

Verspreiding en verplaatsing van

Cardium Edule L.

binnen een populatie

door

K.A. Schuitema

Intern verslag

over

werkzaamheden verricht als doctorale studie

in het tijdvak september 1967 - april 1968

aan

het NIOZ te Texel

voor de aflevering van het NIOZ

aan Prof. G.P. Baerends

Zoölogisch Laboratorium Groningen

onder supervisie van

J.J. Beukema

Augustus 1970

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1970-7

Verspreiding en verplaatsing van Cardium edule L.

binnen een populatie

door

K.A. Schuitema

intern verslag

Inhoud

	Abstract	p. 1
I.	Inleiding	p. 2
II.	Verspreidingspatroon van de kokkel binnen een populatie	p. 4
	A. Methoden	p. 4
	B. Resultaten	p. 10
	A. Verspreiding van de kokkel binnen de hele 16 m^2	p. 10
	B. Verspreiding van de kokkel binnen de afzonderlijke gebiedjes van 1 m^2	p. 14
III.	Verplaatsingen van de kokkel binnen een populatie	p. 22
	A. Methoden	p. 22
	B. Resultaten	p. 23
	a. Verplaatsingen van de gemerkte kokkels	p. 23
	c. Verplaatsingen van de kokkels de lege kwadranten in	p. 26
	b en d. Afname van het totale aantal kokkels in alle kwadranten in de tijd	p. 30
	Oorzaken van de afname	p. 32
IV.	Algemene discussie	p. 38
V.	Literatuur	p. 42
	Bijlage I. beschrijving van de proefvelden	p. 44
	Bijlage II. rekenvoorbeelden	p. 45

Abstract:

Small scale distribution and movements of adult cockles (Cardium edule L.) on a tidal flat area near Den Helder (The Netherlands).

Analysis of distribution patterns in adult cockles revealed these bivalves to be distributed nearly randomly within their banks. Tagged cockles were found to move along short distances (generally less than 10cm) in various randomly chosen directions. Undisturbed cockles were found to invade empty areas from their edges, which points to similar small movements. Such movements will result in the observed distribution patterns within banks, whatever the original distribution had been at the moment of spat fall.

I. Inleiding

Aan de verspreiding van waddieren binnen een populatie is in het algemeen weinig onderzoek verricht.

Onderzoek naar de verspreiding van een aantal bodemdieren (waaronder wormen en kleine mollusken) werd gedaan door ANGEL en ANGEL (1967) in een fjord, op een diepte van ongeveer 20 meter.

HOLME (1950) heeft onderzoekingen verricht naar de verspreiding van Tellina tenuis da Costa. Hij vond dat bijzonder weinig dieren wat betreft hun onderlinge afstand dichter bij elkaar zaten dan 1 inch ($\pm 2,5$ cm) en dat deze onderlinge afstand nooit kleiner was dan 0,6 inch ($\pm 1,5$ cm). Zou Tellina volgens toeval verspreid zitten, dan zouden er in de populatie ook individuen moeten voorkomen met een onderlinge afstand van minder dan 0,6 inch. Omdat hiervan geen sprake was is de verspreiding van Tellina tenuis dus een relatief uniforme. Volgens HOLME ligt de verklaring hiervoor waarschijnlijk in het feit dat Tellina een detritus-eter is, met een bepaald territorium om zich te kunnen handhaven. Dit omdat Tellina tenuis een lange sipho heeft, waarmee hij de wadbodem afzoekt op aanwezigheid van detritus.

Een uniforme verspreiding kan worden opgevat als zijnde een afwijking van een random-verdeling. Dit laatste kan worden beschouwd als een verdeling, waarbij elke willekeurige plaats in bv. een kwadrant een evengrote kans heeft om door een willekeurig individu te worden bezet.

Van een random-verdeling zijn twee soorten afwijkingen mogelijk: le - in de richting van een uniforme verdeling, d.w.z. de individuen zitten meer regelmatig verspreid dan in een random-verdeling.

2e - in de richting van een groepjes-verdeling, d.w.z. de individuen zijn sterker in groepjes verdeel dan in een random-verdeling (fig. 1).

Van de kokkel Cardium edule L. is omtrent de verspreiding binnen een populatie niets bekend. Een deel van dit onderzoek is er op gericht hievan iets meer te weten te komen. Het overige gedeelte betreft de vraag in hoeverre Cardium zich binnen een populatie verplaatst.

De wijze van verplaatsing van de kokkel is tweëërlei:

- a - actieve verplaatsing door de kokkel zelf
- b - passieve verplaatsing door stormen, zeestromingen e.d.

Aktieve verplaatsingen van de kokkel zijn zelden waargenomen.

ORTON (1927) vond tijdens proeven met een experimenteerkist dat alle kokkels die hij had uitgezet, uitgezonderd 2 a 3 exemplaren, na de proefperiode van 1 maand niet van plaats waren veranderd.

THAMDRUP (1935) vond eveneens dat kokkels in een door hem onderzochte populatie nauwelijks verplaatsten. Wanneer toch actieve verplaatsing optrad, dan bleek de afgelegde afstand nooit meer dan 20-30 cm te zijn.

KREGER (1940) noemt 50 cm als grootste verplaatsingsafstand.

MURIE (1903) vond dat alleen in het voortplantingsseizoen actieve verplaatsing zou plaatsvinden, waarbij de dieren zich over het wadoppervlak bewogen. Buiten het voortplantingsseizoen nam MURIE geen verplaatsing waar.

Passieve verplaatsingen komen veel frequenter voor.

De sterkste passieve verplaatsing komt voor bij jonge kokkels tot een grootte van 2 mm. Volgens BAGGERMAN (1953) en KRISTENSEN (1957) worden dieren van deze afmeting regelmatig verplaatst door de eb -en vloedstroom. Wanneer de kokkels de grootte van 2 mm hebben bereikt,

vestigen ze zich op rustige beschutte plaatsen, waarna de mate van verplaatsing sterk afneemt totaan de periode dat de dieren 3 winters oud zijn: volgens KRISTENSEN (1957) zijn deze laatste verplaatsingsverschillen een gevolg van het feit zich totaan hun 3e winter sneller ingraven dan 3e en ouderejaars-dieren.

