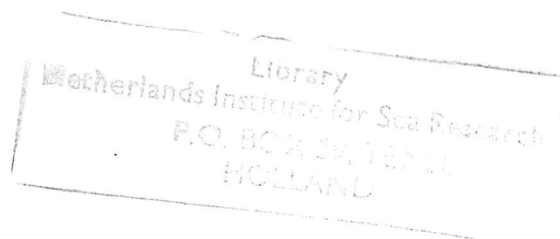


Inhoud

1. Summary/Samenvatting	01
2. Inleiding	02
3. Materiaal en methoden	05
4. Resultaten	07
4.1. Dichtheden oudere kokkels	07
4.2. Verloop van de broedval	10
4.3. Invloed van de dichtheid van oudere kokkels op vestiging en groei van het broed	19
4.3.1. Dichtheid van het kokkelbroed	19
4.3.2. Groei van het kokkelbroed	19
5. Discussie	24
6. Literatuur	27



DE INVLOED VAN DE PLAATSELIJKE DICHTHEID VAN OUDE KOKKELS (*CERASTODERMA EDULE* L.) OP VESTIGING EN GROEI VAN KOKKELBROED

door

A. Groenewold

Verslag over de werkzaamheden verricht in het kader van de doctoraalstudie in de biologie van de Rijksuniversiteit te Groningen bij Prof. Dr. C. v. d. Hoek in het tijdvak mei tot november 1981 aan het NIOZ te Texel onder leiding van Dr. J.J. Beukema.

1. Summary

During the summer of 1981, the cockle (*Cerastoderma edule* L) populations at four sites on the Balgzand, a tidal-flat area in the western Wadden Sea, were manipulated to assess the effect of adult density on spat abundance and growth. At each site cockles (1 yr and older) in 1 m² plots were altered to densities of 0 - 1200 m⁻². There was no relationship between the densities of older cockles and the settlement and growth of spat at the manipulated densities. Although growth rate of older cockles was different at each site, probably due to differences in mudcontent and median grain size of the sediment, growth of spat was generally similar at each site. At one of the four sites, little settlement occurred and spat length was lower than the other sites. The predominant spatfall (the appearance of spat of a few mm's in length) took place between mid-July and mid-August. These results suggest that older cockles do not influence spat recruitment and that settlement on the tidal flat is apparently random.

Samenvatting

In de zomer van 1981 werd op vier plaatsen op het Balgzand, een getijdengebied in de westelijke Waddenzee, de kokkelpopulaties gemanipuleerd om het effect van de dichtheid van de oude kokkels op het succes van broeddichtheid en -groei te kunnen bepalen. Op elke plaats werd de kokkelstand (van 1 jr en ouder) in vakken van 1 m² veranderd om dichtheden te verkrijgen van 0 - 1200 m⁻². Bij de gebruikte dichtheden bleek er geen verband te bestaan tussen de aantallen oude kokkels en de vestiging en groei van het broed. Hoewel de groeisnelheid van de oudere kokkels op elke plaats anders was, waarschijnlijk als gevolg van verschillen in slibgehalte en mediane korrelgrootte van het sediment, bleek de groei van het broed overal vrijwel eender te verlopen. Op één van de vier plaatsen bleek zeer weinig broed terechtgekomen te zijn, terwijl de gemiddelde lengte lager was dan op de andere plaatsen. De voornaamste broedval (het verschijnen van broed van enkele mm's grootte) vond plaats tussen half juli en half augustus. Deze resultaten lijken te wijzen op een random plaatsvindende vestiging van het broed zonder beïnvloeding van de aanwezige aantallen oude(re) kokkels.

2. Inleiding

De kokkel draagt in belangrijke mate bij aan het macrobenthos in de Waddenzee. Gemiddeld vertegenwoordigen de kokkels een kwart van de macrobenthos-biomassa op de rond laag water (LW) droogvallende platen (BEUKEMA, 1976, 1981). De kokkeldichtheid varieert sterk van jaar op jaar (KRISTENSEN, 1957; HANCOCK, 1973; BEUKEMA, 1974, 1981). Deze verschillen worden zowel veroorzaakt door een variabel succes van de voortplanting in de zomer, als door een wisselende sterfte in de winter (BEUKEMA, 1981). Bij wintertemperaturen die beneden het (lang-jarig) gemiddelde liggen is de sterfte onder de kokkels hoger, terwijl na een strenge winter doorgaans zeer lage kokkeldichtheden gevonden worden (KRISTENSEN, 1957, 1959; HANCOCK & URQUHART, 1964; WOLFF, 1973; BEUKEMA, 1979), maar in de daaropvolgende zomer vrijwel altijd gevolgd wordt door een goede broedval (KRISTENSEN, 1957; HANCOCK, 1973; BEUKEMA, 1981). Als oorzaak van zo'n goede broedval na een strenge winter kan behalve een verminderde predatorichtheid ook een (als gevolg van de gereduceerde kokkelpopulatie) verminderde voedselconcurrentie ten grondslag liggen. Onder experimentele omstandigheden constateerde KRISTENSEN (1957) dat oudere kokkels bij filtratie van het zeewater ook kokkeleieren en -broed (tot 1 mm lengte) kunnen inhaleren, die in de kieuwen met slijm bedekt worden wat de overlevingskansen van het broed sterk doet dalen. De verwachting in natuurlijke populaties is dat in dichtbezette kokkelvelden de overlevingskansen van het broed minder zijn dan in gebieden met een lage kokkelconcentratie. Na een strenge winter blijken de weinige overgebleven kokkels voor voldoende eieren te kunnen zorgen om een enorme broedval tot gevolg te hebben. BEUKEMA (1981) vond dat de hoogste aantallen broedjes alleen voorkomen in jaren met een erg lage kokkeldichtheid. Onderzoek aan een gebied met zeer dichte kokkelpopulaties aan de Engelse kust (HANCOCK, 1973), waarbij in een deel van het gebied de populatie sterk werd uitgedund, gaf na de broedval significant negatieve verschillen te zien tussen de kokkeldichtheid en de vestiging en groei van het broed. De daar zeer hoge voorkomende dichtheden (meer dan 2000 volwassen kokkels per m²), worden in de Waddenzee slechts op enkele plaatsen aangetroffen. Op het Balgzand, een getijdengebied gelegen in de westelijke Waddenzee (Fig. 1), komen veel lagere dichtheden voor, over het algemeen reiken de dichtheden niet boven de 600 kokkels per m² (Beukema, mond. med.).

De aanleiding tot het opzetten van dit onderzoek was de vraag of de plaatselijke dichtheid van de oudere kokkels, liggend in de range van enkele honderden per m², invloed heeft op de vestiging en groei van kokkelbroed. Voor de experimenten zou dan door uitdunning of verdichting van de plaatselijke kokkelpopulatie de gewenste dichtheden verkregen kunnen worden. Daartoe werd de van nature aanwezige dichtheid, die gemiddeld tussen de 200 en 500 exemplaren bedroeg afhankelijk van de plaats van voorkomen, gehalveerd en verdubbeld. De manipulatie vond voor het broedseizoen plaats en de gemanipuleerde dichtheden bleven gedurende het waargenomen seizoen redelijk in stand. De waarnemingen aan het kokkelbroed vonden zowel tijdens de broedval als gedurende de daaropvolgende periode tot aan het eind van de zomer plaats, terwijl daarbij ook gekeken is naar de invloed van ouderdichtheden op het succes van de broedval.

De in 1981 aanwezige kokkels behoorden voornamelijk tot de na de strenge winter gevestigde grote jaarklasse van 1979, 1980 was een jaar met een slechte broedval geweest (Beukema, mond. med.). De jaarklassen zijn makkelijk herkenbaar door de donkere jaar-ringen op de schelpen, ontstaan door groeistilstand in de winter (Fig. 2).

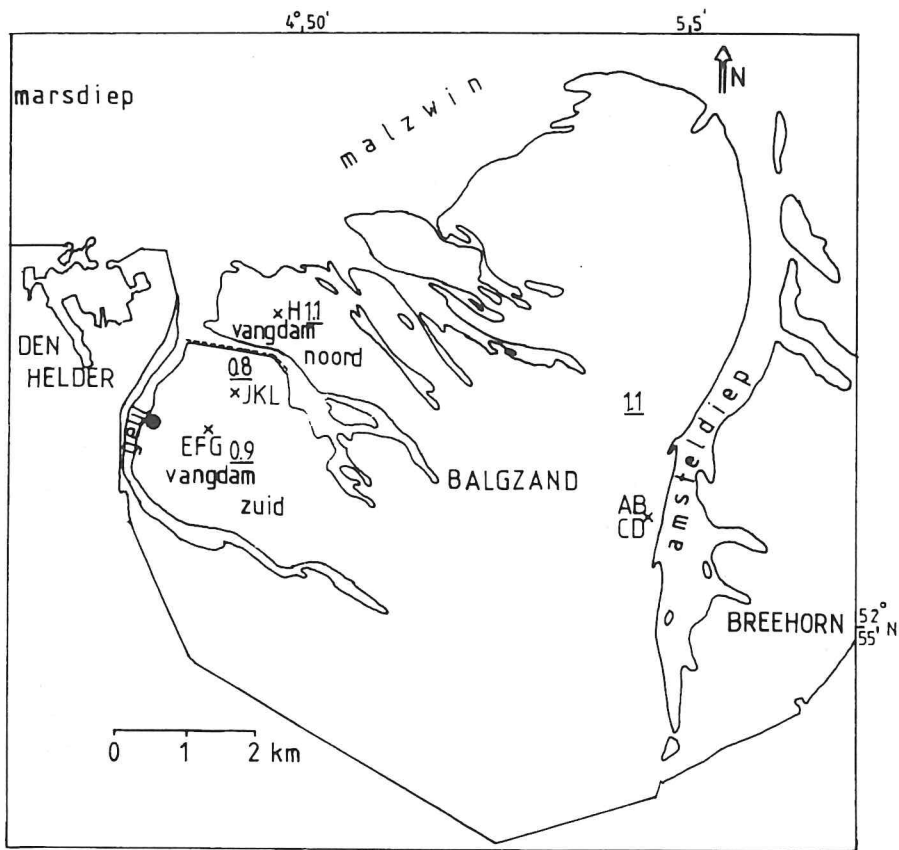


Fig. 1. Het Balgzand met de posities van de experimentele veldjes (X). De hoogteligging van de plaatsen bij laag laag water zijn in m aangegeven. • geeft de plaats aan waar de monsters langs de geul op de Vangdam Zuid genomen zijn.

