

All rights reserved

Internal reports are not to be reprinted or cited, it is only allowed by consent of the Netherlands Institute For Sea Research.

printed by  texel

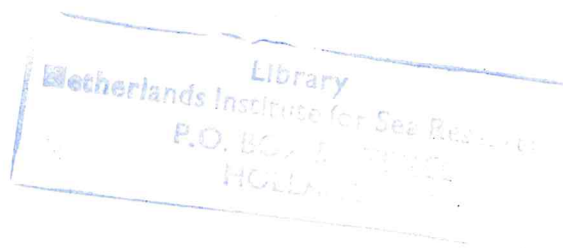
DE VOEDSELOPNOME VAN DE GARNAAL
CRANGON CRANGON (L)*

door

GERARD M. JANSSEN

INHOUD

I.	Summary	2
II.	Samenvatting	2
III.	Inleiding	3
IV.	Materiaal en methoden	5
	Bepaling van de voedselopname van de garnaal via de	5
	1. Indirecte methode	7
	2. Directe methode	8
V.	Resultaten	8
	1. Indirecte methode	8
	2. Directe methode	13
	3. Energiebalans	19
	4. Voedselkeuze	23
	5. Voedselopname-ritmiek	24
	6. Voedselopname van de garnalen op het Balgzand	25
VI.	Discussie	26
VII.	Literatuur	30



*Verslag over werkzaamheden verricht als doctoraal studie in de aquatische oecologie in het tijdvak maart tot oktober 1979 aan het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee te Texel onder begeleiding van Dr. B.R. Kuipers (NIOZ) en Dr. J. Ringelberg (UvA).

I. SUMMARY

From March till October 1979 the food consumption of the shrimp (*Crangon crangon* L.) in the Dutch Wadden Sea has been investigated.

The relationship between daily ration (DR) and weight (W) was determined: $DR = 0,13580W^{0,5941}$; DR=mg ashfreedryweight (AVD), W=weight of the shrimp in mg AVD.

From data on respiration (R), excretion and faeces (U+F) and consumption (C), ΔB was estimated according to $\Delta B = C - R - (U + F)$. The mean growth of juvenile shrimp (7,5mm - 32,5mm) amounted 0,14mm/day ($T = 15^{\circ}\text{C}$).

During 24 hours two periods of maximum food consumption were observed; starting at the beginning of the night, the second after approximately 12 hours, perhaps depending on the digestion rate.

The food of the shrimp examined in July, merely existed of microzoobenthos (e.g. larvae *Balanus balanoides*, acorn-shell).

The average total consumption of the shrimps population on the Balgzand area amounted $1,85 \text{ gr.AVD.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$. The turnover of this population was determined from the estimated data on production ($0,51 \text{ gr.AVD.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$) and biomass ($0,26 \text{ gr.AVD.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$): $P/B = 2$.

II. SAMENVATTING

In de periode van maart tot oktober 1979 werd een onderzoek gedaan naar de voedselopname van de garnaal (*Crangon crangon* L.) in de Wadden zee.

De voedselopname per dag (DR) werd bepaald op $DR = 0,13580W^{0,5941}$; DR=mg AVD; W=mg AVD.

Met behulp van gegevens over respiratie (R), excretie-

producten en faeces (U+F) en consumptie (C) werd de groei (ΔB) berekend volgens $\Delta B = C - R - (U + F)$. De gemiddelde groei van juveniele garnalen (7,5mm-32,5mm) bedraagt 0,14mm/dag ($T = 15^{\circ}\text{C}$).

Gedurende 24 uur werden twee perioden van maximale voedselopname waargenomen; de ene periode start aan het begin van de nacht, de tweede na circa 12 uur, wellicht afhankelijk van de verteringssnelheid.

Het voedsel van de garnalen die in juli werden onderzocht bestond uit microzoobenthos (o.a. larven van *Balanus balanoides*, zeepok). De gemiddelde totale consumptie van de garnalen op het Balgzand bedraagt 1,85 gr.AVD.m⁻².jr⁻¹. De turnover van deze populatie werd bekend uit de geschatte waarden voor de productie (0,51 gr.AVD.m⁻².jr⁻¹) en biomassa (0,26 gr.AVD.m⁻².jr⁻¹): P/B=2.

III. INLEIDING

Aan de verschillende onderdelen van het benthische systeem van de wadplaten in de Wadden zee is de laatste jaren al menig onderzoek verricht. Sedimentatie- en mineralisatieprocessen (v. BENNEKOM et al. 1974; VOSJAN, 1977) evenals primaire en secundaire productie (POSTMA & ROMMETS, 1970); BEUKEMA, 1970, 1974 en 1976) werden onderzocht. Speciale aandacht kregen o.a. de schol, *Pleuronectes platessa* (KUIPERS, 1973, 1975a en b en 1977), de grondel, *Pomatoschistus* en *P. microps* (FONDS, 1973; v. BEEK, 1976 en v.d. GAAG, 1977), de strandkrab, *Carcinus maenas* (KLEIN BRETELER, 1976; Afman, in prep.), de garnaal, *Crangon crangon* (v. LISSA, 1977; JANSSEN & KUIPERS, 1980; KUIPERS & DAPPER, in prep.) en vogels (SWENNEN, 1975). Hoewel er naast deze publicaties nog talloze andere over de diverse onderdelen van het benthische systeem van de Waddenzee bestaan, blijkt men toch nog ver verwijderd

van het opstellen van een energie flow diagram (ODUM, 1971). Dit vindt z'n oorzaak o.a. in het feit dat de organismen die deel uit maken van de te beschrijven levensgemeenschap niet zonder meer in een voedselketen met diverse trophische nivo's zijn in te passen (WYATT, 1976). Een voedselweb, zoals b.v. door HARDY (1936) voor de haring is opgesteld, geeft de onderlinge relaties weliswaar beter weer, maar lijkt in de praktijk moeilijk te kwantificeren.

Bovendien worden de laatste jaren steeds meer vraagtekens gezet bij de absolute waarde van de getallen voor de productie, consumptie en P/B-ratio's van de organismen uit de verschillende trophische nivo's. Vaak wordt voor een schatting van deze cijfers in het systeem uit gegaan van de minder moeilijk te kwantificeren biomassa's en aantallen, waarbij deze laatsten met behulp van experimentele gegevens worden omgerekend. Vooral deze experimentele inbreng in het kwantificeren van het natuurlijke systeem heeft z'n zwakheden bij de extrapolatie naar buiten en het verdient altijd de voorkeur om waar mogelijk veldwaarnemingen te gebruiken.

In dit onderzoek is getracht de voedselopname en in tweede instantie de productie van de garnaal direkt in het veld te meten en om deze waarnemingen te vergelijken met uitkomsten van de puur experimentele aanpak (b.v. v. LISSA, 1977). Ten slotte, wanneer eenmaal de meest reële schatting van consumptie door garnalen op de wadplaten verkregen was, moest deze vergeleken worden in de energie-vergelijking $C = \Delta B + R + (U + F)$ (DAVIS & WARREN, 1971), waarin de consumptie C de som moet zijn van de groei ΔB , de respiratie R en een minder belangrijke fractie $(U + F)$ (urine+faeces+overige excretieproducten waaronder exuviae), uiteraard allen in dezelfde eenheden geschat.

Ik dank al diegenen die mij bij mijn onderzoek behulpzaam

waren en door wier aanwezigheid mijn verblijf op het NIOZ mij steeds aangenaam was. Hier onder volgen hun namen in alfabetische volgorde: Bert Afman, Rob Dapper, Bouwe Kuipers en Govert van Noort.

IV. MATERIAAL EN METHODEN

Bepaling van de voedselopname van de garnaal

Hoewel een groot deel van het onderzoek naar het bentische systeem van de Waddenzee zich afspeelt op het Balgzand werd ter bepaling van de voedselopname van de garnaal, *Crangon crangon* (fig. 1) gekozen voor het doen van de bepalingen op een stuk wad grenzend aan de NIOZ-haven, vanwege de gunstiger ligging ten opzichte van het instituut (fig. 2). De garnalen werden gevangen met een 2-meter boomkor (fig. 3) met een maaswijdte van 5x5mm, voortgetrokken door een rubberboot met buitenboordmotor.

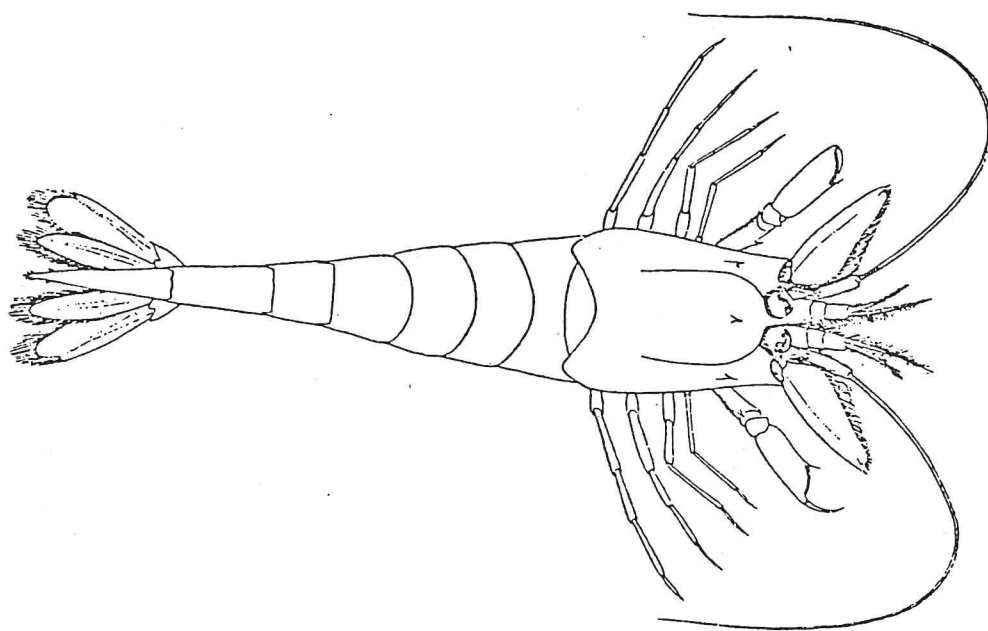


Fig. 1. De garnaal *Crangon crangon* (L).