Bij het jongbroed tot 2 mm is de verplaatsing zo omvangrijk, aangezien de dieren zich niet verder ingraven dan tot op een diepte van ongeveer 3 zandkorrels; ze blijven dus vrijwel aan de oppervlakte, waardoor verplaatsing door de eb- en vloedstroom gemakkelijk plaatsvindt.

II. Verspreidingspatroon van de kokkel binnen een populatie

Gekeken werd dus naar het verspreidingspatroon van Cardium edule L. binnen een populatie

Vraagstelling: is er sprake van een random-verspreidingspatroon, dan wel van een andere wijze van verspreiding?

A. Methoden

Het onderzoek werd verricht aan een kokkelpopulatie op het wad achter de marinehaven (zie bijlage 1).

Het wadgedeelte waarop werd gewerkt is zo homogeen mogelijk gekozen, opdat onregelmatigheden in het verspreidingspatroon niet aan heterogeniteit van de wadbodem zou kunnen worden geweten.

In totaal is 16 m^2 wad onderzocht. Dit gebeurde m.b.v. een houten raamwerk van 1 meter bij 1 meter, onderverdeeld in hokjes van 1 dm bij 1 dm. Het aantal kokkels/ dm^2 werd geteld door met de vingers te voelen in oktober 1967 en in februari 1968. Verder is in februari 1968 de afstand gemeten van elke kokkel tot zijn dichtsbijzijnde

buurman: dit gebeurde van siphon-opening tot siphon-opening.

De wijze waarop de kokkels verspreid zijn, is volgens drie methoden benaderd:

1 - toetsen aan de Poisson-verdeling d.m.v. een χ^2 -toets.

(Bij proefbepalingen was gebleken, dat het verspreidingspatroon van de kokkel ongeveer at random was. Daarom is er direct getoets aan de Poisson-verdeling en niet aan een uniforme-verdeling omdat de Poisson-verdeling hoogst waarschijnlijk het meest met het verspreidingspatroon van de kokkel zou overeenkomen).

2 - de methode van GREIG-SMITH (GREIG-SMITH, 1952-a).

3 - de methode van CLARK en EVANS (CLARK EN EVANS, 1954-a).

ad 1. Toetsen aan de Poisson-verdeling d.m.v. een χ^2 -test

Als het verspreidingspatroon van de kokkels een random-verdeling is, moet de frequentieverdeling van de aantallen per oppervlakte-eenheid gelijk zijn aan een Poisson-verdeling met hetzelfde gemiddelde.

formule Poisson-verdeling:
$$P = \frac{U^x e^{-U}}{x!}$$

waarin: P = de kans dat een bepaalde gebeurtenis optreedt

U = gemiddelde

De kansen kunnen dan berekend worden met:
$$P(x) = P(0) \cdot \frac{U^x}{x!}$$

Of de gevonden waarden nu voldoen aan een Poisson-verdeling kan worden getoetst met een χ^2 -test. Als significante afwijking is genomen $P \leq 0,05$.

ad 2. Methode van GREIG-SMITH

Deze is gebaseerd op de eigenschap dat bij een Poisson-verdeling

de variantie gelijk is aan het gemiddelde van de Poisson-verdeling. Door de variantie te delen door het gemiddelde, berekent men de coefficient van dispersie (BLACKMAN, 1942):

$$\text{coefficient van dispersie} = \frac{\text{variantie}}{\text{gemiddelde}} = \frac{s^2}{m}$$

Wanneer de verhouding 0 is, dan is de verspreiding uniform; als de uitkomst van de breuk kleiner is dan 1, dan is de verspreiding relatief uniform. Is de verhouding groter dan 1, dan treedt zg. clustervorming op of een andere afwijking van een Poisson-verdeling; bijv. het optreden van banden met hoge en lage individuen dichtheid of de aanwezigheid van een trend in de dichtheid van de individuen in een populatie.

De 5 % significantie-grenzen van de coefficient van dispersie t.o.v. het random-model kunnen dan worden berekend met de formule (naar ANGEL & ANGEL 1967)

$$1 \pm 2 \sqrt{\frac{2n}{(n-1)^2}}$$

n = aantal monsters

De significantie-grens is genomen bij $P \leq 0,05$.

(Ook zou het mogelijk zijn geweest een χ^2 -test te doen om de significantie-grenzen te bepalen met $\chi^2 = \frac{s^2}{m} (n-1)$ en $\chi^2 = n-1$)

Een groot nadeel van zowel de methode van de coefficient van dispersie als van het toetsen aan de Poisson-verdeling d.m.v. de χ^2 -test is, dat beide methoden afhankelijk zijn van de kwadrantgroottes die worden gebruikt.

GREIG-SMITH heeft dit opgelost door een methode te ontwikkelen waarbij men systematisch bemonstert. Hierbij wordt gebruik gemaakt van een rooster van monsterplaatsen, waarbij van elke zijde van het rooster

het aantal roostereenheden een macht van twee is, dus bv. 1 x 1, 2 x 1, 2 x 2, 4 x 2, enz. Op deze manier telt men het aantal individuen per rooster-eenheid, dus per blokgrootte (in het onderzoek per dm^2 , per 2 dm^2 , per 4 dm^2 , enz.). Van de diverse blokgroottes kan men nu de varianties berekenen en deze vergelijken met het gemiddelde aantal individuen per blokgrootte, d.w.z. men bepaalt dus de coëfficiënt van dispersie per blokgrootte.

ad 3. Methode van CLARK en EVANS

Deze methode berust op het principe dat de gemiddelde afstand van een individu tot het volgende individu in een populatie met groepjes-vorming kleiner is, dan de gemiddelde afstand in een populatie met random verspreiding en dat deze gemiddelde afstand groter is in een populatie met een uniforme verdeling.

