

Groei van juveniele en adulte nonnetjes op grof en fijn sediment



Daniël B. Blok
februari 2000
Vakgroep Mariene Biologie
Rijksuniversiteit Groningen
Begeleider: Jan Geert Hiddink

D 688

Groei van juveniele en adulte nonnetjes op grof en fijn sediment

Daniël B. Blok
februari 2000

Vakgroep Mariene Biologie
Rijksuniversiteit Groningen
Begeleider: Jan Geert Hiddink

Rijksuniversiteit Groningen
Rijksmuseum Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

Tekening voorblad door Karin Troost
Juveniele en adulte nonnetjes
op grof en fijn sediment

Samenvatting

Juvenielen van veel macrozoöbenthos soorten in de Waddenzee brengen de eerste maanden van hun leven door in kinderkamers, rond of boven gemiddeld getijniveau. De adulten van deze soorten zijn veel gelijkmatiger over de getijdenzone verdeeld. Het nonnetje (*Macoma balthica*), een kleine tweekleppige die algemeen voorkomt in de Waddenzee, vertoont dit gedrag ook.

Eén van de verschillen die er zijn tussen hoog op het wad en laag op het wad is de sedimentsamenstelling. Hoger op het wad is er fijner sediment dan lager op het wad. Om te kijken naar de invloed van sedimentsamenstelling op de groei van zowel adulten als juvenielen werd hier in het laboratorium en in het veld naar gekeken. In het laboratoriumexperiment en in het veld werd gekeken naar de groei van adulte en juveniele *Macoma balthica* op grof en fijn sediment.

Er werd zowel in het laboratorium als in het veld geen verband gevonden tussen groei van adulte en juveniele *Macoma balthica* en de sedimentsamenstelling.

Abstract

Juveniles of many macrozoöbenthic species in the Wadden Sea spend their first months in nurseries, around or above mean-tidal level. The adults of these species are more evenly spread over the tidal range. *Macoma balthica*, a small bivalve which is common in the Wadden Sea, displays this behaviour also.

One of the differences found between places high on the tidal flats and low on the tidal flats is the sediment composition. Higher on the tidal flats, finer grained sediment can be found than lower on the tidal flats. For estimating the effect of sediment composition on the growth of adults and juveniles, a laboratory experiment was conducted. Also, data from the field were collected.

No correlation was found between sediment composition and growth of adult and juvenile *Macoma balthica* in both the laboratory and the field data.

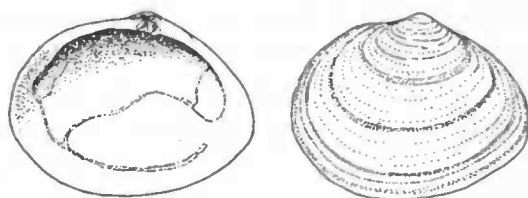
Inhoudsopgave

Samenvatting	1
Inhoudsopgave	2
Inleiding	3
Materiaal & methoden	5
Laboratoriumexperiment	5
Veldwerk	9
Analyse	10
Resultaten	12
Laboratoriumexperiment	12
Veldwerk	15
Discussie	19
Laboratoriumexperiment	19
Veldwerk	20
Aanbevelingen voor verder onderzoek	22
Dankwoord	23
Literatuur	24

Inleiding

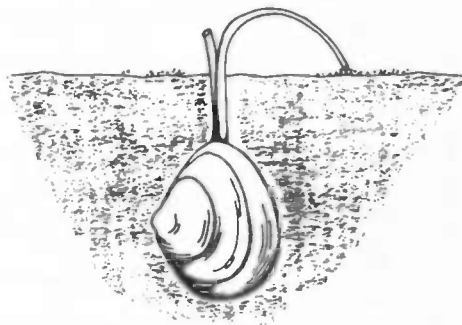
Voor veel diersoorten geldt dat de juvenielen andere levensomstandigheden nodig hebben dan de adulten. Hierdoor is ook vaak de ruimtelijke verdeling van juvenielen anders dan die van adulten van dezelfde soort. In de Waddenzee is het zo dat voor verschillende macrozoöbenthos soorten gevonden wordt dat de juvenielen vooral hoger in de getijdenzone voorkomen, terwijl de adulten meer gelijk zijn verdeeld over de getijdenzone en ze op de lagere delen meer voorkomen dan de juvenielen. Voorbeelden van soorten waarvoor dit geldt zijn: de wadpier, *Arenicola marina* (Farke *et al.*, 1976; Dankers & Beukema, 1983), de strandkrab, *Carinus maenas* (Klein-Breteler, 1976) en de gewone garnaal, *Crangon crangon* (Janssen & Kuipers, 1980; Beukema, 1992). Dit geldt ook voor het nonnetje (*Macoma balthica*), een in de Waddenzee veel voorkomende soort die in relatief hoge dichtheden (tientallen tot honderdtallen per m²) op bijna alle wadplaten in de getijdenzone en ook in het sublitoraal voorkomt (Beukema, 1976; Beukema *et al.*, 1978; Dankers & Beukema, 1983; Dekker, 1989). Het is in de Waddenzee de meest voorkomende soort op de wadplaten en het sublitoraal (Beukema, 1976; Dankers & Beukema, 1983; Dekker, 1989). Na een korte pelagische larvale periode, vestigt *M. balthica* (met een grootte van < 0,5 mm) zich in mei op lager gelegen platen. Korte tijd hierna begeven de jonge nonnetjes zich weer in de waterkolom met behulp van een relatief lange byssus-draad, een door de nonnetjes geproduceerde slijmdraad die de hydrodynamische wrijving verhoogt (Beukema & De Vlas, 1989; Armonies, 1992, 1996; Armonies & Hellwig-Armonies, 1992). In de waterkolom laten ze zich transporteren op het getij richting kust, waar ze zich vestigen in kinderkamers rond of boven gemiddeld getijdenniveau (Günther, 1991; Armonies & Hellwig-Armonies, 1991; Beukema, 1993). Een paar maanden later zijn op deze hoogtes de hoogste dichtheden van juveniele nonnetjes (schelpenlengte van 1 tot 10 mm) te vinden (Armonies & Hellwig-Armonies, 1992). Na één groeiseizoen in de kinderkamers doorgebracht te hebben, migreren de 0-jarige *M. balthica* in de winter met behulp van het getij naar lager gelegen gebieden in de getijdenzone (Beukema, 1974, 1993).

Migratie via de waterkolom is voor nonnetjes een groot risico, aangezien ze vergrote kans lopen om geconsumeerd te worden door pelagische predatoren zoals vissen en ze op, voor het voortbestaan, ongunstige plaatsen terecht kunnen komen. Deze migratie voeren ze tweemaal uit, dit moet betekenen dat er voor de juvenielen een groot voordeel tegenover moet staan. Dit voordeel, aanwezig in de hoog gelegen kinderkamers, moet opwegen tegen het risico van migratie.



Figuur 1. Schelp van een adult nonnetje, *Macoma balthica* (uit Hayward & Ryland, 1995).

Voor verscheidene factoren zijn er verschillen aan te wijzen tussen de kinderkamers hoger op het wad en de lagere gebieden in de getijdenzone. Predatie op juveniele nonnetjes is hoger in de lager gelegen gebieden dan in de hogere gebieden (Reise, 1985). Dit komt doordat door onder andere kortere overstromingstijden de predatie door macrozoöbenthos op de hogere platen lager is dan lager in de getijdenzone. Door een kortere overstromingstijd zijn er gedurende een kortere periode mariene predatoren op de platen. Vogels (zoals Kanoetstrandloper en Scholekster), die juist hoger op de platen foerageren, geven de voorkeur aan grotere schelpdieren (nonnetjes > 9 mm) (Hulscher, 1981; Sanchez-Salazar *et al.*, 1987; Zwarts & Blomert, 1992; Piersma *et al.*, 1993). Ook is het mogelijk dat de groeisnelheid van juveniele nonnetjes op de hogere platen hoger ligt door een betere voedselvoorziening (Armonies-Hellwig-Armonies, 1992). Nonnetjes zijn in staat tot zowel "suspension-feeding" als "deposit-feeding". "Suspension-feeding" is het opnemen van partikels (pelagische algen) uit de waterkolom. "Deposit-feeding" (figuur 2) is het opnemen van partikels in de vorm van benthische diatomeeën, bacteriën en organische stof van de wadbodem met behulp van de instroom siphon (Fenchel, 1972; Tunnicliffe & Risk, 1977). Hoger op het wad is er meer voedsel in de bodem in de vorm van benthische diatomeeën, bacteriën en organische stof dan lager op het wad. Fysische stress door golfwerking en stroming, is lager op de hogere delen van het wad dan op de lagere delen. Hiermee samenhangend is er sprake van grover sediment op de lagere delen en fijner sediment op de hogere delen in de getijdenzone. Het is mogelijk dat de voorkeur van juveniele nonnetjes voor de hogere delen van de getijdenzone voortkomt uit een voorkeur voor fijn sediment. Dit zou zich kunnen uiten door een hogere groeisnelheid van juvenielen op fijn sediment dan op grof sediment.