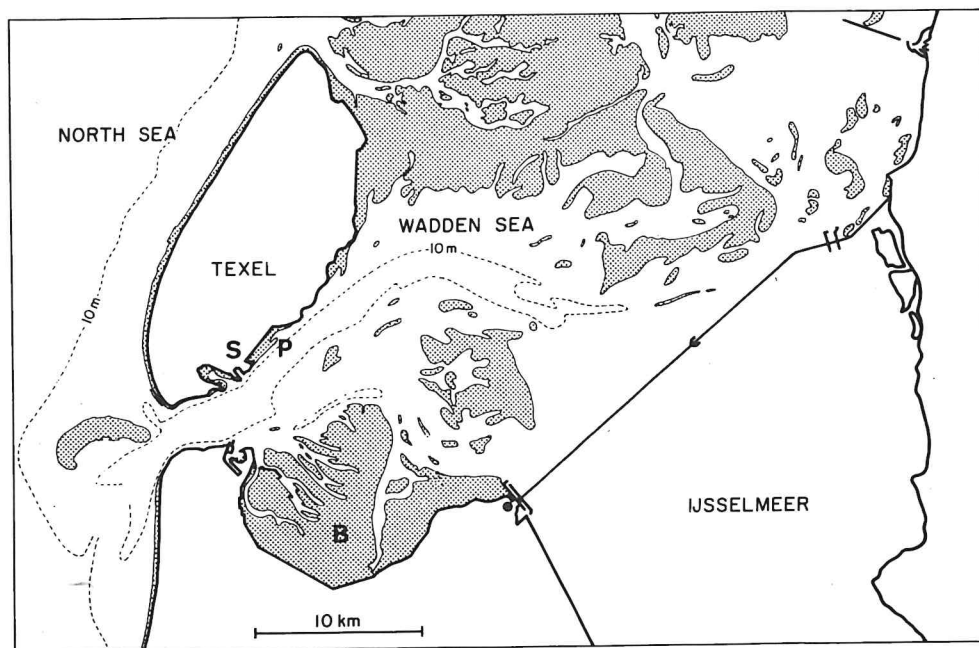


Fig. 2. De ligging van het monstergebied (P) langs de Schanserwaard (S) aan de zuid-oost zijde van Texel; en het Balgzand (B).

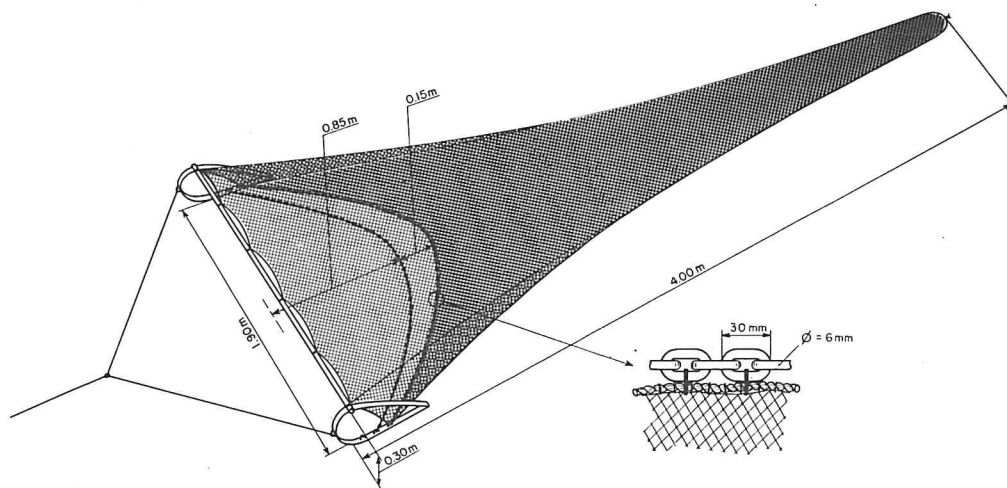


Fig. 3. De 2-meter boomkor (naar KUIPERS, 1975).

1-de indirecte methode

Het idee bij deze methode van consumptie meting was, om de hoeveelheid materiaal die de garnalen buiten tijdens hun eetperioden opnemen, te meten uit de gewichts-verandering van de complete dieren in series van succesieve monsters. Daar in de groep garnalen in één monster grote lengteverschillen voorkomen, die op zichzelf al grote gewichtsverschillen betekenen en het niet zeker is dat in elk monster de garnalen vangst dezelfde lengtesamenstelling heeft, moet in wezen de verandering in de lengte-gewichtsrelatie worden bestudeerd. Uiteraard zou deze methode meten: $C - (R + U + F)$ over de eetperiode, waardoor, wanneer men $U + F$ op een onbelangrijke fractie stelt, toch de waarde R als een experimenteel getal in de voedselopnamemeting onvermijdelijk zou zijn. Uit de opeenvolgende monsters werden alleen garnalen gebruikt met een lengte tussen 25mm-30mm (lengte groep A); tussen 35mm-40mm (lengtegroep B) en tussen 45mm-50mm (lengtegroep C). Per monster werd van elke lengtegroep een foto gemaakt (Kodak zwart/wit film, panatomix-x-16 din:21 din belicht).

Door projectie van het in diaraam geplaatste negatief op een scherm kon, na de vangst, achteraf, de lengteverdeling van de gefotografeerde groep, tot op de halve milimeter nauwkeurig, worden bepaald. Elke groep (20 garnalen) werd onmiddellijk na te zijn gefotografeerd gedood in heet leidingwater (circa 80°C), vervolgens gedroogd in een stoof bij 60°C gedurende 2 dagen en in een oven verast bij 550°C gedurende 2 uur, ter bepaling van het asvrijdrooggewicht (AVD), als maat voor de biomassa van de totale gefotografeerde groep.

2-de directe methode

Bij deze methode werd de consumptie van garnalen in het veld gemeten door niet de gewichts-verandering van het complete dier te bestuderen maar alleen de verandering van de maaginhoud. Uiteraard is deze methode die erg veel peuterwerk meebrengt, zeer direkt. Toch geeft hij niet zonder meer een schatting van de consumptie C. Tijdens de eetperiode is er namelijk voortdurend vertering en verdwijnt een zekere hoeveelheid voedsel uit de maag. Deze vertering is dan alleen te meten in experimenten, zodat de directe methode alleen in combinatie met experimentele gegevens de consumptie C kan opleveren. Evenals bij de indirecte methode werden alleen garnalen van de lengte-groepen A, B en C (gemiddelde lengte resp.: 27,5mm, 37,5mm en 47,5mm) gebruikt. Na in heet water te zijn gedood werd elk monster geconserveerd in 96 % alcohol. In het laboratorium werd de maag van elke garnaal uitgeprepareerd. Het asvrijdrooggewicht van deze magen werd zoals beschreven bij de indirecte methode bepaald. In verband met het geringe gewicht van de maaginhoud per garnaal werd de gewichtsbepaling aan telkens 50 magen tegelijk gedaan. De resultaten werden verwerkt met behulp van een Textronic-4051-terminal.

V. RESULTATEN

1. indirecte methode

Om een indruk te krijgen of het mogelijk is om een gewichtsverandering in de maag, ten gevolge van voedselopname en vertering, te meten aan de gewichtsverandering van het complete dier, werd een hongerproef gedaan. Uit de vangst van 26 april 1979 werd van elke lengtegroep (A, B en C), ná te zijn gefotografeerd, één deel (I) direct gedood, één deel na 24 uur te hebben gehongerd (II) en één deel na 24 uur te zijn gevoerd

Tabel I

Gemiddelde lengte ($\bar{L}$) en gemiddeld gewicht ($\bar{W}$) per garnaal bij de lengte-groepen A, B en C; I=uitgangspopulatie; II=gehongerde pop.; III gevoerde pop. Uit de gegevens van I werd een L/W-relatie opgesteld met behulp waarvan de berekende gewichten W' voor II en III werden bepaald. Het "verwachte" gewicht $W_{VII} = (W_I - W'_{II}) / W'_I$. De gewichtsverandering als % van het lichaamsgewicht is berekend volgens: $(W_{II} - W_{VII}) / W_{II} \cdot 100\%$.

	I			II			III		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
$\bar{L}_{mm}$	31,0	38,7	46,5	28,0	37,2	53,8	25,3	36,4	55,8
$\bar{W}_{mgr}$	39,9	82,6	152,3	21,6	64,1	243,7	23,8	64,3	292,7
Gewichtsverandering als % v/h lichaamsgewicht				-1,5	-9,0	-2,0	9,1	-2,4	4,6

met mosselvlees en fijn gemalen stukjes vis (III). De lengte- en gewichts-gegevens van deze drie groepen garnalen staan in Tabel I. De gewichtsverandering, uitgedrukt als percentage van het lichaamsgewicht is weliswaar negatief bij de gehongerde groep II t.o.v. groep I, maar geeft een uitzonderlijke lage waarde van groep B (37,5mm) t.o.v. groep A en C. Bij de gevoerde groep III_B vindt geen gewichtstoename maar een afname plaats. In figuur 4 is de lengte en het gewicht uit Tabel I voor de proefgroepen I, II en III uitgezet. Een verandering in maaginhoud ten gevolge van de opname van voedsel aan een gewichtsverandering van het complete dier gemeten, loopt dus in de enkele procenten en deze veranderingen moeten dus bij gebruik van voldoende grote monsters goed meetbaar zijn.

Om na te gaan hoe de voedselopname van een garnaal verloopt gedurende 24 uur, werd gedurende één etmaal (9/10 mei) telkens om de twee uur gevist. De gevangen garnalen werden verdeeld in de drie lengtegroepen A, B en C, gefotografeerd en behandeld zoals beschreven is onder hoofdstuk IV, 1. De resultaten zijn weergegeven in Tabel III.

