

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

12980

OVER DE GROEI VAN NONNETJES
(MACOMA BALTHICA)
OP HET BALGZAND*

door
EGGE KNOL

INHOUD

1. Summary en Samenvatting	1-2
2. Inleiding	2
3. Materiaal en methode	4
3.1. De monsters van het Balgzand 1969-1982	4
3.2. Het monsterprogramma van het voorjaar van 1982	20
4. Resultaten	21
4.1. Balgzand 1969-1982	21
4.2. Voorjaar 1982	27
5. Discussie	46
5.1. Balgzand 1969-1982	46
5.2. Voorjaar 1982	49
6. Literatuur	54

SUMMARY

Onset of growth has been studied during a fourteen years sampling program of the Balgzand *Macoma balthica* population (e.g. BEUKEMA, 1974). The onset of growth starts in the last week of February for some *Macoma*. About the middle of March nearly the whole population is growing. Strong winters delay the onset of growth of most *Macoma*. At the northern transects *Macoma* is setting on growth earlier because the northern transects are close to the North Sea water inlet, and this water is warmer than the southern transects in winter.

*Verslag over het werk verricht als doctoraalstudie in de biologie voor de Rijksuniversiteit te Groningen bij Prof. M. Duijm in het tijdvak februari tot september 1982 aan het N.I.O.Z te Texel onder leiding van Dr. J.J. Beukema.

During the first half of 1982 the increase of ashfree dry weight (a.d.w.), the increase of shell weight and the increase of shell length have been observed at different begin length classes. All three start at the beginning of March. Until spawning especially increase of a.d.w. and shell length are large. After spawning increase of shell weight is large too. At the end of june or at the beginning of july the growth of *Macoma* stops.

SAMENVATTING

Het jaarlijks begin van de groei van het nonnetje op het Balgzand werd bestudeerd aan de hand van schelpen verzameld gedurende een veertienjarig bemonsteringsprogramma (bv. BEUKEMA, 1974). Eind-februari beginnen de eerste nonnetjes te groeien, half-maart is bijna de hele populatie begonnen met de groei. Na strenge winters blijkt de groei bij de meeste nonnetjes later te beginnen. Bij de 's winters warmere noordelijke raaien begint de groei eerder.

Verder werd in het eerste halfjaar van 1982 de toename van het asvrij droog gewicht (a.d.g), van het schelpgewicht en van de schelplengte vervolgd voor verschillende lengteklassen van jonge nonnetjes (4 tot 10 mm). Begin-maart begonnen deze drie grootheden toe te nemen. Tot de paaitijd is er vooral een toename van a.d.g. en schelplengte. Na de paaitijd is ook de toename van het schelpgewicht groot. Eind-juni, begin-juli stopt de groei.

2. INLEIDING

Macoma balthica (LINNAEUS, 1758), het nonnetje een soort met een boreale verspreiding, is een algemeen voorkomende soort. Ook in de Waddenzee en voor de Nederlandse kust komt zijn veel

voor en dient vele vogels en vissen tot voedsel (BEUKEMA, 1976, 1981, en EISMA, 1966). Dit algemene voorkomen en de duidelijke jaarringen hebben tot veel onderzoek naar de groei van het nonnetje geleid (recent overzicht in ANKAR, 1980, en NICHOLS & THOMPSON, 1982). Hoewel de nonnetjes in de verschillende gebieden van hun verspreiding variabel in vorm en gedrag zijn, vertonen ze overal een korte groeiperiode in het voorjaar en de vroege zomer.

In de Waddenzee deed LAMMERS (1967) uitgebreid onderzoek naar de groei van het nonnetje. Monsters van opeenvolgende voor- en najaren werden vergeleken, verder werd een jaar lang de reproductie-cyclus gevolgd. Zijn conclusies waren dat de schelpgroei na de paaitijd begon, van april tot augustus duurde en dat er sprake was van een "catching up phenomenon" d.w.z. kleine schelpen van een bepaalde jaarklasse groeien sneller dan grotere om zo de achterstand gedeeltelijk in te halen. DE WILDE (1975) bestudeerde de groei in het laboratorium en kwam tot de conclusie dat de schelpen alleen groeiden in water beneden 15°C , met een optimum bij 10°C .

Bij het jarenlange onderzoek van BEUKEMA op het Balgzand neemt het nonnetje een belangrijke plaats in (BEUKEMA, 1974, 1976, 1980, BEUKEMA & de BRUIN, 1977, BEUKEMA, CADÉE & JANSEN, 1977). Ten aanzien van de groei werd een variatie van plaats tot plaats en van jaar tot jaar geconstateerd. Dicht bij de kust ligt het wad te lang droog voor een grote groei, veraf werkt een geringere primaire productie remmend voor een grote groei. De variatie van jaar tot jaar hangt samen met de mate van oostenwind en zo met de mate van droogvallen van het wad (BEUKEMA, CADÉE & JANSEN, 1977).

In onderstaand onderzoek is voor de voorjaar-monsters van de afgelopen veertien jaar gekeken naar het preciese begin

van de groei. Verschil in begin van de groei tussen strenge en zachte winters alsmede tussen de noordhelft en zuidhelft van het Balgzand werd nagegaan. Hiernaast werd gedurende het eerste halfjaar van 1982 bij een vast monsterpunt de ontwikkeling gevolgd in groei van schelplengte, schelpgewicht en biomassa, uitgedrukt in asvrijdrooggewicht van nonnetjes van verschillende beginlengte klasse variërend tussen 4 en 10 mm.

Voor de ontvangen begeleiding van Dr. J.J. Beukema zeg ik hartelijk dank. De heren J. Zuidewind en W. de Bruin waren behulpzaam bij het verzamelen. De discussie met Tommy Sörlin over de kleine nonnetjes was leerzaam. De heren A. Ran, S.J. Gieles en A.J. Visser zorgden voor vervoer naar en van de monsterplaats. De inkwartiering bij Rob Dekker op de kamer heb ik als plezierig mogen ervaren.

3. MATERIAAL EN METHODE

3.1. DE MONSTERS VAN HET BALGZAND 1969-1982

De eerste groei van het nonnetje is te zien in de vorm van een dun wit randje. Aangenomen werd dat schelpen met een wit randje begonnen waren met de groei. Uit de monsters welke Dr. J.J. Beukema en zijn medewerkers gedurende veertien jaar in het voorjaar hadden verzameld, werden de nonnetjes, die een half jaar oud waren, waarvan aangenomen werd dat ze zich in het jaar er voor hadden gevestigd, met het blote oog op dit randje gecontroleerd.

Sedert 1969 neemt Dr. Beukema elk voor- en najaar langs twaalf raaien en bij drie vaste monsterplaatsen (in dit verslag gemakshalve ook vaak raaien genoemd) monsters om zo inzicht te krijgen in de benthische organismen. Voor details van dit monsterprogramma en het Balgzand kan verwezen worden naar BEUKEMA (1974, 1976, 1980). In Fig. 1 staan de raaien en



Fig. 1. Kaart van het Balgzand met daarop aangegeven de raaien en vaste monsterplaatsen welke twee of vier keer per jaar door BEUKEMA worden bemonsterd. (BEUKEMA, 1974).

monsterplaatsen aangegeven, in Tabel I tot en met XIV de data per jaar, waarop gemonsterd is.

Voor ieder jaar werden de schelpen van de nonnetjes per raai bekeken, nadat ze waren overgebracht in doosjes, waarop geen datum stond. Ieder monster werd tweemaal bekeken, omdat niet altijd goed diudelijk was of er een randje aanwezig was. Over het algemeen kwamen beide bepalingen goed overeen. Erg grote monsters werden slechts voor de helft bekeken. De nonnetjes werden in vier groeiklassen verdeeld: geen randje, een

(vervolgd pagina 20)

TABEL I

De groei van *Macoma balthica* in de monsters van het Balgzand uit 1969. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 1 mm		> 1 mm		n
		n	%	gem.%	n	%	n	%	n	%	
30 jan	Dijk	37	88.1	84.3	5	11.9					42
	Dijk	33	80.5		8	19.5					41
4 feb	Sluis	43	75.4	75.5	14	24.6					57
	Sluis	40	75.5		13	24.5					53
14 feb	Mz	4	36.4	31.9	7	63.6					11
	Mz	3	27.3		8	72.7					11
27 feb	J			0.0	5	100.0					5
	J				4	80.0	1	20.0			5
28 feb	M	14	56.0	50.9	11	44.0					25
	M	11	45.8		13	54.2					24
5 mrt	E	25	69.4	68.4	11	30.6					36
	E	21	67.4		10	32.3					31
6 mrt	D	6	27.3	28.0	16	72.7					22
	D	6	28.6		15	71.4					21
10 mrt	B	37	88.1	84.3	5	11.9					42
	B	33	80.5		8	19.5					41
11 mrt	G	13	68.4	63.2	6	31.6					19
	G	11	57.9		8	42.1					19
21 mrt	C	1	9.1	18.2	9	81.8	1	9.1			11
	C	3	27.3		8	72.7					11
24 mrt	F	2	7.7	3.9	10	38.5	5	19.2	9	34.6	26
	F				8	30.8	8	30.8	10	38.5	26
25 mrt	N	8	50.0	45.0	8	50.0					16
	N	6	40.0		9	60.0					15
1 apr	H	11	52.4	46.7	10	47.6					21
	H	9	40.9		13	59.1					22
2 apr	Dijk	4	25.0	23.2	11	68.8	1	6.3			16
	Dijk	3	21.4		10	71.4	1	7.1			14
3 apr	Sluis	15	35.7	26.0	27	64.3					42
	Sluis	7	16.3		35	81.4	1	2.3			43
8 apr	L	1	1.1	0.5	12	68.8	55	63.2	19	21.8	87
	L				6	6.7	52	58.4	31	34.8	89
9 apr	K			2.3	15	35.7	19	45.2	8	19.0	42
	K	2	4.5		11	25.0	16	36.4	15	34.1	44
10 apr	Mz			0.0			2	13.3	13	86.7	15
	Mz						3	20.0	12	80.0	15

TABEL II

De groei van Macoma balthica in de monsters van het Balgzand uit 1970. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 1 mm		> 1 mm		n
		0 mm			n		n		n		
		n	%	gem.%	n	%	n	%	n	%	
24 feb	Sluis	30	90.1	93.5	3	9.1					33
	Sluis	30	96.8		1	3.2					31
26 feb	Dijk	9	90.0	90.5	1	10.0					10
	Dijk	10	90.9		1	9.1					11
4 mrt	M	5	83.3	83.3	1	16.7					6
	M	5	83.3		1	16.7					6
5 mrt	B	5	41.7	45.9	6	50.0	1	8.3			12
	B	6	50.0		6	50.0					12
9 mrt	F	8	36.4	50.0	14	63.6					22
	F	14	63.6		8	36.4					22
10 mrt	D	5	55.6	61.2	4	44.4					9
	D	6	66.7		3	33.3					9
	C	8	47.1	55.9	9	52.9					17
	C	11	64.7		6	35.3					17
16 mrt	N	4	33.3	41.7	8	66.7					12
	N	6	50.0		6	50.0					12
17 mrt	H	1	9.1	13.7	4	36.4	6	54.5			11
	H	2	18.2		6	54.5	3	27.3			11
18 mrt	G	5	38.5	38.5	8	61.5					13
	G	5	38.5		6	46.2	2	15.4			13
20 mrt	E	4	28.6	35.8	8	57.1	2	14.3			14
	E	6	42.9		6	42.9	2	14.3			14
2 apr	Sluis			1.9	14	58.3	10	41.7			24
	Sluis	1	3.8		19	73.1	6	23.1			26
7 apr	Dijk			0.0	2	40.0	3	60.0			5
	Dijk				2	40.0	3	60.0			5
8 apr	K			0.0	2	20.0	5	50.0	3	30.0	10
	K				3	30.0	6	60.0	1	10.0	10
9 apr	L	1	7.7	7.7	3	23.1	8	61.5	1	7.7	13
	L	1	7.7		6	46.2	5	38.5	1	7.7	13

TABEL III

De groei van Macoma balthica in de monsters van het Balgzand uit 1971. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 1 mm		> 1 mm		n
		n	%	gem.%	n	%	n	%	n	%	
22 feb	Sluis	39	59.1	56.1	25	37.9	2	3.0			66
	Sluis	35	53.0		29	43.9	1	1.5			65
23 feb	Dijk	12	80.0	76.7	3	20.0					15
	Dijk	11	73.3		4	26.7					15
8 mrt	M	5	71.4	71.4	2	28.6					7
	M	5	71.4		2	28.6					7
9 mrt	L			10.0	3	50.0	1	16.7	2	33.3	6
	L	1	20.0		2	40.0	2	40.0			5
11 mrt	E	11	68.8	72.7	5	31.2					16
	E	13	76.5		4	23.5					17
16 mrt	B			10.0	2	40.0	2	40.0	1	20.0	5
	B	1	20.0		3	60.0	1	20.0			5
17 mrt	H			0.0	3	75.0	1	25.0			4
	H				3	75.0	1	25.0			4
23 mrt	C			0.0	2	66.7	1	33.3			3
	C				3	100.0					3
	D			0.0	4	80.0	1	20.0			5
	D				4	80.0	1	20.0			5
24 mrt	G	1	7.1	13.6	11	78.6	2	14.3			14
	G	3	20.0		10	66.7	2	13.3			15
25 mrt	N	3	23.1	23.1	8	61.5	2	15.4			13
	N	3	23.1		8	61.5	2	15.4			13
29 mrt	K	1	7.7	7.7	8	61.5	4	30.8			13
	K	1	7.7		5	38.5	7	53.8			13
	Sluis	4	6.8	7.7	34	57.6	13	22.0	8	13.6	59
	Sluis	5	8.6		33	56.9	15	25.0	4	6.9	58
30 mrt	Dijk	1	4.2	4.2	12	50.0	8	33.3	3	12.5	24
	Dijk	1	4.2		16	66.7	5	20.8	2	8.3	24

TABEL IV

De groei van *Macoma balthica* in de monsters van het Balgzand uit 1972. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 1 mm		> 1 mm		n
		n	%	gem.%	n	%	n	%	n	%	
14 feb	Sluis*	40	72.7	78.4	15	27.3					55
	Sluis	90	84.1		16	15.0	1	0.9			107
16 feb	Mz	1	50.0	50.0	1	50.0					2
	Mz	1	50.0		1	50.0					2
21 feb	M	2	11.8	17.7	13	76.5	2	11.8			17
	M	4	23.5		12	70.6	1	5.9			17
22 feb	G*	59	98.3	96.6	1	1.7					60
	G*	55	94.8		3	5.2					58
28 feb	B	10	52.6	52.6	7	36.8	1	5.3	1	5.3	19
	B	10	52.6		8	42.1	1	5.3			19
1 mrt	Dijk*	70	82.4	78.6	15	17.6					85
	Dijk*	65	74.7		22	25.3					87
6 mrt	E	18	60.0	48.4	11	36.7	1	3.3			30
	E	11	36.7		18	60.0	1	3.3			30
8 mrt	N	44	80.0	79.8	11	20.0					55
	N	43	79.6		11	20.4					54
10 mrt	H	65	72.2	68.5	21	23.3	3	3.3	1	1.1	90
	H	55	64.7		27	31.8	3	3.3			85
13 mrt	F			0.0	5	83.3	1	16.7			6
	F				4	66.7	2	33.3			6
14 mrt	D	3	23.1	25.9	9	69.2	1	7.7			13
	D	4	28.6		10	71.4					14
15 mrt	C			0.0	6	66.7	1	11.1	2	22.2	9
	C				5	55.6	2	22.2	2	22.2	9
16 mrt	L	16	47.1	48.6	15	44.1	3	8.8			34
	L	17	50.0		14	41.2	3	8.8			34
21 mrt	Mz			0.0			1	25.0	3	75.0	4
	Mz						3	75.0	1	25.0	4
22 mrt	Sluis	3	3.9	6.0	35	46.1	32	42.1	6	7.9	76
	Sluis	6	8.0		33	44.0	35	46.7	1	1.3	75
11 apr	K			0.0			3	4.1	71	95.1	74
	K						6	8.3	66	91.7	72
12 apr	Dijk			0.0			12	14.3	72	85.7	84
	Dijk						16	18.8	69	81.2	85