Figuur 2. Een adult nonnetje, ingegraven in de wadbodem, dat door middel van "deposit-feeding" foerageert op de wadbodem.

Het doel van dit onderzoek was het vaststellen of de sedimentsamenstelling invloed heeft op de groei van het nonnetje (*Macoma balthica*), en of er een verschil in groei is tussen adulten en juvenielen op fijn en grof sediment. Dit werd onderzocht door in het laboratorium een groei-experiment uit te voeren met 0 en 1 jarige nonnetjes op grof en fijn sediment alsmede door in het veld te kijken naar de lengte en biomassa van juveniele (0 jaar) en adulte (1 jaar) nonnetjes op grove en fijne sedimenten, onafhankelijk van de hoogte in de getijdenzone.

Verwacht werd dat juvenielen op fijn sediment, zoals gevonden op de hoger gelegen wadplaten, sneller zouden groeien dan op grof sediment. Voor adulten werd er geen verschil in groei tussen de verschillende sedimentsamenstellingen verwacht.

Materiaal en methoden

Laboratoriumexperiment

In het laboratoriumexperiment werd gekeken naar de invloed van fijn en grof sediment op de groeisnelheid van 0 en 1 jarige *Macoma balthica*. De factoren die gecorreleerd zijn aan sedimentsamenstelling werden hierbij gevarieerd. Hierbij werd bij sommige het organische stof verwijderd door dit uit te gloeien. Om te kijken of er door de nonnetjes op bacteriën gevoed werd werden deze verwijderd door antibiotica toe te voegen. Als controle waren dezelfde varianten er ook zonder antibiotica. Weinig voedsel werd toegediend om de nonnetjes zo veel mogelijk van "deposit-feeding" afhankelijk te laten zijn. Als controle werd er ook veel voedsel toegediend. Hierbij werd verwacht dat bij weinig voedsel de invloed van het sediment het grootste zou zijn. Alle behandelingen zijn gecombineerd zoals staat in tabel 1. Dit experiment startte op 15 november 1999 en werd stopgezet op 23 december.

Tabel 1. Behandelingen toegepast op de bakjes met *M. balthica*.

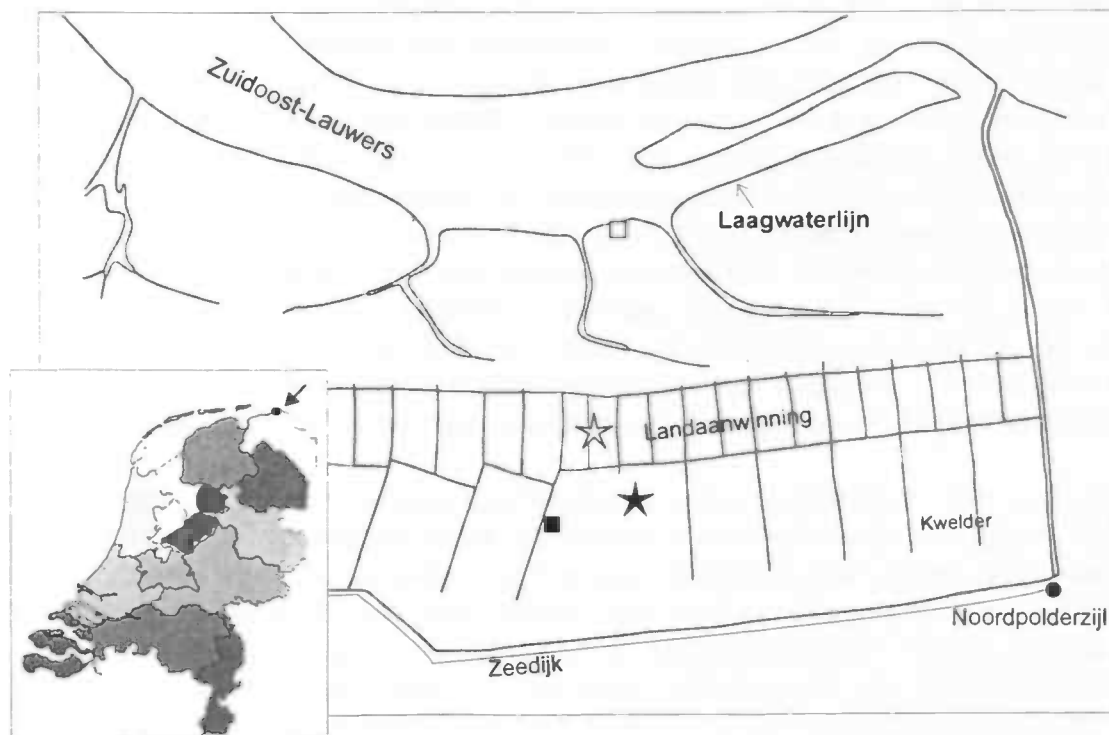
Sediment	Uitgegloeid	Antibiotica	Voedsel
grof	X		veel
grof			veel
grof	X		weinig
grof			weinig
fijn	X		veel
fijn			veel
fijn	X		weinig
fijn			weinig
grof		X	weinig
fijn		X	weinig

In triplo waren dit 30 bakjes met *M. balthica*. In elk bakje zaten adulten en juvenielen. De bakjes waren van plastic, zonder deksel, met een formaat van 16*12*10 cm. Elk bakje werd gevuld met vijf centimeter sediment. De bakjes waren verdeeld over drie aquaria, waarbij er één was voor veel voedsel, één voor weinig voedsel en één voor antibiotica. Deze aquaria stonden in een klimaatkamer bij 10°C. Volgens De Wilde (1975) is dit de optimale temperatuur voor groei. Het kunstmatige zeewater (S=31‰) werd doorlucht en gecirculeerd door een pomp, waarbij het zeewater voor elk aquarium door een apart filter ging. De circulatie werd van maandag tot en met vrijdag gedurende minimaal zes uur uitgezet voor het toedienen van voedsel. Boven de bakken met *M. balthica* stond 5 tot 10 cm water.

Behandelingen

Sediment

Het sediment werd van twee plaatsen in de buurt van Noordpolderzijl op het Groninger Wad in het oosten van de Nederlandse Waddenzee verzameld op 18 september 1999 (figuur 3). Fijn sediment werd op hoogte 0,8 m ten opzichte van NAP gewonnen en grof sediment op hoogte $-0,3$ m ten opzichte van NAP. Dit werd gedaan door het sediment tot 3 centimeter voor fijn sediment en tot 10 centimeter diep voor grof sediment van het wad te scheppen. Dit werd in een emmer naar het laboratorium vervoerd. Van beide sedimenten werd de helft gezeefd om beesten uit het sediment te verwijderen. De rest van het sediment hoefde niet gezeefd te worden omdat deze gegloeid zouden worden, waardoor al het organische materiaal verwijderd zou worden. Het fijne sediment werd gezeefd over een $500 \mu\text{m}$ zeef. Het grove sediment werd nat gezeefd boven een opvangbak over een 1 mm zeef. Bij het inzetten en aan het eind van het experiment werden sedimentmonsters genomen voor analyse door met een buis met een straal van $2,5 \text{ cm}$ vijf centimeter diep te steken. Ook werden er monsters genomen om de hoeveelheid pigment te bepalen door met een buis met een straal van $2,5 \text{ cm}$ één centimeter diep te steken.



Figuur 3. Monsterlocatie bij Noordpolderzijl, oostelijke Waddenzee. Fijn sediment is gehaald van een hoogte van 0.8 meter (■), grof sediment van een hoogte van -0.3 meter (□). Adulte nonnetjes zijn gehaald bij hoogtes van 0.4 meter (☆) en 0.7 meter (★), juveniele nonnetjes van 0.7 meter (★).

Organische stof

De andere helft van het sediment werd gedurende 5 uur bij 400°C gegloeid om de organische stof te verwijderen. Hierna werd het gegloeide sediment weer los gemaakt met een vijzel.

Antibiotica

Bij de nonnetjes die behandeld werden met antibiotica werd een mix van drie antibiotica toegevoegd, gebaseerd op een mix genaamd 3M (D'Agostino, 1975). Deze mix van drie antibiotica bestond per ml zeewater uit 100 µg streptomycine, 3,7 µg polymixine en 2,5 µg chloramphenicol. Chloramphenicol werd na dertig dagen nogmaals toegevoegd omdat het niet langer dan die periode stabiel blijft in waterige oplossing. Bij streptomycine en polymixine was dit niet nodig omdat deze respectievelijk 90 en 365 dagen stabiel blijven in waterige oplossing (D'Agostino, 1975). De antibiotica moesten er voor zorgen dat bacteriën als voedselbron voor de *M. balthica* uitgeschakeld werden. Dit werd gecontroleerd door een bacterietelling uit te voeren met een fluorescentie-microscopie waarvoor de zeewatermonsters behandeld werden met een fluorochroom die bindt aan DNA (Hoechst 32528).