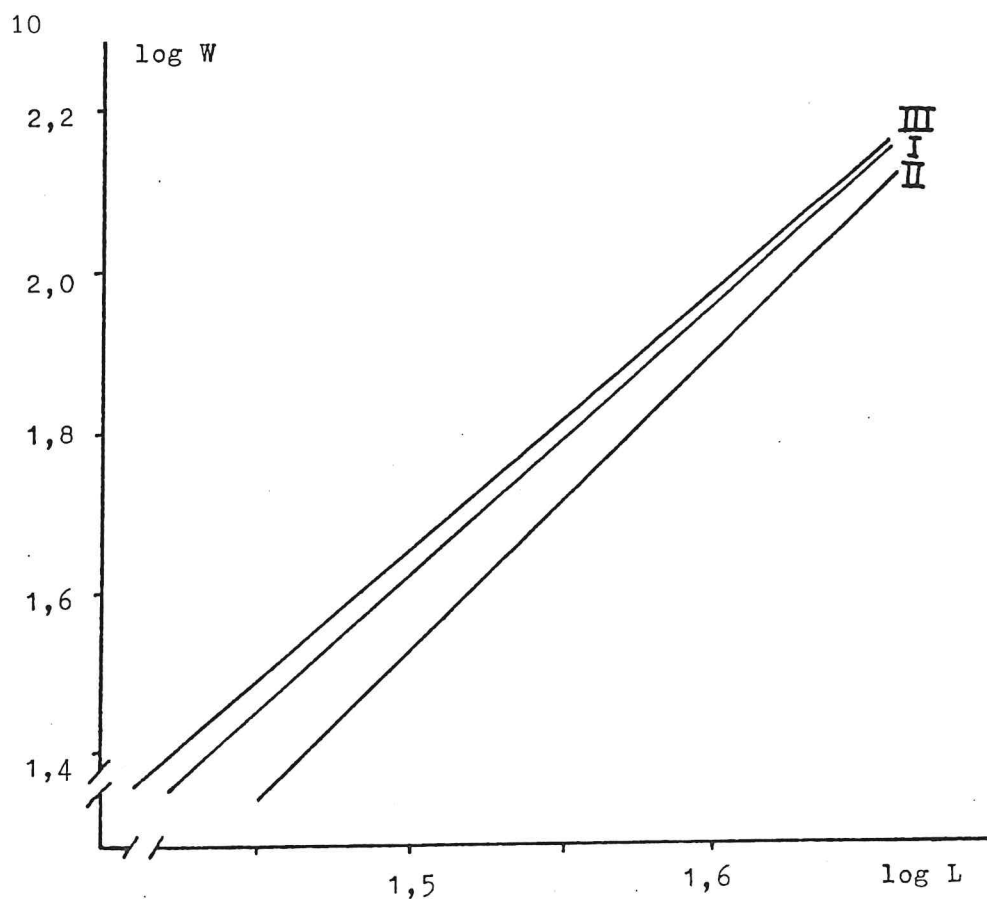


Fig. 4. De relatie tussen de lengte (L =mm) en het gewicht (W =mg AVD) per garnaal. I=uitgangspopulatie; II= gehongerde populatie; III-gevoerde populatie.

Ten einde van elk gefotografeerd en gewogen monster de werkelijke gewichtsverandering per keer te kunnen bepalen, moest elke groep, met de bij behorende lengte-frequentieverdeling worden gestandariseerd naar eenzelfde waarde, namelijk die van garnalen met een "lege" maag. Hiertoe werd een nauwkeurige lengte-gewichtsrelatie van "lege" garnalen gemaakt door garnalen van verschillende lengten per groepje van 5 dieren in kooitjes van gaas te plaatsen in bakken gevuld met zeewater. Na 24 uur te hebben gehongerd werd per groepje het asvrijdrooggewicht bepaald, nadat de lengte op een foto was vastgelegd (Tabel II). Fig. 5 geeft de lengte-gewichtsrelatie die na log-

transformatie met een lineaire regressie werd berekend, waarin $W = \text{mg AVD}$ en $L = \text{mm}$ op $W = 0,000699L^{3,1687}$.

Tabel II

Lengte en gewicht van garnalen met een "lege" maag, na 24 uur hongeren.

$\bar{L}$ mm	$\bar{W}$ mg AVD	$\bar{L}$ mm	$\bar{W}$ mg AVD
21,8	13,7	36,2	56,8
26,3	23,6	42,4	91,3
26,4	22,6	41,0	91,2
28,1	26,2	45,8	124,4
32,1	42,2	45,6	123,1
31,6	38,9	49,7	186,4
21,1	41,0	49,2	173,0
37,5	51,8	50,5	200,7

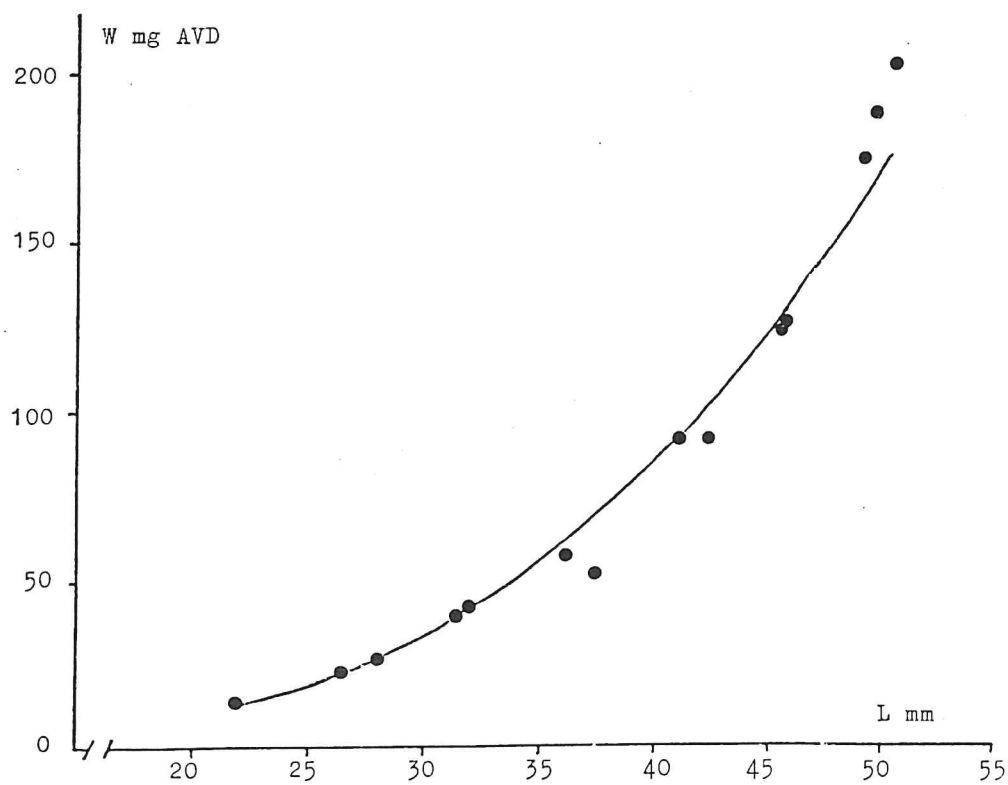


Fig. 5. De lengte-gewichtsrelatie van garnalen met een "lege" maag na 24 uur hongeren: $W = 0,000699L^{3,1687}$, ($W = \text{mg AVD}$; $L = \text{mm}$).

Tabel III

Gewichtsverschillen (in % van het berekende gewicht van garnalen met "lege" maag) tussen etende garnalen in het veld en garnalen van dezelfde lengtes met lege maag bij lengte groep A, B en C (10 mei 1979; T=10°C).

Tijd uur	%		
	A	B	C
10.30	2,9	5,5	- 0,2
12.30	10,8	-11,4	1,1
14.30	4,1	- 0,2	- 3,9
16.30	18,2	- 4,7	- 1,8
18.30	8,1	- 5,4	1,5
20.30	3,7	- 9,9	-17,5
22.30	-3,3	-15,0	- 3,8
00.30	5,8	- 9,9	10,9
02.30	8,1	-11,8	3,5
04.30	3,4	- 0,0	0,0
06.30	6,9	- 4,4	- 5,2
08.30	10,8	- 3,8	- 3,8
10.30	-2,1	-15,4	- 2,0
12.30	-1,7	-15,3	0,3
14.30	-0,4	-11,9	1,9

In Tabel III is te zien dat het gewichtsverschil van etende ten opzichte van lege garnalen, vooral bij lengtegroep B (37,5mm) en C (47,5mm) veelal negatief uitvalt. Dit is wellicht te wijten aan het feit dat waarschijnlijk niet de juiste lengte-gewichtsrelatie van "lege" garnalen als referentie werd gebruikt. In fig. 6 is het resultaat uit Tabel III grafisch weergegeven, waarbij de absolute plaats van de x-as ten opzichte van de y-as zodanig is veranderd dat de grafieken van elke lengtegroep A, B en C ongeveer op dezelfde hoogte ten opzichte van de y-as liggen. Hierdoor geeft de figuur slechts een relatieve gewichtsverandering weer in de tijd. Wel wordt nu een sterke overeenkomst tussen de 3 lengtegroepen duidelijk ten aanzien van de perioden van gewichtstoename en gewichtsafname, dus de eet-perioden. Globaal blijkt uit fig. 6, dat er per 24 uur twee eet-perioden zijn afgewisseld met twee rust-perioden.

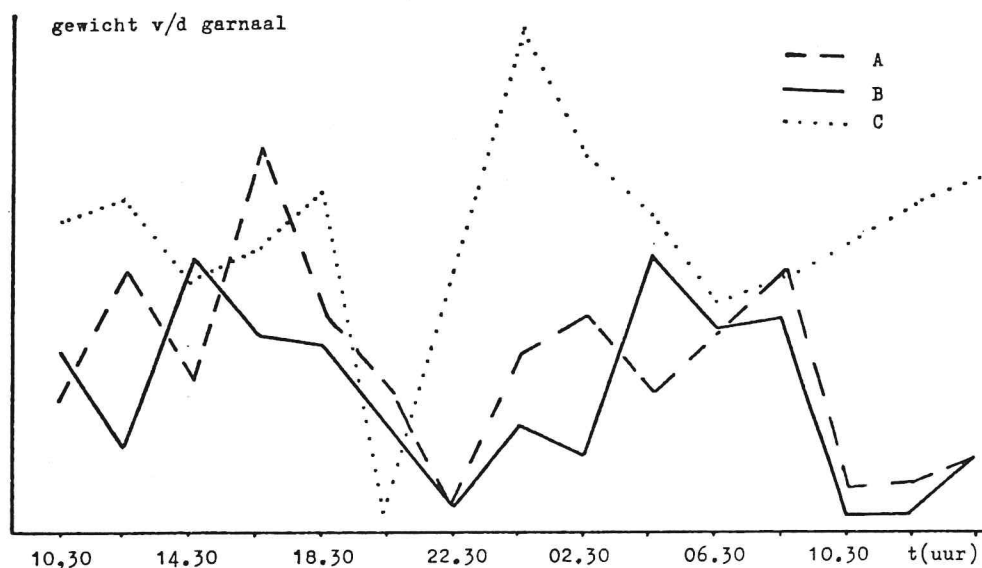


Fig. 6. Relatieve gewichtsverandering gedurende 24 uur van garnalen van lengtegroep A(27,5mm), B(37,5mm) en C(47,5mm).