* slechts de helft bekeken

TABEL V

De groei van *Macoma balthica* in de monsters van het Balgzand uit 1973. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 0 mm		> 1 mm		n
		n	%	gem.%	n	%	n	%	n	%	
15 feb	sluis	40	87.0	87.0	6	13.0					46
	sluis	40	87.0		6	13.0					46
16 feb	Mz			0.0	1	100.0					1
	Mz				1	100.0					1
19 feb	Dijk	15	75.0	80.0	5	25.0					20
	Dijk	17	85.0		3	15.0					20
20 feb	M	4	12.9	14.5	10	32.3	12	38.7	5	16.1	31
	M	5	16.1		13	41.9	11	35.5	2	6.5	31
21 feb	E	16	51.6	51.7	15	48.4					31
	E	15	51.7		13	44.8	1	3.5			29
26 feb	G	19	65.5	62.1	8	27.6	2	6.9			29
	G	17	58.6		11	37.9	1	3.5			29
27 feb	H	18	90.0	89.8	2	10.0					20
	H	17	89.5		2	10.5					19
28 feb	F			0.0	1	50.0	1	50.0			2
	F				2	100.0					2
1 mrt	B	3	60.0	50.0	2	40.0					5
	B	2	40.0		2	40.0	1	20.0			5
6 mrt	L	1	16.7	16.7	5	83.3					6
	L	1	16.7		5	83.3					6
	C			0.0	3	60.0	2	40.0			5
	C				4	80.0	1	20.0			5
7 mrt	D			0.0			5	38.5	8	61.5	13
	D						7	53.8	6	46.2	13
8 mrt	J	1	50.0	50.0			1	50.0			2
	J	1	50.0		1	50.0					2
12 mrt	N			0.0	6	100.0					6
	N				6	100.0					6
19 mrt	K	1	7.1	10.7	6	42.9	6	42.9	1	7.1	14
	K	2	14.3		11	78.6	1	7.1			14
20 mrt	Mz			0.0	1	50.0	1	50.0			2
	Mz						2	100.0			2
21 mrt	sluis	2	4.5	4.6	30	68.2	11	25.0	1	2.3	44
	sluis	2	4.7		32	74.4	9	20.9			43
26 mrt	Dijk			0.0	2	15.4	9	69.2	2	15.4	13
	Dijk				3	23.1	8	61.5	2	15.4	13

TABEL VI

De groei van Macoma balthica in de monsters van het Balgzand uit 1974. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 0 mm		> 1 mm		n
		0 mm									
		n	%	gem.%	n	%	n	%	n	%	
5 feb	Dijk	103	85.8	89.5	17	14.2					120
	Dijk	108	93.1		8	6.9					116
12 feb	Sluis	37	82.2	85.6	8	17.8					45
	Sluis	40	88.9		5	11.1					45
13 feb	G*	45	53.6	65.2	39	46.4					84
	G*	86	76.8		25	22.3	1	0.9			112
19 feb	M	17	68.0	60.1	8	32.0					25
	M	12	52.2		11	47.8					23
20 feb	F	2	40.0	40.0	3	60.0					5
	F	2	40.0		3	60.0					5
21 feb	E	27	81.8	84.3	4	12.1	2	6.0			33
	E	26	86.7		4	13.3					30
25 feb	K	18	45.0	52.8	22	55.0					40
	K	23	60.5		15	39.5					38
4 mrt	J			0.0	1	100.0					1
	J				1	100.0					1
5 mrt	B	16	51.6	56.2	14	45.2	1	3.2			32
	B	17	60.7		11	39.3					28
6 mrt	H*	31	49.2	48.6	30	47.6	2	3.2			63
	H	49	48.0		48	52.0					97
11 mrt	C			0.0	4	50.0	1	12.5	3	37.5	8
	C				4	50.0	1	12.5	3	37.5	8
	L	29	51.8	53.0	26	46.4	1	1.8			56
	L	35	60.3		21	36.2	2	3.4			58
14 mrt	N*	28	50.0	57.0	25	44.6	3	5.4			56
	N*	32	64.0		16	32.0	2	4.0			50
18 mrt	D			0.0	1	20.0	1	20.0	3	60.0	5
	D				1	20.0	1	20.0	3	60.0	5
19 mrt	Sluis	7	14.9	12.9	30	63.8	10	21.3			47
	Sluis	5	10.9		34	73.9	7	15.2			46
21 mrt	Dijk	9	9.5	10.5	34	35.8	32	33.7	20	21.0	95
	Dijk	11	11.5		46	48.4	29	30.5	9	9.5	95

* slechts de helft bekeken

TABEL VII

De groei van Macoma balthica in de monsters van het Balgzand uit 1975. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 1 mm		> 1 mm		n
		n	%	gem.%	n	%	n	%	n	%	
10 feb	Sluis	41	85.4	84.7	7	14.6					48
	Sluis	42	84.0		8	16.0					50
11 feb	Dijk	44	88.0	83.8	6	12.0					50
	Dijk	39	79.6		10	20.4					49
	M	5	50.0	50.0	5	50.0					10
	M	5	50.0		5	50.0					10
19 feb	G	57	90.5	87.1	6	9.5					63
	G	51	83.6		8	13.1	2	3.3			61
25 feb	E	1	33.3	33.3	2	66.7					3
	E	1	33.3		2	66.7					3
27 feb	C	1	50.0	50.0	1	50.0					2
	C	1	50.0				1	50.0			2
	L	5	71.4	71.4	2	28.6					7
	L	5	71.4		2	28.6					7
5 mrt	H	18	66.7	63.0	9	33.3					27
	H	16	59.3		10	37.0	1	3.7			27
	N	33	71.7	70.3	13	28.3					46
	N	31	68.9		14	31.1					44
10 mrt	F			0.0	3	100.0					3
	F				2	66.7	1	33.3			3
11 mrt	B	3	50.0	45.0	2	33.3	1	16.7			6
	B	2	40.0		2	40.0	1	20.0			5
14 mrt	K	6	37.5	35.4	8	50.0	2	12.5			16
	K	5	33.3		7	46.7	2	13.3	1	6.7	15
24 mrt	Dijk	5	10.4	10.4	31	64.6	8	16.7	4	8.3	48
	Dijk	5	10.4		26	54.2	13	27.1	4	8.3	48
26 mrt	Sluis	3	5.9	8.9	37	72.5	11	21.6			51
	Sluis	6	11.8		32	62.7	13	25.5			51

TABEL VIII

De groei van Macoma balthica in de monsters van het Balgzand uit 1976. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 1 mm		> 1 mm		n
		n	%	gem.%	n	%	n	%	n	%	
12 feb	C	21	95.5	95.6	1	4.5					22
	C	22	95.7		1	4.3					23
	L	59	88.1		8	11.9					67
	L	60	88.2		8	11.9					68
16 feb	Sluis	79	97.5	98.2	2	2.5					81
	Sluis	81	98.8		1	1.2					82
17 feb	B	18	69.2	69.0	8	30.8					26
	B	19	70.4		8	29.6					27
19 feb	M	60	85.7	88.4	10	14.3					70
	M	61	91.0		6	9.0					67
23 feb	Dijk	38	90.5	90.5	4	9.5					42
	Dijk	38	90.5		4	9.5					42
1 mrt	E	5	55.6	55.6	4	44.4					9
	E	5	55.6		4	44.4					9
2 mrt	K	42	54.5	51.9	35	45.5	2	2.7			87
	K	37	49.3		36	48.0					73
3 mrt	F	1	12.5	12.5	7	87.5					8
	F	1	12.5		7	87.5					8
	D	21	36.2		37	63.8					58
	D	21	35.6		37	62.7					58
10 mrt	G	25	61.0	51.8	15	36.6	1	2.4			41
	G	17	42.5		20	50.0	3	7.5			40
11 mrt	H	27	46.6	48.3	31	53.4					58
	H	26	50.0		26	50.0					52
25 mrt	N	14	24.6	23.0	34	59.6	9	15.8			57
	N	12	21.4		39	69.4	5	8.9			56
29 mrt	Sluis	3	7.7	10.3	33	84.6	3	7.7			39
	Sluis	5	12.8		31	79.5	3	7.7			39
30 mrt	Dijk			0.0	12	46.2	13	50.0	1	3.8	26
	Dijk				17	65.4	9	34.6			26

TABEL IX

De groei van Macoma balthica in de monsters van het Balgzand uit 1977. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 1 mm		> 1 mm		n
		n	%	gem.%	n	%	n	%	n	%	
31 jan	Sluis	44	95.7	94.6	2	4.3					46
	Sluis	43	93.5		3	6.5					46
2 feb	Dijk	59	80.8	84.9	14	19.2					73
	Dijk	64	88.9		8	11.1					72
9 feb	M	44	69.8	68.3	19	30.2					63
	M	42	66.7		21	33.3					63
15 feb	L	80	80.8	80.8	19	19.2					99
	L	80	80.8		19	19.2					99
16 feb	F	2	33.3	41.7	4	66.7					6
	F	3	50.0		3	50.0					6
21 feb	B	7	77.8	78.9	2	22.2					9
	B	8	80.0		2	20.0					10
22 feb	E	43	67.2	67.5	21	32.8					64
	E	42	67.7		20	32.3					62
28 feb	K	32	84.2	88.2	6	15.8					38
	K	35	92.1		3	7.9					38
1 mrt	C	8	100.0	93.8							8
	C	7	87.5		1	12.5					8
7 mrt	H	25	56.8	56.7	17	38.6	2	4.5			44
	H	25	56.6		20	44.4					45
8 mrt	N	6	21.4	23.2	17	60.7	5	17.9			28
	N	7	25.0		17	60.7	4	14.3			28
10 mrt	D			0.0	2	40.0	3	60.0			5
	D				4	80.0	1	20.0			5
14 mrt	G	1	3.6	3.6	14	50.0	12	42.8	1	3.6	28
	G	1	3.6		14	50.0	13	46.4			28
21 mrt	Dijk	1	2.0	3.1	14	28.0	23	46.0	12	24.0	50
	Dijk	2	4.1		19	38.8	19	38.8	9	18.4	49
22 mrt	Sluis	9	15.8	14.9	25	43.9	18	31.6	5	8.8	57
	Sluis	8	14.0		28	49.1	18	31.6	3	5.3	57

TABEL X

De groei van *Macoma balthica* in de monsters van het Balgzand uit 1978. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 1 mm		> 1 mm		n
		0 mm			n		n		n		
		n	%	gem.%	n	%	n	%	n	%	
23 jan	Mz	2	100.0	100.0							2
		2	100.0								2
30 jan	Sluis	8	72.7	63.6	3	27.3					11
	Sluis	6	54.5		5	45.5					11
31 jan	Dijk	40	100.0	100.0							40
	Dijk	40	100.0								40
13 feb	E	14	70.0	80.0	6	30.0					20
	E	18	90.0		2	10.0					20
27 feb	M	11	16.7	22.2	50	75.8	5	7.6			66
	M	18	27.7		40	61.5	7	10.8			65
28 feb	B	2	25.0	25.0	6	75.0					8
	B	2	25.0		6	75.0					8
2 mrt	G	29	63.0	68.8	17	37.0					46
	G	35	74.5		12	25.5					47
6 mrt	F			0.0	10	55.6	8	44.4			18
	F				12	66.7	6	33.3			18
	D			0.0	7	77.8	2	22.2			9
	D				8	88.9	1	11.1			9
7 mrt	L	14	35.9	33.7	24	61.5	1	2.6			39
	L	16	41.0		22	56.4	1	2.6			39
	C			0.0	11	100.0					11
	C				11	100.0					11
9 mrt	K			0.0	10	90.9	1	9.1			11
	K				10	90.9	1	9.1			11
13 mrt	H	16	35.6	33.7	24	53.3	5	11.1			45
	H	14	31.8		23	52.3	7	15.9			44
	N	9	25.0	23.6	24	66.7	3	8.3			36
	N	8	22.2		26	72.2	2	5.6			36
20 mrt	Dijk	2	7.7	5.8	21	80.8	3	11.5			26
	Dijk	1	3.8		22	84.6	3	11.5			26
22 mrt	Sluis	1	4.2	4.4	9	37.5	10	41.7	4	16.7	24
	Sluis	1	4.5		9	40.9	7	31.8	5	20.7	22
3 apr	Mz	2	100.0	100.0							2
	Mz	2	100.0								2

TABEL XI

De groei van Macoma balthica in de monsters van het Balgzand uit 1979. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 1 mm		>1 mm			n
		0 mm			n		n		n n			
		n	%	gem.%	n	%	n	%	n	n	%	
7 feb	Mz	2	50.0	50.0	2	50.0						4
	Mz	2	50.0		2	50.0						4
8 feb	Sluis	26	35.6	35.6	33	45.2	14	19.2				73
	Sluis	26	35.6		34	46.6	7	9.6	6	6.8		73
28 feb	J	1	100.0	100.0								1
	J	1	100.0									1
1 mrt	E	88	97.8	91.1	2	2.2						90
	E	75	84.3		14	15.7						89
5 mrt	G	14	31.1	26.7	31	68.9						45
	G	10	22.2		33	73.3	2	4.4				45
	H	22	57.1	60.4	15	42.9						37
	H	27	63.6		12	30.8						39
6 mrt	Dijk	11	42.3	42.3	13	50.0	2	7.7				26
	Dijk	11	42.3		15	57.7						26
8 mrt	M	21	65.6	61.0	11	43.4						32
	M	18	56.3		14	43.7						32
13 mrt	K	43	56.6	57.3	32	42.1	1	1.3				76
	K	44	57.9		31	40.8	1	1.3				76
	B	26	50.0	35.6	26	50.0						52
	B	11	21.2		37	71.2	2	3.8	2	3.8		52
14 mrt	F	20	57.1	60.4	15	42.9						35
	F	21	63.6		12	36.4						35
19 mrt	Sluis	2	4.0	6.4	32	65.3	10	20.4	5	10.2		49
	Sluis	4	8.7		35	76.1	7	15.2				46
21 mrt	N	1	5.3	11.0	11	57.9	5	26.3	2	10.5		19
	N	3	16.7		10	55.6	3	16.7	2	11.1		18
28 mrt	L	6	15.8	18.5	31	81.6	1	2.6				38
	L	8	20.5		29	74.4	2	5.1				39
29 mrt	D	4	19.0	9.5	15	71.4	2	9.5				21
	D				20	95.2	1	4.8				21
	C			0.0	14	87.5	2	12.5				16
	C				15	93.8	1	6.2				16
2 apr	E	9	18.8	14.6	33	68.8	5	10.4	1	2.0		90
	E	5	10.4		31	64.6	9	18.8	3	6.3		89
3 apr	Dijk			0.0	3	11.1	11	40.7	13	48.1		27
	Dijk				6	20.7	12	41.4	11	37.9		29
9 apr	Mz			0.0	2	33.3	2	33.3	2	33.3		6
	Mz	1	16.7		1	16.7	2	33.3	2	33.3		6