Voedsel

Gedurende anderhalve maand voor het inzetten van het experiment werden alle *M. balthica* met dezelfde hoeveelheid *Isochrysis galbana* gevoerd. Deze alg werd gebruikt omdat, alhoewel *M. balthica* een facultatieve 'deposit feeder' is, deze voornamelijk afhankelijk is van materiaal aanwezig in de waterkolom (Hummel, 1985a) en voorgaande experimenten hebben laten zien dat *M. balthica* in staat is om *I. galbana* als voedsel te gebruiken (Hummel, 1985b; Kamermans, 1992; Kamermans & Huitema, 1994). De algen werden gekweekt in een batch-culture tot hoge dichtheden in gefilterd zeewater (S=30‰) met toevoeging van een f/2-medium (Guillard, 1975) en zonder toevoeging van silicaat (volgens Hummel, 1985b). Door een gebrek aan productie kon er in die periode maar tweemaal per week voedsel toegediend worden. Dit gebeurde door de bakjes met sediment en *M. balthica* uit de aquaria te halen gedurende zes uur en 50 ml van een *I. galbana*-culture met een dichtheid van 0,15 miljoen cellen per ml. toe te dienen. Bepaling van de dichtheid van de culture werd gedaan met behulp van een telplaatje onder de microscoop.

Na ontvangst van *Pavlova pinguis* (pavlova) en *Isochrysis galbana* (T-iso) in de vorm van "Instant Algae" (producent: Reed Mariculture Inc.) werd overgegaan op het voeren hiermee. Instant algen is een pasta met een hoge dichtheid dode cellen. Beide soorten moeten volgens de producent goed voedsel zijn voor tweekleppigen. Van *Isochrysis galbana* is bekend dat dit goed voedsel is voor *M. balthica* (Hummel, 1985b). Dit voedsel werd gebruikt van 10 november tot het eind van de proef op 23 december. De hoeveelheden voor het toedienen van veel voedsel en van weinig voedsel werden als volgt berekend:

De groeisnelheid van *M. balthica* is minimaal bij een concentratie in de waterkolom van $< 1,3 \text{ mg} \cdot \text{C} \cdot \text{l}^{-1}$. De groeisnelheid is maximaal bij een concentratie in de waterkolom van $< 5-7 \text{ mg} \cdot \text{C} \cdot \text{l}^{-1}$ (Hummel 1985b). "Clearance rates" van *M. balthica* liggen tussen 0,1 en $0,6 \text{ l} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ asvrij drooggewicht *M. balthica*, afhankelijk van onder andere het voedsel-

aanbod. Hieruit volgt dat de gemiddelde "clearance rate" $0,4 \text{ l} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ asvrij drooggewicht *M. balthica* is (Hummel 1985b). Per bak zijn er 10 adulten met een asvrij drooggewicht van gemiddeld 20 mg en 15 juvenielen met een asvrij drooggewicht van gemiddeld 1,75 mg (Hiddink, pers. comm.). In totaal is dat 0,22 g *M. balthica* per bak, waardoor er per bak per week circa 15,2 l water wordt gefilterd. De benodigde hoeveelheid koolstof per bak is dan voor veel voedsel 91,2 mg C en voor weinig voedsel 19,8 mg C. Dit koolstof budget werd gelijkelijk verdeeld over de twee soorten "Instant Algae". Met een hoeveelheid koolstof per cel van gemiddeld 12,5 picogram voor *I. galbana* en 15 picogram voor *Pavlova* (van Leeuwe, pers. comm.) en dichtheden van $13 \cdot 10^9$ cellen/ml voor T-iso en $16 \cdot 10^9$ cellen/ml voor pavlova betekent dat dat voor veel voedsel per bak per week van T-iso 280 μl en van pavlova 190 μl toegediend moest worden. Voor weinig voedsel was dit van T-iso 60 μl en van pavlova 41 μl van de pasta per bak per week. Dit werd in vijf delen van, voor veel voedsel respectievelijk 56 μl en 38 μl en voor weinig voedsel respectievelijk 12 μl en 8 μl elke dag, van maandag tot en met vrijdag toegediend terwijl de bakjes met sediment en nonnetjes in de aquaria bleven.

Nonnetjes

M. balthica werd vlak bij Noordpolderzijl van het Groninger wad, in het oosten van de Nederlandse Waddenzee, verzameld (figuur 3). dit werd gedaan door met een riek te steken tot een diepte van 10 cm. Deze steken werden over een 1mm zeef gezeefd waarna de *M. balthica* in plastic zakjes werden vervoerd naar het laboratorium. Daar werden ze op grof sediment bewaard gedurende één tot twee weken en de adulten van grof en van fijn sediment werden met nagellak gemerkt met een verschillende kleur. De helft van de adulte *M. balthica* werd verzameld op 7 en 8 oktober 1999 en kwam van grof sediment op hoogte 0,4 m ten opzichte van NAP, juvenielen werden hier niet in voldoende mate gevonden. De andere helft van de adulten, verzameld op 18 oktober 1999, en alle juvenielen, verzameld op 7 en 8 oktober 1999, kwamen van fijn sediment op hoogte 0,7 ten opzichte van NAP (figuur X). Nonnetjes werden van grof en fijn gehaald omdat beesten met een verschillende historie verschillend zouden kunnen reageren op de behandelingen.

Per bakje werden vijf adulten van grof sediment en vijf adulten van fijn sediment met een schelplengte (bepaald over de grootste schelplengte) van 8 tot 15 mm en vijftien juvenielen met een schelplengte van 2 tot 7 mm geplaatst.

Veldwerk

In het veld werd gekeken naar de groei van adulte en juveniele nonnetjes over één seizoen op verschillende sedimenten, onafhankelijk van de hoogte, gemeten aan het eind van dat seizoen.

Sediment

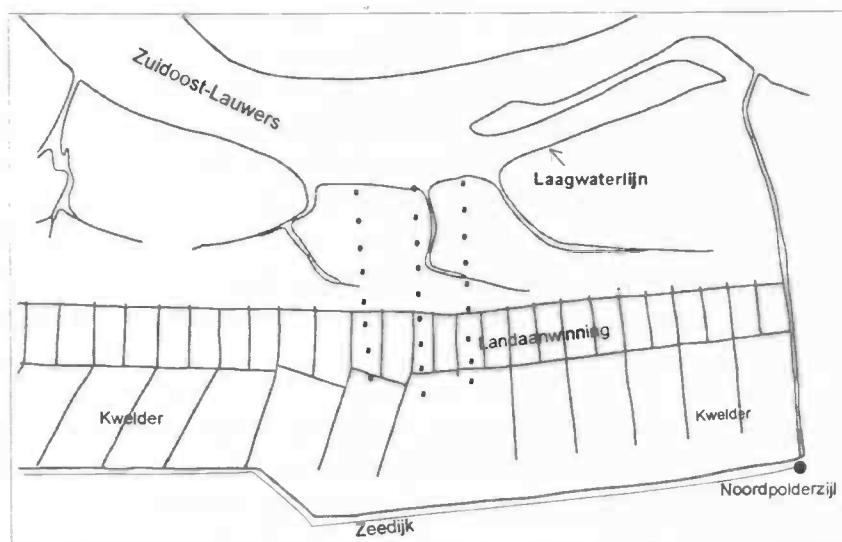
Op elke monsterplaats werd een sedimentmonster genomen door met een buis een oppervlakte van 79 cm² en een diepte van tien centimeter diep te steken. Dit werd ook in plastic zakken naar het laboratorium meegenomen waar het bewaard werd bij 10°C.

Hoogte

Hoogtes ten opzichte van NAP van de monsterplaatsen werden bepaald aan de hand van een lodingskaart (Rijks Water Staat 11994).

Nonnetjes

M. balthica werd verzameld in het veld op 3, 4 en 8 november van het Groninger Wad in de buurt van Noordpolderzijl in de Oostelijke Nederlandse Waddenzee. De dieren werden verzameld op drie trajecten van de kwelder tot aan de geul met om de 200 meter een monsterplaats (figuur 4). Per monsterplaats werd er met behulp van een schep sediment gestoken tot 10 cm diep, waarna met een 1mm zeef de nonnetjes er uit gezeefd werden. Deze werden in plastic zakken vervoerd naar het laboratorium waar ze gedood en bewaard werden bij -20°C.



Figuur 4. Monsterpunten veldexperiment. Op drie transecten zijn om de 200 meter nonnetjes en sedimentmonsters verzameld.

