematopus ostralegus* as a predator of the bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea.' *Ardea*, 70: 89-152.
- Keus, B., 1986: 'De predatie van de garnaal (*Crangon crangon*) op het broed van het nonnetje (*Macoma balthica*).' *Internal Report Netherlands Institute for Sea Research*, 5: 1-43.
- Kuipers, B. R., R. Dapper, 1981: 'Production of *Crangon crangon* in the tidal zone of the Dutch Wadden Sea.' *Netherlands Journal of Sea Research*, 15(1): 33-53.

- Kuipers, B. R., R. Dapper, 1984: 'Nursery function of Wadden Sea tidal flats for the brown shrimp *Crangon crangon*.' *Marine Ecology Progress Series*, 17: 171-181.
- Marijnissen, S.A.E., 1998: 'Size-selective predation on the bivalve *Macoma balthica* by juvenile epibenthos.' *Doctoraalverslag, Biologisch Centrum, Haren*.
- Möller, P., 1986: 'Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal areas.' *Marine Ecology Progress Series*, 30: 33-47.
- Norte-Campos, A.G.C. del & A. Temming, 1994: 'Daily activity, feeding and rations in gobies and brown shrimp in the northern Wadden Sea.' *Marine Ecology Progress Series*, 115: 41-53.
- Piersma, T., R. Hoekstra, A. Dekinga, A. Koolhaas, P. Wolf, P. Battley, P. Wiersma, 1993: 'Scale and intensity of intertidal habitat use by knots *Calidris canutus* in the Western Wadden Sea in relation to food, friends and foes.' *Netherlands Journal of Sea Research*, 31(4): 331-357.
- Reise, K., 1985: 'Tidal Flat Ecology – An Experimental Approach to Species Interactions.' *Springer-Verlag Berlin Heidelberg*.
- Sanchez-Salazar, M.E., C.L. Griffiths, R. Seed, 1987: 'The effect of size and temperature on the predation of cockles *Cerastoderma edule* (L.) by the shore crab *Carcinus maenas* (L.)' *Journal of Experimental Biology and Ecology*, 111: 181-193.
- Scherer, B. & K. Reise, 1981: 'Significant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* L. in the Wadden Sea.' *Kiel. Meeresforsch. Sonderh.*, 5: 490-500.
- Reise, K., 1977: 'Predator exclusion experiments in an intertidal mud flat.' *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 30: 263-271.
- Reise, K., 1978: 'Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea.' *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 31: 55-101.
- Veer, H.W. van der, R.J. Feller, A. Weber, J.IJ. 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.
- Zwarts, L. & A.M. Blomert, 1992: 'Why knot *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are available.' *Marine Ecology Progress Series*, 83: 113-128.