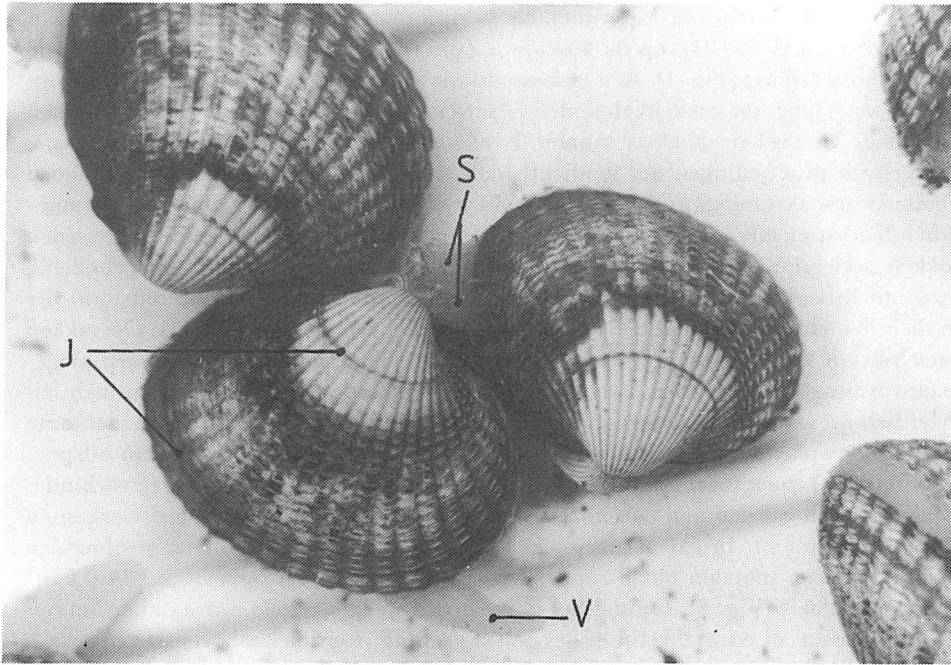


Fig. 2. Tweejarige kokkels. Zichtbaar zijn de jaarringen (J), de sipho's (S) en de voet (V).

Kokkelbroed kan tot ze een lengte van 2 mm bereikt hebben nog makkelijk door de vloed- of ebstroom verplaatst worden, daarna zijn ze pas groot genoeg om zich definitief te kunnen vestigen (BAGGERMAN, 1953). Kokkels verplaatsen zich doorgaans over afstanden die niet verder reiken dan enkele decimeters (SCHUITEMA, 1970).

3. Materiaal en methoden

Het onderzoek vond plaats op het Balgzand, dat een oppervlak van 50 km² bij LW droogvallende platen vertegenwoordigt.

Op vier plaatsen werden de experimentele veldjes opgezet in de vorm van rijen: aan het Amsteldiep (rij A t/m D), op de Vangdam Zuid (rij E t/m G; rij J t/m L) en op de Vangdam Noord (rij H) (Fig. 1). Een rij bestond uit (meestal 5) vakken van elk 1 m² oppervlak die verschillende kokkeldichtheden bevatten, terwijl de ruimte tussen de vakken 1 m bedroeg. Hoewel de kokkels binnen 1 m² random verspreid zitten (SCHUITEMA, 1970), bleek uit proeftellingen dat de dichtheden van de vakken in een rij redelijk goed met elkaar overeenkwamen, zodat de dichtheid van 1 in z'n geheel geteld vak als standaarddichtheid voor alle vakken in die rij werd aangenomen. Uit het getelde vak werden alle kokkels verwijderd zodat een "0" dichtheid verkregen werd. Door de oorspronkelijk aanwezige dichtheid in de andere vakken te vermeerderen of verminderen, ontstond per rij een dichtheidsrange tussen 0 en (maximaal) 1200 kokkels per m² (Fig. 3). De vakken met verschillende dichtheden werden willekeurig naast elkaar geplaatst, opdat een mogelijke baanvorming vestiging van broed niet tot de verkeerde conclusies zou kunnen leiden. Met behulp van een houten raamwerk van 1 m² werd aan de rand van de vierkante vakken landbouwplastic in de grond tot een diepte van 15 cm in een U-vorm (om uitspoelen te voorkomen) ingegraven. Dit om immi- en/of emigratie van de kokkels te verhinderen. De vierkanten werden met betonijzers gemarkeerd. Begin juni waren alle vierkanten klaar, voor de verwachte broedval omstreeks half juni. Tussentijdse tellingen geschiedden met behulp van een metalen bakje zonder bodem met een totaal oppervlak van 0.1 m² (naar DE VLAS, 1982) (Fig. 4). Omdat het jonge broed slechts enkele mm's onder het oppervlak ingegraven zit en makkelijk wegspoelt bij telling, werden de bovenste cm's wadlaag met een speciaal daartoe ontworpen schep verwijderd. Deze schep paste precies in beide vakjes van het bakje, was aan beide zijden dicht en aan de achterkant voorzien van gaas met 1 mm grote poriën zodat het overvloedige water kon wegstromen en het broed behouden bleef (Fig. 4). Het sediment werd vervolgens gespoeld op 0.5 of 1.0 mm zeven, in de experimentele vakken werd het sediment gespoeld op de plaats waar het uit de bodem gehaald was. Het broed uit de experimentele vakken werd na telling en meting direct teruggelegd. Als het broed de lengte van 5 mm heeft bereikt is de kans op uitspoeling, ook bij sterke stroming (o.i.v. wind) gering, zodat boven die lengte het aanwezige broed als definitief gevestigd beschouwd mag worden (Beukema, mond. med.). Daarom werd tot september gewacht met de eindtelling van de gehele vakken.

AMSTELDIEP

600 1200 0
A (450)

0 1200 600 900 300
D(500)

1200 300 600 900 0
C(450)

900 300 1200 0 600
B(550)

→ N

VANGDAM ZUID

600 800 200 400 0
G(170)

900 300 1200 600 0
F(465)

0 900 300 1200 600
E(330)

→ N

1000 250 500 750 0
J(480)

800 200 600 0 400
L(200)

900 300 1200 600 0
K(300)

→ N

VANGDAM NOORD

0 200 100 400 50
H(90)

→ N

Fig. 3. Ligging van de vakken van de verschillende rijen (A t/m L) ten opzichte van elkaar. De getallen geven de verwachte dichtheden per m^2 , tussen haakjes zijn de van nature aanwezige dichtheden vermeld.

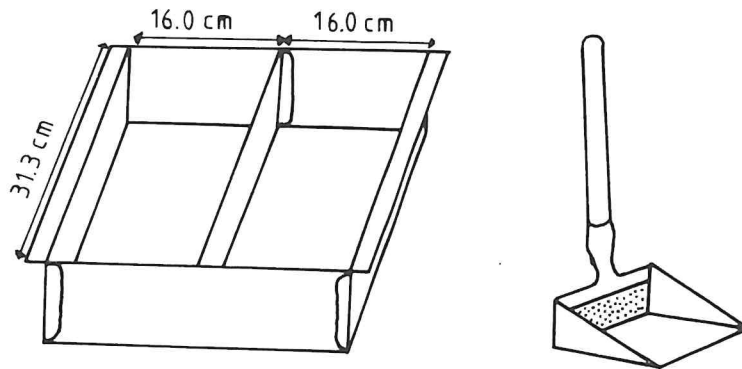


Fig. 4. Aluminium bemonsteringsbakje met 2 vakken van elk 0.05 m^2 met bijpassend schepje (naar de Vlas, 1982). Bij verwijdering van de bovenste cm's sediment blijft het broed op (het zeefje van) de schep achter en zijn de oude kokkels zichtbaar geworden.

4. Resultaten

4.1. Dichtheden oudere kokkels

De gemanipuleerde dichtheden aan oudere kokkels bleken gedurende het gemeten seizoen redelijk in stand gebleven te zijn. Tabel I geeft de dichtheden van de oudere (voornamelijk 2-jarige) kokkels die in september en oktober in de experimentele vakken werden aangetroffen. Er bleek toch nog een verplaatsing te zijn opgetreden: in de leeggemaakte (0) vakken werd een tiental kokkels aangetroffen. De emi- en immigratie die eventueel in de andere vakken had plaatsgevonden is niet te berekenen, maar zal niet erg hoog zijn geweest. In vrijwel alle gevallen bleek de gevonden dichtheid in september en oktober lager te liggen dan de verwachte aanvangsdichtheid in mei-juni (Fig. 5). Uitgaande van een zomersterfte van rond de 20% (Beukema, mond. med.) als gevolg van predatie en natuurlijke sterfte, kwamen de gevonden einddichtheden redelijk overeen met de verwachte dichtheden. Behalve in rij F (vakken 600 en 900) zijn de verwachte verschillen tussen de vakken gehandhaafd gebleven. Ook bij de tussentijdse bemonstering lag deze verhouding ongeveer gelijk. Hoewel bij de eindmeting de oudere kokkels de 1000 individuengrens per m^2 niet overschreden, bleek uit de tussenmetingen dat tot half augustus, waar verwacht, overal nog meer dan 1000 kokkels per m^2 aanwezig waren. De uit de tussenmetingen berekende dichtheden lagen gemiddeld hoger dan de eindwaarden, zodat de methode van dichtheidsbepaling via het 0-vak per rij redelijk betrouwbaar lijkt.