Analyse

Sediment

Van de sedimenten werd een analyse gemaakt door van het fijne en het grove sediment een monster te nemen, dit te drogen bij 70°C gedurende een week en dan te zeven over vijf zeven met een maaswijdte van respectievelijk 500 µm, 425 µm, 300 µm, 125 µm en 63 µm. De fractie kleiner dan 63 µm werd in een bak opgevangen. Deze fracties werden gewogen op een balans, waarna uitgerekend werd wat het percentage van elke fractie van het totaalgewicht was. Van deze fracties werd de fractie kleiner dan 63 µm gebruikt om het slibpercentage aan te geven. De resterende fracties werden gebruikt om de mediane korrelgrootte te bepalen. Mediane korrelgrootte werd berekend volgens Krumbein & Sloss (1963) door het plotten van het cumulatieve drooggewicht percentage (beginnend met de massa van de grootste korrelgrootte) op de logaritme van de partikel-diameter (overeenkomstig met de maaswijdte van de zeef waarop de fractie was opgevangen). Van deze semi-logaritmische plot kan de mediane korrelgrootte worden afgelezen bij het 50% cumulatieve drooggewicht op de y-as. In navolging van Baretta-Bekker *et al.* (1992) wordt de volgende terminologie gebruikt voor het omschrijven van de korrelgrootte. 'Klei' bestaat uit partikels kleiner dan 2 µm. Deze zijn hier niet apart gemeten. 'Slib' geeft de fractie aan met partikel diameters tussen 2 en 64 µm. In deze studie worden alle fracties met een partikel diameter van <63 µm slib genoemd. 'Zand' geeft alle fracties weer met partikel diameters tussen 64 en 2000 µm, deze categorie omvat het resterende deel van de gezeefde sedimenten.

Pigment

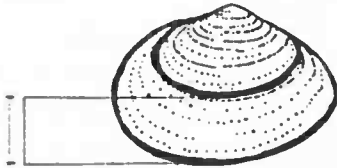
Van de sediment monsters voor de pigment bepaling werd het pigmentgehalte bepaald. De monsters werden in centrifugeer buizen gedaan, waarna al het sediment met zeewater naar de bodem van de buizen werd gespoeld. De buizen werden hierna gecentrifugeerd gedurende acht minuten bij 2000 toeren per minuut. Na decanteren van het water werd 5 ml. aceton (90 %) toegevoegd. De buizen werden dan goed geschud op een vortex om het aceton door het sediment te mengen. Na 24 uur bij 4°C werd er weer gecentrifugeerd zoals eerder omschreven. Het bovenste deel van de aceton werd daarna voorzichtig met een Eppendorf-pipet afgezogen en in een glazen potje gedaan. Pigment gehalte werd gemeten in een spectrofotometer bij 665 nm (Lorenzen, 1967).

Organische stof

De monsters werden gewogen op een balans, waarna ze gedurende 10 uur bij 550°C gegloeid werden in een oven (Vincent *et al.*, 1994). Hierna werden ze weer gewogen. Het verschil in gewicht voor en na het gloeien geeft de hoeveelheid organische stof die in het sediment aanwezig was.

Nonnetjes

Voor het laboratoriumexperiment werden de grootste schelp lengtes van adulten en juvenielen gemeten aan het begin en aan het eind van de proef. Voor het veld werden deze ook bepaald voor juvenielen. Van adulten in het veld werd de afstand van de eerste tot de tweede jaarring gemeten (figuur 5). Lengtes van *M. balthica* werden bepaald met een digitale schuifmaat tot op een tiende millimeter nauwkeurig.



Figuur 5. Afstand van de eerste jaarring tot de schelprand van een 1-jarige adult.

De gemiddelde asvrijdrooggewichten van adulten van grof, adulten van fijn en juvenielen werden per bak bepaald door *M. balthica* gedurende 1 week bij 70°C te drogen, het drooggewicht te wegen op een balans, waarna ze verbrand werden gedurende tweeënehalf uur bij 550°C. Hierna werden ze weer gewogen.

Statistische analyse

Alle statistische analyses werden uitgevoerd in het programma StatGraphics 4.0.

Laboratoriumexperiment

Met een "one-way ANOVA" werd getoetst of er verschillen waren tussen de waarden aan het begin en aan het eind van de proef van mediane korrelgrootte, slib %, organische stof % en het pigment gehalte.

Met "MANOVA" werd getoetst of mediane korrelgrootte, slib %, organische stof % en het pigment gehalte verbanden hadden met grof of fijn sediment, wel of niet gegloeid en de hoeveelheid toegediend voedsel

Met een "one-way ANOVA" getoetst of er verschillen waren tussen de biomassa's van adulten en juvenielen en tussen adulten van grof en adulten van fijn.

Met "MANOVA" werd getoetst of er verschillen in biomassa waren tussen de verschillende behandelingen.

Veld

Met "Simple regression" werd getoetst of er verbanden waren tussen: de omgevingsfactoren hoogte, mediane korrelgrootte, slib % en organische stof %; de groei van nonnetjes en de omgevingsfactoren; de biomassa's van nonnetjes en de omgevingsfactoren.

Met een selectie van data waar geen verband was tussen de hoogte en de mediane korrelgrootte werd met "Multiple regression" getoetst of er verbanden waren tussen groei van nonnetjes en hoogte en mediane korrelgrootte.

Resultaten:

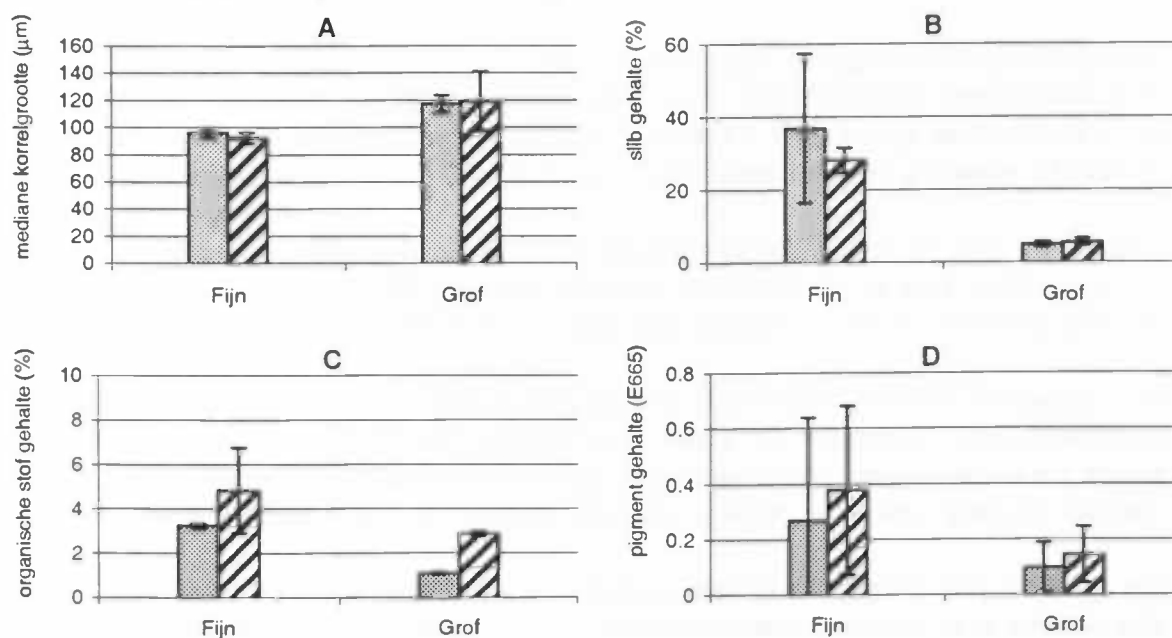
Laboratoriumexperiment

Behandelingen

Uit de analyse van de in het laboratoriumexperiment toegepaste behandelingen is het volgende gekomen.

Bij het gebruikte sediment in de vorm van grof en fijn sediment was er geen significant verschil tussen de begin- en eindwaarden van mediane korrelgrootte van grof (ANOVA: $p > 0.05$) en van fijn sediment (ANOVA: $p > 0.05$). Aangezien er geen verschil was tussen deze waarden is er met het gemiddelde van deze waarden gekeken of er verschil was in mediane korrelgrootte tussen de behandelingen. Hierbij is er een significant verschil in de mediane korrelgrootte tussen beide sedimenten zoals te zien is in figuur 6A, waarbij het fijnere sediment een kleinere mediane korrelgrootte heeft (MANOVA met factoren: *gloeid*, $p=0.75$; *sediment*, $p=0.00$; *voedsel*, $p=0.21$).

Ook bij het slibgehalte was er geen significant verschil tussen de waarden gemeten aan het begin van de proef en de waarden gemeten aan het eind van de proef in grof (ANOVA: $p > 0.05$) en in fijn sediment (ANOVA: $p > 0.05$). Met het gemiddelde van deze waarden is dan gekeken naar verschillen in slibgehalte als gevolg van de behandelingen. Hierbij was er een significant verschil in het slibgehalte tussen beide sedimenten zoals te zien is in figuur 6B, waarbij er een hoger slibgehalte was in fijn sediment (MANOVA met factoren: *gloeid*, $p=0.17$; *sediment*, $p=0.03$; *voedsel*, $p=0.35$).