TABEL XII

De groei van Macoma balthica in de monsters van het Balgzand uit 1980. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 1 mm		> 1 mm		n
		0 mm			n	%	n	%	n	%	
6 feb	Dijk	72	92.3	89.8	6	7.7					78
	Dijk	68	87.2		10	12.8					78
13 feb	Sluis	54	90.0	88.5	6	10.0					60
	Sluis	53	86.9		8	13.1					61
	K	26	78.8	74.3	7	21.2					33
	K	23	69.7		10	30.3					33
18 feb	Mz	24	63.2	67.1	14	36.8					38
	Mz	27	71.0		11	28.9					38
19 feb	J	16	76.2	72.2	5	23.8					21
	J	15	68.2		7	31.8					22
20 feb	M	30	83.3	84.9	6	16.7					36
	M	32	86.5		5	13.5					37
27 feb	B	79	76.7	72.2	24	23.3					103
	B	80	80.8		19	19.2					99
28 feb	L	66	68.8	71.2	30	31.2					96
	L	70	73.9		25	26.3					95
4 mrt	H	18	31.0	28.0	36	62.1	4	6.9			58
	H	15	25.0		35	58.3	10	16.7			60
5 mrt	G	15	28.3	27.4	37	69.8	1	1.9			53
	G	14	26.4		35	66.0	4	7.5			53
6 mrt	E*	48	45.7	55.5	51	48.6	6	5.7			105
	E*	66	65.3		32	31.7	3	3.0			101
10 mrt	N	11	23.9	27.4	22	47.8	11	23.9	2	4.3	46
	N	15	32.6		26	56.5	5	10.9			46
12 mrt	C	1	2.3	5.7	26	59.1	17	38.6			44
	C	4	9.1		30	68.2	10	22.7			44
13 mrt	F	5	14.3	12.7	26	74.3	4	11.4			35
	F	4	11.1		23	63.9	9	25.0			36
17 mrt	Sluis	13	16.9	18.2	54	70.1	9	11.7	1	1.3	77
	Sluis	15	19.5		51	66.2	11	14.3			77
24 mrt	Dijk	8	12.7	16.4	41	65.1	14	22.2			63
	Dijk	13	20.0		40	61.5	12	18.5			65
27 mrt	Mz			0.0	13	37.1	21	60.0	1	2.9	35
	Mz				16	45.7	19	54.3			35
31 mrt	D			0.0	9	23.7	22	57.9	7	18.4	38
	D				6	15.8	28	73.7	4	10.5	38

* slechts de helft bekeken

Tabel XIII

De groei van Macoma balthica in de monsters van het Balgzand uit 1981. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - $\frac{1}{2}$ mm		$\frac{1}{2}$ - 1 mm		> 1 mm		n
		n	%	gem.%	n	%	n	%	n	%	
2 feb	Dijk	12	100.0	100.0							12
	Dijk	12	100.0								12
5 feb	Sluis	34	82.9	87.7	7	17.1					41
	Sluis	37	92.5		3	7.5					40
9 feb	Mz	1	50.0	50.0	1	50.0					2
	Mz	1	50.0		1	50.0					2
16 feb	C	8	50.0	62.5	8	50.0					16
	C	12	75.0		4	25.0					16
17 feb	F	4	66.7	66.7	2	33.3					6
	F	4	66.7		2	33.3					6
18 feb	E										115
24 feb	M	3	27.3	27.3	8	72.7					11
	M	3	27.3		8	72.7					11
2 mrt	B	9	75.0	72.1	3	25.0					12
	B	9	69.2		4	30.8					13
4 mrt	K	11	64.7	64.7	6	35.3					17
	K	11	64.7		6	35.3					17
5 mrt	L	7	53.8	42.3	6	46.2					13
	L	4	30.8		9	69.2					13
10 mrt	H	15	71.4	70.7	6	28.6					21
	H	14	70.0		6	30.0					20
11 mrt	G	1	10.0	10.0	6	60.0	2	20.0	1	10.0	10
	G	1	10.0		7	70.0	1	10.0	1	10.0	10
16 mrt	D	5	45.5	27.3	6	54.5					11
	D	1	9.1		4	36.4	6	54.5			11
17 mrt	Sluis	2	7.4	7.6	17	63.0	6	22.2			27
	Sluis	2	7.7		17	65.4	5	19.2	2	7.7	26
23 mrt	N	4	33.3	26.7	8	66.7					12
	N	3	20.0		9	60.0	3	20.0			15
24 mrt	Dijk			0.0	4	57.1	3	42.9			7
	Dijk				3	42.9	4	57.1			7
1 apr	Mz	1	33.3	33.3	1	33.3	1	33.3			3
	Mz	1	33.3		2	66.7					3

TABEL XIV

De groei van *Macoma balthica* in de monsters van het Balgzand uit 1982. Gegeven zijn voor vier groeiklassen tweemaal een bepaling van aantal en percentage.

datum	raai	groei			0 - ½ mm		½ - 1 mm		> 1 mm		n
		0 mm		gem. %							
		n	%		n	%	n	%	n	%	
1 feb	dijk	15	100.0	100.0							15
	dijk	15	100.0								15
	sluis	49	92.5		4	7.5					53
	sluis	52	96.2		2	3.8					54
4 feb	Mz			8.4	6	100.0					6
	Mz	1	16.7		5	83.3					6
8 feb	D	7	58.3	50.0	5	41.7					12
	D	5	41.7		7	58.3					12
10 feb	L	15	71.4	73.2	6	28.6					21
	L	15	75.0		5	25.0					20
15 feb	M	33	40.7	45.4	46	56.8	2	2.5			81
	M	41	50.0		38	46.3	3	3.7			82
16 feb	E	42	89.4	84.1	5	10.6					47
	E	37	78.7		10	21.3					47
22 feb	C	9	40.9	38.7	13	59.1					22
	C	8	36.4		14	63.6					22
23 feb	J			0.0	2	100.0					2
	J				2	100.0					2
24 feb	K	43	78.2	74.0	12	21.8					55
	K	37	69.8		16	30.2					53
2 mrt	N	93	80.9	79.3	22	19.1					115
	N	80	77.7		23	22.3					103
8 mrt	F	11	33.3	30.3	19	57.6	3	9.1			33
	F	9	27.3		21	63.6	3	9.1			33
16 mrt	G	15	32.6	33.0	26	56.5	5	10.9			46
	G	15	33.3		26	57.8	4	8.9			45
17 mrt	Sluis	39	53.4	50.0	33	45.2	1	1.4			73
	Sluis	34	46.6		38	52.0	1	1.4			73
22 mrt	B	3	37.5	37.5	5	62.5					8
	B	3	37.5		5	62.5					8
23 mrt	Mz			0.0	2	22.2	6	66.7	1	11.1	9
	Mz				3	33.3	5	55.6	1	11.1	9
25 mrt	H	2	6.3	8.2	23	71.9	7	21.9			32
	H	3	10.0		21	70.0	6	20.0			30
29 mrt	Dijk			0.0	13	52.0	10	40.0	2	8.0	25
	Dijk				10	40.0	12	48.0	3	12.0	25

randje van 0 - $\frac{1}{2}$ mm, een randje van $\frac{1}{2}$ - 1 mm en een randje groter dan 1 mm. Na afloop werd bij ieder monster de datum gegeven en het resultaat chronologisch in een tabel samengevat. Naast aantallen werden ook percentages gegeven.

Om een overzicht over veertien jaar te krijgen werden de percentages berekend van nonnetjes welke reeds gegroeid waren. Dit voor perioden van vijf dagen, te beginnen met dag 21-25 (21-25 januari), voor alle jaren en raaïen samen. Met de zo ontstane curve van met groei begonnen nonnetjes werden de raaïen apart bekeken. Op grond hiervan werd gekeken naar het verschil tussen Noord- en Zuid-Balgzand. Verder werden vier strenge en vier zachte winters vergeleken. Informatie over de winters kwam uit de maandoverzichten van het K.N.M.I.

3.2. HET MONSTERPROGRAMMA VAN HET VOORJAAR VAN 1982

Om het verloop van de groei van het nonnetje meer in detail te bekijken werd een, ongeveer tweewekelijks, monsterprogramma van 24 februari tot 2 augustus uitgevoerd. Er werd 10 tot 20 m zuidelijk van Beukema's vaste monsterplaats "sluisje" gemonsterd, behalve de eerste keer. Dat was 300 m noordelijker. (zie voor monsterpunt "sluisje" Fig. 1).

Op elke monsterdatum werd bij aflopend water ca 4 m² wadbodem ca 10 cm diep met een greep opgespit en gezeefd met een 1-mm-zeef. In zo'n monster zaten 80 à 100 jonge nonnetjes. Op het lab werden de levende jonge nonnetjes uit het monster gezocht. De meeste monsters verbleven, al dan niet gesorteerd, een nacht over in een 0° C kast in potjes zeewater.

Het nonnetje is een nagenoeg isodiametrische schelp, zodat de lengte een goede maat is voor de groei (DE WILDE, 1975). Als beginlengte werd met een schuifmaat gemeten de grootste afstand tussen de anterior- en posterior- rand van de schelp

vóór de groei. De nonnetjes werden in vijf beginlengteklassen verdeeld: $4 \leq x \leq 5, 5 < x \leq 6, 6 < x < 7, 7 \leq x \leq 8, 9 \leq x \leq 10$ mm. De rest werd ook bewaard. Later is daaruit voor de schelp-lengtegroei naar klasse $8 \leq x < 9$ mm gekeken.

Na het sorteren werden de schelpen kort gekookt, vervolgens werd het vlees uit de schelp gehaald en 3 tot 5 dagen in kroesjes bij 60° C gedroogd. Na de bepaling van het drooggewicht werden de kroesjes twee uur verhit tot $500 \text{ à } 600^{\circ}$ C. Vervolgens werd het asgewicht bepaald. Het verschil vormt het asvrijdrooggewicht (a.d.g.).

De schelpen werden per beginlengteklasse in doosjes bewaard. Met een schuifmaat is op 0.1 mm nauwkeurig de lengte voor en na de groei bepaald. Zowel voor de vijf klassen als voor de rest tot ca 11 mm beginlengte. De groei werd bekeken per beginlengteklasse in de loop van de tijd. Verder werd voor twee data de beginlengte uitgezet tegen de groei.

Na afloop van al deze bepalingen werd voor de vijf gesorteerde klassen het schelpgewicht bepaald.

Op grond van deze metingen werd de groei in de loop van de tijd voor a.d.g, schelpenlengte en schelpgewicht bepaald. Daarnaast werd de groei per dag berekend. Hieronder de formule voor het a.d.g. Die voor schelpenlengte en -gewicht is analoog.

$$\text{groei a.d.g per dag} = \frac{(\text{a.d.g.})_n - (\text{a.d.g.})_{n-1}}{A}$$

Hierbij is $(\text{a.d.g.})_n$ het gewicht op een monsterdatum, $(\text{a.d.g.})_{n-1}$ het gewicht op de voorgaande monsterdag en A het aantal dagen tussen de twee monsterdata.

4. RESULTATEN

4.1. BALGZAND 1969-1982

Tabel I tot en met XIV geven voor de 14 voorjaren van 1969 tot

TABEL XV

Het begin van de groei van *Macoma balthica* op het Salgzand in de jaren 1969-1982. Voor tijdintervallen van vijf dagen zijn alle raaien en monsterpunten bijelkaar genomen en is het percentage reeds gegroeide *Macoma*'s bepaald.

periode	dagen	aantal raaien	aantal zonder groei	totaal aantal	% zonder groei	% reeds gegroeid
21-25 jan	21-25	1	4	4	100.0	0.0
26-30 jan	26-30	2	84	105	80.0	20.0
31 jan						
4 feb.	31-35	8	449	600	74.8	25.2
5- 9 feb	36-40	7	566	757	74.8	25.2
10-14 feb	41-45	13	901	1135	79.4	20.6
15-19 feb	46-50	17	997	1293	77.1	22.9
20-24 feb	51-55	17	692	1028	67.3	32.7
25 feb						
1 mrt	56-60	22	915	1333	68.6	31.4
2- 6 mrt	61-65	28	1003	1984	50.6	49.4
7-11 mrt	66-70	29	765	1491	51.3	48.7
12-16 mrt	71-75	19	386	1121	34.4	65.6
17-21 mrt	76-80	19	183	1162	15.7	84.3
22-26 mrt	81-85	19	138	1067	12.9	87.1
27-31 mrt	86-90	11	39	667	5.8	94.2
1- 5 apr	91-95	8	74	453	16.8	83.2
6-10 apr	96-100	6	8	346	2.3	97.7
11-15 apr	101-105	3	0	345	0.0	100.0

en met 1982 de aantallen en percentages groei weer in de klassen: geen groei, $0 - \frac{1}{2}$ mm groei, $\frac{1}{2} - 1$ mm groei en meer dan 1 mm groei, zoals deze bij de verschillende raaien op de verschillende dagen werd geconstateerd. Om een globaal inzicht in het begin van de groei te krijgen is voor alle raaien, dagen en jaren samen een overzicht gemaakt. Voor vijfdaagse perioden werd het percentage reeds groeiende nonnetjes berekend (Tabel XV en Fig. 2 a en b). Figuur 2b toont een s-curve, waarbij door het middenstuk, van dag 46 tot dag 90, een rechte lijn is te trekken. De lijn, met regressiecoëfficiënt 0.9803 is: $Y = 9.83 \times + 9.5$, daarbij is Y het percentage reeds groeiende

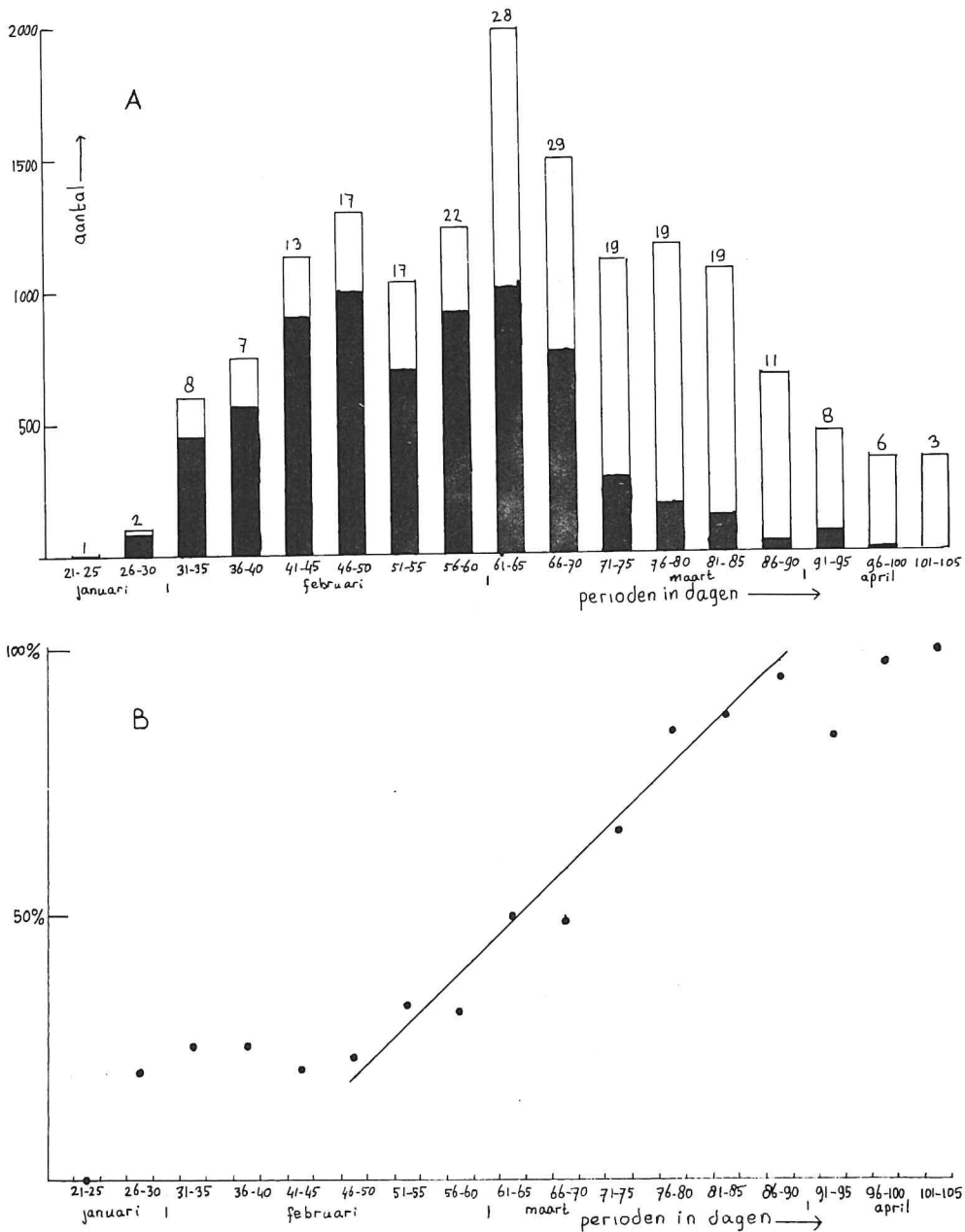


Fig. 2. Het begin van de groei van *Macoma bathica* in de periode 1969-1982. Aantal en percentages zijn als een gemiddelde uit alle gegevens (Tabel I-XIV) berekend voor vijfdaagse perioden. a. In zwart het aantal nog niet gegroeide, in wit de reeds gegroeide nonnetjes. Het aantal raaien waarop de kolom berust staat er boven. b. De percentages reeds gegroeide nonnetjes; door het middengedeelte kan een lijn $Y = 9.83 X + 9.5$ (regressiecoëfficiënt 0.9803) worden getrokken.

nonnetjes en X is 1, 2, 3, ..., waarbij 1 is periode dag 46-50, 2 is periode 51-55. Gesteld kan worden dat in het algemeen in februari de eerste nonnetjes beginnen te groeien en de meeste overige in de eerste helft van maart volgen.