2. de directe methode

De resultaten uit de indirecte methode gaven mogelijk aan, dat er sprake is van een ritme in de gewichtsverandering van een garnaal gedurende 24 uur, maar er is weinig uit te concluderen over de absolute waarde van de voedselopname.

Ten einde de absolute voedselopname te bepalen, werd begin juli 1979 een proef opgezet, waarbij in principe werd gehandeld volgens de methode van BAJKOV (1935). Gedurende 24 uur werd van de garnalen van lengtegroep A, B en C, telkens om de 2 uur, het asvrijdrooggewicht van de maaginhoud bepaald. De totale voedselopname in een gegeven tijdsinterval kan worden bepaald door de toename in maaginhoud over de periode te vermeerderen met een hoeveelheid asvrijdrooggewicht die gedurende die periode is verteerd. Van de methode van BAJKOV werd afgeweken door dit gewichtsverlies ten gevolge van vertering niet telkens aan het

Tabel IV

Maaginhoud van garnalen van de 3 lengtegroepen A (27,5 mm), B (37, mm) en C (47,5 mm) gedurende 24 uur (4/5 juli 1979, T=15°C).

Tijd uur	maaginhoud in mgr AVD/ gr garnaal		
	A	B	C
11.00	1,78	1,86	1,23
13.00	4,51	3,25	1,28
15.00	5,78	4,50	1,42
17.00	3,64	3,45	1,86
19.00	3,60	5,14	2,89
22.30	1,31	1,48	0,07
00.30	0,75	2,15	2,31
02.30	0,44	0,15	3,78
03.30	0,95	1,98	2,77
05.15	4,79	7,93	8,43
07.00	2,09	4,52	2,15
09.00	0,48	1,42	2,31
11.00	0,91	1,14	0,52

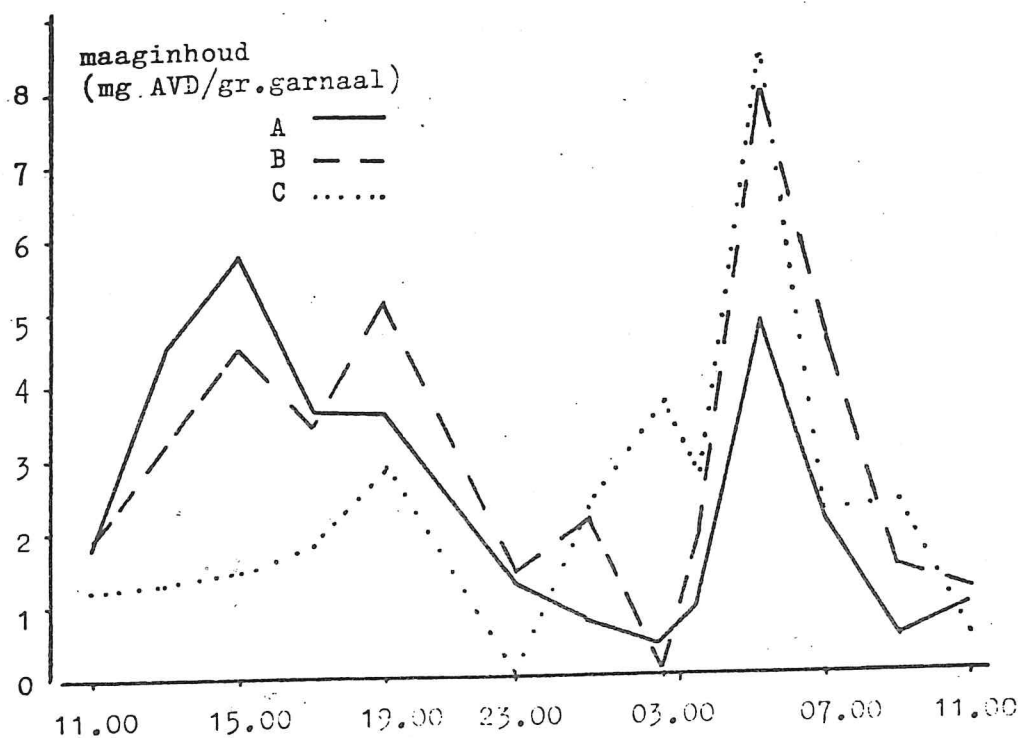


Fig. 7. Maaginhoud (mg AVD/gr.garnaal) gedurende 24 uur bij 3 lengtegroepen A(27,5), B(37,5mm) en C(47,5mm) (4/5 juli 1979, T=15°C).

Tabel V

Maaginhoudsafname in de tijd bij 3 lengtegroepen A, B en C, deze gegevens werden vastgelegd in de formule $y = a \cdot e^{-bx}$ (y =maaginhoud mg AVD/gr. garnaal; x =min.).

A		B		C	
Tijd min	maaginhoud mgr AVD/gr	Tijd min	maaginhoud mgr AVD/gr	Tijd min	maaginhoud mgr AVD/gr
0	4,78	0	5,87	0	5,23
20	5,94	20	3,81	30	3,69
50	4,91	50	4,05	70	3,38
80	2,38	80	4,91	110	2,87
110	4,59	120	2,45	155	2,19
110	2,38	160	3,59	200	2,97
140	1,19	205	4,76		
150	3,33	250	2,46		
170	2,97	250	2,89		
190	1,90	270	2,40		
210	0,59	300	1,24		
235	1,65	330	1,91		
255	0,20	370	0,58		
		415	0,33		
		460	0,81		

begin van een volgend tijdsinterval (na 2 uur) te bepalen, maar door geheel los daarvan éénmalig de verteringssnelheid te bepalen als functie van de maaginhoud.

In Tabel IV en fig. 7 is het resultaat weergegeven van de bepaling van de maaginhoud gedurende 24 uur.

Evenals uit fig. 6 blijkt ook uit fig. 7, dat er per 24 uur twee eet-perioden zijn, afgewisseld met twee rust-perioden.

Bij de berekening van de verteringssnelheid werd er van uitgegaan dat de maaginhoud y met een constant percentage b afneemt. De verandering van de maaginhoud in de tijd kan men dan schrijven als $dy/dx = -bx$ ofwel $y = a \cdot e^{-bx}$, waarbij a is de maaginhoud op moment $x=0$. De maaginhoudsafname in de tijd evenals de waarden voor a en b zijn weergegeven in Tabel V. De totale consumptie per dag (DR=daily ration) per garnaal van lengtegroep A, B en C werd nu bepaald door de toename in maaginhoud

over 24 uur (Tab. IV) te vermeerderen met de biomassa die gedurende 24 uur was verteerd (Tab. V). (Voor het programma dat hiertoe in de programmeertaal Basic werd geschreven, zie Tabel VI op blz. 34).

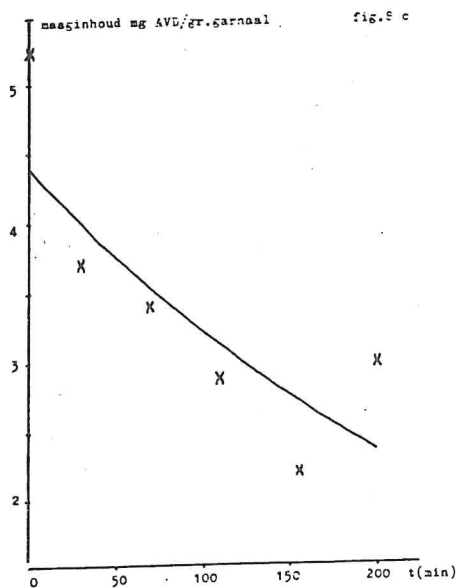
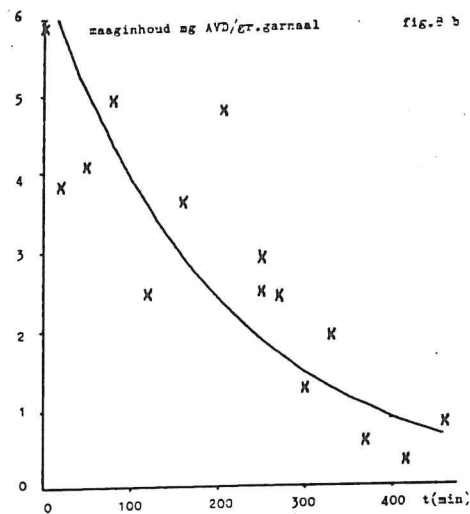
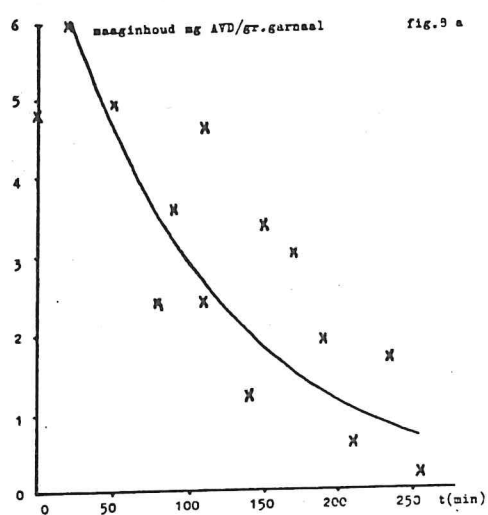


Fig. 8. Afname van de maaginhoud in de tijd bij lengtegroep A=27,5mm (fig. 8a), bij lengtegroep B=37,5mm (fig. 8b) en bij lengtegroep C=47,5mm (fig. 8c) ($T=15^{\circ}\text{C}$).