Figuur 6. Behandelingen toegepast in het laboratorium experiment. Uitgezet tegen fijn en grof sediment, **A:** mediane korrelgrootte bij aanvang experiment (grijs) en bij afloop experiment (gestreept); **B:** slibgehalte bij aanvang (grijs) en afloop (gestreept) experiment; **C:** organische stof gehalte in uitgloeid (grijs) en niet uitgloeid (gestreept) sediment; **D:** pigmentgehalte in bakken met veel voedsel (grijs) en weinig voedsel (gestreept).

Bij het organische stof gehalte was er geen significant verschil tussen de waarden gemeten aan het begin van de proef en de waarden gemeten aan het eind van de proef in grof (ANOVA: $p > 0.05$) en in fijn sediment (ANOVA: $p > 0.05$). Met het gemiddelde van deze waarden is vervolgens gekeken naar verschillen in het gehalte organische stof als gevolg van de behandelingen. Hierbij was er een significant verschil in het organische stof gehalte tussen beide sedimenten zoals te zien is in figuur 6C, waarbij fijn sediment een hoger gehalte aan organische stof had. In deze figuur is ook te zien dat er geen significant verschil was in het organische stof gehalte tussen gegloeid en niet gegloeid sediment (MANOVA met factoren: gegloeid, $p=0.06$; sediment, $p=0.00$; voedsel, $p=0.56$).

Bij de hoeveelheid pigment in het sediment was er ook geen significant verschil tussen de waarden gemeten aan het begin van de proef en de waarden gemeten aan het eind van de proef in grof (ANOVA: $p > 0.05$) en in fijn sediment (ANOVA: $p > 0.05$). Met het gemiddelde van deze waarden werd vervolgens gekeken naar verschillen in de hoeveelheid pigment als gevolg van de behandelingen. Hierbij is er een significant verschil in de hoeveelheid pigment tussen beide sedimenten zoals te zien is in figuur 6D, waarbij er in fijn sediment meer pigment aangetroffen is dan in grof sediment. In deze figuur is ook te zien dat er geen significant verschil was in de hoeveelheid pigment tussen de bakken met veel voedsel en met weinig voedsel. Wel werd er een significant verschil gevonden in de hoeveelheid pigment tussen het gegloeide en het niet gegloeide sediment, waarbij er meer pigment in niet gegloeid aanwezig was (MANOVA met factoren: gegloeid, $p=0.00$; sediment, $p=0.03$; voedsel, $p=0.79$).

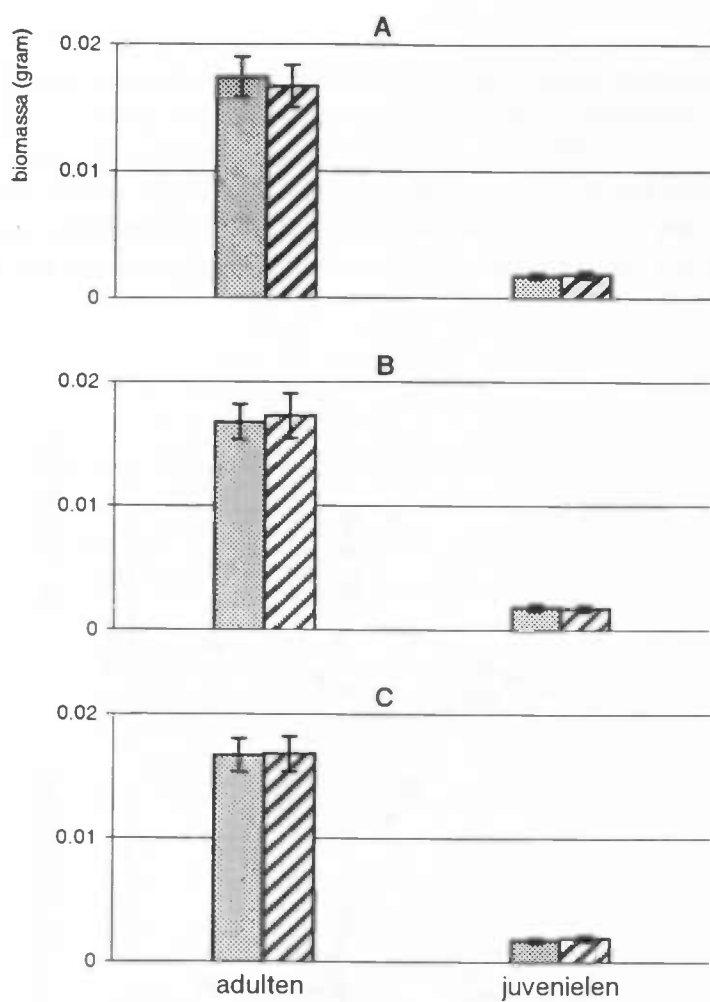
Nonnetjes

Biomassa's van adulte en juveniele nonnetjes werden uitgezet tegen de behandelingen die per bak waren toegepast. Bij alle behandelingen was er een significant verschil tussen de biomassa's van volwassenen en juvenielen (ANOVA: $p=0.00$). Ook tussen de biomassa's van volwassenen van grof en volwassenen van fijn werd een significant verschil gevonden. (ANOVA: $p=0.00$)

Bij de biomassa uitgezet tegen het soort sediment (figuur 7A) is te zien dat er geen significant verschil was in de biomassa's tussen de nonnetjes die op grof sediment en die op fijn sediment leefden (MANOVA met factoren: gegloeid, $p=0.06$; sediment, $p=0.20$; voedsel, $p=0.24$).

In figuur 7B, waarin biomassa tegen de toegediende hoeveelheid voedsel is uitgezet, is te zien dat er ook geen significant verschil was tussen de biomassa's van volwassenen en juvenielen die veel voedsel kregen en de biomassa's van volwassenen en juvenielen die weinig voedsel kregen (MANOVA met factoren: gegloeid, $p=0.06$; sediment, $p=0.20$; voedsel, $p=0.24$).

Bij de biomassa's uitgezet tegen de toegediende antibiotica (figuur 7C), waarbij een selectie gemaakt werd van de bakken met antibiotica en hun controles, is te zien dat ook hier geen significant verschil zichtbaar was tussen de volwassenen en juvenielen met en zonder antibiotica (MANOVA met factoren: gegloeid, $p=0.06$; sediment, $p=0.20$; voedsel, $p=0.24$).



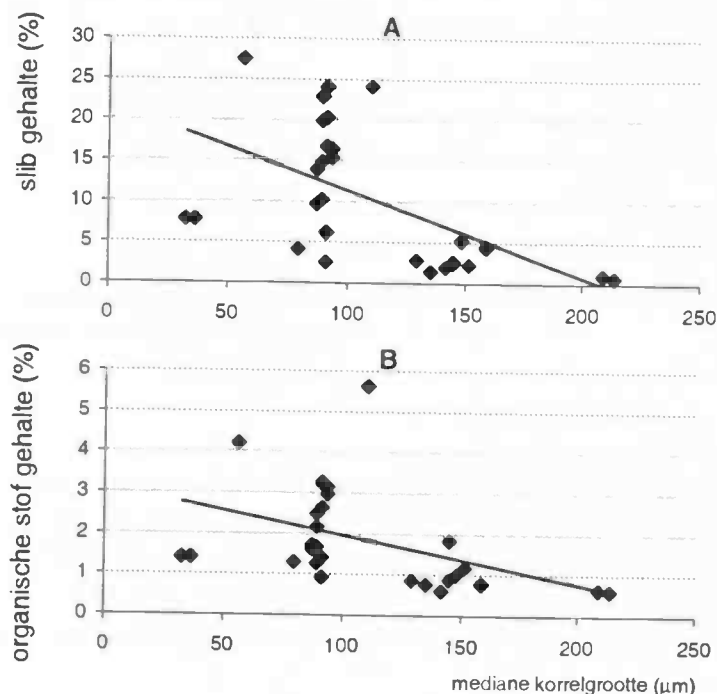
Figuur 7. De biomassa van adulten en juvenielen op **A:** fijn (grijs) en grof (gestreept) sediment; **B:** bij veel (grijs) en weinig (gestreept) voedsel en **C:** zonder antibiotica (grijs) en met antibiotica (gestreept).

Veld

Factoren

In het veld werd er een significant verband gevonden tussen mediane korrelgrootte en slib percentage (figuur 8A), waarbij met een toenemende mediane korrelgrootte het slib percentage afnam ("Simple regression": $p= 0.00$, $R^2= 0.30$).

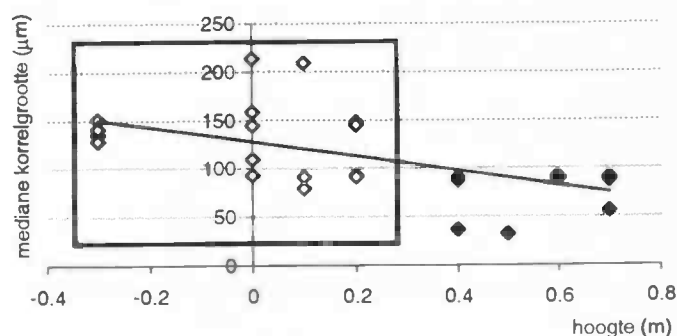
Eveneens werd er een significant verband aangetroffen tussen mediane korrelgrootte en het percentage organische stof (figuur 8B), waarbij ook hier met toenemende mediane korrelgrootte het percentage organische stof afnam ("Simple regression": $p= 0.00$, $R^2= 0.18$).