TABEL XVI

De vier strengste en de vier zachtste winters uit de periode 1969 - 1982 op grond van de gemiddelde temperatuur in dec, jan, feb, mrt en in jan, feb, mrt, zoals gemeten eerst voor Den Helder later voor De Kooy door het K.N.M.I. (maandrapporten).

jaar	gem.temperatuur dec, jan, feb, mrt	gem.temperatuur jan, feb, mrt,
1978-1979	-2.8	-2.7
1969-1970	-2.0	-1.3
1968-1969	-1.6	-0.9
1981-1982	-1.0	-0.0
1976-1977	0.7	1.4
1972-1973	1.1	1.4
1973-1974	1.2	1.7
1974-1975	2.1	1.7

Uit Tabel XVI blijkt dat de winters 1978/79, 1969/70, 1968/69, 1981/82 het strengst en de winters van 1974/75, 1973/74, 1972/73 en 1976/77 het zachtst waren. Om de invloed van strenge winters te bekijken werden voor zowel de vier strengste als de vier zachtste winters vijfdaagse percentages reeds groeiende nonnetjes berekend voor de periode dag 46 tot 90 (Tabel XVII en Fig. 3). Hoewel in februari er geen duidelijk verschil is, blijkt begin maart dat de groei na zachte winters in veel grotere mate op gang is gekomen. Bij een one-way analysis of covariance bleek er significant verschil van niveau onder de veronderstelling van gelijke helling te zijn (F is 5.116 met D.F. is 1 en 14, sig. niveau is 0.040). Dit betekent

TABEL XVII

Het begin van de groei van Macoma balthica in strenge en in zachte winters. Voor tijdintervallen van vijf dagen zijn alle raaien bij elkaar genomen en zijn de percentages reeds gegroeide Macoma's berekend, zowel voor vier strenge winters als voor vier zachte winters.

periode	dagen	aantal raaien	geen groei	totaal	% geen groei	% % reeds gegroeid
De strenge winters : 1969,1970,1979,1982						
15-19 feb	46-50	2	153	257	59.5	40.5
20-24 feb	51-55	4	157	220	71.4	28.6
25 feb- 1 mrt	56-60	4	209	261	80.1	19.9
2- 6 mrt	61-65	8	347	582	59.6	40.4
7-11 mrt	66-70	7	205	309	66.4	33.6
12-16 mrt	71-75	5	205	439	46.7	53.3
17-21 mrt	76-80	7	110	376	29.3	70.7
22-26 mrt	81-85	5	27	179	15.1	84.9
27-31 mrt	86-90	3	4	124	3.2	96.8
De zachte winters : 1973,1974,1975,1977						
15-19 feb	46-50	7	414	516	80.2	19.8
20-24 feb	51-55	6	197	340	57.9	42.1
25 feb 1 mrt	56-60	10	201	305	65.9	34.1
2- 6 mrt	61-65	6	213	388	54.9	65.1
7-11 mrt	66-70	9	134	332	40.4	79.6
12-16 mrt	71-75	4	73	205	35.6	64.4
17-21 mrt	76-80	7	42	511	8.2	91.8
22-26 mrt	81-85	4	36	374	9.6	90.4

dat strenge winters het begin van de groei vertragen.

Naast variatie per jaar kon ook variatie per plaats worden verwacht. Immers, zoals in de discussie zal staan, is dit voor meerdere aspecten van het nonnetje gevonden. Daarom werd iedere raai vergeleken met het totaal overzicht (Fig. 2 a en b) Uit het resultaat bleek dat in Noordelijke raaien de nonnetjes eerder begonnen met de groei. Op grond hiervan werd een tweedeling gemaakt in de Noordelijke raaien (D, C, F, J, M, Malzwin)

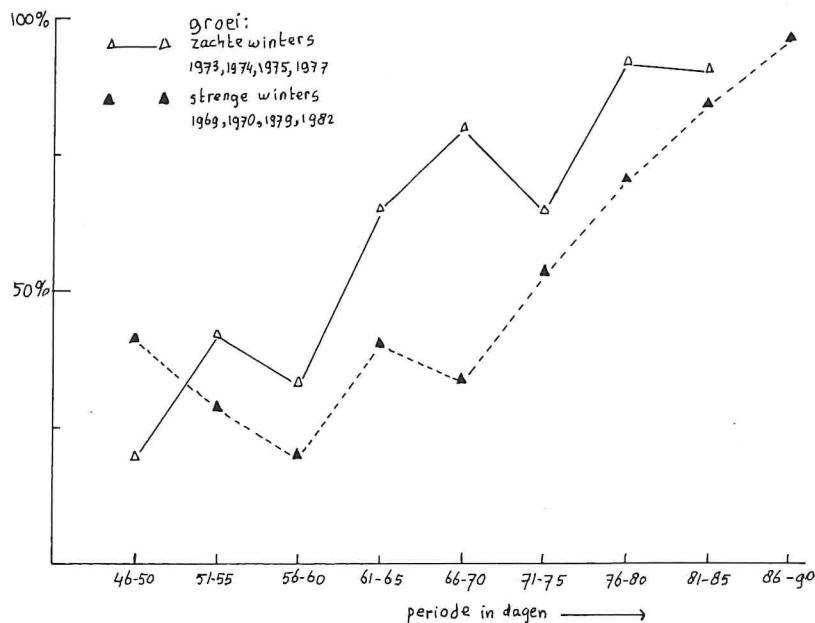


Fig. 3. Het begin van de groei van *Macoma balthica* in vier zachte (△) en vier strenge (▲) winters: percentages reeds gegroeide nonnetjes berekend voor vijfdaagse perioden voor alle raaien samen.

en Zuidelijke raaien (B, E, G, H, K, L, Sluisje en Dijk) waarvoor vijfdaagse percentages werden berekend (Tabel XVIII en Fig. 4). Duidelijk kwam het verschil naar voren. Bij een one-way analysis of covariance bleek er significant verschil van niveau onder de veronderstelling van gelijke helling te zijn (F is 28.03 met D.F. is 1 en 13; sig. niveau 0.00015). Bij Noordelijke raaien beginnen de nonnetjes eerder met hun groei.

Figuur 5 geeft voor één jaar, 1982, de percentages reeds gegroeide nonnetjes tegen de tijd. Er onder staat de gemiddelde dagtemperatuur bij het vliegveld De Kooy, nabij het Balgzand gelegen. Maar vanwege de boven vermelde verschillen tussen Noord- en Zuid- Balgzand, vallen er uit zulk een grafiek geen conclusies te trekken.

TABEL XVIII

Het begin van de groei van Macoma balthica in noordelijke en zuidelijke raaian en monsterpunten van het Balgzand. Voor tijdintervallen van vijf dagen zijn alle noordelijke raaian, M, J, F, D, C, alsmede monsterpunt Malzwin bijelkaar genomen van de jaren 1969-1882 en is het percentage reeds gegroeide Macoma's bepaald. Dit is ook gedaan voor de zuidelijke raaian: E, B, K, L, H, G, N, en monsterpunten sluisje en dijk te samen.

periode	dagen	aantal raaian	aantal zonder groei	totaal aantal	% zonder groei	% reeds gegroeid
---------	-------	------------------	---------------------------	------------------	----------------------	------------------------

De Noordelijke raaian M, J, F, D, C, alsmede monsterpunt Malzwin.

15-19 feb	46-50	10	341	529	64.5	35.5
20-24 feb	51-55	7	104	249	41.8	58.2
25 feb						
1 mrt	56-60	6	48	167	28.7	71.3
2- 6 mrt	61-65	7	66	253	26.1	73.9
7-11 mrt	66-70	12	122	324	37.7	62.3
12-16 mrt	71-75	7	68	306	22.2	77.8
17-21 mrt	76-80	4	10	66	15.2	84.8
22-26 mrt	81-85	4	2	85	2.4	97.6

De Zuidelijke raaian E, B, K, L, H, G, N en de monsterpunten sluisje en dijk

15-19 feb	46-50	7	656	764	85.9	14.1
20-24 feb	51-55	10	611	803	76.0	24.0
25 feb						
1 mrt	56-60	15	694	957	72.5	27.5
2- 6 mrt	61-65	15	937	1745	53.7	46.3
7-11 mrt	66-70	22	640	1141	56.1	43.9
12-16 mrt	71-75	14	318	815	39.0	61.0
17-21 mrt	76-80	15	347	1271	21.3	78.7
22-26 mrt	81-85	14	126	981	12.8	87.2

4.2. VOORJAAR 1982

Uitgangspunt bij de indeling in lengteklassen was de lengte vóór de groei. De verdeling over de beginlengteklassen gedurende het monsterprogramma bleef vrijwel constant (Fig. 6 en 7). De verdelingsgrafiek vertoont een dal zodat er binnen de klassen van 4 tot 10 mm twee groepen moeten zijn. Wanneer dit

vergeleken wordt met Dr. Beukema's monsters van 20 juli 1981, 1 februari 1982 en 17 maart 1982 is dit nog duidelijker (BEUKEMA, pers. med., Fig. 8). In de discussie zal op de achtergrond van deze twee groepen worden ingegaan.

Wanneer op dezelfde wijze als in het vorige deel gekeken wordt naar het begin van de groei bij de verschillende beginlengteklassen, wordt, ondanks de vrij geringe aantallen, de indruk gekregen dat er geen groot verschil is tussen de groepen met verschillende beginlengte (Fig. 9).

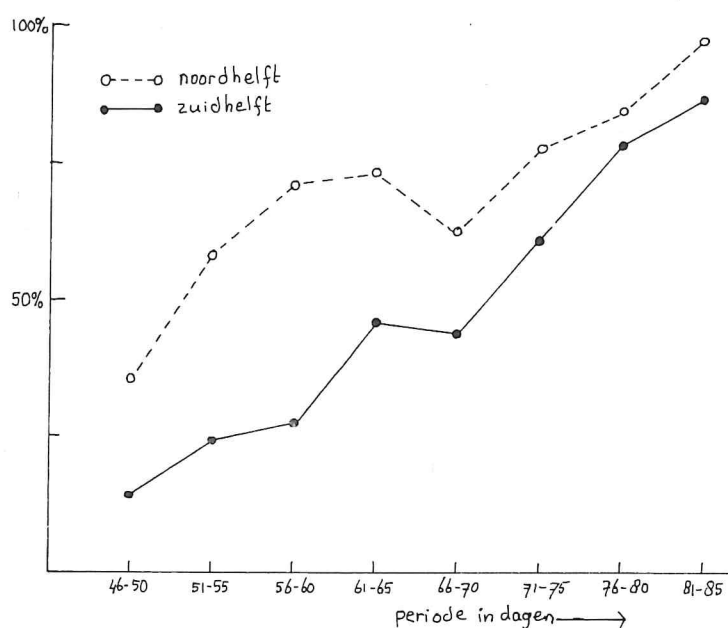


Fig. 4. De percentages reeds gegroeide nonnetjes in de zuidhelft van het Balgzand de raaien B, E, G, H, K, L, N, alsmede monsterpunt Sluisje en Dijk (●) en in de noordhelft van het Balgzand de raaien C, D, F, J, M, alsmede monsterpunt Malzwin (○).

De groei van het asvrijdrooggewicht gedurende het voorjaar is zowel absoluut als per dag opgegeven (Tabel XIX) en wel afzonderlijk voor de groepen met verschillende beginlengte (waar van het gemiddelde ook is gegeven). De zwaarste dieren blijven ook het zwaarst (Fig. 10a). De groei is begin maart be-

gonnen, wordt snel vrij groot totdat er, in de periode 28 april tot 11 mei, een sterke daling in de groei per dag is. Direct daarop is er weer een sterke groei welke eind juni geëindigd is (Fig. 11). De daling tussen 28 april en 11 mei kan worden toegeschreven worden aan het paaïen.

Het gemiddeld gewicht van de schelp voor gezelfde vijf beginlengteklassen is absoluut tegen de tijd afgezet en per

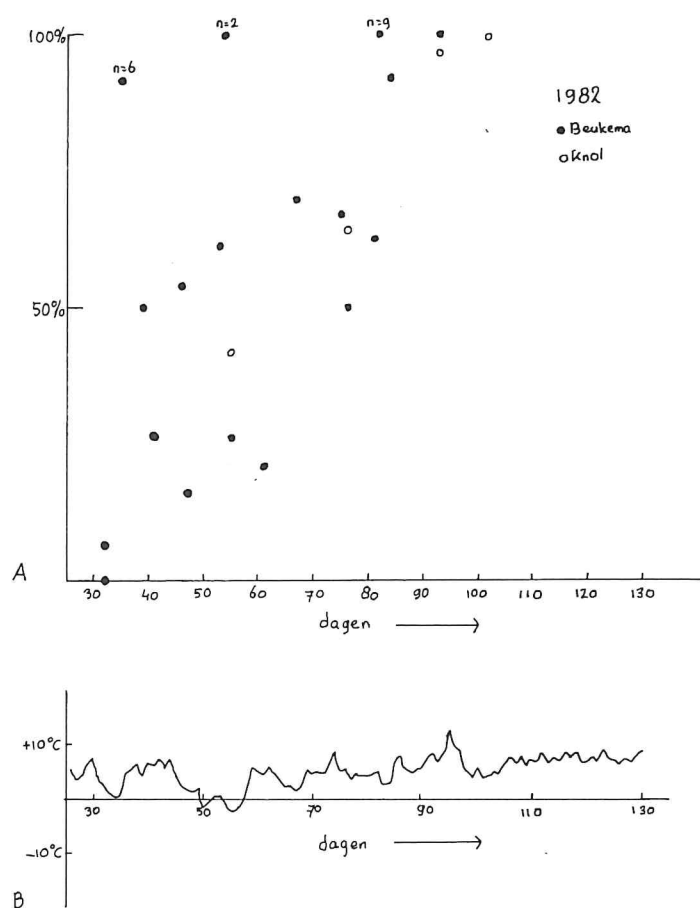


Fig. 5.a. De start van de groei van *Macoma balthica* in het voorjaar van 1982, uitgedrukt in percentages reeds groeiende nonnetjes bij de verschillende monsters van BEUKEMA en vier eigen waarnemingen. b. De gemiddelde dag temperatuur in °C bij het vliegveld De Kooy uit de maand-rapporten van het K.N.M.I.