De gemeten gemiddelde afstand is $\overline{r}_A = \frac{\sum r}{n}$

De berekende gemiddelde afstand in een populatie met een random-verspreiding is: $\overline{r}_e = \frac{1}{2\sqrt{Q}}$,

waarin Q = de dichtheid, uitgedrukt in aantal individuen per oppervlakte-eenheid (de eenheid van oppervlakte moet dezelfde zijn als de eenheid die wordt gebruikt bij de afstand r).

De verhouding: $R = \frac{\overline{r}_A}{\overline{r}_e}$ kan dan worden gebruikt als een maat voor de mate waarin de gevonden waarde afwijkt van een random-verspreiding, aangezien bij een random-verspreiding de verhouding R gelijk is aan 1. Bij een maximale aggregatie is $R = 0$, want $\overline{r}_A = 0$ (deze waarde kan hier niet voorkomen, omdat de kokkels niet puntvormig zijn); bij

maximale uniformiteit is $R = 2,1491$. Wanneer uit de waarde van R blijkt, dat de verspreiding niet volgens een random-verdeling verloopt, kan de significantie worden getest aan een normaal curve.

$$\text{Dus: } c = \frac{\overline{r_A} - \overline{r_e}}{\sqrt{\overline{r_e}}},$$

waarin c = de standaard variatie van de normaal curve. Deze c wordt dan vergeleken met de standaard normale verdeling.

$$\sqrt{\overline{r_e}} = \frac{0,26136}{\sqrt{N}}$$

De significantie-grens voor de afwijkingen is weer aangenomen bij $P \leq 0,05$.

De verkregen gegevens zijn verwerkt volgens meer dan 1 methode, omdat er niet één methode bestaat die voor 100 % bevredigend is.

Het nadeel van de X^2 -test, als van de coëfficient van dispersie (dus ook van de methode van GREIG-SMITH) is, dat deze methoden in bepaalde gevallen falen. Bij de X^2 -test moet men bv. de klassen met een lage verwachting samenvoegen, zodat de minimum verwachting 5 is.

Een van de meest normale effecten van een niet-random-verspreiding is het optreden van enkele kwadranten met enerzijds een hoog aantal individuen en als gevolg daarvan anderzijds een aantal met een zeer laag aantal of geen individuen. Als dergelijke kwadranten een lage verwachting hebben moeten ze samen worden genomen. Dit resulteert in een tegenstrijdigheid in de Poisson-verwachting, waardoor de test soms faalt in het aantonen van een niet-random-verdeling. Dit is ook het geval wanneer de gemiddelde waarde per kwadrant laag is en men alleen maar een scheiding kan maken tussen bezette en niet bezette kwadranten.

Het onderstaande rekenvoorbeeld van een verspreidingspatroon is een voorbeeld van het falen van de test: het toetsen aan de Poisson-kromme m.b.v. een χ^2 -test. De coefficient van dispersie is in dit geval 1,65. Het verspreidingspatroon is dus volgens deze test niet at random, maar relatief groepjes-vormig.

Tabel I-a

<u>klasse</u>	<u>gevonden</u>	<u>berekend</u>
0	21	14,08
1	27	27,61
2	22	27,05
3	14	17,68
4	8	8,66
5	2	3,39
6	3	1,11
7	1	0,31
8	2	0,08
>8	0	0,03
gemiddeld $1,96/n^2$		

Tabel I-b

<u>klasse</u>	<u>gevonden</u>	<u>berekend</u>
0	21	14,08
1	27	27,61
2	22	27,05
3	14	17,68
>3	16	13,58

Wil men toetsen aan de Poisson-kromme m.b.v. een χ^2 -test, dan moeten eerst de klassen 4, 5, 6, 7, >8 en 8 worden samengenomen, zodat de minimumverwachting per klasse minstens 5 is (zie Tabel I-b). De χ^2 is nu 5,55, met $\nu=4$ d.w.z. P ligt in tussen 10 en 20 %. Volgens deze test is de verdeling dus niet significant afwijkend van het random-model. Gekombineerd kunnen beide testen uitstekend worden gebruikt, aangezien ze elkaars fouten min of meer corrigeren.

Bij het verwerken van de gegevens is de methode van CLARK en EVANS eveneens toegepast om te zien of ook deze test bij het onderzoeken van het verspreidingspatroon van de kokkel bruikbaar was.

B. Resultaten

A. Verspreiding van de kokkels binnen de hele 16 m²

Binnen dit gebied was de gemiddelde kokkeldichtheid/dm² 1,12.

a. Toetsen aan de Poisson-verdeling m.b.v. een χ^2 -test. (zie bijlage II)

$$\chi^2 = 74,2 ; \nu = 5 \text{ dus } P < 0,0005.$$

Er is dus sprake van een zeer duidelijke afwijking van een random-verspreiding, want er zijn teveel extreme waarden (zie bijlage II).

b. Methode van GREIG-SMITH

De gegevens zijn ondergebracht in Tabel II.

Bij alle blokgroottes ligt de waarde van de coefficient van dispersie buiten de significantie-grenzen. Volgens deze is het verspreidingspatroon dus zeer duidelijk afwijkend van random, en wel in de richting van groepjes-vorming (zie ook figure 2).

c. Methode van CLARK en EVANS

Volgens deze methode wordt een R gevonden van 0,85, want $\overline{r_A}$ is 0,0469 m en $\overline{r_e}$ is 0,0554 m. Dan is $c = -10,000$ d.w.z. $P < 0,0001$.

Ook deze test geeft dus zeer duidelijk een verspreidingspatroon

dat afwijkt van random in de richting van groepjes-vorming.

(Voor rekenvoorbeelden van bovenstaande drie testen wordt verwezen naar bijlage II).