Figuur 8. Tegen de mediane korrelgrootte zijn uitgezet, **A:** het slibgehalte en **B:** het organische stof gehalte.

Ook tussen mediane korrelgrootte en hoogte in de getijdenzone werd een significant verband aangetroffen (figuur 9). In deze figuur is te zien dat met een toenemende hoogte er sprake was van een afnemende mediane korrelgrootte ("Simple regression": $p=0.00$, $R^2=0.35$).

Aangezien het slib percentage en het percentage organische stof beide met mediane korrelgrootte een verband hadden, waren alle factoren gemeten in het veld onderling verbonden.



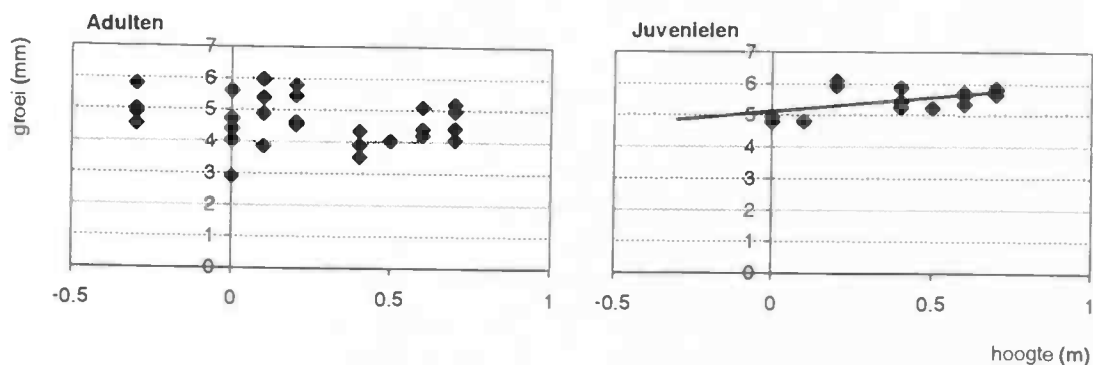
Figuur 9. De mediane korrelgrootte per hoogte. Punten van een hoogte < 0.3 meter (◊) zijn omkaderd. De overige punten horen bij een hoogte > 0.3 meter (◆).

Nonnetjes

Groei

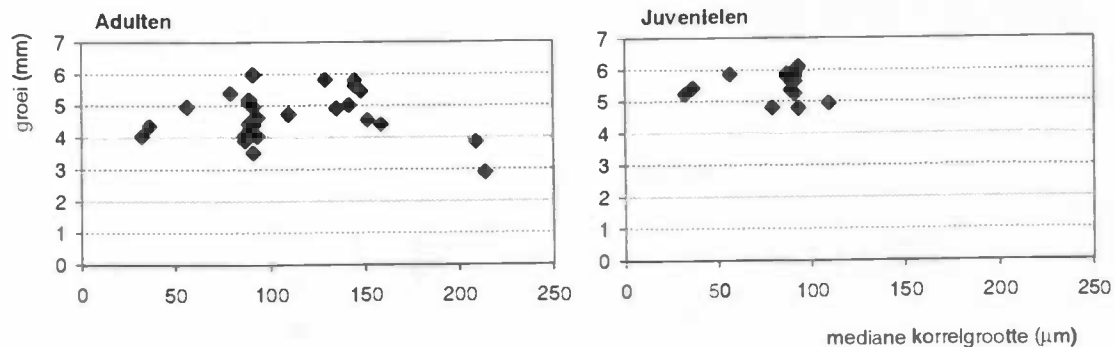
Bij adulte nonnetjes was er in het veld geen significant verband tussen de groei over één seizoen, gemeten aan het eind van dat seizoen, en de hoogte in de getijdenzone, zoals te zien in figuur 10 ("Simple regression": $p=0.33$, $R^2=0.04$).

In dezelfde figuur is te zien dat bij juveniele nonnetjes dit verband wel aanwezig was, waarbij met toenemende hoogte in de getijdenzone de groei toenam ("Simple regression": $p=0.02$, $R^2=0.33$).



Figuur 10. Groei van adulten en juvenielen per hoogte.

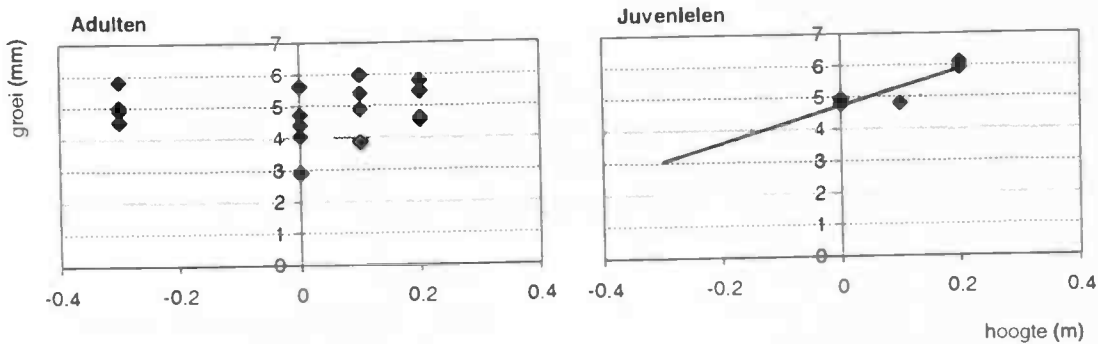
Bij zowel adulte ("Simple regression": $p= 0.68$, $R^2= 0.69$) als juveniele ("Simple regression": $p= 0.88$, $R^2= 0.00$) nonnetjes was er in het veld geen significant verband tussen de groei over één seizoen en de mediane korrelgrootte, zoals te zien in figuur 11.



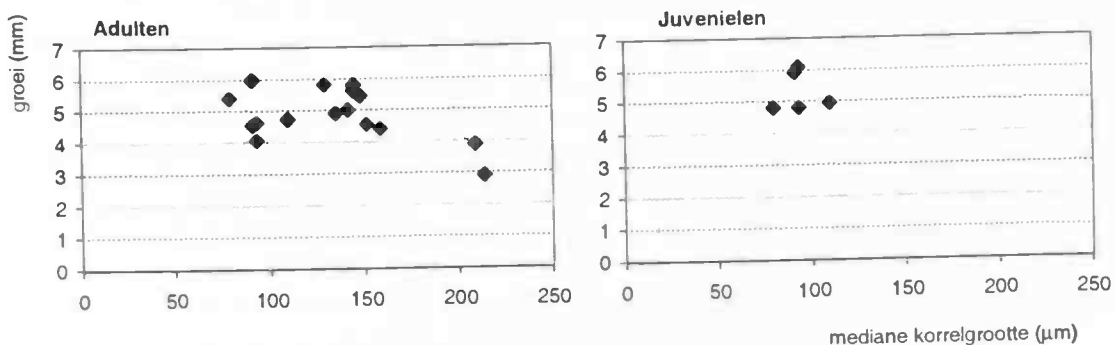
Figuur 11. Groei van adulten en juvenielen per mediane korrelgrootte.

Omdat er een significant verband was tussen mediane korrelgrootte en hoogte in de getijdenzone, konden de groei en deze factoren niet getest worden met een "Multiple regression". Om dit wel te kunnen toetsen met behulp van een "Multiple regression" werd een selectie van data gemaakt, waarbij er geen verband was tussen mediane korrelgrootte en hoogte (figuur 9).

Voor de groei van adulten gaf dit met zowel hoogte (figuur 12) als mediane korrelgrootte (figuur 13) geen verband (“Multiple regression”: model, $p > 0.05$). Voor de groei van juvenielen gaf dit een significant verband met hoogte (“Multiple regression” met factoren: hoogte, $p = 0.02$; sediment, $p > 0.05$) (figuur 12). Tussen de groei van juvenielen en de mediane korrelgrootte bestond ook nu niet een verband (figuur 13). Bij deze selectie waren de gevonden verbanden dus overeenkomstig met de verbanden gevonden met de hele dataset.



Figuur 12. Groei van adulten en juvenielen per hoogte < 0.3 meter (selectie uit figuur 9).



Figuur 13. Groei van adulten en juvenielen, afkomstig van een hoogte < 0.3 meter (selectie uit figuur 9), per mediane korrelgrootte.