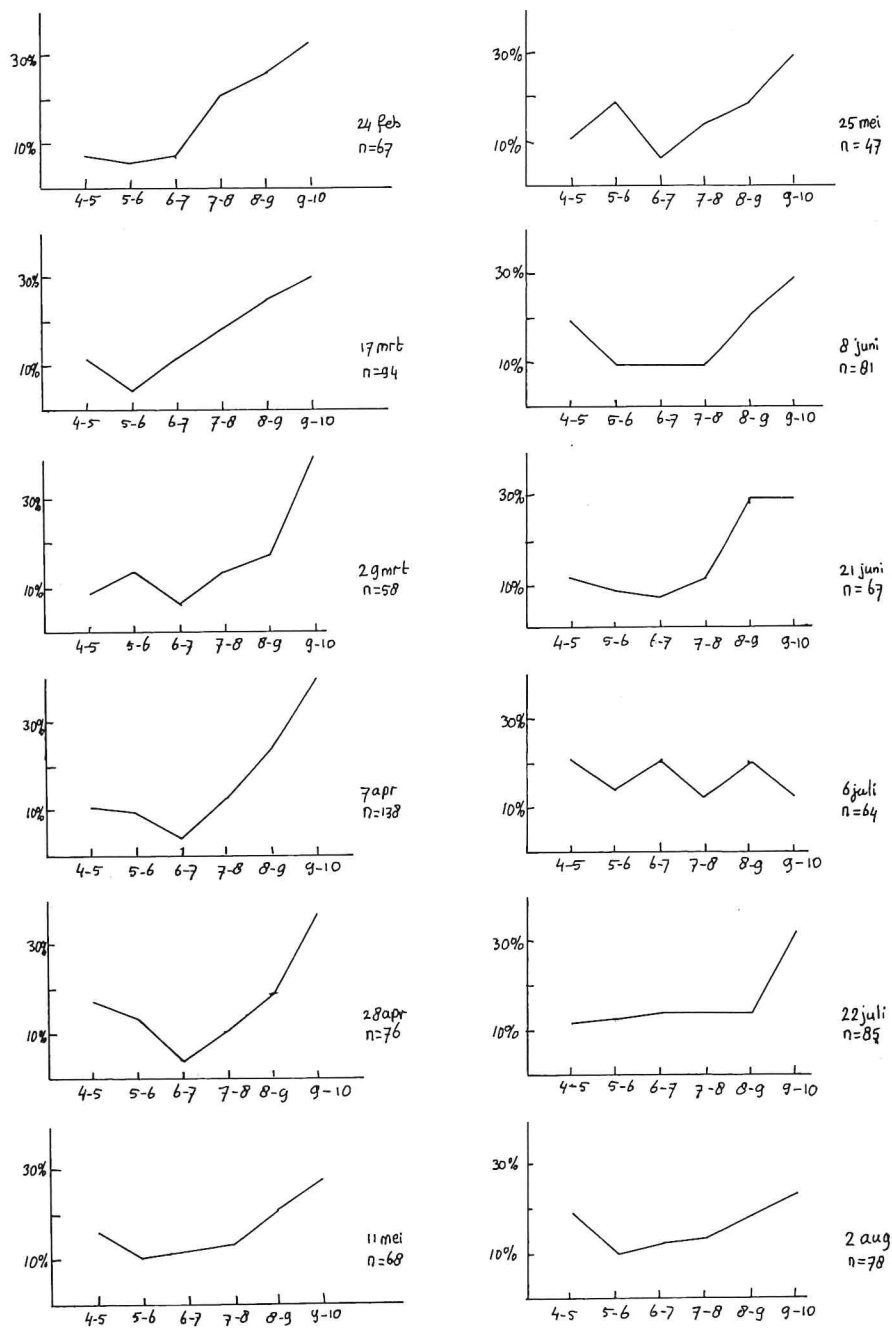


Fig. 6. De aantalsverdeling in percentages over de beginlengteklassen, lopende van 4 tot 10 mm voor iedere monsterdatum apart.

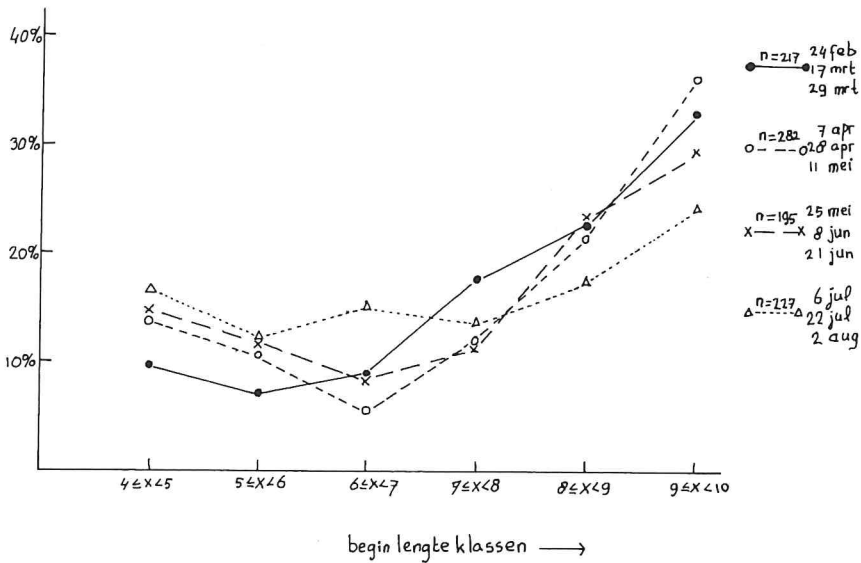


Fig. 7. De aantalsverdeling in percentages over de beginlengte klassen, lopende van 4 tot 10 mm. Steeds zijn drie opeenvolgende monsterdata samengenomen.

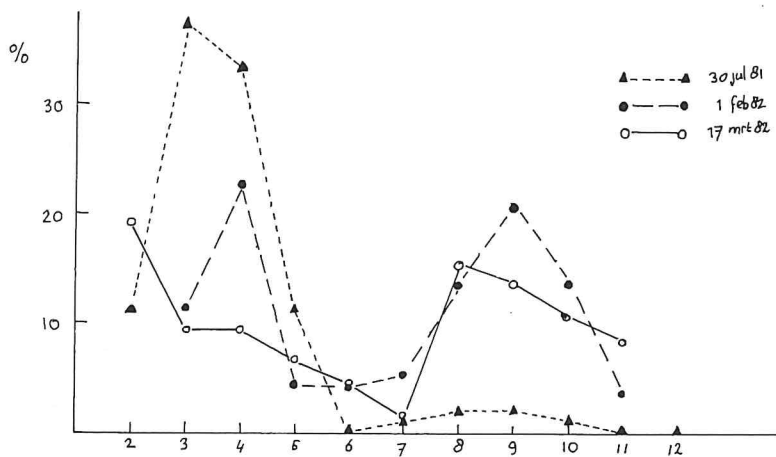


Fig. 8. Procentuele aantalsverdeling over de lengteklassen in mm van de monster 30 juli 1981, 1 februari 1982 en 17 maart 1982 door BEUKEMA (pers. med.) bij monsterpunt Sluisje verzameld. De verdeling over de lengteklassen is ongeacht groei.

dag berekend (Tabel XX, Fig. 10b en 12). De zwaarste schelpen blijven het zwaarst (Fig. 10b). In maart, april is er een geringe groei, na de paaitijd is er een erg sterke groei in schelpgewicht (Fig. 12). De ervaring dat de nieuwe schelp-randjes in het begin erg bros zijn, sluit hierbij aan. Begin juli is de groei afgelopen.

De gemiddelde schelpenlengte voor zes grootteklassen is

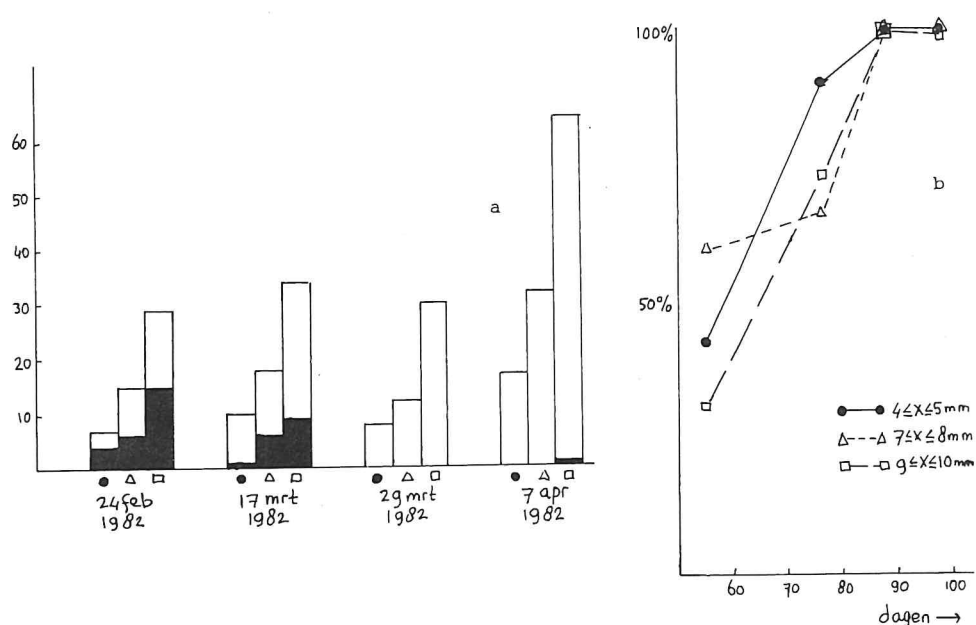


Fig. 9. De begonnen groei op de eerste vier monsterdagen van de eigen waarnemingen voor drie beginlengteklassen. a. Aantallen reeds gegroeide (wit) en nog niet groeiende (zwart) nonnetjes in de klassen 4-5 (●), 7-8 (Δ), en 9-10 mm (□). b. Berekende percentage reeds gegroeide nonnetjes.

absoluut tegen de tijd afgezet (Fig. 10c) en de lengteverandering per dag is berekend (Tabel XXI). Hoewel ook hier de grootste schelpen het grootst blijven, is duidelijk te zien dat de kleinste groepen veel harder groeien en de achterstand grotendeels inhalen. Dit is het "catching-up phenomenon" (LAMMENS, 1976). Deze is ook zichtbaar in de groei per dag (Fig. 13). De schelpenlengtegroei begon in maart, is in april, mei en

(vervolgd pagina 45)

Tabel XIX

De groei van het asvrijdrooggewicht van *Macoma balthica* gedurende het voorjaar van 1982 nabij het punt Sluisje. Gegeven zijn monsterdatum, aantal gemiddelde lengte voor groei met standaardafwijking in mm, asvrijdrooggewicht per nonnetje en verandering per nonnetje per dag in mgram. Dit voor vijf klassen met verschillende begin lengte, te weten $4 \leq x \leq 5$, $5 < x \leq 6$, $6 < x < 7$, $7 \leq x \leq 8$, $9 \leq x \leq 10$ mm. De gegevens van 1 februari zijn geschat naar gegevens van BEUKEMA (pers. med.).

datum	n	lengte voor groei $\bar{s}$		asvrijdrooggew.	verandering in asvrijdroog- gew. per dag
4 ≤ x ≤ 5 mm					
1 feb		-		-	
24 feb	7	4.47	0.446	-	
17 mrt	5	4.39	0.228	0.985	0.094
29 mrt	8	4.73	0.441	2.111	0.016
7 apr	16	4.74	0.384	2.257	0.147
28 apr	17	4.59	0.462	5.337	0.112
11 mei	13	4.73	0.287	6.799	0.304
25 mei	10	4.67	0.488	11.048	0.160
8 jun	15	4.53	0.275	13.281	0.275
21 jun	8	4.41	0.183	16.855	-0.119
6 jul	13	4.38	0.370	15.064	0.028
22 jul	11	4.58	0.386	15.512	-0.071
2 aug	13	4.57	0.261	14.728	
5 ≤ x ≤ 6 mm					
1 feb		-		-	
24 feb	2	5.60	0.100	2.573	-0.025
17 mrt	3	5.56	0.170	2.043	0.020
29 mrt	5	5.22	0.595	2.282	0.190
7 apr	11	5.47	0.396	3.989	0.159
28 apr	6	5.58	0.195	7.320	0.004
11 mei	5	5.68	0.319	7.372	0.391
25 mei	4	5.38	0.130	12.84	0.244
8 jun	9	5.34	0.375	16.251	0.369
21 jun	4	5.55	0.304	21.048	-0.067
6 jul	13	5.79	0.407	20.872	-0.042
22 jul	7	5.43	0.276	20.203	-0.459
2 aug	9	5.47	0.327	15.158	

Tabel XIX (vervolg)

datum	n	lengte voor groei $\bar{s}$		asvrijdrooggew.	verandering in asvrijdroog- gew. per dag
6 < x < 7 mm					
1 feb		-		-	
24 feb	5	6.44	0.242	2.268	
17 mrt	10	6.25	0.311	-	0.049
29 mrt	4	6.50	0.412	3.90	0.088
7 apr	5	6.54	0.472	4.692	0.242
28 apr	6	6.93	0.461	9.782	0.128
11 mei	9	6.58	0.457	11.451	0.836
25 mei	4	6.20	0.418	23.15	-0.094
8 jun	5	6.42	0.360	21.84	0.126
21 jun	6	6.35	0.293	23.48	0.068
6 jul	9	6.67	0.408	22.46	0.141
22 jul	10	6.48	0.236	24.72	-0.243
2 aug	8	6.25	0.200	22.053	
7 ≤ x ≤ 8 mm					
1 feb				2.	
24 feb	14	7.45	0.327	-	
17 mrt	18	7.37	0.348	3.683	0.189
29 mrt	12	7.78	0.413	5.953	0.223
7 apr	32	7.80	0.474	7.959	0.148
28 apr	10	7.79	0.499	11.060	0.160
11 mei	11	7.85	0.440	13.146	0.446
25 mei	11	7.72	0.349	19.384	0.318
8 jun	12	7.56	0.501	23.829	0.216
21 jun	12	7.84	0.210	26.638	-0.336
6 jul	9	7.73	0.353	21.594	0.228
22 jul	15	7.55	0.386	25.239	-0.407
2 aug	10	7.48	0.366	20.768	
9 ≤ x ≤ 10 mm					
1 feb				5.	
24 feb	29	9.39	0.358	5.557	0.063
17 mrt	34	9.52	0.384	6.877	0.251
29 mrt	30	9.76	0.566	9.890	0.296
7 apr	64	9.74	0.454	12.505	0.223
28 apr	35	9.77	0.467	17.188	0.037
11 mei	24	9.63	0.491	17.664	0.457
25 mei	23	9.77	0.443	24.066	0.240
8 jun	23	9.52	0.387	27.430	0.172
21 jun	23	9.42	0.400	29.671	0.076
6 jul	12	9.76	0.423	30.813	-0.210
22 jul	29	9.58	0.361	27.453	-0.170
2 aug	26	9.65	0.386	25.58	

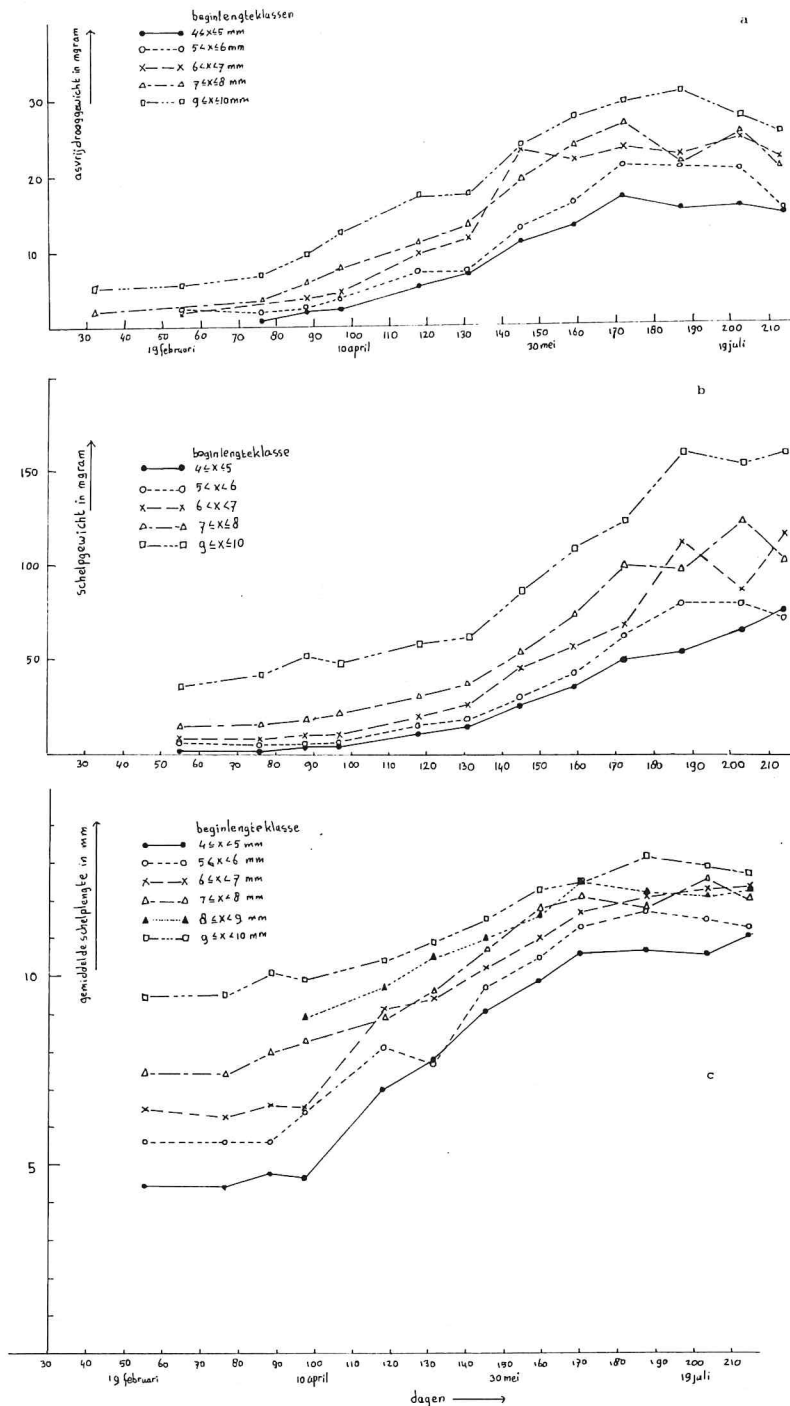


Fig. 10. Groei in de loop van het voorjaar van 1982, voor 5 of 6 beginlengteklassen. a. Asvrijdrooggewicht (cf. Tabel XIX). b. Schelpgewicht (cf. Tabel XX). c. Schelplengte (cf. Tabel XXI).