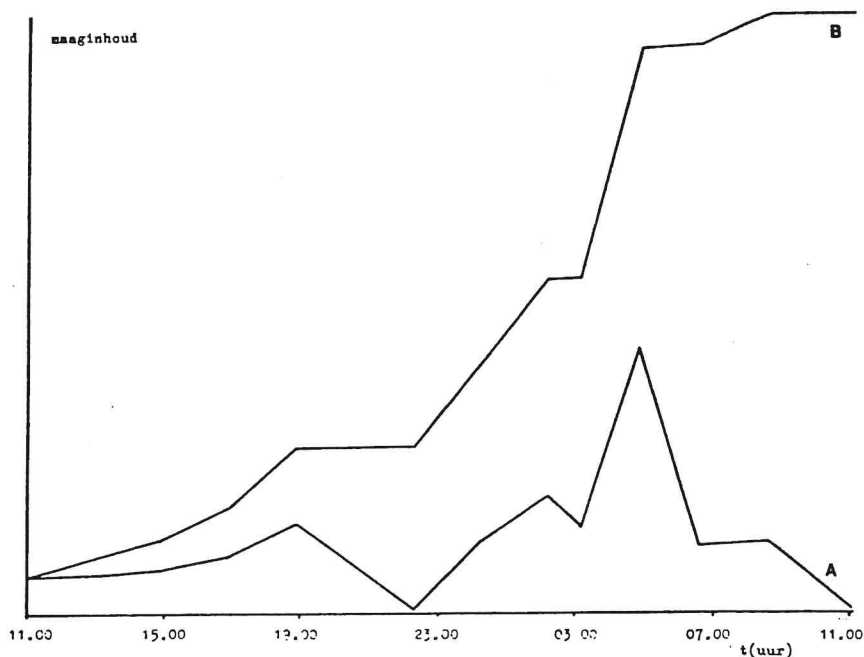


Fig. 9. De verandering in maaginhoud gedurende 24 uur (A) de totale cumulatieve maaginhoud, met correctie voor de vertering (=DR) (B).

De voedselopname per 24 uur werd aldus bepaald op: lengtegroep A (27,5mm)=35,6 mg AVD/gr. garnaal; lengtegroep B(37,5mm)=27,4 mg AVD/gr. garnaal en lengtegroep C(47,5mm)=19,0 mg AVD/gr. garnaal.

In 1977 en 1978 werden op het Balgzand maandelijks de dichtheden en de biomassa van de garnalen populatie bepaald (KUIPERS & DAPPER in prep.). Met behulp van deze gegevens kon een goede lengtegewichtsrelatie worden bepaald:

$$W = 0,002305 L^{2,80657}$$

(W in mg AVD, L in mm). Volgens deze relatie zijn de gewichten van de garnalen behorende tot de lengtegroepen A, B en C bepaald (Tabel VII).

Tabel VII

Gewicht berekend volgens $W = 0,002305L^{2,80657}$ en de voedselopname per dag (DR).

Lengtegroep	A	B	C
L mm	27,5	37,5	47,5
DR mg ADV/gr	35,6	27,4	19,0
W mg AVD	25,25	60,30	117,07

Uit de gegevens van Tabel VII kon de relatie voedselopname per 24 uur (DR) en lengte (L) worden berekend:

$$DR = 0,00368 L^{1,6673}$$

(DR in mg ADV per dag, L in mm) en tevens de relatie:

$$DR = 0,13580 W^{0,5941}$$

(DR in mg ADV per dag, W in mg AVD). Beide relaties zijn uitgewerkt in Tabel VIII en figuur 10.

Tabel VIII

Lengte(L), gewicht(W) en voedselopname per dag(DR), berekend volgens $W = 0,002305L^{2,80657}$ en $DR = 0,13580W^{0,5941}$.

L mm	W mg AVD	DR mg AVD
7,5	0,66	0,11
12,5	2,76	0,25
17,5	7,10	0,44
22,5	14,38	0,66
27,5	25,25	0,92
32,5	40,35	1,22
37,5	60,30	1,55
42,5	85,68	1,91
47,5	117,07	2,30
52,5	155,03	2,72
57,5	200,13	3,16
62,5	252,89	3,63
67,5	313,86	4,13

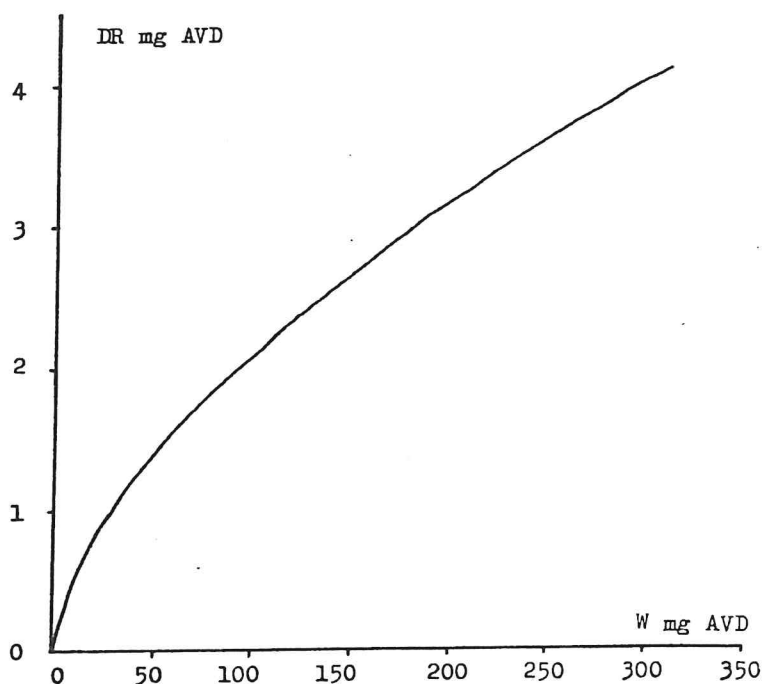


Fig. 10. De relatie $DR=0,13580W^{0,5941}$, ($DR=\text{mg AVD/gr.dag}$; $W=\text{mg AVD}$).

3. de energie-balans van de garnaal

De hoeveelheid voedsel (C) door een garnaal gegeten, zoals dit nu is bepaald in het veld kan met gegevens over de hoeveelheid excretieproducten, urine, faeces en exuviae ($U+F$), groei (ΔB) en respiratie (R), zoals die is bepaald in het laboratorium, worden vergeleken volgens $C=\Delta B+R+(U+F)$, wanneer al deze hoeveelheden in dezelfde eenheden van equivalenten droge organische stof worden uitgedrukt.

Het zuurstofverbruik van de garnaal werd bepaald volgens de relatie $R=aW^b$, waarin W =gewicht mg AVD (v. DONK, 1978). De waarde van $a=0,26$ (dag) of $a=0,23$ (nacht) en $b=0,74$. De respiratie $R=\mu$ grat.zuurstof/uur. Ten einde in de energie-balans dezelfde eenheden te gebruiken werd R omgerekend naar mg AVD

Tabel IX

De energie-balans van de garnaal $C=R+(U+F)+\Delta B$ in mg AVD en als percentages van C, ($T=15^{\circ}\text{C}$).

L	W	C	R	U+F	ΔB	R	U+F	ΔB
mm	mg AVD	mg AVD.d ⁻¹	mg AVD.d ⁻¹	mg AVD.d ⁻¹	mg AVD.d ⁻¹	%	%	%
7,5	0,66	0,11	0,044	0,006	0,061	40,0	5	55,0
12,5	2,76	0,25	0,127	0,013	0,111	50,8	5	44,2
17,5	7,10	0,44	0,255	0,022	0,163	58,0	5	37,0
22,5	14,38	0,66	0,430	0,033	0,197	65,2	5	29,8
27,5	25,25	0,92	0,653	0,046	0,221	71,0	5	24,0
32,5	40,35	1,22	0,923	0,061	0,235	75,7	5	19,3
37,5	60,30	1,55	1,243	0,078	0,229	80,2	5	14,8
42,5	85,68	1,91	1,612	0,096	0,202	84,4	5	10,6
47,5	117,07	2,30	2,031	0,115	0,154	88,3	5	6,7
52,5	155,03	2,72	2,500	0,136	0,084	91,9	5	3,1
57,5	200,13	3,16	3,020	0,158	-	95,6	5	-
62,5	252,89	3,63	3,591	0,182	-	98,9	5	-
67,5	313,86	4,13	4,213	0,207	-	102,0	5	-

volgens: 1 μ grat.zuurstof weegt 0,016 mg; 1 mg zuurstof = (22,4/32).4,9 cal (bij $RQ=0,85$)=3,43 cal (HARPER, 1975); 1 mg AVD evertibratenmateriaal= 5,5 cal (ODUM, 1971). De respiratie R gedurende 24 uur werd nu als volgt berekend:

$$R = (a_d W^b t_d + a_n W^b t_n) \cdot 0,016 \cdot 3,43 / 5,5 \text{ mg AVD} / 24 \text{ uur,}$$
(waarin t_d en t_n resp het aantal dag-uren en nacht-uren). Al deze waarden gelden uitsluitend voor $T=15^{\circ}\text{C}$, de temperatuur waarbij ook de consumptie werd bepaald. Het resultaat van deze berekening is weergegeven in Tabel IX.

De waarde van (U+F) voor garnalen is niet bekend. KLEIN BRETELER (1976) gaat voor de juveniele strandkrab, *Carcinus maenas* uit van een waarde van 5 % van de voedselopname per dag. Bij gebrek aan een beter getal zullen we voorlopig dit getal ook voor de garnaal hanteren (zie Tabel IX).

De groei van garnalen is berekend volgens $\Delta B = C - R - (U+F)$. Het resultaat van ΔB uitgedrukt in mg AVD is weergegeven in

Tabel X

Lengtegroei van garnalen berekend volgens $\Delta B = C - R - (U + F)$ en $W = 0,002305L^{2,80657}$.

L mm	ΔB mm/dag	L mm	ΔB mm/dag	L mm	ΔB mm/dag
7,5	0,24	27,5	0,09	47,5	0,02
12,5	0,18	32,5	0,07	52,5	0,01
17,5	0,14	37,5	0,05	57,5	--
22,5	0,11	42,5	0,04	62,5	--

in Tabel IX. In Tabel X is de groei weergegeven uitgedrukt in mm/dag.