Biomassa

Wanneer in plaats van de groei over één seizoen de biomassa van adulten en juvenielen werd uitgezet tegen mediane korrelgrootte en hoogte in de getijdenzone, dan was er wel een verband tussen de biomassa van adulten en mediane korrelgrootte (“Simple regression”: $p = 0.00$, $R^2 = 0.56$) alsook met de hoogte (“Simple regression”: $p = 0.00$, $R^2 = 0.60$). Hierbij nam de biomassa van adulten toe met toenemende korrelgrootte en toenemende hoogte. Voor juvenielen kwamen de resultaten van de biomassa overeen met de resultaten van de groei. Dit betekent dat er geen significant verband was met de mediane korrelgrootte (“Simple regression”: $p = 0.74$, $R^2 = 0.00$) en wel een significant verband met de hoogte (“Simple regression”: $p = 0.00$, $R^2 = 0.50$), waarbij met toenemende hoogte de biomassa toenam.

Discussie

In het laboratoriumexperiment hadden sedimentsamenstelling, voedsel en antibiotica geen invloed op de groei van *M balthica*.

In het veld hadden de omgevingsfactoren mediane korrelgrootte, slib %, organische stof % en hoogte geen invloed op de groei van adulten. Hoogte was wel van invloed op de groei van juvenielen. Hierbij nam met toenemende hoogte de groei van juvenielen toe. Mediane korrelgrootte, slib % en organische stof % hadden geen invloed op de groei van juvenielen.

Sedimentsamenstelling lijkt dus geen invloed te hebben op de groeisnelheid van zowel adulte als juveniele nonnetjes. Wel beïnvloedt een andere factor de groei van juveniele nonnetjes, aangezien deze groei verband houdt met de hoogte. Deze factor moet dus gecorreleerd zijn aan de hoogte in de getijdenzone.

Laboratoriumexperiment

Er werd geen verband gevonden tussen de hoeveelheid toegediend voedsel en de biomassa van nonnetjes. De verwachting was dat de nonnetjes met veel voedsel een grotere biomassa zouden krijgen dan de nonnetjes met weinig voedsel. Hummel (1985b) vond wel een relatie is tussen de hoeveelheid toegediend voedsel en de biomassa van nonnetjes. Mogelijk was het tijdens dit experiment gebruikte voedsel niet optimaal. Dit voedsel, "Instant Algae", bestond uit dode algen. Deze waren intact wanneer ze bij 4°C bewaard werden, maar ze lyseerden wanneer ze gedurende langere tijd met zeewater in contact stonden. Mogelijk konden de nonnetjes de algen wanneer deze gelyseerd waren niet goed opnemen. Door anderen zijn instant algen ook gebruikt als voedsel voor nonnetjes. Hier werd wel enige groei waargenomen, maar de resultaten waren tegenvallend (Luttikhuisen, pers. comm.). Biomassa's van de nonnetjes waren wel vergelijkbaar met biomassa's in het veld (eigen gegevens; Hiddink, pers. comm.). Dit geeft aan dat de nonnetjes in het laboratoriumexperiment wel voedsel hebben opgenomen.

De pigment metingen in deze proef waren geen chlorofyl a metingen maar chlorofyl a plus phaeopigmenten. Dit betekent dat het gemeten pigment bestaat uit actief chlorofyl a pigment en zijn degradatieproducten (phaeopigmenten). Het is dus geen maat voor de hoeveelheid intacte algen in het sediment. In fijn sediment werd een hoger pigmentgehalte aangetroffen dan in grof sediment. Dit komt overeen met de verwachting dat er hoger in de getijdenzone, waar het fijne sediment van afkomstig was, meer diatomeeën aanwezig zouden zijn (Reise, 1985). Er werd geen verschil gevonden tussen de pigmentwaarden gemeten aan het begin en de pigmentwaarden aan het eind van de proef. Verwacht werd dat verschil er wel zou zijn met aan het eind van de proef hogere waarden. Dit omdat mogelijk een deel van het toegediende voedsel zou accumuleren op de bodem en omdat diatomeeën groei, zichtbaar als een bruine laag, waargenomen was op het sediment in de bakken. Dat er geen verschil werd aangetroffen kwam mogelijk door

het “deposit-feeding” van het nonnetje op organisch materiaal op het sediment. Volgens Webb (1993) echter beïnvloedt het nonnetje de hoeveelheid pigment aanwezig in het sediment niet en zijn bentische diatomeeën geen primaire voedselbron voor het nonnetje.

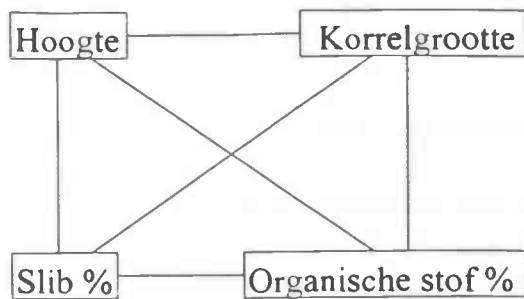
Geen verband werd er gevonden tussen het gehalte organische stof en de biomassa's van de nonnetjes. Waarschijnlijk kwam dit doordat er geen verschil was tussen gegloeid en niet gegloeid sediment. Om de organische stof in zijn geheel uit het sediment te verwijderen had het sediment gegloeid moeten worden gedurende 10 uur bij 550°C (Vincent *et al.*, 1994) in plaats van 5 uur bij 400°C. Ook werd er geen verschil gevonden tussen de waarden van organische stof in het begin van het experiment en de waarden aan het eind van het experiment. Hiervan werd verwacht dat het organische stof gehalte aan het eind van de proef hoger zou liggen dan in het begin van de proef. Deze zou omhoog gaan door uitscheiding van faeces door de nonnetjes en groei van bacteriën hierop. Op nutriënten die, afkomstig van de faeces en bacteriën, naar het oppervlak diffunderen, kunnen dan weer diatomeeën groeien (Reise, 1985). *M. balthica* stimuleert dan zijn eigen voedselbron. Dat er geen verschil tussen de waarden van organische stof in het begin van het experiment en de waarden aan het eind van het experiment was, komt mogelijk doordat de productie in de vorm van bacteriën en diatomeeën vrijwel in zijn geheel geconsumeerd werd door de nonnetjes.

Tussen de aan- of afwezigheid van antibiotica en biomassa's van de nonnetjes werd ook geen verband gevonden. Hoewel controle van de werking van antibiotica met behulp van een bacterietelling niet gelukt was, was er geen reden om aan te nemen dat deze behandeling niet gewerkt had, aangezien het een mix van antibiotica was die gebaseerd was op een beproefde mix van antibiotica. De antibiotica zullen dus waarschijnlijk de groei van bacteriën gestopt hebben. Op basis van de resultaten kon dan geconcludeerd worden dat nonnetjes in deze proef niet gevoed zouden hebben op bacteriën. Dat zou het echter minder aannemelijk maken dat, zoals eerder genoemd, “deposit-feeding” van het nonnetje op bacteriën de oorzaak zou zijn van het gelijk blijven van het organische stof gehalte over het begin en het eind van de proef.

Veld

Tussen alle factoren onderling werden verbanden gevonden (figuur 14).

Deze samenhang van de factoren was niet onverwacht, aangezien sedimentsamenstelling wordt bepaald door verschillen in stroming en golfwerking, en deze hangen samen met de hoogte in de getijdenzone. Grotere partikels zinken bij hogere stroomsnelheden en sterkere golfwerking eerder uit dan fijne partikels, zoals slib en organische stof partikels. Op deze manier komen partikels met overeenkomende grootte bij elkaar terecht.



Figuur 14. Verbanden tussen de omgevingsfactoren.

Wat de groei van adulte nonnetjes betreft, werden er geen verbanden gevonden met de groei en de hoogte. Adulte nonnetjes zouden dus geen voordeel in groei hebben wanneer ze op een bepaalde hoogte gaan zitten. In het veld blijkt dat adulten over de hele getijdenzone verspreid zijn en ze dus geen voorkeur lijken te hebben voor een bepaalde hoogte. Andere auteurs vinden echter wel een relatie tussen groei en hoogte. Zij vinden een hogere groei voor adulten lager in de getijdenzone (Beukema *et al.*, 1977; Harvey & Vincent, 1990). In dit onderzoek is echter niet gekeken naar hoogtes onder -0.3 m ten opzichte van NAP. Alles boven -0.3 m viel elke getijdencyclus droog. Als er gekeken zou worden naar nonnetjes op hoogtes die nooit droog vallen zou er een ander resultaat uit dit onderzoek hebben kunnen komen. Op hoogtes die nooit droogvallen kunnen nonnetjes voortdurend "suspension-feeding" in tegenstelling tot nonnetjes op hoogtes die wel droogvallen.

Voor juveniele nonnetjes werd er wel een verband gevonden tussen de groei van het nonnetje en de hoogte in de getijdenzone. Hoger op het wad hadden juveniele nonnetjes een grotere groei. In het veld is de verspreiding zodanig dat de meeste juvenielen hoger op het wad zitten. Het lijkt er dus op dat ze voor de hogere plaatsen een voorkeur hebben. Door Armonies & Hellwig-Armonies (1992) werd ook een betere groei van juveniele nonnetjes hoger op het wad gevonden. Juveniele nonnetjes hebben er dus voordeel bij om hoger op het wad te gaan zitten.