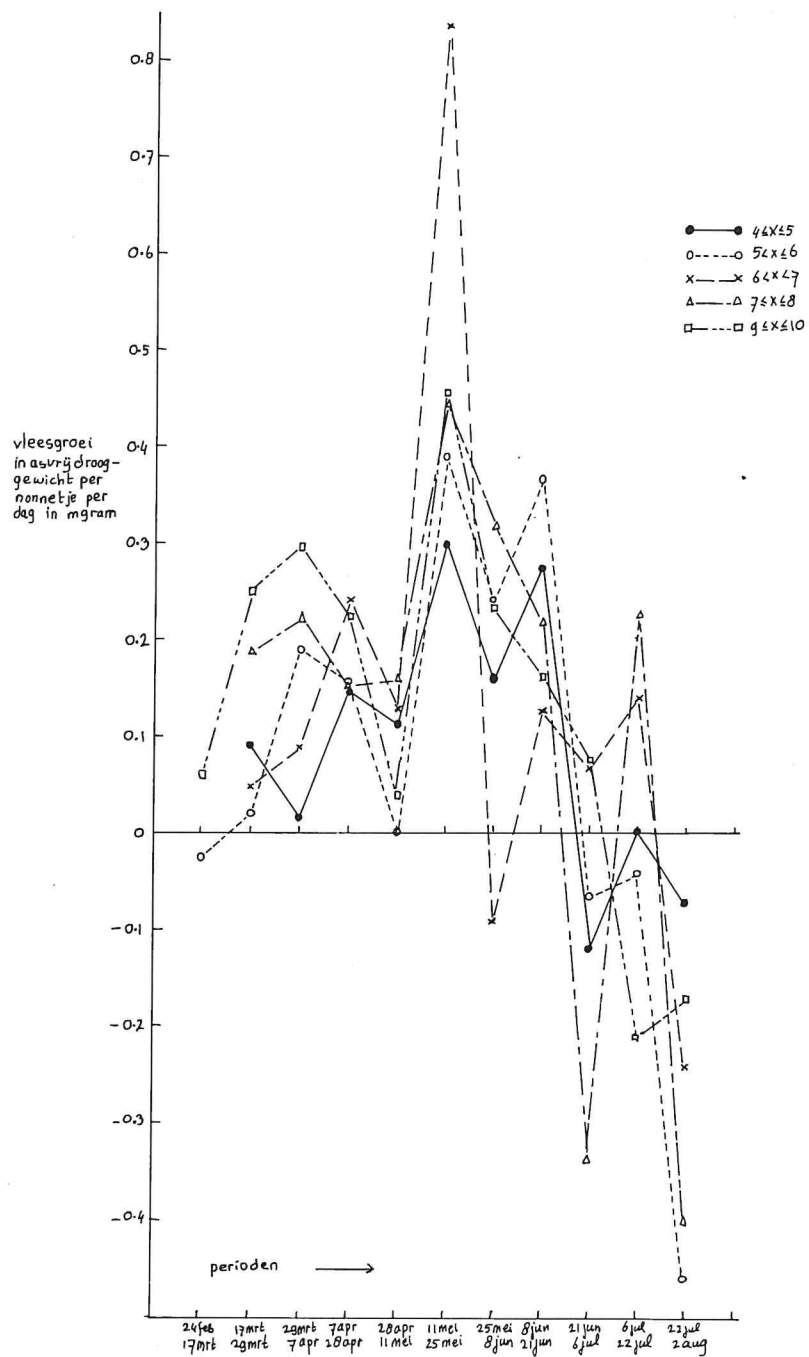


Fig. 11. Groei van het asvrijdrooggewicht per dag per nonnetje weergegeven voor de perioden tussen de monsterdata berekend uit de gegevens van die data (cf. Tabel XIX).

TABEL XX

De groei in schelpgewicht van *Macoma balthica* gedurende het voorjaar van 1982 nabij het punt Sluisje. Gegeven zijn monsterdatum, aantal alsmede het gemiddeld gewicht en de groei in schelpgewicht per nonnetje per dag in mgram. Dit voor vijf klassen met verschillende beginlengte, te weten $4 \leq x \leq 5$, $5 < x \leq 6$, $6 < x < 7$, $7 \leq x \leq 8$, $9 \leq x \leq 10$ mm. De gemiddelde beginlengte met standaardafwijking van de monsters staan in tabel

datum	n	schelpgewicht	schelpgewicht per dag
$4 \leq x \leq 5$			
24 feb	8	2.811	-0.008
17 mrt	11	2.639	0.124
29 mrt	8	4.126	0.067
7 apr	19	4.725	0.302
28 apr	19	11.070	0.326
11 mei	13	15.309	0.876
25 mei	10	27.565	0.671
8 jun	15	36.956	1.112
21 jun	8	51.406	0.240
6 jul	13	55.006	0.691
22 jul	11	66.056	1.137
2 aug	13	78.565	
$5 < x \leq 6$			
24 feb	1	6.543	0.057
17 mrt	3	5.340	0.003
29 mrt	5	5.372	0.250
7 apr	10	7.624	0.404
28 apr	6	16.102	0.226
11 mei	5	19.040	0.896
25 mei	4	31.588	0.944
8 jun	9	44.802	1.483
21 jun	4	64.083	1.180
6 jul	13	81.785	0.009
22 jul	7	81.921	-0.656
2 aug	9	74.694	

Tabel XX (vervolg)

datum	n	schelpgewicht	schelpgewicht per dag
$6 \leq x < 7$			
24 feb	5	8.796	0.001
17 mrt	10	8.810	0.140
29 mrt	4	10.485	0.033
7 apr	5	10.782	0.472
28 apr	6	20.692	0.419
11 mei	9	26.134	1.432
25 mei	4	46.185	0.788
8 jun	5	57.210	0.981
21 jun	6	69.967	2.899
6 jul	9	113.453	-1.544
22 jul	10	88.745	2.742
2 aug	8	118.904	
$7 \leq x \leq 8$			
24 feb	15	15.371	0.041
17 mrt	18	16.226	0.289
29 mrt	12	19.693	0.296
7 apr	32	22.356	0.445
28 apr	10	31.706	0.493
11 mei	11	38.117	1.267
25 mei	11	55.857	1.418
8 jun	12	75.705	2.583
21 jun	12	109.283	-0.667
6 jul	9	99.978	1.574
22 jul	15	125.163	-1.763
2 aug	10	105.770	
$9 \leq x \leq 10$			
24 feb	29	37.634	0.225
17 mrt	34	42.351	0.751
29 mrt	29	51.357	-0.217
7 apr	64	49.405	0.481
28 apr	35	59.498	0.279
11 mei	24	63.121	1.739
25 mei	23	87.470	1.659
8 jun	23	110.697	1.210
21 jun	23	126.424	1.672
6 jul	12	151.508	-0.327
22 jul	29	146.276	0.506
2 aug	26	151.840	

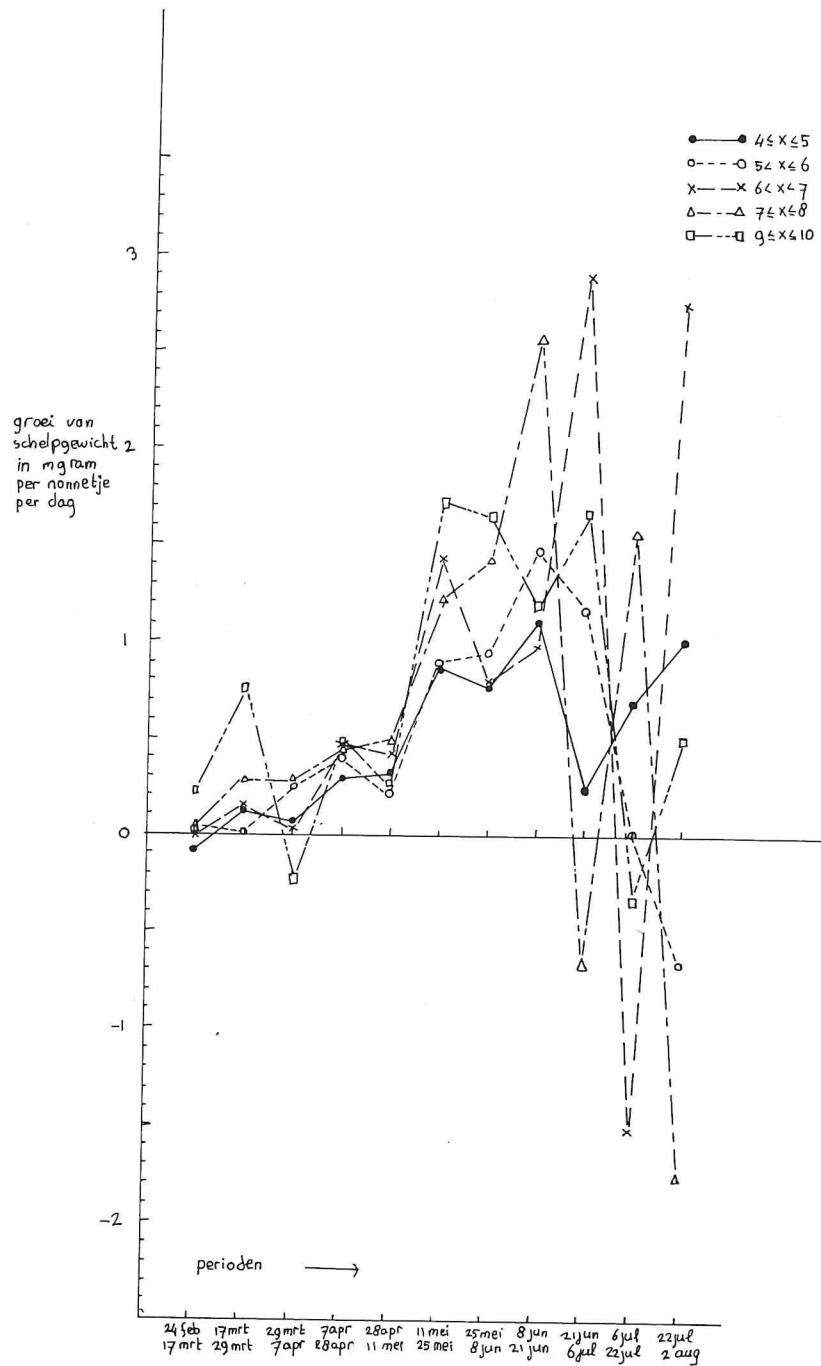


Fig. 12. Groei van het schelpgewicht in mg per nonnetje per dag weergegeven voor vijf beginlengteklassen voor de perioden tussen de monsterdata berekend uit de gegevens van die data (cf. Tabel XX).

TABEL XXI

De schelpgroei van *Macoma balthica* gedurende het voorjaar van 1982 nabij het punt sluisje. Gegeven zijn monsterdatum, aantal, alsmede gemiddelde lengte voor groei met standaardafwijking, gemiddelde groei met standaard afwijking en groei per nonnetje per dag in mm. Dit voor zes klassen met oplopende begin lengte, te weten $4 \leq x < 5$, $5 \leq x < 6$, $6 \leq x < 7$, $7 \leq x < 8$, $8 \leq x < 9$, $9 \leq x < 10$ mm. N.B. de eerste drie data geschatte groei.

datum	n	lengte voor groei		groei		groei per dag tussen aangegeven en voorgaande datum
		$\bar{s}$		$\bar{s}$		
$4 \leq x < 5$ mm						
24 feb	8	4.47	0.446	0.09		0.01
17 mrt	9	4.39	0.228	0.3		0.00
29 mrt	8	4.73	0.441	0.3		0.07
7 apr	10	4.58	0.271	0.9	0.418	0.07
28 apr	10	4.58	0.256	2.4	0.458	0.06
11 mei	11	4.58	0.279	3.2	0.589	0.09
25 mei	5	4.56	0.320	4.5	0.354	0.06
8 jun	16	4.56	0.281	5.3	0.819	0.07
21 jun	9	4.39	0.185	6.2	0.636	0.01
6 jul	13	4.41	0.292	6.3	0.809	0.00
22 jul	10	4.28	0.223	6.3	0.840	0.01
2 aug	15	4.51	0.272	6.6	0.692	
$5 \leq x < 6$ mm						
24 feb	2	5.60	0.100	0.2		-0.005
17 mrt	3	5.56	0.170	0.1		0.03
29 mrt	5	5.22	0.595	0.4		0.06
7 apr	15	5.45	0.268	0.9	0.418	0.09
28 apr	10	5.42	0.256	2.7	0.595	-0.02
11 mei	7	5.33	0.243	2.4	0.309	0.14
25 mei	9	5.26	0.206	4.4	0.553	0.06
8 jun	8	5.30	0.245	5.2	0.755	0.03
21 jun	5	5.62	0.306	5.6	0.662	0.04
6 jul	9	5.48	0.315	6.2	0.934	0.00
22 jul	11	5.29	0.291	6.2	0.643	-0.07
2 aug	8	5.85	0.652	5.4	0.262	

Tabel XXI (vervolg)

datum	n	lengte voor groei $\bar{s}$	groei $\bar{s}$	groei per dag tussen aangegeven en voorgaande datum
$6 \leq x < 7$ mm				
24 feb	5	6.44 0.242	0.1	0.005
17 mrt	10	6.25 0.311	0.2	0.02
29 mrt	4	6.50 0.412	0.4	0.00
7 apr	5	6.42 0.271	0.4 0.331	0.10
28 apr	3	6.50 0.294	2.6 0.471	0.03
11 mei	8	6.38 0.273	3.0 0.815	0.06
25 mei	3	6.43 0.125	3.8 0.374	0.05
8 jun	8	6.50 0.381	4.5 0.767	0.06
21 jun	5	6.44 0.233	5.3 0.712	0.03
6 jul	13	6.42 0.314	5.7 0.828	0.01
22 jul	12	6.54 0.256	5.8 0.606	0.03
2 aug	10	6.27 0.241	6.1 0.994	
$7 \leq x < 8$ mm				
24 feb	14/5	7.45 0.327	0.1	0.005
17 mrt	18	7.37 0.348	0.2	0.01
29 mrt	12	7.78 0.413	0.3	0.06
7 apr	16	7.45 0.229	0.8 0.417	0.03
28 apr	8	7.38 0.254	1.5 0.764	0.05
11 mei	9	7.51 0.223	2.1 0.609	0.08
25 mei	7	7.51 0.270	3.2 0.835	0.08
8 jun	8	7.54 0.371	4.3 0.711	0.01
21 jun	8	7.73 0.173	4.4 1.055	-0.01
6 jul	8	7.59 0.262	4.2 0.975	0.05
22 jul	12	7.63 0.271	5.0 0.883	-0.05
2 aug	11	7.62 0.269	4.4 0.813	