Tabel II

blokgrootte	n	coeff. v. disp.	5% limietgrens	95% aggregatiegrens
1	1600	1,32	0,93	1,07
2	800	1,73	0,90	1,10
4	400	2,07	0,86	1,14
8	200	2,37	0,80	1,20
16	100	15,59	0,71	1,29
32	50	10,38	0,59	1,41
64	25	18,38	0,41	1,59

(blokgrootte 1 komt overeen met 1 dm^2)

Het verspreidingspatroon binnen het gebied van 16 m^2 laat blijkens de drie methoden duidelijk zien, dat de verspreiding niet at random is, maar dat er een afwijking in de richting van groepjes-vorming optreedt. Kijken we naar de gemiddelde dichtheid/ m^2 , dan valt op dat de opnamen 1, 3, 4, 6 en 7 (zie Tabel IIIa) een gemiddelde dichtheid hebben, die duidelijk boven het gemiddelde van de 16 m^2 in totaal ligt. (nl. ongeveer $177 / \text{m}^2$).

Volgens de gegevens is dus binnen het 16 m^2 gebied een sterke variatie in aantallen aanwezig, waarbij in de kwadranten die het verste van de geul zijn gelegen deze aantallen verreweg het grootst zijn. Omdat binnen de gehele kokkelpopulatie (dus ook buiten de 16 m^2)

de aantallen mogelijk op een dergelijke manier zouden kunnen verlopen en daardoor "kokkelbanen" met een verschillende kokkeldichtheid/opervlakte-eenheid aanwezig zouden kunnen zijn, zijn ook buiten het eigenlijke proefgebied een aantal monsters genomen. De gegevens hiervan bevestigen bovenstaande suggestie (zie figuur 3).

Tabel IIIa

opname	kokkeldichtheid/m ²	opname	kokkeldichtheid/m ²
1	132	9	96
2	92	10	65
3	278	11	76
4	194	12	102
5	78	13	99
6	140	14	70
7	140	15	73
8	65	16	89

De niet-random-verspreiding binnen de 16 m² kan nu zeer gemakkelijk worden verklaard; nemen we de kwadranten met de hoge dichtheden niet op in de berekening, (d.w.z. de kwadranten 1, 2, 3, 4, 6, 7) dan krijgen we bij de χ^2 -test een χ^2 van 2,2 bij $\nu=4$ dus $0,75 > P > 0,50$, d.w.z. het verspreidingspatroon is bij goede benadering at random.

Het niet-random-verspreidingspatroon ontstaat dus mogelijk door heterogeniteit in kokkeldichtheid/m², binnen het proefgebied.

Deze getallen zijn van oktober 1967

In de periode december '67 - februari '68 zijn de kokkeldichtheden van de kwadranten weer bepaald (zie Tabel IIIb).

Tabel IIIb

opname	datum	kokkeldichtheid/m ²
1	18 dec.	110
2	19 jan.	72
3	1 febr.	190
4	1 febr.	122
5	20 dec.	70
6	19 jan.	115
7	1 febr.	115
8	5 febr.	43
9	20 dec.	104
11	8 febr.	37
13	7 febr.	58
14	7 febr.	38
15	7 febr.	33
16	8 febr.	49

1 2 3 4
 5 6 7 8
 9 10 11 12
 13 14 15 16

Rangschikking van de kwadranten binnen het
 16 m²- gebied.

B. Verspreiding van de kokkels binnen de afzonderlijke gebiedjes
van 1 m²

a. Toetsen aan de Poisson-verdeling m.b.v. een χ^2 -test

De resultaten staan in onderstaande Tabel IVa (oktober-
 waarnemingen)

Tabel IVa

opname	χ^2	ν	P	verspreidingspatroon
1	0,4	4	$0,99 > P > 0,98$	random
2	8,1	3	$0,05 > P > 0,025$	rel. in groepjes
3	17,0	6	$0,01 > P > 0,005$	rel. uniform
4	4,7	5	$0,50 > P > 0,25$	random
5	15,7	2	$0,05 > P > 0,001$	rel. in groepjes
6	1,8	4	$0,90 > P > 0,75$	random
7	1,9	4	$P = 0,75$	random
8	0,2	2	$P = 0,90$	random
9	5,4	3	$0,25 > P > 0,10$	random
10	0,5	2	$P = 0,75$	random
11	3,9	2	$0,25 > P > 0,10$	random
12	0,1	3	$P = 0,99$	random
13	2,0	3	$0,75 > P > 0,50$	random
14	0,4	2	$0,90 > P > 0,75$	random
15	0,1	2	$P = 0,95$	random
16	5,6	3	$0,25 > P > 0,10$	random

Het blijkt dus dat een niet-random-verspreiding voorkomt in de opnamen 2, 3, en 5 en wel te uniform bij 3 en te sterke groepjes-vorming bij 2, en 5. De overige opnamen vertonen wel een random-verspreiding.

Voor de dec - febr. - waarnemingen zie Tabel IVb

Tabel IVb

opname	χ^2	$\bar{v}$	P	verspreidingspatroon
1	2,8	3	$0,50 > P > 0,25$	random
2	1,9	2	$0,50 > P > 0,25$	random
3	2,4	4	$0,75 > P > 0,50$	random
4	4,2	3	$0,25 > P > 0,10$	random
5	0,1	2	$0,98 > P > 0,95$	random
6	1,9	3	$0,75 > P > 0,50$	random
7	2,2	3	$0,75 > P > 0,50$	random
8	0,0	2	$P = 1$	random
9	11,2	3	$0,25 > P > 0,01$	rel. in groepjes
11	1,3	2	$0,75 > P > 0,50$	random
13	2,5	2	$0,50 > P > 0,25$	random
14	0,8	2	$0,75 > P > 0,50$	random
15	0,4	2	$0,90 > P > 0,75$	random
16	0,1	2	$0,98 > P > 0,95$	random

Een afwijking van de random verdeling is bij deze opnamen alleen nog aanwezig in opname 9.

Om de χ^2 van de opnames te kunnen vergelijken om te zien op er misschien een verband aanwezig is tussen de χ^2 van de opnames en de dichtheid van de kokkels moet de χ^2 van de opnames berekend worden voor een gelijk aantal vrijheidsgraden (de χ^2 zijn berekend voor $\bar{v}=2$). Deze gegevens staan in Tabel VIIb en figuur 13. Uit Tabel VIIb en figuur 13 blijkt dat alleen opname 3 en 5 (okt. waarneming) en opname 9 (dec. waarneming) een significantie afwijking van een random-verspreidingspatroon vertonen.