TABEL I

Werkelijk aanwezige dichtheden van de oudere kokkels in september en oktober in de experimentele vakken met de tussen haakjes vermelde bijbehorende gemiddelde lengte in mm.

RIJ	VAK	0	300	600	900	1200
A		43 (32.7)	-	429 (33.5)	-	923 (32.2)
B		45 (32.3)	258 (32.4)	397 (32.9)	560 (32.0)	867 (32.9)
C		24 (32.0)	242 (32.9)	405 (32.2)	652 (31.7)	818 (32.7)
D		27 (32.5)	214 (31.6)	475 (32.6)	631 (32.5)	857 (32.2)
E		36 (30.2)	349 (30.4)	460 (31.6)	748 (30.5)	900 (31.1)
F		49 (31.6)	217 (30.9)	520 (30.3)	447 (32.4)	826 (31.0)
K		62 (32.3)	189 (33.0)	479 (32.1)	577 (33.5)	726 (31.6)
		0	200	400	600	800
G		25 (30.4)	207 (30.8)	280 (30.8)	485 (32.0)	627 (30.5)
L		17 (32.4)	251 (33.1)	398 (33.2)	683 (32.9)	725 (32.2)
		0	50	100	200	400
H		12 (34.3)	21 (35.4)	67 (36.1)	149 (35.9)	348 (35.3)
		0	250	500	750	1000
J		66 (32.8)	-	-	477 (32.9)	-

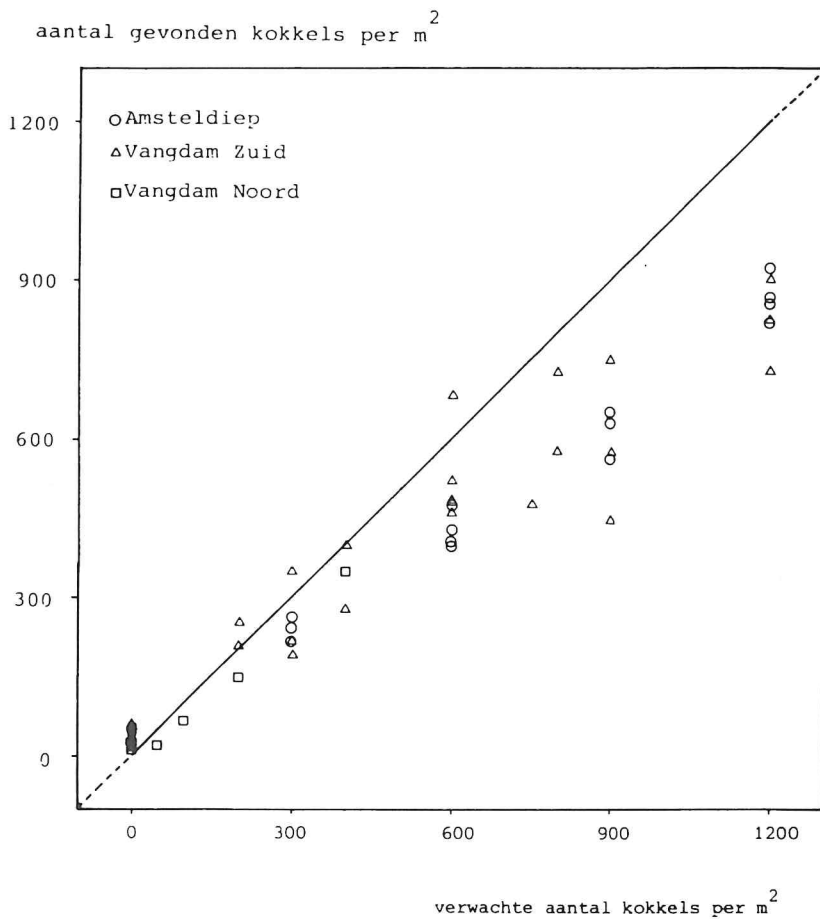


Fig. 5. Verhouding tussen het bij de aanvang van de proeven verwachte aantal kokkels en de aantallen oude kokkels die aan het einde van de experimenten in de vakken gevonden werden.

4.2. Verloop van de broedval

Op 10 juli bleek de broedval van de kokkel al aan de gang te zijn. Aan de rand van de geul, waar het vloedwater de platen opstroomt, waren de broedjes tussen de 1.0 en 3.0 mm groot (Fig. 6). De dichtheid lag daar op 1050 broedjes per m². Gedurende de maand juli bleef de dichtheid aan kokkelbroed langs de geulrand hoog: 1580 en 1540 broedjes per m² op respectievelijk 16 en 30 juli. Daarbij nam de gemiddelde lengte toe van 2.1 mm op 10 juli via 2.0 mm op 16 juli tot 3.2 mm op 30 juli. De aanwezigheid van klein broed (< 2 mm) duidde er op dat er nog steeds nieuwe broedjes aangevoerd werden. Ook in de maand augustus bleef de toevoer van broed doorgaan, hoewel de aantallen afnamen. Op 11. en 14 augustus werden nog "slechts" 96 respectievelijk 56 broedjes per m² gevonden bij een gemiddelde lengte van 3.9 respectievelijk 3.4 mm. Vergeleken met de op de platen gevestigde broedjes lag de gemiddelde lengte van het broed langs de geulrand een stuk lager, terwijl de dichtheden juist hoger waren. Dit veronderstelde dat het gebied langs de geulrand vooral als "doortrekgebied" fungeerde, waar weinig broed zich settelde, zodat nieuw broed ervoor zorgde dat de gemiddelde lengte laag bleef. Door de afname van de toevoer van nieuw broed (van ca. 1 mm) nam ook de dichtheid ter plaatse sterk af. Op 10 juli waren ook al broedjes hoger op de platen neergestreken. Op de Vangdam Zuid (E, F, G) was het broed gemiddeld 0.5 mm groter dan aan de geulrand, maar was de dichtheid in vergelijking zeer laag (84 broedjes·m)(Fig. 7). Tijdens de daaropvolgende dagen bleek dat ook op de andere delen van het Balgzand al kokkelbroed neergestreken was (Fig. 7 en 8). De gemiddelde lengte lag over het algemeen laag, tussen 1.8 (Vangdam Zuid: J, K, L) en 4.4 mm (Amsteldiep: A, B, C, D) (Fig. 9). In tegenstelling tot het broed langs de geulrand, vond na juli wel een sterke groei van het broed in de experimentele vakken plaats. Half augustus bleek het kleinste broed in de vakken 2 mm te bedragen, terwijl langs de geulrand nog 1 mm broedjes werden aangetroffen. Broed dat groter dan 2 mm is wordt (onder normale weersomstandigheden) niet getransporteerd door getijstroom. Daardoor kon vastgesteld worden dat in de experimentele vakken vrijwel geen nieuw broed meer aangevoerd werd, terwijl ook de afvoer van broed naar elders gering zou zijn. Vanaf half augustus was het daarom pas mogelijk om werkelijke groei, zonder voortgaande settlement, een sterfte te berekenen (Fig. 9 en 10). Dat betekende overigens niet dat er geen nieuw broed meer de platen opkwam. Langs de geulrand werden half augustus nog steeds 1 mm grote broedjes gevonden (Fig. 6), hoewel sterk in aantal gereduceerd, terwijl een enkele keer in september nog 2 mm broed in en rondom de experimentele vakken werd aangetroffen. In september bleken de gemiddelde lengtes van het broed op de verschillende plaatsen op het Balgzand elkaar niet veel te ontlopen, uitgezonderd de rijen J, K en L. In de rijen J, K en L bleek veel minder broed zich te hebben gevestigd, terwijl ook de gemiddelde lengte beneden het Balgzand-gemiddelde bleef. Aan het Amsteldiep waren 2 rijen tussentijds niet bemonsterd, om zo een mogelijk effect van zo'n tussentijdse bemonstering op vestiging en overleving te kunnen meten. De vrijwel gelijke eindresultaten tussen de rijen B en C en tussen de rijen A en D (Tabel II) geven geen aanleiding om een nadelige invloed van tussentijdse bemonstering op lengte of dichtheid van het broed te veronderstellen.