Wanneer er gekeken werd naar biomassa, dan was er wel een verband tussen biomassa's van adulten en mediane korrelgrootte als ook met hoogte in de getijdenzone, waarbij met afnemende korrelgrootte en toenemende hoogte de biomassa toenam. Dit verband was er niet wanneer er naar de groei gekeken werd. Harvey & Vincent (1991) hebben gevonden dat in vijf baaien in de Lower St. Lawrence Estuary (Canada) de productie van schelp, vlees en gonaden groter zijn lager op de getijdenplaten. In één baai vonden zij echter dat de productie van deze producten hoger was hoger op de getijdenplaten.

In tegenstelling tot de conclusies die in dit onderzoek naar voren komen, vinden andere auteurs wel een relatie tussen de sedimentsamenstelling en de groei van het nonnetje. Vincent *et al.* (1994) vinden een zwak verband tussen sediment korrelgrootte en groei, waarbij er bij een toenemende korrelgrootte van een toenemende groei sprake is. Wanink & Zwarts (1993) vinden een verband tussen groei en het percentage klei, waarbij er een toenemende groei is bij een toenemend percentage klei. Dit is echter niet direct vergelijkbaar met de uitkomst van dit onderzoek, aangezien het klei percentage binnen de groep slib viel. Het kleigehalte zal echter wel samenhangen met het slibgehalte om redenen die eerder uitgelegd zijn.

Aanbevelingen voor verder onderzoek

Voor het laboratoriumexperiment zou ander voedsel dan “Instant Algae” gebruikt moeten worden, omdat er geen relatie was tussen de hoeveelheid voedsel en de biomassa. Een mogelijk alternatief is het gebruik van levende algen die vanuit een continu-cultuur voortdurend toegevoegd worden (Hummel, 1985b). Om organische stof effectief te verwijderen uit het sediment moet het sediment gegloeid worden gedurende 10 uur bij 550°C (Vincent *et al.*, 1993). Verder kan migratie van nonnetjes voorkomen worden door de bakjes af te sluiten met gazen deksels, dit kan echter wel negatieve gevolgen hebben voor de waterstroming door de bakjes en dus voor de voedselvoorziening.

In het veld zou op grotere schaal gekeken moeten worden om de sterke plaatselijke variatie niet mee te laten spelen bij het bereiken van een conclusie. Ook zou naar de kleifractie gekeken moeten worden omdat Wanink & Zwarts (1993) met deze factor een verband met groei hebben gevonden.

In dit onderzoek bevonden de juveniele nonnetjes in het veld zich alleen hoger op het wad, en waren dus niet over een breed spectrum aan sedimentsamenstellingen verspreid. Om in het veld tot een betere verspreiding van juvenielen over een breder spectrum van sedimentsamenstellingen te komen, zouden juvenielen getransplanteerd kunnen worden over de gehele getijdenzone. Voorkoming van migratie door de nonnetjes in enclosures te zetten zou wel noodzakelijk zijn. Deze enclosures sluiten tegelijkertijd predatoren buiten. In dit geval zou er echter niet alleen naar de invloed van sediment gekeken worden, maar ook naar de invloed van predatie en van hoogte in de getijdenzone.

Dankwoord

Ik wil Jan Geert Hiddink bedanken voor zijn begeleiding tijdens het onderzoek en het schrijven van het verslag. Tevens wil ik Jos de Wiljes bedanken voor zijn praktische hulp bij het opzetten van de proef.

Karin Troost wordt bedankt voor haar algemene steun en advies.

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.
- Baretta-Bekker, E.K. Duursma & B.R. Kuipers, 1992: 'Encyclopedia of marine sciences.' *Springer-Verlag, Berlin*.
- Beukema, J.J., 1974: 'Seasonal changes in the biomass of the macrobenthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea.' *Netherlands Journal of Sea Research*, 8: 94-107.
- Beukema, J.J., 1976: 'Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea.' *Netherlands Journal of Sea Research*, 10: 236-261.
- Beukema, J.J., W. de Bruin, J.J.M. Janssen, 1978: 'Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea: long-term changes during a period of mild winters.' *Netherlands Journal of Sea Research*, 12: 58-77.
- 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., G.C. Cadée, J.J.M. Janssen, 1977: 'Variability of growth rate of *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea in relation to availability of food.' In: B.F. Keegan, P.O. C  idigh, P.J.S. Boaden, 'Biology of benthic organisms', Pergamon Press, New York, pp. 69-77.
- 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.
- D'Agostino, A., 1975: 'Antibiotics in cultures of invertebrates.' In: W.L. Smith & M.H. Chanley. 'Culture of marine invertebrates.', Plenum Press New York.
- Dankers, N. & J.J. Beukema, 1983: 'Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors.' In W.J. Wolff, 'Ecology of the Wadden Sea', 1(4), Balkema Rotterdam.

- Dekker, 1989: 'The macrozoobenthos of the subtidal western Dutch Wadden Sea. I. Biomass and species richness. *Netherlands Journal of Sea Research*, 23: 57-68.
- Farke, H., P.A.W.J. de Wilde, E.M. Berghuis, 1979: 'Distribution of juvenile and adult *Arenicola marina* on a tidal mud flat and the importance of nearshore areas for recruitment.' *Netherlands Journal of Sea Research*, 13: 354-361.
- Fenchel, T., 1972: 'Aspects of decomposer food chains in marine benthos.' *Verh Dtsch Zool Ges*, 14-23.
- Guillard, R.R.L., 1975: 'Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates.' In: W.L. Smith & M.H. Chanley. 'Culture of marine invertebrates.', Plenum Press New York.
- Günther, C.P., 1991: 'Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea.' *Marine Ecology Progress Series*, 76: 73-79.
- Harvey, M. & B. Vincent, 1991: 'Spatial variability of length-specific production in shell, somatic tissue and sexual products of *Macoma balthica* in the Lower St. Lawrence Estuary. I. Small and meso-scale variability.' *Marine Ecology Progress Series*, 75: 55-66.
- Hayward, P.J. & J.S. Ryland, 1995: 'Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe.' Oxford University Press Inc., New York.
- 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.
- Hummel, H., 1985a: 'Food intake of *Macoma balthica* (Mollusca) in relation to seasonal changes in its potential food on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea.' *Netherlands Journal of Sea Research*, 19: 52-76.
- Hummel, H., 1985b: 'Food intake and growth in *Macoma balthica* (Mollusca) in the laboratory.' *Netherlands Journal of Sea Research*, 19: 77-83
- Janssen, G.M. & B.R. Kuipers, 1980: 'On tidal migration in the shrimp *Crangon crangon*.' *Netherlands Journal of Sea Research*, 14: 339-348.
- Kamermans, P., 1992: 'Growth limitation in intertidal bivalves of the Dutch Wadden Sea.' *Ph.D. thesis, Rijksuniversiteit Groningen*.
- Kamermans, P. & H.J. Huitema, 1994: 'Shrimp (*Crangon crangon* L.) browsing upon siphon tips inhibits feeding and growth in the bivalve *Macoma balthica* (L.).' *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 175: 59-75.
- Klein-Breteler, 1976: 'Settlement, growth and production of the shore crab, *Carcinus maenas*, on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 10: 354-376.
- Krumbein, W.C. & L.L. Sloss, 1963: 'Stratigraphy and sedimentation.' *Second edition, Freeman, San Francisco*.
- Lorenzen, C.J., 1967P: 'Determination of chlorophyll and phaeopigments. Spectrophotometric equations.' *Limnol. Oceanogr.*, 12: 343-346.

- 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.
- Tunncliffe V. & M.J. Risk, 1977: 'Relationships between the bivalve *Macoma balthica* and bacteria in intertidal sediments: Minas Basin, Bay of Fundy.' *Journal of Marine Resources*, 35: 499-507.
- Vincent, B., D. Joly, M. Harvey, 1994: 'Spatial variation in growth of the bivalve *Macoma balthica* (L.) on a tidal flat: effects of environmental factors and intraspecific competition.' *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 181: 223-238.
- Wanink, J.H. & L. Zwarts, 1993: 'Environmental effects on the growth rate of intertidal invertebrates and some implications for foraging waders.' *Netherlands Journal of Sea Research*, 31(4): 407-418.
- Webb, D.G., 1993: 'Effect of surface deposit-feeder (*Macoma balthica* L.) density on sedimentary chlorophyll *a* concentrations.' *Journal of Marine Biology and Ecology*, 174: 83-96.
- Wilde, P.A.W.J. de, 1975: 'Influence of temperature on behaviour, energy metabolism, and growth of *Macoma balthica* (L.)' *Proceedings of the 9th European marine biology Symposium*, H. Barnes, Aberdeen University Press, pp. 239-256.
- Zwarts, L. & A.M. Blomert, 1992: 'Why knot *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are available.' *Marine Ecology Progress*