Tevens blijkt dat er geen rechtstreeks verband aanwezig is tussen de X^2 van de opnames en de dichtheid van de kokkels.

Men moet zich wel bedenken dat, hoe groter de dichtheid van de kokkels wordt, deze minder at random verspreid kunnen zitten, maar dat het verspreidingspatroon een meer uniformere zal worden (zie gegevens opname 3).

b. Methode van GREIG-SMITH

De gegevens staan aangegevens in Tabel V op bladz. 17.

Het blijkt dat de opnamen 2 en 9 bij blokgrootte 1 een duidelijke niet- random-verspreiding hebben er treedt groepjesvorming op. Ook opname 3 geeft bij deze blokgrootte geen random-verspreidingsbeeld: hier is sprake van een te uniforme verdeling.

Bij grotere blokgroottes wisselt het beeld bij een aantal kwadranten nogal (bv. in de opnamen 1, 6, 7 en 12). Bij de opnamen 2, 9, 10, en 11 ligt de coëfficiënt van dispersie bij grotere blokgroottes bijna altijd boven de significantie-grens. De verspreiding is hier in deze kwadranten dus zeer duidelijk in groepjes. De grootste coëfficiënt van dispersie ligt vrijwel steeds bij blokgrootte 4: in opname 1, 2, 3, 4, 7, 8, 10, 12 en 16. Het is dus niet onmogelijk dat bij deze blokgrootte de sterkste neiging tot groepjes-vorming aanwezig is: de kokkels zouden dan worden aangetroffen in groepen met een opp. van $\pm 4 \text{ dm}^2$ (zie ook figuur 4).

Men kan zich afvragen in hoeverre bovenstaande getallen betrouwbaar zijn, aangezien bij grotere blokgroottes het aantal waarnemingen afneemt en de berekening dus minder nauwkeurig wordt. Hier staat natuurlijk wel tegenover dat ook de significantie-grenzen wijder worden.

Tabel V

opname	coefficient van dispersie bij de verschillende blokgroottes					verspreidings- patroon
	1	2	3	4	5	
1	1,08	1,13	1,47	1,67	1,58	random
2	1,62	2,05	2,37	1,68	1,80	rel. in groepjes
3	0,59	0,58	0,84	0,61	0,63	rel. uniform
4	1,03	1,56	2,35	1,59	1,92	random
5	1,26	1,00	1,00	1,16	1,72	random
6	0,95	1,25	1,49	1,61	2,05	random
7	1,05	1,25	2,03	1,47	0,83	random
8	0,94	0,92	1,00	1,03	1,00	random
9	1,51	1,70	2,79	3,41	5,82	rel. in groepjes
10	1,08	1,65	2,46	1,76	2,67	random
11	1,29	1,68	2,59	2,69	4,56	rel. in groepjes
12	0,98	1,48	1,85	1,59	1,56	random
13	1,09	0,99	1,27	1,41	1,63	random
14	1,01	1,02	1,16	1,55	1,78	random
15	0,96	0,76	0,57	0,84	0,49	random
16	0,87	0,83	1,05	0,71	0,86	random
<u>95% s-grens</u>	1,29	1,41	1,59	1,67	1,99	
<u>5% s-grens</u>	0,71	0,59	0,41	0,33	0,01	

In figuur 15 is de coefficient van dispersie uitgezet tegen de dichtheid van de kokkels per m^2 .

Uit deze figuur blijkt dat er geen rechtstreeks verband aanwezig is tussen de dichtheid van de kokkels en de coefficient van dispersie. Wel ligt ook hier de coefficient van dispersie van opname 3 weer in het gebied met de afwijking van de Poisson-verdeling in de richting van een uniforme verspreiding (zie ook pag. 15)

c. Methode van CLARK en EVANS

Voor gegevens zie Tabel VI

Tabel VI

opname	$\overline{r}_A$ (cm)	$\overline{r}_e$ (cm)	R	c	P	verspreidings- patroon
1	4,15	4,77	0,87	2,583	0,005	rel. in groepjes
2	4,58	5,89	0,78	3,609	0,001	rel. in groepjes
3	3,42	3,64	0,94	1,594	0,309	random
4	3,48	4,53	0,77	4,907	0,001	rel. in groepjes
5	5,88	6,45	0,91	1,307	0,097	random
6	3,86	4,61	0,84	3,363	0,001	rel. in groepjes
7	3,87	4,79	0,81	3,833	0,001	rel. in groepjes
8	6,93	7,81	0,89	1,379	0,084	random
9	4,54	4,90	0,93	1,432	0,153	random
10	geen gegevens.					
11	8,46	8,22	1,03	0,338	0,368	random
12	geen gegevens.					
13	5,41	6,51	0,83	2,500	0,006	rel. in groepjes
14	7,46	8,01	0,93	0,821	0,206	random
15	6,88	8,70	0,79	2,304	0,009	rel. in groepjes
16	5,54	7,37	0,75	3,222	0,001	rel. in groepjes

Volgens deze methode treedt dus duidelijk groepjes-vorming op bij de opnamen 1, 2, 4, 6, 7, 13, 15 en 16. zie Tabel VI.

Wanneer we de resultaten volgens de drie methoden met elkaar vergelijken (zie Tabel VII) dan zijn de methode van het toetsen aan de Poisson kromme d.m.v. een X^2 -test en de methode van GREIG-SMITH goed met elkaar in overeenstemming. Alleen opname 11 en opname 9 geven volgens de

methode van GREIG-SMITH een verspreidingspatroon relatief in groepjes, terwijl volgens het toetsen aan de Poisson-verdeling geen afwijking van een random-verspreiding wordt gevonden. Opmerking. Men kan alleen de getallen van blokgrrootte 1 van de methode van GREIG-SMITH vergelijken met de getallen, verkregen volgens het toetsen aan de Poisson-verdeling, aangezien de χ^2 volgens deze laatste methode is berekend per dm^2 .