Uit Tabel X kan de gemiddelde lengtegroei per dag worden berekend, voor een garnaal die op de wadplaten opgroeit tot een lengte van 30mm. Bij een temperatuur van 15°C is deze groei circa 0,14mm/dag. Hoewel deze lengte groei overeenstemt met gegevens uit de literatuur zal de groei in werkelijkheid waarschijnlijk sneller verlopen onder invloed van de hogere temperatuur van het water tijdens het groeiseizoen (zie hoofdstuk VI, Discussie).

De groei, de respiratie en excretieproducten, uitgedrukt als percentage van de dagelijkse voedselopname zijn grafisch weergegeven in figuur 11. Opvallend is dat de consumptie van garnalen groter dan 57,5mm zodanig is, dat na aftrek van een hoeveelheid energie-equivalenten voor respiratie en excretieproducten, geen materiaal over is voor groei. Aangezien bekend is dat garnalen langer dan 57,5mm kunnen worden (maximale lengte tussen 65mm en 70mm) en er derhalve wel meer groei moet optreden, is waarschijnlijk de consumptie iets te laag geschat en de experimentele waarde voor de respiratie wellicht iets te hoog.

In Tabel XI zijn de consumptie en de groei per dag weergegeven als percentage van het lichaamsgewicht van de garnaal.

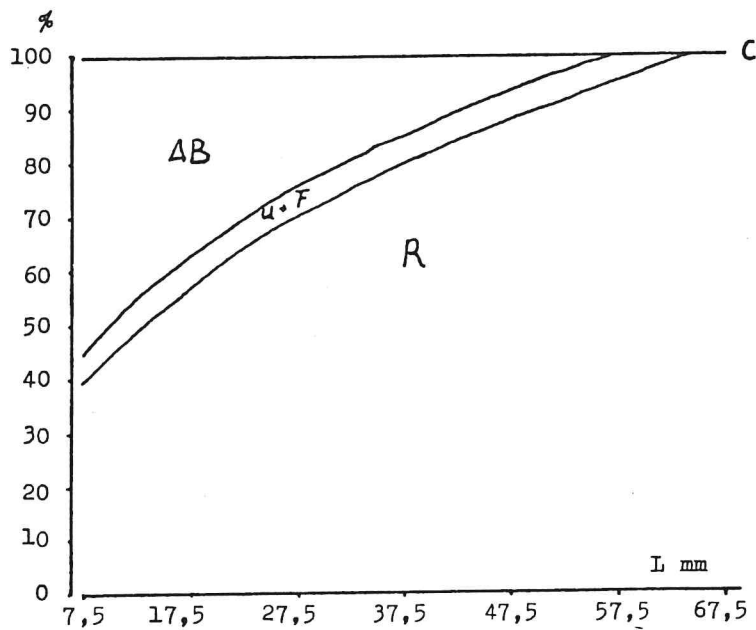


Fig. 11. Groei (ΔB), respiratie (R) en excretieproducten ($U+F$), berekend volgens $C = \Delta B + R + (U+F)$; $C = 100\%$ ($T = 15^{\circ}\text{C}$).

Tabel XI

Consumptie en groei van de garnaal als percentage van het lichaamsgewicht ($T = 15^{\circ}\text{C}$).

L mm	C %	B %	L mm	C %	B %	L mm	C %	B %
7,5	16,7	9,2	32,5	3,0	0,6	57,5	1,6	--
12,5	9,1	4,0	37,5	2,6	0,4	62,5	1,4	--
17,5	6,2	2,3	42,5	2,2	0,2	67,5	1,3	--
22,5	4,6	1,4	47,5	2,0	0,1	--	--	--
27,5	3,6	0,9	52,5	1,8	0,0	--	--	--

Deze waarden zijn grafisch weergegeven in figuur 12.

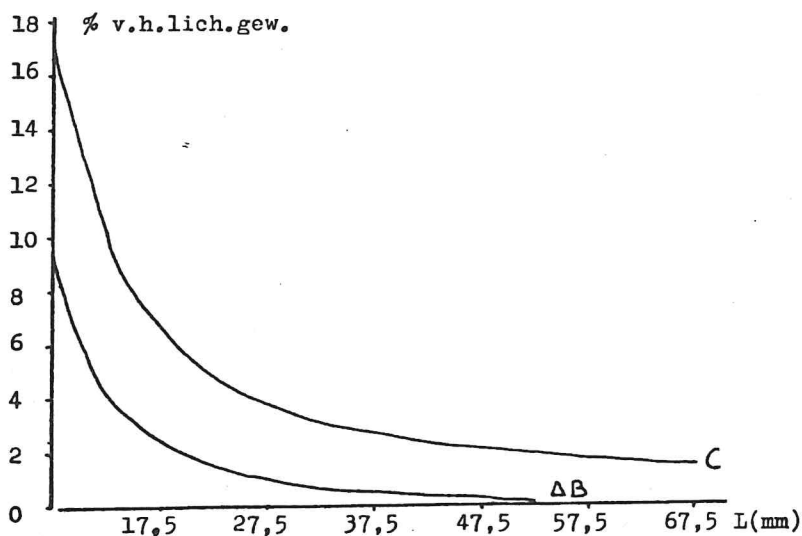


Fig. 12. Consumptie en groei van de garnaal als percentage van het lichaamsgewicht ($T=15^{\circ}\text{C}$).

4. de voedselkeuze van de garnaal

Hoewel geen gericht onderzoek naar de voedselkeuze is gedaan, is tijdens het voedselopname onderzoek in juli wel telkens genoteerd welke organismen het meest vertegenwoordigd waren in de maag. Bij lengtegroep A bestond het voedsel vooral uit de cypris-larven van *Balanus balanoides* (zeepok); bij lengtegroep B: cypris-larven van *Balanus balanoides*, *Cardium edule* (kokkel), *Mya arenaria* (strandgaper), *Pectinaria koreni* (goudkam), *Hydrobia ulvae* (wadslakje); Bij lengtegroep C: *Pectinaria koreni*, cypris-larven van *Balanus balanoides* en *Cardium edule*. Het voedsel van de garnaal blijkt afhankelijk van de grootte van de garnaal, maar behoort vrijwel altijd tot het microzoobenthos.

5. voedselopname-ritmiek

In figuur 13a en b is de voedselopname per 24 uur weer-gegeven ten opzichte van de licht/donker-periode en het getij. Figuur 13a werd verkregen door samenvoeging van de curves van de voedselopname van de 3 lengtegroepen A, B en C via de indirecte methode (Hfst. V, 1); figuur 13b evenzo via de directe methode (Hfst. V, 2).

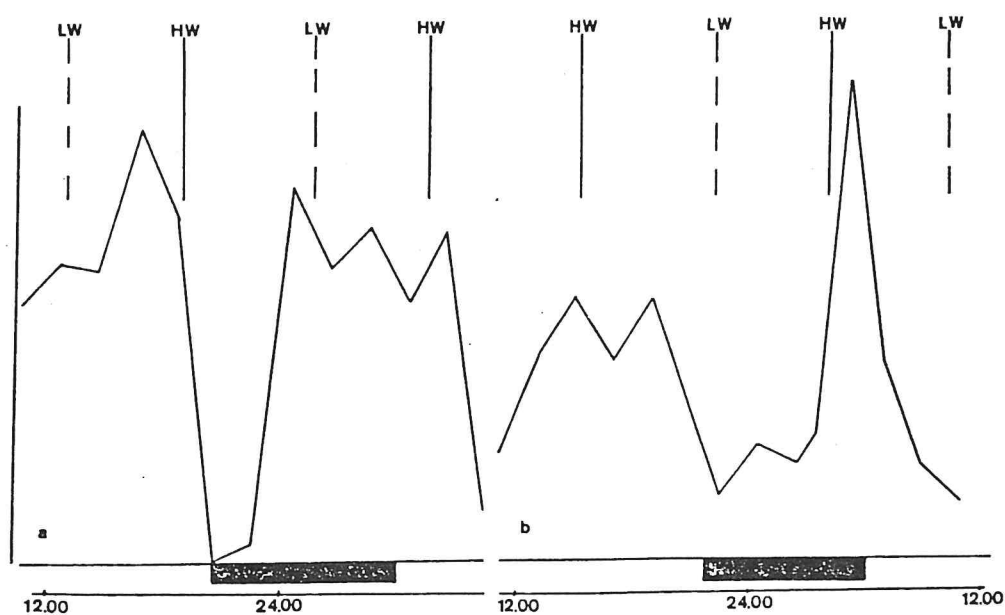


Fig. 13. Voedselopname van de garnaal t.o.v. het getij en de dag nacht-periode; a. bepaald via de indirecte methode (april 1979); b. bepaald via de directe methode (juli 1979). HW=hoogwater, LW=laagwater.

De voedselopname van de garnaal lijkt een 24-uurs-ritme te volgen. Aan het begin van de donkerperiode begint de toename in maaginhoud. Na circa 6 uur wordt het maximum bereikt. De afname in de maaginhoud duurt eveneens circa 6 uur. Na deze verteringsperiode beginnen de garnalen, voor de twee maal binnen 24 uur, hun magen te vullen, zodat circa 12 uur na de eerste piek een tweede maximum in de maaginhoud te con-

stateren valt. De perioden van voedselopname lijken dus te worden bepaald door de licht/donker-perioden, wellicht in combinatie met de tijd nodig voor vertering, de verteringssnelheid. De perioden van hoog- en laagwater lijken geen invloed te hebben. Dit geldt uiteraard niet in droogvallende gebieden, waar voedselopname gedurende droge tijden stil komt te staan, en wellicht voor en na z'n periode in wat hogere mate wordt verricht om het ongunstige van deze situatie te compenseren.

6. voedselopname van de garnalen op het Balgzand

Met behulp van de gegevens over de aantallen garnalen op het Balgzand, een getijdengebied met een oppervlakte van 50 km² (KUIPERS & DAPPER, in prep.) kan nu ook voor dit gebied de totale consumptie worden berekend. Dit biedt een mogelijkheid om de experimenteel bepaalde waarde door v. LISSA (1977) met een waarde in het veld bepaald te vergelijken. v. LISSA

Tabel XII

Consumptie, productie, biomassa en turnover van de garnalen op het Balgzand (periode 1976 t/m 1979).