GEULRAND

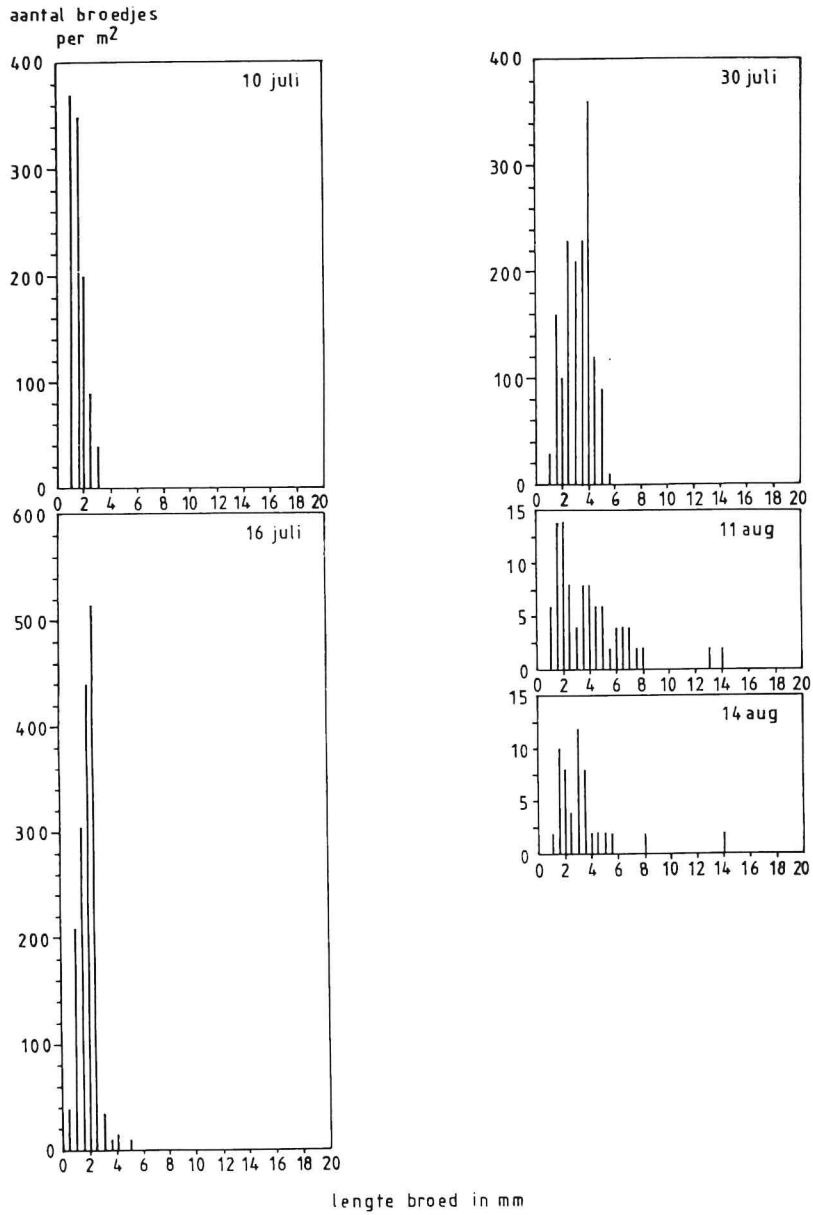


Fig. 6. Lengteverdeling van het kokkelbroed dat gedurende de zomer langs de rand van de geul op de Vangdam Zuid neerstreek.

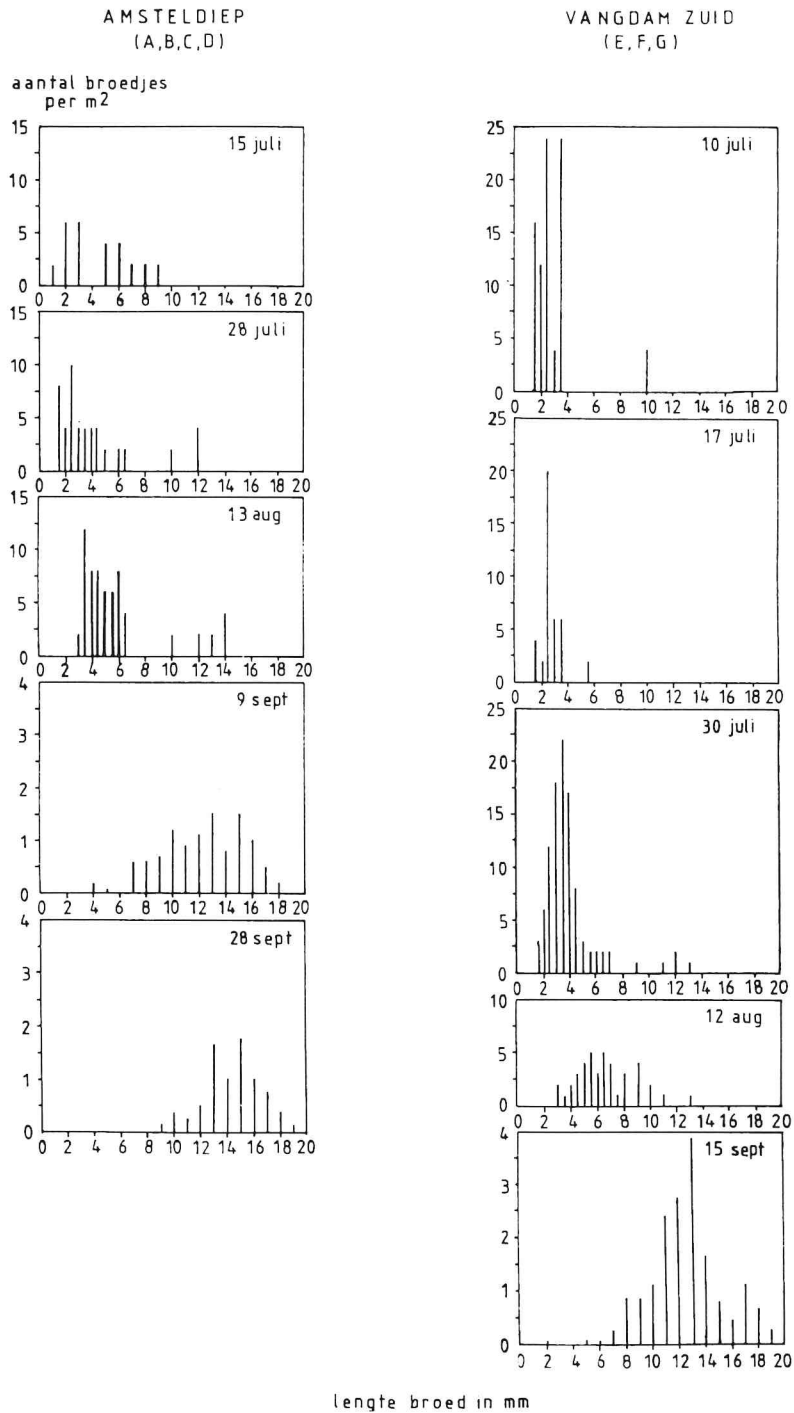


Fig. 7. Lengteverdeling van het kokkelbroed dat in de experimentele rijen aan het Amsteldiep (A, B, C, D) en op de Vangdam Zuid (E, F, G) was terechtgekomen.

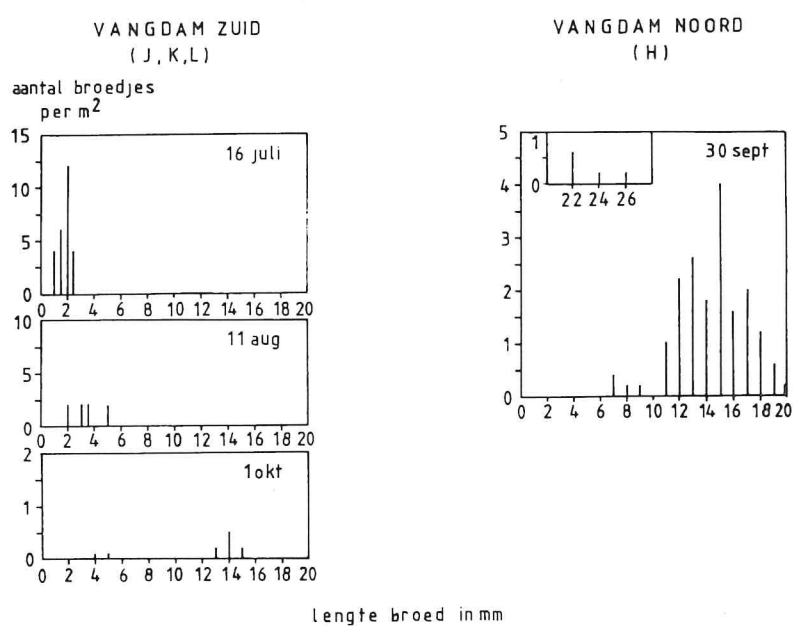


Fig. 8. Lengteverdeling van het kokkelbroed dat zich op de Vangdam Zuid (J, K, L) en -Noord (H) vestigde.