Tabel XXI (vervolg)

datum	n	lengte voor groei		groei		groei per dag tussen aangegeven en voorgaande datum
		$\bar{s}$		$\bar{s}$		
$8 \leq x < 9$ mm						
24 feb	-					
17 mrt	-					
29 mrt	-					
7 apr	33	8.41	0.265	0.5	0.336	
28 apr	16	8.44	0.262	1.3	0.468	0.04
11 mei	14	8.49	0.315	2.0	0.301	0.05
25 mei	9	8.36	0.287	2.6	0.463	0.04
8 jun	17	8.48	0.311	3.1	0.607	0.04
21 jun	20	8.49	0.322	4.0	1.073	0.07
6 jul	13	8.59	0.264	3.6	0.539	-0.03
22 jul	12	8.49	0.301	3.6	0.607	0.00
2 aug	15	8.66	0.263	3.6	0.486	0.00
$9 \leq x < 10$ mm						
24 feb	29	9.39	0.358	0.06		0.002
17 mrt	34	9.52	0.384	0.1		0.02
29 mrt	30	9.76	0.566	0.3		0.01
7 apr	54	9.53	0.290	0.4	0.237	0.02
28 apr	27	9.50	0.273	0.9	0.377	0.05
11 mei	19	9.42	0.350	1.5	0.533	0.04
25 mei	14	9.47	0.306	2.0	0.408	0.05
8 jun	25	9.54	0.351	2.7	0.536	0.03
21 jun	20	9.35	0.271	3.1	0.455	0.04
6 jul	8	9.45	0.320	3.7	0.593	-0.03
22 jul	28	9.45	0.288	3.4	0.609	-0.02
2 aug	19	9.45	0.241	3.2	0.623	

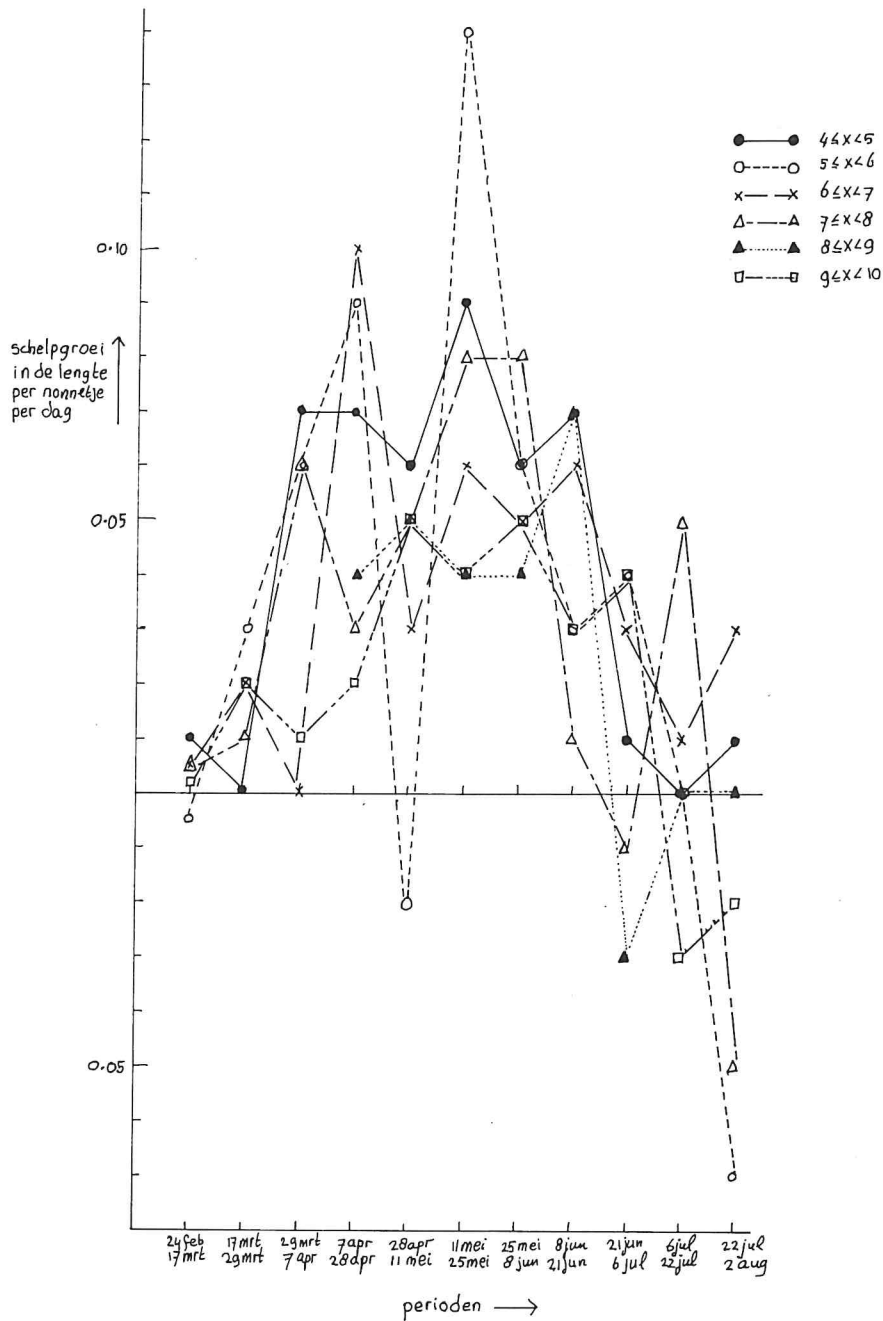


Fig. 13. Groei van de schelp lengte in mm per nonnetje per dag weergegeven voor zes beginlengteklassen voor de perioden tussen de monsterdata berekend uit de gegevens van die data (cf. Tabel XXI).

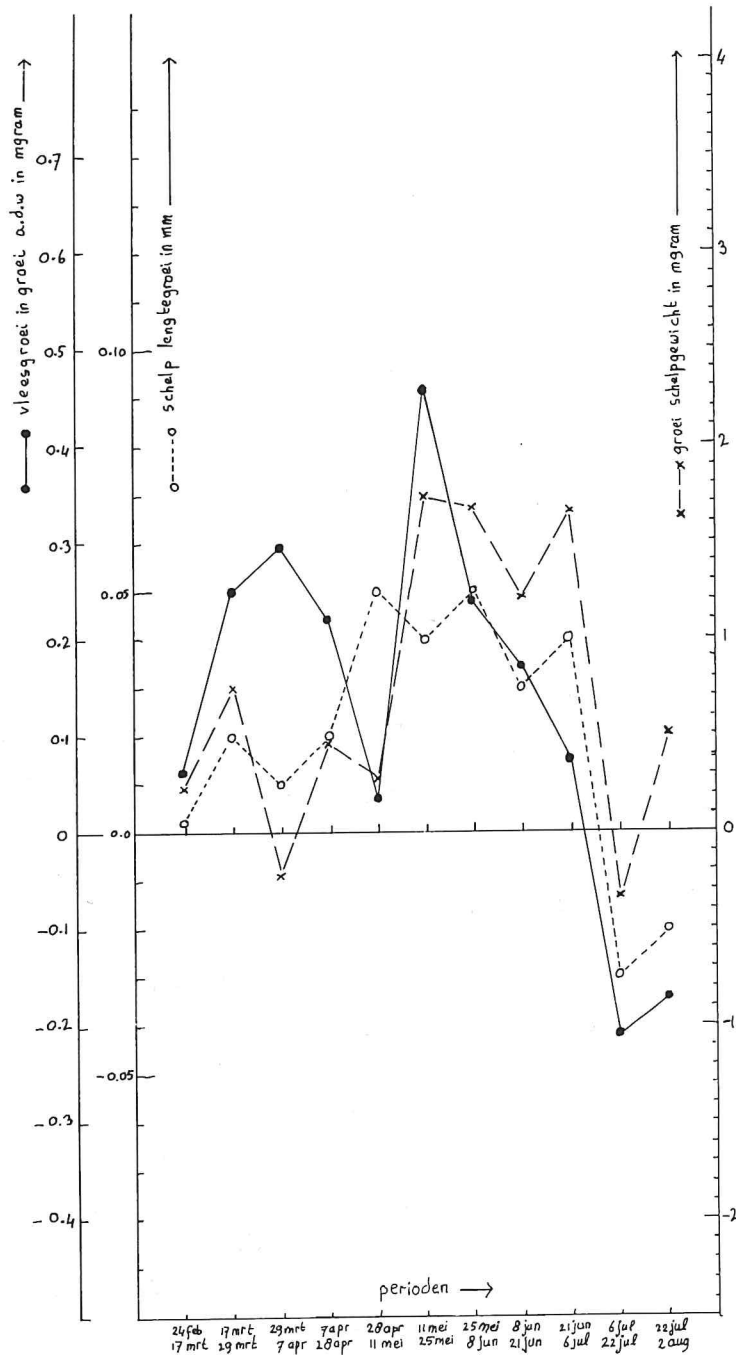


Fig. 14. De groei per dag van het asvrijdrooggewicht, schelpenlengte en schelpgewicht onderling vergeleken, voor de beginlengteklasse, 9-10 mm, (cf. Figs 11, 12 en 13).

juni het grootst en begin juli afgelopen (Fig. 13).

Het volgende beeld wordt verkregen wanneer we schelp-lengtegroei, schelpgewichtgroei en groei van het a.d.g. vergelijken (Fig. 11-13; Fig. 14 geeft een samenvatting voor de beginlengteklasse $9 \leq x \leq 10$ mm). Vanaf maart groei van het a.d.g. tot eind april, begin mei de paaitijd plaats vindt. Nadat er een geringe groei in de paaitijd is, forse groei tot half

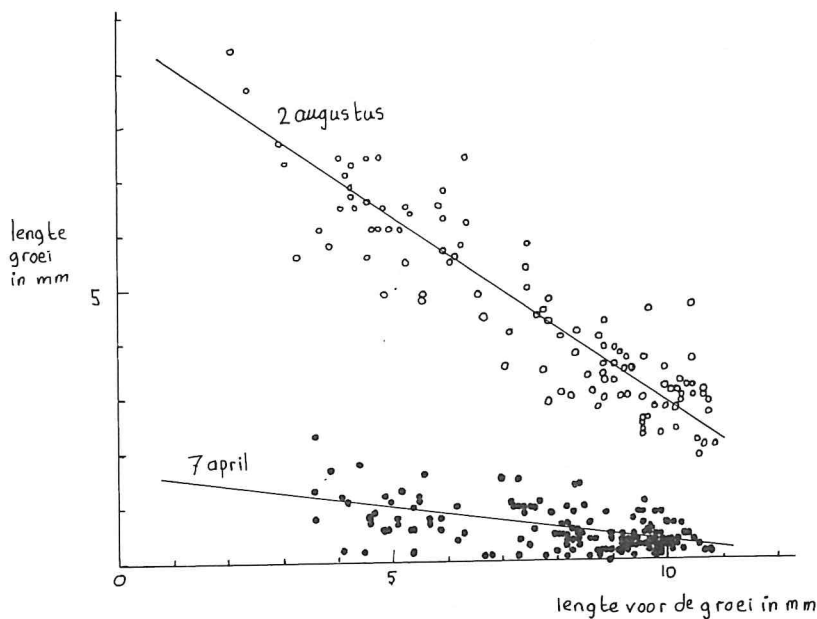


Fig. 15. Voor twee monsterdata, 7 april en 2 augustus, is de schelp-lengtegroei (mm) tegen de beginlengte (mm) uitgezet. De lijn voor 7 april is $Y = 1.5699 - 0.1206 X$ met richtingscoëfficiënt 0.3138; de lijn voor 2 augustus is $Y = 9.7912 - 0.6887 X$ met richtingscoëfficiënt 0.8349, waarbij Y is schelp-lengtegroei en X beginlengte.

juni. Vanaf eind-maart tot begin juli is er een grote schelp-lengtegroei waarin, afgezien misschien van de kleinste klassen, weinig van de paaitijd is te merken. Bij de groei van het schelpgewicht blijkt deze van maart tot de paaitijd vrij gering is, na de paaitijd is zij tot begin juli groot. Opgemerkt moet worden dat in de Figuren 12-14 bij de laatste monsterdata de groei van schelpgewicht en - lengte soms negatief is.

Dit is theoretisch onmogelijk, waarschijnlijk is er een toevallige variatie in de monsters, welke bij geringe groei oorzaak kan zijn van een "om nul slingeren" van de "groei". In hoeverre de negatieve groei in a.d.g. reëel is of ook een gevolg is van dit "slingerende" is moeilijk te zeggen, daar deze wel negatief kan zijn.

Figuur 15 geeft de schelpenlengtegroei op iets andere wijze. Tegen de beginlengte is de groei uitgezet op twee monsterdata: 7 april, wanneer de groei voor het eerst nauwkeurig gemeten kon worden, en 2 augustus, de laatste dag van de monsterprogramma. Door beide puntenwolken is een lijn berekend met lage richtingscoëfficiënten (respectievelijk 0,314 en 0,825). Een best-fit computerprogramma gaf geen betere kromme. Duidelijk is het "catching-up phenomenon", vooral bij 2 augustus. De kleinere lengteklassen worden relatief veel groter, maar ook: grotere lengteklassen blijven iets groter. Bijvoorbeeld een nonnetje van 4 mm wordt ca 11 mm, die van 11 mm ca 13 mm.

5. DISCUSSIE

5.1. BALGZAND 1969-1982

De nonnetjes van het Balgzand-programma zijn op leeftijd en niet op grootteklassen gesorteerd. In het programma van het voorjaar van 1982 werd juist op grootteklassen gelet. Een duidelijk verschil in begin van de groei werd daarbij niet gevonden (Fig. 9), zodat dit verschil de resultaten niet heeft beïnvloed.

De groei van jonge nonnetjes begint in het algemeen voor de eerste in februari, begin maart volgt de rest. Dit komt overeen met DE WILDE (1975). BEUKEMA & DE BRUIN (1977) stelde het begin van het tweede groeiseizoen in maart, voor volwasse

nonnetjes in april. LAMMENS (1967, Fig. 16) vond het begin van de groei in april. Daarbij moet opgemerkt worden dat hij niet naar de groei kleiner dan een halve mm keek en dat zijn waarnemingen volgden op een strenge winter. Deze Balgzand-waarnemingen komen dus overeen met het hier gevondene.

CHAMBERS & MILNE (1975) vonden in Ythan Estuary (Schotland) dat de groei begon tussen begin maart en eind april. ANKAR (1980) vond een snelle groei voor Oostzee (58° NB) nonnetjes in april. Het begin van de groei geeft hij niet aan, maar zal in maart zijn (zie ANKAR, 1980, Fig. 3). WORTHMANN (1976) vond het begin van de groei in de Kieler Bocht in mei. Het zuidelijkst komt het nonnetje in Europa voor in het Gironde estuarium. Daar begint de groei in februari (BACHELET, 1979). GILBERT (1973) vond in Rand Harbour (Falmouth, Mass. U.S.A., 41° NB) groei gedurende heel het jaar. Een grote zomergroei begint als de populatie aan het paaien is en eindigt in augustus. Daarbij moet worden opgemerkt dat zij tussen 16 maart en 21 mei geen monster had. In San Francisco Bay (U.S.A.) dat op 38° NB ligt, begint de groei al in januari (NICHOLS & THOMPSON, 1982). Dit vroege begin zal te maken hebben met het voor het nonnetje ongunstige warme klimaat in het late voorjaar en de zomer aldaar. De indruk, die gekregen wordt uit al dit onderzoek, is dat op lagere breedte, waar het warmer is, de nonnetjes eerder beginnen dan op de hogere breedtegraden. Mag het begin van de groei variëren, de grootste groei vindt plaats, zoals NICHOLS & THOMPSON (1982) stellen, in het late voorjaar en de vroege zomer, ondanks verschillen in temperatuur. Dit was ook in het voorjaar van 1982 op het Balgzand het geval.

Het begin van de groei varieert van jaar tot jaar. Na strenge winters beginnen de meeste nonnetjes later (Fig. 3).