Vergelijking van de berekeningen van het verspreidingspatroon van de kokkel volgens de drie methoden. (okt. waarnemingen)

Tabel VIIa

opname	Poisson	Greig-smith	Clark en Evans	
1	-	-	+	
2	+	+	-	
3	⊕	⊕	-	
4	-	-	+	
5	+	-	-	
6	-	-	+	
7	-	-	+	
8	-	-	-	
9	-	+	-	
10	-	-	geen gegevens	
11	-	+	-	
12	-	-	geen gegevens	
13	-	-	+	
14	-	-	-	- = random verspr.
15	-	-	+	+ = rel. in groepjes
16	-	-	+	⊕ = rel. te uniform

Worden de methode v/h toetsen aan de Poisson-kromme d.m.v. een χ^2 -test en de methode van Greig-Smith gecombineerd door de gegevens van beide testen tegen elkaar uit te zetten in een grafiek, dan blijkt dat alleen opname 3 (okt. waarneming) en opname 9 (dec. waarneming) buiten alle significante-grenzen vallen (zie Tabel VIIb en fig. 14).

Bij combinatie van beide testen blijkt dus dat er een aantal opnames die in één van beide testen wel een significante afwijking vertoonden nu bij combinatie dit niet meer doen.

Het is mogelijk dat de testen voor het aantonen van een afwijking van de random-verdeling juist voor de verspreidingspatronen van deze opnames minder geschikt waren; door combinatie van de testen echter, hebben beide elkaars fouten min of meer opgeheven.

De methode van CLARK en EVANS is in het geheel niet in overeenstemming met de beide andere methoden. Dertien van de veertien kwadranten hebben een R-waarde die kleiner is dan 1 (zie Tabel VI). Volgens deze methode is dus een sterke neiging tot groepjes-vorming aanwezig, terwijl bij de andere methoden de verdeling hoofdzakelijk at-random is. Een verklaring voor dit feit is mogelijk dat de kokkels binnen 1 dm² niet at-random verspreid zitten, maar relatief in groepjes, aangezien de twee voorgaande methoden als kleinste meetwaarde 1 dm hebben en de afstand tussen een individu en het dichtsbijzijnde volgende individu in cm gemeten is. Een andere verklaring kan zijn dat de methode van CLARK en EVANS niet geschikt is om bij dit onderzoek te worden gebruikt. De oorzaak van het falen van deze test zou kan mogelijk liggen in vorm een grootte van de kokkel. Men zou zich kunnen voorstellen dat de methode meer geschikt is voor het meten van het verspreidingspatroon van ronde objecten: de kokkel heeft een langwerpige vorm en aangezien als meetpunt de siphon-opening genomen is, komt het voor dat de afstand tussen

Tabel VIIb

opname	χ^2 (okt. waarneming)	χ^2 (dec - febr. waarneming)	Coeff. v. disp. (okt. waarneming)	Coeff. v. disp. (dec - febr. waarneming)
1	0,2	1,0	1,08	1,24
2	2,7	1,9	1,62	1,04
3	7,4	0,4	0,59	0,83
4	3,7	1,0	1,03	1,25
5	15,7	0,1	1,26	1,63
6	0,6	1,8	0,95	1,18
7	0,2	1,2	1,05	1,18
8	0,2	0,0	0,94	1,14
9	1,7	11,2	1,51	1,61
10	0,5	-	1,08	-
11	3,9	1,3	1,29	1,29
12	0,1	-	0,98	-
13	0,8	2,5	1,09	1,43
14	0,4	0,8	1,01	1,00
15	0,1	0,4	0,96	1,00
16	1,0	0,1	0,86	1,06

2 individuen 5 cm is, terwijl ze tegen elkaar gelegen zijn (fig. 5).

Deze afstand kan bij een andere ligging van de individuen afnemen tot bv. 2 cm. Voor de kleinst mogelijke afstand tussen twee dieren zijn dus meerdere waarden mogelijk, afhankelijk van de ligging van het individu. Hierdoor kan een foutieve berekening mogelijk worden. Bij ronde of puntvormige objecten is dit niet het geval: de kleinst mogelijke afstand is altijd dezelfde.

Samenvattend kan worden opgemerkt, dat hoewel er uitzonderingen zijn, vooral bij de methode van GREIG-SMITH (vooral bij grotere blokgroottes),

in het algemeen waarschijnlijk sprake is van een random-verdeling van de kokkels in een populatie, gemeten binnen 1 m^2 . Over het verspreidingspatroon binnen 1 dm^2 kan niets met zekerheid worden gezegd.

III. Verplaatsingen van de kokkel binnen een populatie.

Vraagstelling: Treden er binnen een kokkel populatie verplaatsingen op, zo ja in welke mate is dit het geval en is er een verband met de dichtheid van de dieren per oppervlakte-eenheid. Is er verder sprake van een bepaalde voorkeurs richting bij deze verplaatsing?

A. Methoden

Het onderzoek werd verricht in de periode van oktober '67 - februari '68, op proefveld I, II en III (zie bijlage I).

Voor de proeven werden weer een aantal kwadranten van 1 m^2 uitgezet.

De proefdieren werden aan verschillende behandelingen onderworpen:

a. Uit een aantal kwadranten werden alle kokkels verwijderd en vervolgens gemerkt m.b.v. een tech-pen, dit merken gebeurde nadat de schelp v.d. kokkel was schoongemaakt en goed droog was. Daarna werden ze m.b.v. het houten raamwerk (bladz. 4) weer in de kwadranten teruggeplaatst, waarbij elk individu juist in het midden van een dm^2 werd gezet. Op deze manier kon na enige tijd de verplaatste afstand worden gemeten.

De gemerkte dieren werden in dichtheden van 25 - 50 - 100 en 300 kokkels/ m^2 in de kwadranten teruggeplaatst. De gemiddelde kokkel-dichtheid in het rondom de kwadranten gelegen gebied was ± 50 exemplaren/ m^2 .