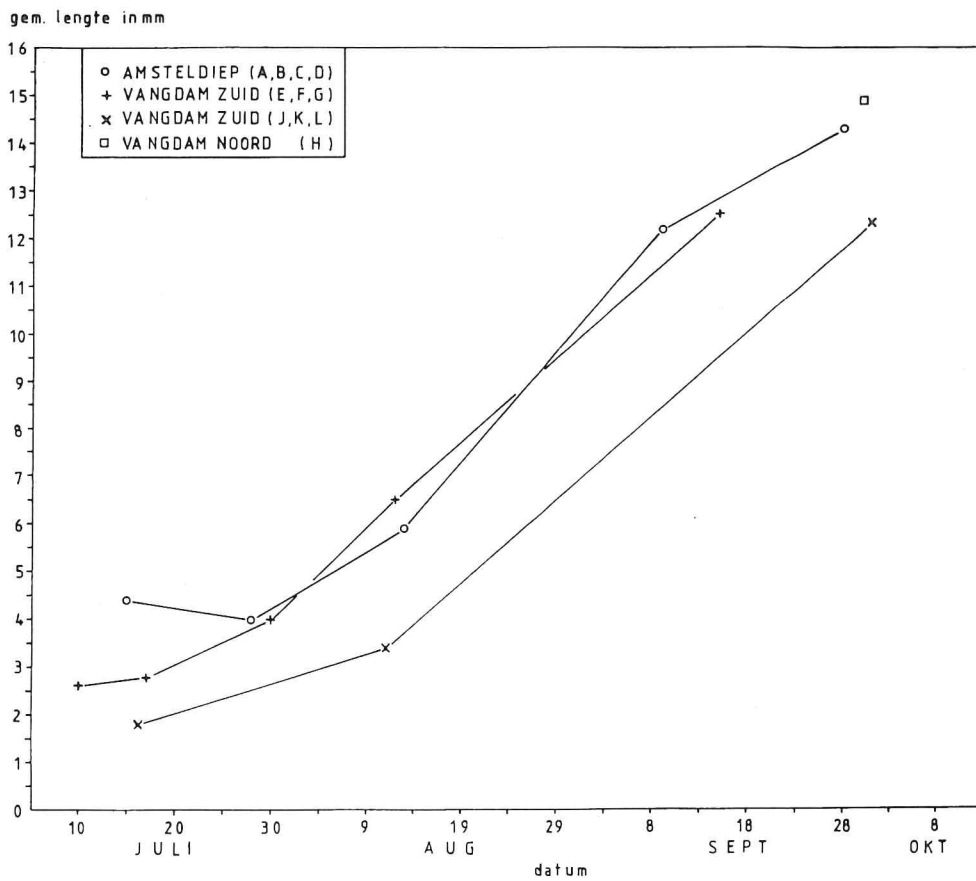


Fig. 9. Gemiddelde lengte van het kokkelbroed in de experimentele vakken in de verschillende gebieden op het Balgzand (zie Fig. 1).

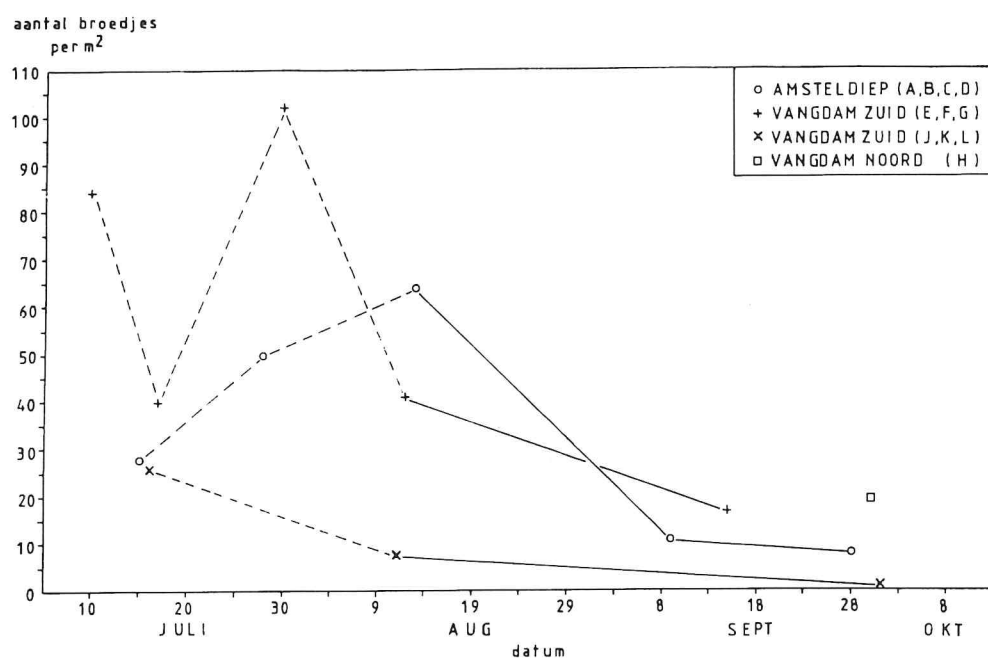


Fig. 10. Gemiddelde dichtheid van het kokkelbroed in de experimentele vakken in de verschillende gebieden op het Balgzand.

TABEL II

Gemiddelde lengte van het kokkelbroed in de experimentele vakken op de verschillende monsterdata; tussen haakjes staat de broed-dichtheid (aantal per m²) vermeld. DK = (verwachte) dichtheid van de oude kokkels.

DK	A		B		C		D		E		F		
	29 sept.	15 juli	13 aug.	8 sept.	11 sept.	28 juli	28 sept.	17 juli	11 aug.	14 sept.	30 juli	14 aug.	14 sept.
0	14.3(11)	5.0(20)	6.6(80)	11.8(15)	10.3(12)	3.4(50)	14.0(7)	2.5(50)	7.1(70)	12.4(14)	6.1(60)	6.4(70)	12.6(28)
300	—	4.0(30)	6.3(70)	11.5(15)	12.5(13)	6.3(80)	15.6(5)	2.4(50)	4.5(20)	12.6(12)	3.6(160)	6.0(40)	14.8(11)
600	14.0(10)	3.3(30)	4.9(60)	13.4(8)	13.1(15)	2.0(60)	14.4(9)	2.7(30)	3.0(10)	12.2(19)	2.9(90)	8.3(20)	12.1(16)
900	—	4.0(30)	4.8(40)	12.4(11)	15.0(2)	6.0(10)	14.5(6)	2.8(30)	6.3(50)	12.7(11)	3.7(120)	6.9(70)	13.4(18)
1200	14.7(7)	6.0(30)	7.1(70)	11.0(3)	12.7(15)	2.9(50)	13.8(8)	3.5(40)	7.0(10)	13.5(13)	5.5(80)	7.0(50)	12.8(25)
GEM.	14.3(9.3)	12.0(10.4)		12.4(11.4)		14.4(7.0)		12.6(13.8)		13.0(19.6)			

		G		H		J		K		L			
DK	10 juli	30 juli	15 sept.	DK	30 sept.	DK	11 aug.	14 okt.	DK	16 juli	1 okt.	DK	1 okt.
0	2.1(100)	4.5 (80)	11.8(12)	0	13.9(15)	0	- (0)	- (0)	0	1.9(50)	- (0)	0	- (0)
200	5.0 (60)	4.2 (80)	11.5(21)	50	15.4(21)	250	3.0(10)	-	300	2.0(20)	13.7(3)	200	14.5(2)
400	3.1(100)	3.1(120)	13.0(20)	100	15.1(20)	500	2.0(10)	-	600	1.5(30)	9.5(2)	400	- (0)
600	- (0)	3.6 (50)	12.3(23)	200	15.1(14)	750	3.5(10)	- (0)	900	1.8(30)	- (0)	600	- (0)
800	2.5(160)	3.6(180)	11.4(17)	400	14.7(25)	1000	5.0(10)	-	1200	- (0)	- (0)	800	11.5(4)
GEM.	12.1(18.6)				14.9(19.0)			- (0)		12.0(1.0)			12.5(1.2)

Tabel III geeft de berekende gemiddelde groei per maand van het kokkelbroed voor de verschillende gebieden. Het broed uit de rijen van J, K en L (Vangdam Zuid) is nog redelijk snel gegroeid, maar het zou hier wel eens kunnen zijn dat alleen de sterkste exemplaren hebben overleefd. Rondom de vakken werden namelijk in diverse monsters geen broedjes meer gevonden. De gemiddelde lengte van het broed rondom de andere rijen verschilde niet veel van die van in de vakken (Fig. 11). Ook de dichtheid liep volgens dezelfde trend. Omstreeks half juli werden soms rondom de vakken broedjes van zo'n 10 à 12 mm aangetroffen. Deze broedjes kunnen afkomstig zijn uit een vroege broedval, maar eventueel ook uit het jaar daarvoor hoewel er geen enkele jaarring te onderscheiden viel.

Tabel III geeft ook de sterfte weer na half augustus. Helaas zijn vrijwel alle berekeningen gebaseerd op 2 gegevens. Het oostelijke deel bleek daarbij een iets hogere sterfte aan broedjes te vertonen. De rijen J, K en L (Vangdam Zuid) geven geen hoger sterftepercentage te zien. Wel was de dichtheid in augustus al laag, zodat de grootste sterfte vermoedelijk al eerder heeft plaatsgevonden.

Het noordelijkste deel (Vangdam Noord) bleek de grootste broedjes te bevatten (Fig. 7). Rondom de vakken bleek het broed gemiddeld even groot te zijn (14.9 mm; Fig. 11). Doordat hier geen tussentijdse metingen zijn verricht waren van dit gebied geen groeisnelheden bekend. De gemiddelde groeisnelheid van het broed op het Balgzand liep uiteen van 0.19 tot 0.23 mm per dag, circa 6 mm per maand. Met uitzondering van het gebied met de rijen J, K en L, bleek de dichtheid aan de westkant van het Balgzand eind september hoger te liggen dan aan de oostkant, waar een iets hogere mortaliteit had plaatsgevonden, een verschil van een factor 2.

TABEL III

Gemiddelde groei in mm en sterftepercentage per maand van het kokkelbroed uit de experimentele vakken op het Balgzand in de periode half-augustus tot eind-september. Mortaliteit $M = (1 - N_t/N_0) \cdot 100\%$.