Jaar	Seisoensduur (dagen)	Consumptie grAVD/m ² .jr	Productie grAVD/m ² .jr	Biomassa grAVD/m ² .jr	Turnover P/B-ratio
1976	223	1,75	0,48	0,22	2,2
1977	195	0,98	0,27	0,13	2,1
1978	205	2,50	0,69	0,31	2,2
1979	152	2,15	0,59	0,37	1,6
Gem.:	194	1,85	0,51	0,26	2,0

(1977) vond voor het Balgzand een waarde voor de totale consumptie van 26,1 gram AVD.m⁻².jr⁻¹. Zoals is weergegeven in Tabel XII is deze waarde vele malen hoger dan de waarde die uit dit onderzoek is naar voren gekomen: 1,85 gram AVD.m⁻².jr⁻¹ (gemiddeld over de periode 1976 t/m 1979). Met behulp van de

gegevens van KUIPERS & DAPPER (in perp.) werd de productie voor dit gebied bepaald op gemiddeld $0,51 \text{ gr AVD} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jr}^{-1}$; de biomassa op $0,26 \text{ gr AVD} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jr}^{-1}$. Dit betekend een "turnover" ($=P/B\text{-ratio}$) $=2,0$.

VI DISCUSSIE

Het meten van voedselopname in de populatie van *Crangon crangon* in de Wadden zee is alleen mogelijk, wanneer men tot op zekere hoogte gebruik maakt van experimenten. Het extrapoleren van experimentele gegevens naar de veldsituatie is echter vaak de zwakke schakel in het geheel. Daarom probeert men het experimentele aandeel zo klein mogelijk te houden, zoals in de veld-methode van BAJKOV (1935). Deze methode gebaseerd op het volgen van de maaginhoud tijdens eet-perioden en in verteringsproeven bleek helaas voor de kleinere garnalen praktisch onuitvoerbaar. Daarom is in dit onderzoek veel aandacht besteed aan het zoeken van een uitvoerbare variant van de Bajkov-methode.

Alleerst dachten we aan het volgen van het gewicht van complete dieren (i.p.v. alleen het maaginhoud-gewicht) in de loop van 24 uur. De variatie ten gevolge van lengteverschillen werd opgeheven door de lengte van de proef-garnalen steeds fotografisch te registreren en aldus eigenlijk de veranderingen in de lengteonafhankelijke L/W-relatie te volgen. De bijbehorende hongerproeven leverden echter moeilijk bruikbare resultaten op. Zo bleek het gewicht van gehongerde garnalen per lengteëenheid soms hoger dan dat van etende garnalen in het veld. Hier speelt blijkbaar een tweede factor doorheen, enwel een verandering in de lengte. Hongerende garnalen bleken na 24 uur 0,5mm korter geworden te zijn; kortom, de alternatieve Bajkov-methode leverde wel een 24 uursbeeld van de eet-activi-

teit op, maar geen kwantitatieve schatting van de consumptie per 24 uur.

Daarom werd teruggekeerd naar de maaginhoud als basis bij consumptie bepalingen. Uit de maaginhoud-variaties in de loop van 24 uur en uit de maaginhoud afname in een aparte serie verteringsproeven werd de consumptie per 24 uur geschat. Ter discussie staat hier dus of experimentele verterings-gegevens in de veld situatie verrekend mogen worden. Daar hier geen directe controle op te bedenken valt, zijn we ervan uit gegaan dat de consumptie-schatting in zijn geheel de toets zou moeten doorstaan van het opstellen van de energiebalans, ofwel de vergelijking van consumptie met onafhankelijke schattingen van groei en respiratie, zoals aan het eind van het verslag gegeven zijn.

Het voedsel van de garnaal bleek vooral te bestaan uit microzoöbenthos. Sinds de tijd van van LEEUWENHOEK (1702) is er al onderzoek naar de maaginhoud van de garnaal gedaan. Telkens blijkt het menu uit weer andere organismen te bestaan. In het algemeen kan men stellen dat een garnaal omnivoor is (TIEUWS, 1967). De prooigrootte wordt bepaald door de aanwezige aantallen van de diverse prooien en de grootte van de garnaal zelf. Leeft de garnaal in een gebied met *Corophium velutator*, dan zullen vooral deze slijkgarnaaltjes gegeten worden (PLAGMAN, 1939); Komen in een bepaalde periode veel vislarven op een bepaald gebied voor, dan kan dát de hoofdmaaltijd vormen (BERGMAN et al., 1976). De garnalen uit de juli proef op de Schanserwaard aten "toevallig" veel cyprislarven van de zeepok, *Balanus balanoides*.

De garnaal blijkt afhankelijk van z'n eigen grootte en van de grootte van z'n prooi te kunnen behoren tot verschillende trophische nivo's (herbivoren, carnivoren of topcarni-

voren). Het zal dan ook duidelijk zijn dat de rol van de garnaal in het ecosysteem van de Wadden zee niet d.m.v. en een eenvoudige voedselketen is weer te geven.

Een ander interessant aspect van het voedsel van de garnaal is het feit dat dit z.g. microzoöbenthos een nog onbekende fracties vormt van de totale secundaire productie. Het is derhalve niet zinvol de juistheid van de waarde van het consumptie cijfer ($1,85 \text{ gr AVD.m}^{-2}.\text{jr}^{-1}$.) te toetsen aan het nu bestaande energie flow-diagram van de Wadden zee, waarin het microzoöbenthos niet is opgenomen.

Aan de garnaal is veel onderzoek verricht aangaande 24 uren patronen in zwemactiviteit of zuurstofopname in het veld, zowel als in laboratorium omstandigheden variërend van zoveel mogelijk natuurlijk tot aan constante condities (cc). Steeds wijzen de proeven er op dat we in principe met een nacht-actief dier te maken hebben (HAVINGA, 1930; TIEUWS, 1970, HAGERMAN, 1970, 1976; van DONK, 1978). Toch zijn er ook onderzoeken, waaruit een zekere dag-activiteit blijkt. Zo werd voedselzoeken bij dag geregistreerd door TIEUWS (1954a, 1954b) en LLOYD & YONGE (1947). Activiteits-perioden zowel 's nachts als overdag zijn vastgesteld door AL-ADHUB & NAYLOR (1975). WILCOX (1974) vond bij de vergelijkbare garnaal *Crangon septemspinosa* 2 perioden van maximale voedselopname, waarbij de eerste toename begon bij zonsondergang. De overgang van de licht- naar de donker-periode is waarschijnlijk bepalend voor de toename in activiteit (HAGERMAN, 1970; TIEUWS, 1970; WILCOX, 1974; AL-ADHUB & NAYLOR, 1975), hoewel volgens DAHM (1975) in een getijdengebied met name de grootste voedingsactiviteit plaats vindt op momenten van kleinste waterstroming en derhalve het getij meer bepalend voor de activiteit zou zijn dan de licht-donker-periode. De experimenten van WIENBERG (1975) echter

tonen aan dat een garnaal voor het localiseren van het voedsel juist afhankelijk is van de stroming.

Bij het onderzoek dat in dit verslag is beschreven lijkt voedselopname-activiteit ook sterk toe te nemen op het moment van zonsondergang en onafhankelijk van het getij te verlopen. De tweede periode van voedselopname begint circa 12 uur na de eerste. Dit wordt ook gevonden door WILCOX (1975) en AL-ADHUB & NAYLOR (1975). Het begin van de tweede periode, overdag, wordt wellicht bepaald door de verteringssnelheid van de garnalen. Circa 6 uur na het eind van de nachtelijke voedselopname is alle maaginhoud verteerd en beginnen de dieren weer te eten.

De energiebalans is opgesteld en alleen geldig bij de tijdens het onderzoek heersende temperatuur van 15°C. De temperatuur die op de wadplaten in de zomer echter gemakkelijk kan oplopen tot 20°C, speelt een belangrijke rol bij alle metaboolische processen. De groei en de consumptie van garnalen bij 20°C kunnen tot 2 keer groter zijn dan bij 15°C (WILCOX, 1973; INYANG, 1977; v. LISSA, 1977).

De gemiddelde lengte groei van een garnaal van 5 mm tot 30mm werd bepaald op 0,14mm/dag. LABAT (1977) komt voor de Franse kust tot een schatting van de groei in het veld van 0,13mm/dag. Andere auteurs hebben groei via experimenten bepaald: MEIXNER (1966) komt tot een groei van 0,14mm/dag ($T=14^{\circ}\text{C}$), evenals WILCOX (1973) die de groei van de vergelijkbare Amerikaanse soort, *Crangon septemspinosa* schat op 0,14mm/dag ($T=15^{\circ}\text{C}$). REGNAULT (1970) berekend een groei van 0,31mm/dag bij $T=20^{\circ}\text{C}$. Wanneer we uitgaan van een groei die bij $T=15^{\circ}\text{C}$ 2 keer zo klein is zou ook deze groei ongeveer overeenkomen met de in dit verslag geschatte groei. Er zijn echter ook auteurs die tot een snellere groei-schatting komen: v. LISSA (1977): 0,27mm/dag, $T=15^{\circ}\text{C}$; en Schockaert (1968): 0,33mm/dag, $T=15,5^{\circ}\text{C}$.

Ten slotte kon met behulp van de groei, berekend uit de energiebalans, de gemiddelde voedselconversie worden berekend op 27,5 %. Eerder zijn experimentele waarden voor de voedselconversie geschat op 12 % (v. LISSA, 1977) en 32 % en 46 % (MEIXNER, 1966) voor resp. manlijke en vrouwelijke dieren. M.b.v. dit gegevens en dat van de consumptie van de garnaal op het Balgzand, kon de productie worden geschat en met de waarde van de biomassa (KUIPERS & DAPPER, in prep) in de P/B-ratio worden vergeleken. REDANT (1976) schat deze ratio ("turnover") voor *Crangon crangon* op de Noordzee op 3. De turnover-waarde uit dit verslag (P/B=2) komt daarmee goed overeen, te meer wanneer men bedenkt dat deze waarde is berekend naar een minimum schatting van de consumptie, vanwege de lage temperatuur ($T=15^{\circ}\text{C}$) waarvoor deze is berekend.

Resumerend kan worden gesteld dat de waarden voor de respiratie en de groei, zoals die uit de literatuur bekend zijn, goed overeenstemmen met de waarde voor de voedselopname, hetgeen een goede aanwijzing is voor de juistheid van de waarde voor de voedselopname van de garnaal.