Het aantal kokkels per "gemerkt kwadrant" werd regelmatig gecontroleerd, door met de vinger te voelen of de dieren nog aanwezig

waren

b. Omdat alle handelingen die bij het merken van de kokkels plaatsvonden, mogelijk op de dieren van invloed zouden zijn, werden ook kwadranten uitgezet met niet-gemerkte dieren. Bij dit onderdeel van het experiment bleven de kokkels in de wadbodem. Hun totale aantal per kwadrant werd steeds tegelijk met dat van de gemerkte exemplaren bepaald. Dit gebeurde weer op de bovenbeschreven manier.

c. Om de immigratie in het kwadrant te bepalen, werden kwadranten uitgezet, waaruit alle kokkels waren verwijderd. De desbetreffende kwadranten werden gekozen in gebieden met een verschillende kokkel-dichtheid/ m^2 .

Controle vond weer regelmatig plaats op dezelfde manier.

d. Omdat het aanraken van de kokkels bij het voelen ook op het gedrag van de dieren van invloed zou kunnen zijn, werden nog een aantal kwadranten uitgezet waarvan het aantal exemplaren/kwadrant werd bepaald door alleen te voelen in oktober '67 en in februari '68.

B. Resultaten

a. Verplaatsingen van de gemerkte kokkels

Na afloop van de proefperiode werden de kokkels uit de kwadranten gehaald en werd exact bepaald op welke plaats ze zich hierin bevonden. Hierna kon de mate van verplaatsing alsmede de richting ervan worden bepaald.

Bij de berekeningen is een foutengrens aangenomen van 2 cm, d.w.z. een verplaatsing van 2 cm vanaf het midden van de dm^2 werd niet in de berekening opgenomen.

Vanwege de verstoring van de proefvelden II en III (zie bijlage I) zijn voor dit proefonderdeel alleen de gegevens gebruikt van proefveld I.

De getallen zijn dus mogelijk niet representatief voor het wad rondom den Helder.

In hoeverre verplaatsingen zijn opgetreden is aangegeven in Tabel VIII, onderstaand.

Tabel VIII

dichtheid/m ² gem. kokkels	proef- periode in weken	aantal verpl. exemplaren	niet-verpl. exemplaren	gem.verpl. v. alle k. (gezaamenlijk)
25	15	8	3	2 cm
1e 50	15	20	4	8 "
2e 50	11	25	7	4 "
1e 100	11	57	24	2 "
2e 100	13	31	13	3 "
Totaal:		141	51	4 "

Het blijkt dus dat het grootste gedeelte, nl. 72% van de kokkels zich tijdens de proefperiode heeft verplaatst. Verder blijkt, dat de verplaatsingen van de dieren waarschijnlijk optreden onafhankelijk van de dichtheid ervan per kwadrant. De gemiddelde verplaatsing van de individuen uit het 1e kwadrant met 50 kokkels/m² is hoger dan die van de overige kokkels, aangezien zich hier aan aantal dieren nogal verhad verplaatst (zie Tabel IX).

De gemiddelde verplaatsing van alle gemerkte kokkels samen, was 4 cm. Volgens de Tabel zijn de meeste verplaatsingen niet groter dan 10 cm in een periode van ongeveer 10 weken (zie ook fig. 6).

Tabel IX

verpl. afstand in cm	aantal verplaatste kokkels					totaal
	dh.25/m ²	dh.50/m ²	dh.50/m ²	dh.100/m ²	dh.100/m ²	
1	1	1	3	11	11	27
2	5	7	7	19	11	49
3			3	8	2	13
4			1	3	1	5
5	1	3	3	10	2	19
6	1	1	3	3	1	9
7		1	1	1		3
8				1		1
9		1	2			3
10			1			1
11		2				2
12				1		1
16		1				1
17					1	1
20		1				1
22					1	1
30			1			1
35					1	1
36		1				1
45		1				1

De verplaatste afstand wordt mogelijk niet in één keer afgelegd, maar zou in meerdere stappen kunnen geschieden. Zie voor deze veronderstelling punt b, lege kwadranten, waarin gekeken is naar de migratie-snelheid van de ongemerkte kokkels, die in de lege kwadranten migreren. De verre verplaatsingen zouden dan worden verklaard, door aan te nemen dat het individu zich in één rechte lijn verplaatst.

(fig. 7).

Aangezien KRISTENSEN (1957) 's winters een trek van de kokkels van het hoge wad naar de geul vond, zou misschien ook bij deze waarnemingen een naar de geul gerichte verplaatsing kunnen worden verwacht. Deze trek zou zeer wisselvallig optreden: binnen eenzelfde populatie was bij een groot aantal dieren een trek in de richting van de geul, terwijl bij andere gedeelten van de populatie geen trek aanwezig was, in welke richting dan ook (KRISTENSEN, mondelinge mededeling).

In proefveld I is geen naar de geul gerichte trek waargenomen (fig. 8). Dit is getoetst m.b.v. een χ^2 -test: $\chi^2 = 2,99$, bij $\nu = 7$ waarbij P ligt tussen 0,75 en 0,90, d.w.z. er is inderdaad geen vaste richting in de verplaatsingen van de gemerkt kokkels.

c. Verplaatsingen van de kokkels de lege kwadranten in

Gekeken werd dus of er in deze lege kwadranten migratie optrad. De kwadranten waren gekozen in gebieden met een verschillende kokkel-dichtheid/opp. eenheid. Zie voor de resultaten Tabel X.

Tabel X

kokkeldichth/ m^2 omringende geb.	proefperiode in weken	immigratie	% immigratie in 15 weken	
50	15	7	14	(proefv.I)
200	15	16	8	(proefv.I)
100	10	13	18	(proefv.I)
50	8	4	16	(proefv.II)
		gemiddeld:	14	

Uit Tabel X, waarin is vermeld het totale aantal geïmmigreerde kokkels over de hele proefperiode, blijkt dat de immigratie in de lege kwadranten waarschijnlijk niet afhankelijk is van de dichtheid van de kokkels in het omringende gebied: de percentages onderling verschillen weinig.