GEBIED	GROEI	MORTALITEIT
AMSTELDIEP (A, B, C, D)	5.44	51.8
VANGDAM ZUID (E, F, G)	4.85	51.2
VANGDAM ZUID (J, K, L)	5.57	58.1

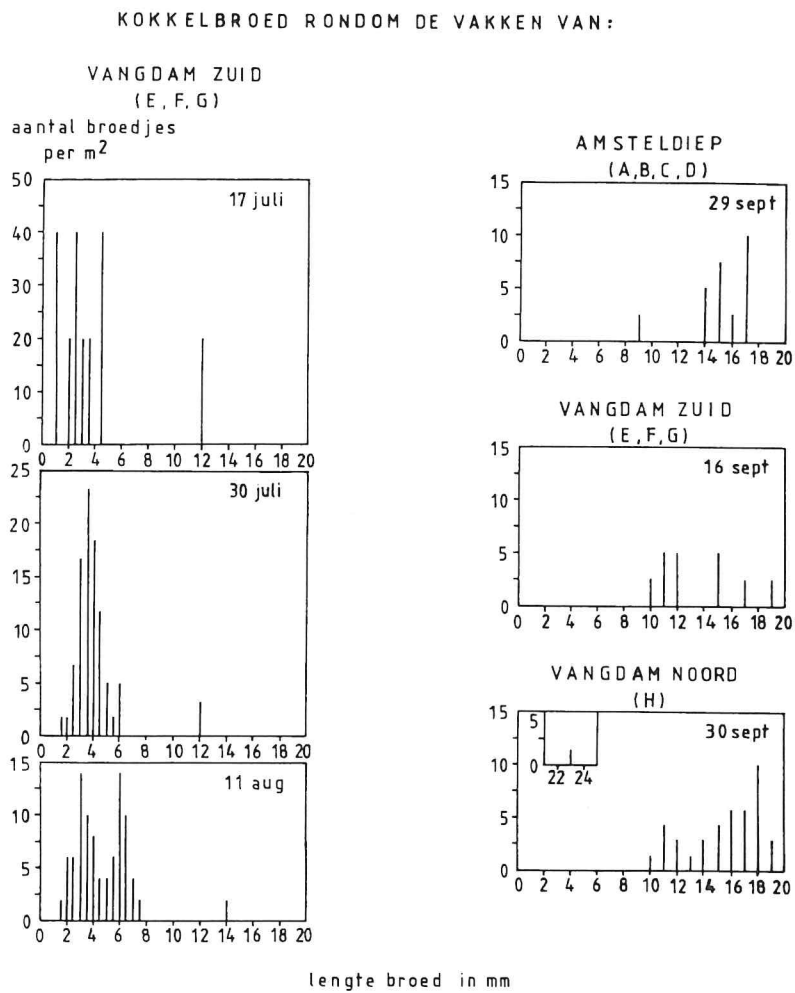


Fig. 11. Lengteverdeling van het kokkelbroed dat zich buiten de experimentele vakken had gevestigd.

4.3. Invloed van de dichtheid van oudere kokkels op vestiging en groei van het broed

4.3.1. Dichtheid van het kokkelbroed

Tabel II geeft de broedresultaten van de experimentele vakken, die per rij verschillende dichtheden aan oude kokkels bevatten. Om te zien of de dichtheid van oudere kokkels van invloed zou zijn op de dichtheid van het neergestreken kokkelbroed, zijn alle resultaten, zowel van de tussentijdse bemonstering als van de eindmeting, getoetst op significantie. Voor de significantie tests is zowel gebruik gemaakt van lineaire regressie als van de parametervrije toets van Friedman. De best toepasbare lineaire regressie bleek voor alle resultaten volgens $y = ax + b$ te verlopen, met een eenzijdige overschrijdingkans van 5%. De tussentijdse metingen gaven geen van allen een (negatief) verband te zien tussen aantal oude kokkels en de broeddichtheid. Bij de eindmetingen bleek alleen in rij B volgens de lineaire regressie analyse een negatief verband te bestaan tussen beide toetsingsgrootheden. Fig. 12, 13 en 14 geven de resultaten van deze eindwaarden in de experimentele vakken aan het Amsteldiep (A, B, C, D), op de Vangdam Zuid ($E < F < G$) en op de Vangdam Noord (H). Door de zeer geringe dichtheden en het aantal vakken waar ze in voorkomen, zijn de rijen J, K en L (Vangdam Zuid) hier niet in opgenomen. Vergelijking van alle bij de eindmeting in de vakken gevonden dichtheden aan oudere kokkels en de daar gevonden broeddichtheden op het Balgzand (minus J, K en L) leverde evenmin een significant (negatief) verband op. Bij toepassing van lineaire regressie was er wel een lichte dalende trend te zien (correlatie coëfficiënt, verkregen door regressie analyse, $r = -0.252$, $n = 38$).

4.3.2. Groei van het kokkelbroed

De in de experimentele vakken gevonden dichtheden aan oude kokkels en de bijbehorende gemiddelde lengte van het broed gaven bij toetsing (volgens lineaire regressie (zie 4.3.1) en de toets van Friedman) geen significant (negatief) verband te zien. Zowel bij de tussentijdse metingen, als bij de eindbepalingen was er geen invloed van het aantal oude kokkels op de groei van het broed aantoonbaar. Fig. 15 geeft de gevonden resultaten van deze eindmetingen weer (zonder J, K, L) (correlatie coëfficiënt $r = -0.005$, $n = 35$).

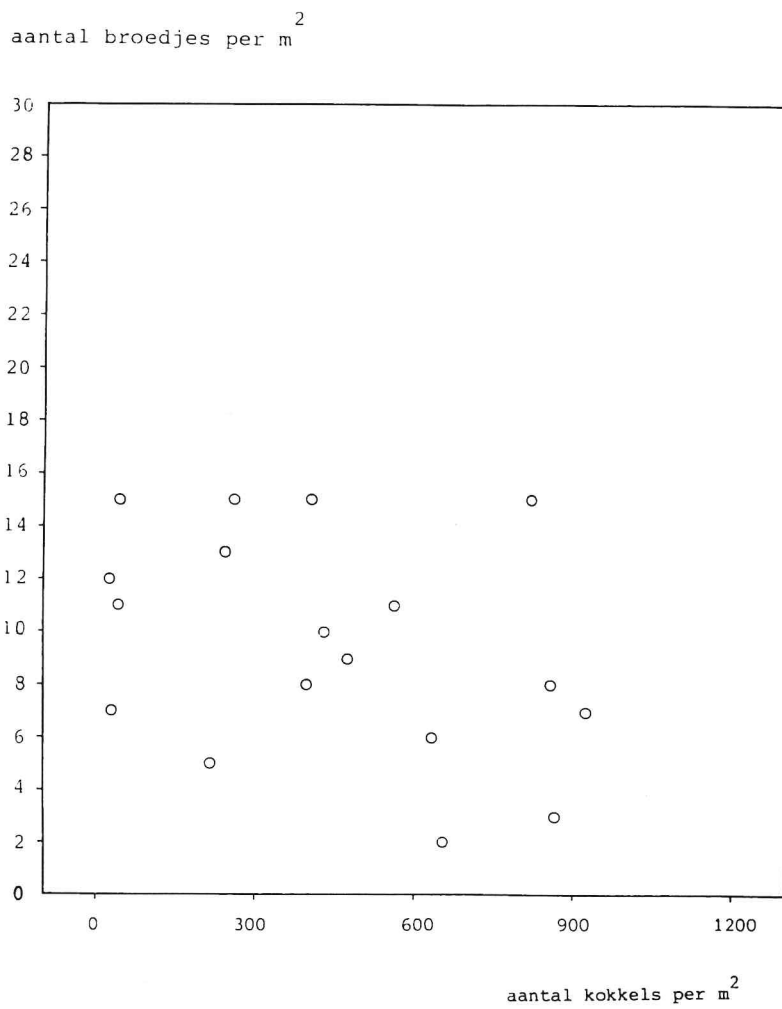


Fig. 12. Verband tussen de kokkeldichtheid en de bijbehorende broeddichtheid aan het Amsteldiep (A, B, C, D) aan het einde van de experimenten in september.

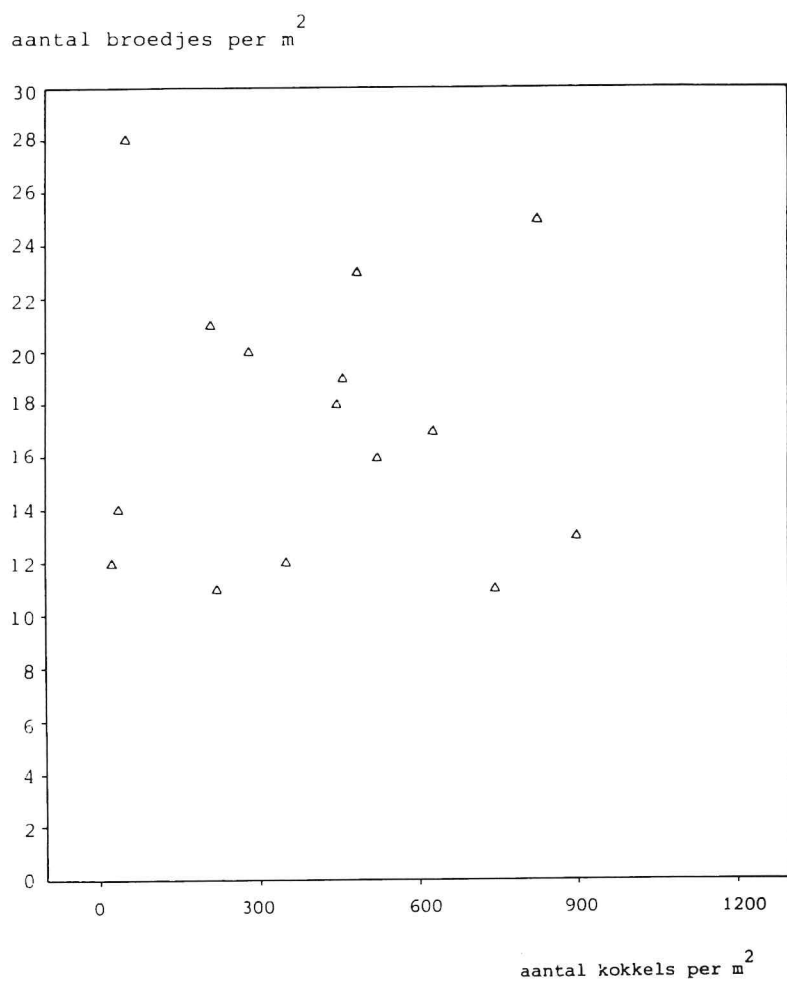


Fig. 13. Verband tussen de kokkeldichtheid en de bijbehorende broeddichtheid op de Vangdam Zuid (E, F, G) aan het einde van de experimenten in september.