VII. LITERATUUR

- AFMAN, B. 1980. The voedselopname van de strandkrab, *Carcinus maenas* (L.).—Neth. Inst. Sea Res., Int. Versl. in prep.
- AL-ADHUB, A.H.Y. & E. NAYLOR, 1975. Emergence rhythms and tidal migrations in the brown shrimp *Crangon crangon* (L.).—J. Mar. Biol. Ass. U.K. 55 (4): 801-810.
- BAJKOV, A.D., 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions.—Trans Amer. Fish Soc. 65: 288-289.
- BEEK, F.A. van, 1976. Aantallen, groei en voedselopname van de zandgrondel en de wadgrondel op het Balgzand.—Neth. Inst. Sea Res., Int. Versl. 1976-9.
- BENNENKOM, A.J. van, E. KRIJGSMAN-van HARTINGSVELD, G.C.M. van der VEER & H.F.J. van VOORST, 1974. The seasonal cycles of reactive silicate and suspended diatoms in the Dutch Waddenzee.—Neth. J. Sea Res. 8 (2-3): 174-207.
- BERGMAN, M., B. KUIPERS, P. SPLIETHOF & H. v.d. VEER, 1976. Garnalen en krabben als mogelijke predatoren van 0-jarige schol op Balgzand.—Visserij 29. nr. 7: 432-438.

- BEUKEMA, J.J., 1970. De Waddenzee een bijzonder milieu.—Chem. Weekbl. 66 (36): 62-66.
- , 1974. Seasonal changes in the biomass of the macrobenthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 8 (1): 94-107.
- , 1976. Biomass of species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 10 (1): 236-261.
- CADÉE, G.C. & J. HEGEMAN, 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 8 (2-3): 260-291.
- , 1977. Distribution of primary production of the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand, Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 11 (1): 24-41.
- DAHME, E., 1975. Untersuchungen zum Nahrungserwerb von *Crangon crangon* Linné.—Ber. dt. wiss. Kommn. Meeresforsch. 24 (Heft 23): 105-133.
- DAVIS, G.E. & C.E. WARREN, 1971. Estimation of food consumption rates.—In: W.E. Ricker. Methods for assesment of fish production in fresh waters, Blackwell, Oxford: 214-226.
- DONK, E. van, 1978. Het zuurstofverbruik en de bewegingsactiviteit van de gewone garnaal (*Crangon crangon* L.) in relatie tot temperatuur en lichaamsgrootte.—Neth. Inst. Sea Res. Int. Versl. (geen nr).
- FONDS, M., 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 6 (4): 417-478.
- GAAG, M. v.d., 1977. Aantallen, verdeling, groei en voedselopname van twee grondelsoorten op het Balgzand in 1975 en 1976.—Neth. Inst. Sea res. Int. Versl. 1977-9.
- HAGERMAN, L., 1970. Locomotory activity patterns of *Crangon vulgaris* (F.) (Crustacea: Natantia).—Ophelia 8: 255-266.
- , 1976. The respiration during the moult cycle of *Crangon vulgaris* (Fabr.) (Crustacea: Natantia).—Ophelia 15 (1): 15-21.
- HARDY, A.C., 1936. The open sea: Its natural history, part II: Fish and fisheries.
- HARPER, H.A., 1975. Review of physiological chemistry, 15th edition.
- HAVINGA, B., 1930. Der Granat (*Crangon vulgaris* Fabr.) in den holländischen Gewässern.—J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 5: 57-87.
- INYANG, N.M., 1977. Effects of some environmental factors on growth and food consumption of the Baltic palaemonid shrimp, *Palaemon adspersus* var. *fabricii* (Rathke).—Meeresforsch. 26: 30-41.
- JANSSEN, G.M. & B.R. KUIPERS, 1980. The ecology of the juvenile shrimp *Crangon crangon* in the Wadden Sea. I: Tidal migration.—Neth. J. Sea Res. in press.
- KLEIN BRETELER, W.C.M., 1976. Oecologie van de strandkrab *Carcinus maenas* (L.) in de westelijke Waddenzee. Dissertatie. E.J. Brill, Leiden.
- KUIPERS, B.R., 1973. On the tidal migration of young plaice (*Pleuronectes platessa*) in the Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 6 (3): 376-388.
- , 1975a. On the efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*).—Neth. J. Sea Res. 9 (1): 69-85.
- , 1975b. Experiments and field observations on the daily food-intake of juvenile plaice (*Pleuronectes platessa* (L.)). In: H. Barnes. Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp., Aberdeen University Press: 1-12.
- , 1977. On the ecology of juvenile plaice on a tidal flat in the Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 11 (1): 56-91.

- KUIPERS, B.R. & R. DAPPER, 1980. The ecology of the juvenile shrimp *Crangon crangon* in the Wadden Sea. II: Distribution.—Neth. J. Sea Res. in prep.
- LABAT, J., 1977. Ecology of *Crangon crangon* (L.) (Decapoda, Caridea) in a lagoon of the languedocian coast. I.—growth, reproduction, migrations sea/lagoon.—Vie et Milieu: série A: Biologie marine. vol: 27 (2-A): 273-293.
- LEEUWENHOEK, A. van, 1702. Sevende Vervolg der Brieven, waar in gehandelt werd, van veele opmerkens en verwonderens-waardige Natuurs-Geheimen, vervat in Veertig Brieven, waar van de meeste geschreven zijn aan de Wijd Vermaarde Koninklyke Societeit in London, 1-452.
- LISSA, J.H.L. van, 1977. Aantallen, voedselopname, groei en productie van de garnaal (*Crangon crangon* L.) in een getijdengebied, alsmede de voedselopname en de groei onder laboratoriumomstandigheden.—Neth. Inst. Sea Res. Int. Versl. 1977-10.
- LLOYD, A.J. & C.M. YONGE, 1947. The biology of *Crangon vulgaris* in the Bristol Channel and Severn estuary.—J. Mar. Biol. Ass. U.K. 26: 626-661.
- MEIXNER, R., 1966. The effects of food supply on moulting, growth and spawning of the shrimp *Crangon crangon* L.—Unpublished paper. Shellfish committee, CM 1966/m: 5.
- ODUM, E.P., 1971. Fundamentals of ecology.—W.B. Saunders, Philadelphia, London, Toronto.
- PLAGMAN, J., 1939. Ernährungsbiologie der garnele (*Crangon vulgaris*).—Helgol. wiss. Meeresunters. 2: 113-162.
- POSTMA, H. & J.W. ROMMETS, 1970 Primary production in the Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 4 (4): 470-493.
- REDANT, F., 1976. Epibenthos: dynamiek.—Synthes-rapport I.C.W.B. Partim Epibenthos vol. 8.
- REGNAULT, M., 1970. Croissance au laboratoire de *Crangon septemspinosa* Say (Crustacea Decapoda, Natantia), de la métamorphose a la maturité sexuelle—Bulletin du Muséum national d'histoire Naturelle 2e serie—Tome 42—No. 5: 1108-1126.
- SCHOCKAERT, E., 1968. Contribution à l'étude de la croissance et de la reproduction de la crevette grise (*Crangon crangon* L.) au large de la côte belge.—Biol. jaarb.—Dodona-36e jaargang: 169-179.
- SWENNEN, C., 1975. Aspecten van voedselproductie in Waddenzee en aangrenzende zeegebieden in relatie met vogelrijkdom.—Vogeljaar 23 (4): 141-156.
- TIEUWS, K., 1954a Die biologischen Grundlagen der Büsumer Garnelen-fischerei.—Ber. dt. wiss. Kommn. Meeresforsch. 13: 235-269.
- , 1954b. Einfluss der Gezeiten und der Wassertemperatur auf die Garnelenfischerei.—Ber. dt. wiss. Kommn. Meeresforsch. 13: 270-282.
- , 1967. Synopsis of biological data on the common shrimp *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758). In: Proceedings of the world scientific conference on the biology and culture of shrimps and prawns. FAO Fish Rep no. 57 vol 4.
- VOSJAN, J.H., 1977. De mineralisatie in de zee.—Vakbl. v. Biol.: 57 (17): 283-298.
- WIENBERG, M., 1975. Experimentelle Untersuchungen in infraroten Licht zur Bewegungsaktivität der Nahrungssuche der Nordseegarnele *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758).—Ber. dt. wiss. Kommn. Meeresforsch. 24: 280-295.

- WILCOX, J.R. & H.P. JEFFRIES, 1973. Growth of the sand shrimp, *Crangon septemspinosus*, in Rhode Island.—Chesapeake Science, 14 (3): 201-205.
- , 1974. Feeding habits of the sand shrimp *Crangon septemspinosus*.—The Biological Bulletin, vol. 146 (3): 424-434.
- WYATT, T., 1976. Food chains in the sea.—In: The ecology of the seas. D.H. Cushing and J.J. Walsh, : 341-358.

Tabel VI

"BASIC"-programma voor de berekening van de dagelijkse voedselopname van de garnaal (zie Hfst. V, 2).

```

1      GO TO 100
4      GO TO 290
8      PAGE
9      GO TO 490
12     GO TO 270
16     GO TO 250
100    INIT
110    DIM K(13)
120    READ K
130    consumptie DATA
140    consumptie DATA
150    PRINT "welke lengteklasse"
160    INPUT P
170    PRINT "hoeveel punten?"
180    INPUT N
190    DIM T(N), M(N), S2(N)
200    PRINT "geef tijdserie"
210    READ T
220    tijd in dagen DATA
230    PRINT "geef maagserie"
240    INPUT M
250    PRINT "rel. verteringssnelheid?"
260    INPUT B
270    PRINT "tijdstap?"
280    INPUT T1
290    S2(1) = M(1)
300    T2 = T1/2
310    M1=0
320    S=0
330    T9=T(N)
340    I=1
350    T4=T(1)
360    T5=T(2)
370    IF T2 < = T5 THEN 420
380    I=I+1
390    T4=T5
400    T5=T(I+1)
410    S2(I)=S
420    M2=((T5-T2)*M(I)+(T2-T4)*M(I+1))/(T5-T4)
430    H=M2*T1
440    S=S+H
450    T2=T2+T1
460    M1=M2
470    IF T2 < = T9 THEN 370
480    PAGE
490    S2(N)=S
500    WINDOW 0, T9, 0, S2(N)
510    AXIS
520    DRAW T, S2
530    MOVE 0,0
540    DRAW T,M
550    MOVE 0.1*T9, 0.8*S2(N)
560    PRINT "som=";S*K(P)
570    END

```