De oorzaak van de latere start van de groei ligt waarschijnlijk aan een minimum temperatuur die nodig is voor het begin van de groei. Hoewel er een jaar-tot-jaar variatie is bij de primaire productie van microphytobenthos, een belangrijke voedselbron voor het nonnetje, is deze niet duidelijk met strenge of zachte winters gecorreleerd (CADÉE, 1980, Fig. 3). Het is niet waarschijnlijk dat het voedselaanbod remmend werkt op het begin van de groei bij nonnetjes.

Voor verschillende andere aspecten van het nonnetje zijn ook van-jaar-tot-jaar verschillen gevonden, bijvoorbeeld totale lengtegroei in een jaar (BEUKEMA, CADÉE & JANSSEN, 1977) en in aantallen (BEUKEMA, 1980). Bij de lengtegroei werd een relatie gevonden met de hoeveelheid dagen met oostenwinden. Dan staat het wad veel langer droog en is er minder tijd om voedsel te krijgen.

Het eerdere begin van de groei bij de noordelijke raaien is opvallend (Fig. 4). Het voedselaanbod en de totale groei zijn er niet het hoogst (BEUKEMA, CADÉE & JANSSEN, 1977). Ook is het onwaarschijnlijk dat het voedsel er eerder zou zijn dan op de zuidelijke raaien. Het verschil in begin van de groei is gebaseerd op vijfdaagse perioden. Gezien de afstanden en getijwerking op het Balgzand, is het onwaarschijnlijk dat er meer dan een of twee dagen verschil in aankomst van voedsel zal zijn. Mogelijk speelt de temperatuur een rol. Bij de enig uitgebreide temperatuurmeting op het Balgzand waren de noordelijke raaien kouder dan de zuidelijke (MANUELS, 1978). Maar deze meting vond in mei plaats. Waarschijnlijk is dat in de winter anders. In de winter is het Noordzeewater warmer dan het Waddenzeewater. Dan is ook het water in het Marsdiep warmer dan dicht bij de kust. In de zomer is dit andersom (POSTMA & VERWEY, 1950). De noordelijke raaien liggen

veel dichters bij het Marsdiep dan de zuidelijke raaien. Aan-
nemelijk is het dus dat 's winters de noordelijke raaien warmer
zijn dan de zuidelijke en 's zomers andersom. Het eerder be-
ginnen van de groei van de nonnetjes in warmere noordelijke
raaien wijst naar een minimum temperatuur waarbij de groei
begint.

DE WILDE (1975, Tab. II) heeft de groei van nonnetjes
bestudeerd in laboratorium-experimenten. De groei vindt plaats
bij een temperatuur tussen de 0 en 15° C met een optimum bij
10° C. Opvallend was dat bij jonge nonnetjes (ca 8 mm) de
groei bij 10° C veel groter was dan bij 0 of 5° C. Voor de
grotere exemplaren maakte dat veel minder uit. Dit kan een
aanwijzing zijn dat voor de nonnetjes, zoals in dit onderzoek
bekeken, een minimum temperatuur voor het begin van de groei
nodig is.

Dat temperatuur van belang is bij de groei van het non-
netje is door meerdere auteurs gevonden bijvoorbeeld GREEN,
1973; DE WILDE, 1975; BEUKEMA & DE BRUIN, 1977; NICHOLS &
THOMPSON, 1982.

Bij het onderzoek naar relatie tussen waargenomen ver-
schillen en hun oorzaken moet worden opgemerkt dat de Wadden-
zee een complex systeem is waarvan vele invloeden onbekend
of onmeetbaar zijn: naast voedsel en temperatuur, kunnen stor-
men, winden, plotselinge weersveranderingen, ect. een rol
spelen.

5.2. VOORJAAR 1982

Alvorens in te gaan op de groei gedurende het voorjaar van
1982, enige opmerkingen over de bekeken monsters. Het was de
bedoeling het groeiseizoen van nonnetjes uit 1981 te bekijken.
Daartoe werden nonnetjes zonder duidelijke groeiring verdeeld

in beginlengteklassen tussen 4 en 10 mm, er van uitgaande dat deze één jaarklasse vormen. De verdeling van de aantallen over de beginlengteklassen (Fig. 6 en 7) blijkt een dal te vertonen. Er zijn twee groepen. De gegevens van Beukema (pers. med.) van het monsterpunt Sluisje van juli 1981, februari 1982, en maar 1982 geven deze twee groepen nog duidelijker weer (Fig. 8). Het is de vraag of deze twee groepen, kleintjes tussen 2 en 6 mm, grotere tussen 6 en 11 mm, één jaarklasse vormen.

In juli 1981 is er een hele grote groep kleintjes en een relatief kleine groep grotere. De kleintjes vormen duidelijk de broedval van 1981. In het voorjaar van 1982 zijn beide groepen even groot. Een opvallend verschijnsel vormt bij de groep grotere nonnetjes een klein kalkrandje ca 1 mm van de top. Uitgaande van een redelijke groei na de broedval, dus in de zomer en herfst, zouden de broedjes van 81 de groep grotere nonnetjes van februari 82 worden. In dat geval moet een verklaring worden gezocht voor de oorsprong van de groep kleinere.

Een mogelijkheid is dat de kleinere een najaarsbroedval van 81 zijn. Evenwel, DE WILDE & BERGHUIS (1978) vonden gedurende een reeks van jaren geen tweede broedval in het najaar.

Een andere mogelijkheid is dat de kleintjes van februari 82 de broedval van 81 is en de grotere broedval van 80 zijn welke, terecht gekomen op een ongunstige plaats, nauwelijks groeiden, slechts een wit kalkrandje vormden en pas in het voorjaar van 81, op een betere plek aangekomen, beginnen met groeien. Door hun achterstand zijn zij in februari '82 nog vrij klein, maar groter dan het broedval van '81. Indien dit juist is betekent dit dat bij de datering op grond van jaarringen een deel van elke bepaalde jaarklasse in feite een jaar jonger is. De kleine witte kerntjes, bij de jongste schelpen

nog wel zichtbaar, vallen op exemplaren van een paar jaar oud niet goed meer te onderscheiden. De duidelijke tweetoppigheid (Fig. 8) suggereert niet dat de groep grotere een staart is van een nog grotere groep. Eigenlijk is dit wel te verwachten wanneer een deel van een broedval slecht gedijt. Naast een slechte en goede groep verwacht je dan ook een middengroep. ANKAR (1980) vond een asymmetrische grafiek met een staart van slechtgroeiende nonnetjes.

Tenslotte kan migratie een rol spelen, hoewel DE VLAS (1973) vooral migratie van kleine nonnetjes (tot ca 6 mm) van het Balgzand af constateerde en LAMMENS' (1967 pp 375) gedachte, dat de kleintjes immigranten uit de Noordzee zijn, niet erg waarschijnlijk is. Evenwel kan er binnen het Balgzand migratie plaats vinden van ongunstige naar betere plaatsen welke niet door De Vlas werden bestudeerd.

Om het ontstaan van de twee groepen goed te kunnen verklaren zal nog meer onderzoek nodig zijn. In dit verslag is gewerkt met de beginlengteklassen en doet hun preciese leeftijd er eigenlijk niet toe.

Van de groei van het nonnetje zijn drie aspecten voor vijf of zes beginlengteklassen bekeken: het asvrij droog gewicht (een maat voor de biomassa), het schelpgewicht en de schelplengte. Bij dat laatste valt het "catching-up phenomenon", ook door LAMMENS (1967) en NICHOLS & THOMPSON (1982) gevonden, op (Fig. 13 en 15). De kleinste beginlengteklassen groeien het snelste, de grootste het langzaamste. Daarbij valt op dat er grote individuele verschillen in lengtegroei zijn, zoals ook LAMMENS (1967) en ANKAR (1980) constateerden. Van een duidelijk verschil in de relatie tussen beginlengte en de schelplengtegroei tussen de hierboven besproken groepen is geen sprake (Fig. 15).

De groei per dag begint voor alle drie aspecten in 1982 al begin - maart. Dit is in overeenstemming met het voor Balgzand 1969-1982 gevondene. Bij de groei per dag van het asvrijdrooggewicht is na een aanvankelijke groei vóór de periode 28 april tot 11 mei een terugval, waarna de groei weer snel doorzet. DE WILDE & BERGHUIS (1978) vonden dat de paaitijd bij nonnetjes plaats vond in april en mei. Daarbij verliest het nonnetje ca 25% van z'n gewicht. De terugval van 28 april tot 11 mei kan aan het paaien worden toegeschreven. Er is waarschijnlijk geen feitelijke terugval in groei per dag. Het verlies van ca 25% moet echter eerst gecompenseerd worden, voordat weer een positieve groei kan worden geconstateerd bij de hier gebruikte methode. Er moet ook op gewezen worden, dat het paaien binnen een paar uur geschiedt, zodat onduidelijk blijft wanneer precies tussen 28 april en 11 mei er gepaaid is. Bovendien zullen niet alle nonnetjes gelijk paaien. Het valt op dat de kleinste klasse ($4 < x < 5$ mm beginlengte) geen terugval vertoont. LAMMENS (1967) vond sexuele producten bij nonnetjes groter dan 3 mm. CADDY (1967) vond dit in de Thames pas bij 5 mm. Het is waarschijnlijk dat de nonnetjes van de beginlengteklasse $4 < x < 5$ mm nauwelijks gepaaid hebben. Bij ANKAR (1980, Fig 5) is geen aanwijzing te vinden voor het paaien in zijn grafiek van groei per dag. Mogelijk komt dit doordat de intervallen tussen de monsterdata te groot waren, zodat de nonnetjes zich op de datum van het monster reeds van het paaien hadden hersteld. Wel is er door ANKAR een groeiring gevonden in maart-mei. Mogelijk is dit een paaring. BACHELET (1979) vermoedde ook, dat een terugval in biomassa in april het gevolg van paaien was.

Zoals gezegd, voor de drie aspecten geldt dat de groei reeds begin- maart op gang is gekomen. Dit is ruim anderhalve

maand vóór de paaitijd. LAMMENS' (1967) conclusie dat de groei pas na het paaien begint is onjuist. Wel is het zo dat de groei in mei, na de paaitijd het grootst is. Dit vonden LAMMENS (1967) en BEUKEMA & DE BRUIN (1977) voor het Balgzand, CHAMBERS & MILNE (1975) in Ythan Estuary (Schotland) en ANKAR (1980) in de Oostzee. In de Kieler Bocht is de grootste groei twee maand later (WORTHMANN, 1976). Zo ook in het noorden van Noord-Amerika (diverse door ANKAR, 1980, geciteerde auteurs).

Wanneer de drie aspecten onderling vergeleken worden, voor de klasse $9 < x < 10$ mm samengevat in Figuur 14, dan valt op dat de groei vóór de paaitijd vooral een groei van het a.d.g. en de schelp lengte is. Het eerste zal voornamelijk uit geslachtsproducten bestaan. De gonaden nemen in het rijpe stadium alle beschikbare ruimte in (LAMMENS, 1967, DE WILDE & BERGHUIS, 1978). Het is waarschijnlijk daarom, dat de schelp snel, met zo min mogelijk energetische inspanning gaat groeien. Dit is in de vorm van een dunne lichte schelprand. Na de paaitijd neemt de groei van het schelpgewicht enorm toe (Fig. 12 en 14). Behalve gewicht van de doorgroeiende schelprand is een deel van deze schelpgewichtsgroei het gevolg van de versteviging van de voor de paaitijd gegroeide rand. Het valt op dat bij de klassen $5 < x < 6$ mm en $6 < x < 7$ mm de paaitijd samenvalt met een heel geringe schelpgroei. Mogelijk is voor deze klassen, de kleinsten die paaien, dat paaien een zo grote schok dat doorgroeien even niet kan. Toch duurt dit niet lang genoeg om duidelijke paairingen te doen ontstaan. Ook moet er op gewezen worden, dat juist deze twee klassen de kleinste aantallen hadden in de monsters.

6. LITERATUUR

- ANKAR, S., 1980. Growth and production of *Macoma balthica* (L.) in a northern Baltic soft bottom.—*Ophelia*, Suppl. 1: 31-48.
- BACHELET, G., 1979. Dynamique de la macrofaune benthique et production des Lamellibranches de l'estuaire de la Gironde.—Thèse 3^e Cycle, 6 Université P. et M. Curie Parijs.
- BEUKEMA, J.J., 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden sea.—*Neth. J. Sea Res.* 8(1): 94-107.
- , 1976. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden sea.—*Neth J. Sea Res.* 10:(2) 236-261.
- , 1980. Calcimass and carbonate production by Molluscs on the tidal flats in the Dutch Wadden sea: I. The Tellinid Bivalve *Macoma balthica*. *Neth. J. Sea Res.* 14(3/4): 323-338.
- , 1981. The Baltic Tellin *Macoma balthica* In: N. Dankers, H. Kühn & W.J. Wolff. Invertebrates of the Wadden sea.—Report 4 of the Wadden Sea Working Group 116-118.
- BEUKEMA, J.J. & W. de Bruin, 1977. Seasonal changes in dry weight and chemical composition of the soft parts of the Tellinid Bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden sea.—*Neth. J. Sea Res.* 11 (1): 42-55.
- BEUKEMA, J.J., G.C. CADÉE & J.J.M. JANSEN, 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. Ceidigh & P.J.S. Boaden. *Biology of benthic organisms*.—Pergamon Press, Oxford: 69-77.
- CADDY, J.F., 1967. Maturation of gametes and spawning in *Macoma balthica* (L.). *Can. J. Zool.* 45: 955-965.
- CADÉE, G.C., 1980. Reappraisal of the production and import of organic carbon in the western Wadden sea.—*Neth. J. Sea Res.* 14(3/4): 305-322.
- CHAMBERS, M.R. & H. MILNE, 1975. The production of *Macoma balthica* (L.) in the Ythan Estuary.—*Estuarine Coastal Mar. Sci.* 3: 443-455.
- EISMA, D., 1966. The distribution of benthic marine molluscs off the main Dutch coast.—*Neth. J. Sea Res.* 3(1): 107-163.
- GILBERT, M.A., 1973. Growth rate, longevity and maximum size of *Macoma balthica* (L.).—*Biol. Bull.* 145: 119-126.
- GREEN, R.H., 1973. Growth and mortality in an Arctic intertidal population of *Macoma balthica* (Pelecypoda, Tellinidae).—*J. Fish. Res. Bd Can.* 30: 1345-1348.
- LAMMENS, J.J., 1967. Growth and reproduction in a tidal flat population of *Macoma balthica* (L.).—*Neth. J. Sea Res.* 3(3): 315-382.
- MANUELS, R. (Ed.), 1978. Water-, stof- en warmtehuishouding van het Balgzand.—*Interne Verslagen N.I.O.Z.* 1978-2: 1-112.
- NICHOLS, F.H. & J.K. THOMPSON, 1982. Seasonal growth in the Bivalve *Macoma balthica* near the Southern limit of its range.—*Estuaries* 5(2): 110-120.
- POSTMA, H. & J. VERWEY, 1950. Resultaten van hydrografisch onderzoek in de Waddenzee.—*Tijdsch. Kon. Ned. Aard. Gen.* 67(3): 1-33.
- VLAS, J. de, 1973. Migratie via getijstroom van jonge nonnetjes *Macoma balthica* L., op en rond het Balgzand.—*Interne Verslagen N.I.O.Z.* 1973-14: 1-30.

- WILDE, P.A.W.J. de, 1975. Influence of temperature on behaviour, energy metabolism, and growth of *Macoma balthica* (L.).—Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp. (H. Barnes, ed.) Aberdeen Univ. Press, 239-256.
- WILDE, P.A.W.J. de & E.M. BERGHUIS, 1978. Laboratory experiments on the spawning of *Macoma balthica*; its implication for production research. In: D.S. McLusky & A.J. Berry, Physiology and behaviour of Marine Organisms.—Proc. 12th Europ. Mar. Biol. Symp. Oxford. 375-384.
- WORTHMANN, H., 1976. Die molluskenfauna verschiedener Flachwassergebiete der Kieler Bucht, Artenzusammensetzung und Produktivität.—Kieler Meeresforsch. Sonderheft 3: 25-36,