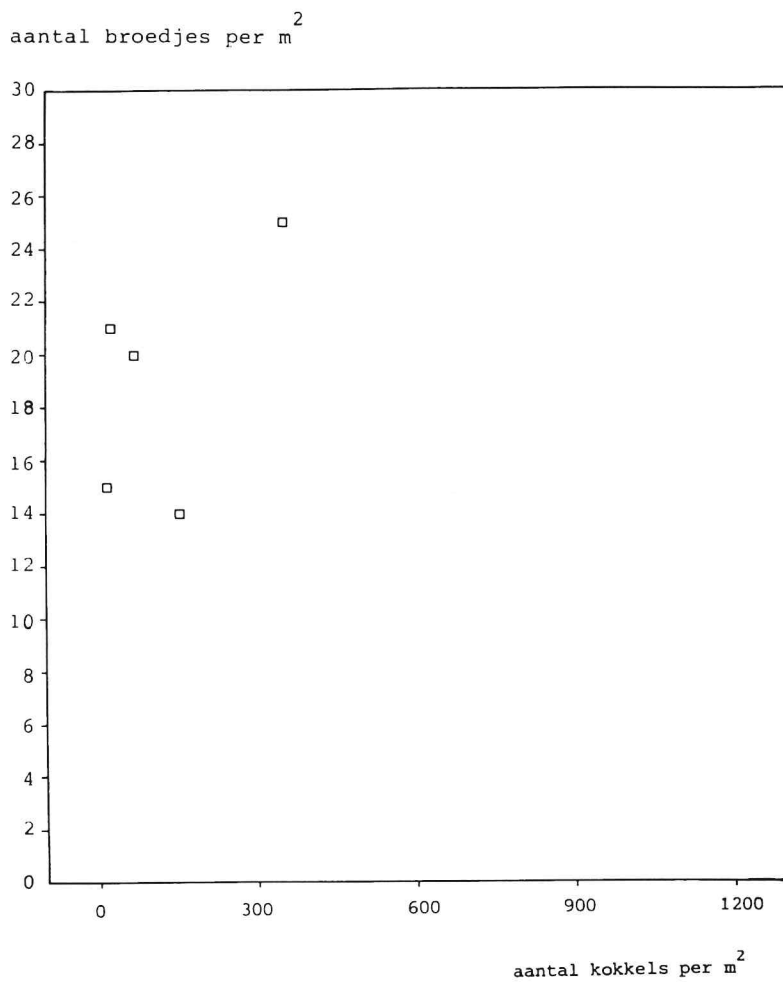


Fig. 14. Verband tussen de kokkeldichtheid en de bijbehorende broeddichtheid op de Vangdam Noord (H) aan het eind van de experimenten in september.

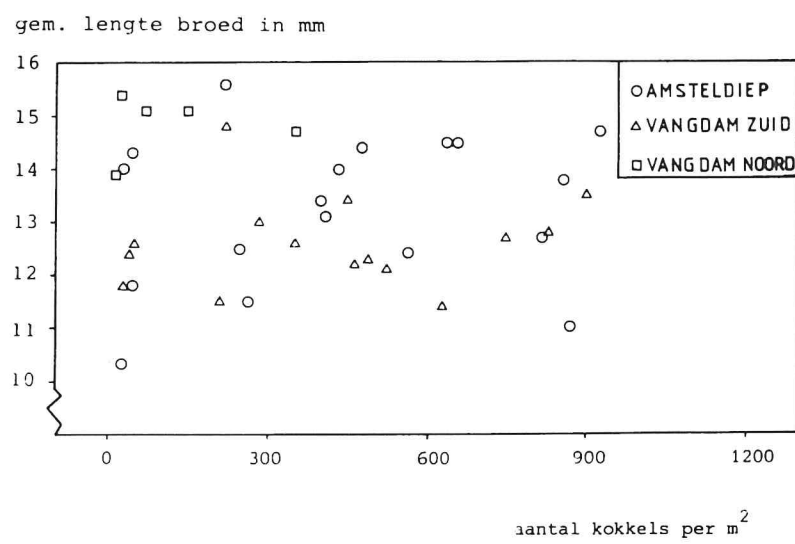


Fig. 15. Verband tussen de kokkeldichtheid en de bijbehorende broedlengtes op het Balgzand aan het einde van de experimenten in september.

5. Discussie

1981 werd gekenmerkt door een slechte broedval, wat ook in ander kokkelonderzoek tot uiting kwam (Beukema, mond. med.; DE VLAS, 1982). Daarom moet men voorzichtig zijn met conclusies te trekken uit de uit kleine (0.1 m^2) oppervlaktes berekende dichtheden. Door de random verspreiding (SCHUITEMA, 1970) en het kleine aantal monsters (vaak een) kunnen al gauw fouten ontstaan. De berekende dichtheden van de veel talrijker voorkomende 2-jarige kokkels bleek redelijk betrouwbaar, althans voor de experimentele vakken. Toch zal het moeilijk zijn anders te werken: de telling en meting ter plekke is erg tijdrovend, gezien ook de korte periode waarin de platen droogliggen, terwijl ook een te grote verstoring door het nemen van meer monsters niet gewenst is. In jaren met een grote broedval zou deze fout mogelijk geringer kunnen zijn.

De broedval in 1981 duurde tot ongeveer september, hoewel op het laatst de aantallen nieuw broed zeer laag waren. KRISTENSEN (1957) vond dat de broedval gemiddeld tot en met augustus duurde, terwijl ORTON (1926) ook nog een lichte broedval in september vond. Deze lange periode van broedval leek echter nauwelijks effect te hebben op de wat verder van de geul afgelegene droogvallende platen: langs de rand van de geul werd nog steeds nieuw broed aangevoerd, maar vanaf half augustus was de broedtoevoer naar de, verder op de platen gelegen, experimentele vakken vrijwel geheel gestopt. KREGER (1940) zag dat het broed op de laagste delen van het Balgzand, zoals langs de geul, meestal na enige tijd verdween, meegesleurd door de daar krachtiger heersende getijstromen. Het zeer jonge broed dat slechts enkele zandkorrels diep in het sediment zit, heeft zeker als het pas in september gevestigd is, ook op de hoger gelegen delen weinig kans de komende periode van kou en herfst- en winterstormen te overleven.

De verkregen resultaten laten alleen voor rij B aan het Amsteldiep in september een (alleen door regressie analyse verkregen) (significant) negatief verband zien tussen de dichtheid aan oude kokkels en de broeddichtheid. De overige rijen gaven niet zo'n (significant negatief) verband te zien, ook niet tussen de kokkeldichtheid en de broedlengte; soms bleek er zelfs een (niet significant) enigszins positief verband aanwezig. Samenvoeging van alle resultaten van het Balgzand (met uitzondering van de rijen J, K en L) gaf evenmin aanwijzingen in de richting van een beïnvloeding van de kokkeldichtheid op het neergestreken broed. Het is daarom de vraag of de resultaten van B berustten op een werkelijke beïnvloeding van de kokkels of op zuiver toeval. Gezien de overige resultaten lijkt de laatste mogelijkheid het meest waarschijnlijk. Hieruit volgt dat de kokkeldichtheden tot 1200 individuen per m^2 geen belemmering vormen voor de vestiging en groei van kokkelbroed. De op het Balgzand normaal voorkomende dichtheden liggen veel lager dan 1200 kokkels per m^2 , zodat beïnvloeding op vestiging en groei van broed door oudere kokkels op het Balgzand niet waarschijnlijk is. DE VLAS (1982) kon bij vergelijking van de normale kokkelstand en door bevissing uitgedunde kokkelveldjes geen verschil in vestiging van broed vinden. Ook hij kwam tot de conclusie dat er weinig reden was om te veronderstellen dat de plaatselijke kokkeldichtheden veel effect op de broedval zou hebben. HANCOCK (1973) die wel een negatieve correlatie vond tussen kokkeldichtheid en broedvestiging, voerde zijn experimenten uit bij veel hogere dichtheden. De dichtheden in zijn gebied lagen rond de 4500 1-jarige kokkels per m^2 , die door de enorme dichtheid ook in groei geremd bleken. Ook het jaar daarop bedroeg de gemiddelde dichtheid van de nu 2-jarige volwassen exemplaren nog ruim 2000 kokkels per m^2 . Bij deze dichtheden zal de invloed van de ouderstand op het broed voornamelijk van fysieke aard zijn: in de opeengepakte

massa is nauwelijks plaats voor broed om zich te kunnen vestigen. De openingen tussen naast elkaar gelegen 2-jarige kokkels is iets groter dan tussen 1-jarige kokkels, maar in een dichtbezet veld is de beschikbare ruimte niettemin beperkt voor broed. Bij lagere dichtheden (ca. 1000 per m²) vond Hancock veel hogere broeddichtheden. Ook in de Waddenzee komen enkele plaatsen voor met zeer hoge kokkeldichtheden. Onder Terschelling werd op de droogvallende platen plaatselijk soms een dichtheid van 2500 kokkels per m² gevonden. Een proef waarin 1 m² van kokkels ontdaan werd mislukte helaas, de markeringsbleek in september verdwenen, maar in de dichtbezette kokkelbank kwam praktisch geen broed voor. Ook waren de 2-jarige kokkels ter plekke klein van stuk, gemiddeld 26.3 mm lang (normaal is ca. 34 mm, 1-jarige kokkels zijn ca. 26 mm) en vertoonden ze regelmatig vergroeiingen als gevolg van de onderlinge druk. Volgens THAMDRUP (1935) kunnen als er meer dan circa 1000 volwassen kokkels per m² aanwezig zijn, er veel minder 0-jarige kokkeltjes de eerste winter (onder normale omstandigheden) overleven. Bij de tweekleppige *Tapes japonica* vond WILLIAMS (1980) een negatieve correlatie tussen vakken met geen of een normale dichtheid (90 individuen per m²) en vakken met een hoge ouderdichtheid (480 individuen per m²). In de laatste kwam minder broed terecht, hoewel de broedval daar toch nog groot was. Tussen vakken met geen ouderdieren en een normale dichtheid vond Williams geen significant negatief verband in broedaantal. Deze in vergelijking met de kokkel lage dichtheden en de toch ook hoge broedval in de dichtst bezette vakken doen echter, gezien de kokkelresultaten, de vraag rijzen of hier duidelijk sprake is van een directe beïnvloeding van de oudere dieren op het broed. Niet duidelijk in dit artikel van Williams is of deze hoogste dichtheden aan oudere dieren in combinatie met het grote aantal broedjes de beschikbare ruimte reduceerde zodat er voor nog meer broed geen plaats meer was. Ook wordt niet aangegeven tot welke lengte het broed door oudere soortgenoten geïnhaleerd kan worden en tot welke lengte nog transport onder invloed van de waterbeweging kan plaatsvinden. Als het broed te groot is om door de oude dieren geïnhaleerd te kunnen worden, maar nog niet te groot om getransporteerd te worden, kunnen ze zich volgens KRISTENSEN (1957) tussen de volwassen dieren vestigen zodat het effect van zelfs zeer dichte populaties weinig invloed heeft op de uiteindelijke vestiging.

BEUKEMA (1981) geeft aan dat er een relatie bestaat tussen de groeisnelheid van kokkels en het slibgehalte van het sediment. Tabel IV geeft de door DAPPER & VAN DER VEER (1981)

TABEL IV

Slibgehalte (A) en mediane korrelgrootte (B) van het sediment (Dapper & van der Veer, 1981) en de gemiddelde lengte in mm van de 2-jarige (C) en 1-jarige (D) kokkels in de experimentele gebieden op het Balgzand.

GEBIED	A	B	C	D
AMSTELDIEP (A, B, C, D)	1.67	145.00	32.6	25.9
VANGDAM ZUID (E, F, G)	6.07	144.62	31.0	23.0
VANGDAM ZUID (J, K, L)	3.95	149.86	32.7	25.8
VANGDAM NOORD (H)	1.68	168.26	35.4	28.5

gevonden slibgehalten en mediane korrelgrootte van het sediment op de plaatsen van be-monstering, evenals de gemiddelde lengte van de 2- en 1-jarige kokkels aldaar. Evenals BEUKEMA (1981) constateerde was de groeisnelheid van oudere kokkels het hoogst op de slibarme Vangdam Noord, was deze iets lager aan het Amsteldiep en in de rijen J, K en L (Vangdam Zuid), waarbij aan het Amsteldiep het slibgehalte en de mediane korrelgrootte lager zijn en werden de laagste groeisnelheden in de rijen E, F en G (Vangdam Zuid) gevonden bij een tamelijk hoog slibgehalte. Op de Vangdam Noord bleek ook de gemiddelde broedlengte iets hoger te liggen dan aan het Amsteldiep eind september, maar duidelijke lengteverschillen zoals bij de meerjarige kokkels werden bij het broed niet gevonden. De samenstelling van het sediment leek weinig invloed te hebben op de 0-jarige kokkeltjes. De gemiddelde lengte van de (2-jarige) kokkels in de dichtstbezette vakken bleek niet lager te zijn dan het gemiddelde voor die plek, zodat van onderlinge groeirem-ming door te hoge dichtheden nog geen sprake was (Tabel I).

Het door BEUKEMA (1981) gevonden negatieve verband tussen de gemiddelde jaar-dichtheden van oudere kokkels en broed op het Balgzand lijkt niet veroorzaakt te worden door beïnvloeding van het broed door de aanwezige kokkeldichtheden vanaf het moment dat de broedval begon, zodat voor een verklaring naar andere mechanismen gezocht zal moeten worden.

De grootste oorzaak van sterfte onder het broed is vrijwel zeker predatie (MUUS, 1973). Proeven, opgezet om de invloed na te gaan van predatie op kokkelbroed door het plaatsen van kooien van gaas (die de grotere predatoren tegen konden houden), zijn gestaakt: de grote hoeveelheden zeesla (*Ulva lactuca*) die op en rond het Balgzand voorkwamen, bleven aan de kooien hangen. Ze bedekten de kooien grotendeels zodat geen goede aan- en afvoer van zeewater (met eventueel te vestigen broed) kon plaatsvinden maar wel een grotere sli-bafzetting veroorzaakte in het voornamelijk uit zand bestaande sediment, zodat de milieu-omstandigheden veranderden.

De gebruikte methode om verplaatsing van kokkels in en uit de vakken tegen te gaan door het ingraven van plastic rondom leverde problemen op: het plastic dreigde herhaal-delijk losgespoeld te worden uit de bodem. Misschien zou het gebruik van fijn gaas, met openingen kleiner dan 2 mm, een betere oplossing zijn, omdat het water er dan minder vat op heeft.

De verschillen in broeddichtheid en -lengte die tussen de vakken met verschillende kok-keldichtheden bestonden, waren niet het gevolg van beïnvloeding van de dichtheid van de oudere kokkels. Ook bleek dat het broed, althans niet in het gebied van de experimen-tele vakken, niet in baanvormige stroken was neergestreken. De verschillen in broedresul-taten, die in de monsters in de van nature aanwezige kokkeldichtheid rondom de vakken werden gevonden en ook die tussen de vakken en het rondomgelegen gebied, lijken dan ook te zijn ontstaan door een random vestiging van het broed in deze gebieden.

Aan de oostzijde van het Balgzand vond de grootste broedvestiging iets later plaats dan aan de westkant. In september was de broeddichtheid aan de oostkant (Amsteldiep) lager dan aan de andere kant. Dit kan zowel veroorzaakt zijn door een lagere broedval alsook door een hogere predatiedruk.

6. Literatuur

- BAGGERMAN, B., 1953. Spatfall and transport of *Cardium edule* L.—Arch. Neerl. de Zool. **10**: 315-342.
- BEUKEMA, J.J., 1974. Seasonal changes in the biomass of the macrobenthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. **8**: 94-107.
- , 1976. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. **10**: 236-261.
- , 1979. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter.—Neth. J. Sea Res. **10**: 203-223.
- , 1981. De kokkel, een dynamische soort.—Waddenbulletin **16**: 122-127.
- DAPPER, R. & H.W. VAN DER VEER, 1981. Onderzoek naar de ruimtelijke variatie van de bodemsamenstelling op het Balgzand.—Interne verslagen Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel 1981-9: 21 pp.
- HANCOCK, D.A., 1973. The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates.—Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer **164**: 113-131.
- HANCOCK, D.A. & A.E. URQUHART, 1964. Mortalities of edible cockles (*Cardium edule* L.) during the severe winter of 1962-63. In: D.J. CRISP. The effects of the severe winter of 1962-63 on marine life in Britain.—J. Anim. Ecol. **33**: 176-178.
- KREGER, D., 1940. On the ecology of *Cardium edule* L.—Arch. neerl. Zool. **4**: 157-200.
- KRISTENSEN, I., 1957. Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea.—Arch. neerl. Zool. **12**: 351-453.
- MUUS, K., 1973. Settling, growth and mortality of young bivalves in the Øresund.—Ophelia **12**: 79-116.
- ORTON, J.H., 1926. On the rate of growth of *Cardium edule*. Part I. Experimental observations.—J. mar. biol. Ass. U.K. **14**: 239-280.
- SCHUITEMA, K.A., 1970. Verspreiding en verplaatsing van *Cardium edule* L. binnen een populatie.—Interne verslagen Nederlands Instituut voor onderzoek der Zee, Texel 1970-7: 48 pp.
- THAMDRUP, H.M., 1935. Die Verteilung der einzelnen Altersgruppe von *Cardium* und *Macoma* auf das Watt.—Medd. Komm. Danm. Fisk. Havunders. Serie Fisk. (2): 1-125.
- VLAS, J. DE, 1982. De effecten van de kokkelvisserij op de bodemfauna van Waddenzee en Oosterschelde.—RIN-rapport 82/19: 99 pp.
- WILLIAMS, J.G., 1980. The influence of adults on the settlement of spat of the clam, *Tapes japonica*.—J. Mar. Res. **38**: 729-741.