De immigratie geschiedt voornamelijk via alle zijden van de lege kwadranten (zie fig. 9). In deze figuur is aangegeven op welke plaatsen de migrerende kokkels voor het eerst werden aangetroffen. De figuur geeft een samenvatting van de gegevens van alle lege kwadranten.

Uit de figuur kan men zien, dat de plaatsen waar de kokkels voor het eerst werden aangetroffen, duidelijk aan de randen van de kwadranten liggen.

Hieruit kan mogelijk worden gekonkludeerd, dat de verplaatsingen van de individuen actief hebben plaatsgevonden, omdat anders (dus bij passieve verplaatsing) de plaatsen waar de kokkels voor het eerst binnen het kwadrant werden aangetroffen toevallig over het kwadrant verdeeld zouden zijn.

In figuur 9-B zijn de plaatsen aangegeven, waar de geïmmigreerde kokkels, van zowel de lege kwadranten als van die met de gemerkte kokkels, zich na afloop van de proefperiode bevonden (migratie treedt natuurlijk logischerwijs niet alleen op in de lege kwadranten, maar ook in de "gemerkte" kwadranten).

We zien dat de geïmmigreerde kokkels van beide soorten kwadranten zich in de periode van 15 weken over vrijwel het gehele kwadrant hebben verspreid.

In Tabel XI is het percentage geïmmigreerde kokkels in de "gemerkte" kwadranten aangegeven. Aangezien de geïmmigreerde kokkels in de "gemerkte" kwadranten aan het einde van de proefperiode zijn

opgegraven, kan het immigratiepercentage van deze kwadranten alleen vergeleken worden met dat van de kokkels in de lege kwadranten, die aan het einde van de proefperiode hierin aanwezig waren:

Tabel XI

Immigratie percentage berekende op de omringende kokkeldichtheid van 50 per m^2

dichtheid/ m^2	proefperiode in weken	aantal immigranten	% immigratie in 15 weken
<u>"gemerkte" kwadranten:</u>			
25	15	3	6
50	15	5	10
50	11	2	6
100	11	2	6
100	13	3	6
300	14	4	8
(kokkeldichtheid v.h. omringende gebied is $50/m^2$)			gemiddeld 7
<u>lege kwadranten:</u>			
50	15	3	6
200	15	10	5
100	15	8	8
			gemiddeld 8

Uit de beide onderdelen van Tabel XI kan worden afgeleid dat het immigratiepercentage van zowel de lege kwadranten als de "gemerkte" kwadranten vrijwel hetzelfde is (resp. 8 en 7%). Het zou dus mogelijk kunnen zijn dat de aanwezigheid van kokkels in een bepaald gebied

(in welke dichtheid dan ook), de mate van immigratie van kokkels in dat gebied niet beïnvloedt.

Tabel XII

kokkeldichtheid		kokkels verdwenen			
datum	aantal /m ²	datum	periode in dagen	aantal	%
<u>"gemerkte" kwadranten:</u>					
4 okt.	25	18 jan.	106	16	64
4 okt.	50	18 jan.	106	27	52
4 okt.	50	19 dec.	76	18	36
6 okt.	100	19 dec.	74	19	19
2 nov.	100	6 febr.	96	56	56
2 nov.	300	7 febr.	97	151	50
<u>"ongemerkte" kwadranten:</u>					
11 okt.	127	18 jan.	99	28	22
eind okt.	73	7 febr.		40	55
eind okt.	70	7 febr.		32	46
eind okt.	76	8 febr.		39	51
eind okt.	99	7 febr.		41	41
eind okt.	78	20 dec.		8	19
eind okt.	96	20 dec.		8	8 bijgekomen
eind okt.	140	19 jan.		25	18
eind okt.	278	1 febr.		88	32
eind okt.	140	1 febr.		25	18
eind okt.	194	1 febr.		72	36
eind okt.	89	8 febr.		40	45
eind okt.	65	5 febr.		22	34
eind okt.	132	18 dec.		22	17
eind okt.	92	19 jan.		20	22

b en d. Afname van het totale aantal kokkels in alle kwadranten in de tijd.

De kwadranten zijn aan het begin en einde van de proefperiode op individuen aantal onderzocht en ook tijdens deze periode regelmatig gecontroleerd, om te zien of er sprake was van een regelmatige afname van het aantal kokkels. Uit het verband tussen begindichtheid en afnamesnelheid is te vinden in hoeverre de dichtheid de afname beïnvloedt (zie Tabel XII en figuur 10).

Uit de Tabel en figuur 10 valt af te leiden dat de begindichtheid van de kokkels de snelheid van afname ervan in de tijd, niet beïnvloedt.

Het "gemerkte" kwadrant le $100/m^2$ (6 okt) valt uit de toon met een uitzonderlijk laag afname percentage van 19 %. Dit afwijkende percentage is gemakkelijk te verklaren aangezien de kokkels uit dit kwadrant definitief zijn verwijderd op 19 december, d.w.z. voordat zich ijs op het wad had gevormd, waarvan veel dieren het slachtoffer zouden worden.

De gemiddelde afname in alle "gemerkte" kwadranten was $\pm 51 \%$ in 15 weken. Bij de "ongemerkte" kwadranten valt op dat er 1 kwadrant is, die geen afname van kokkels maar een toename ervan te zien geeft. Hiermoet dus waarschijnlijk een relatief sterke immigratie geweest zijn.

Gemiddeld was de afname bij de ongemerkte kokkels (die alleen in oktober en in februari geteld zijn) $\pm 32 \%$ in 15 weken.

Er blijkt dus een duidelijk verschil in afname te zijn bij de kwadranten met gemerkte en met ongemerkte kokkels: $51 \% - 32 \% = 19\%$. Dit verschil in afname zou de volgende oorzaken kunnen hebben:

- 1 - het elke keer aanraken van de gemerkte kokkels bij het controleren.

Deze oorzaak bleek echter niet van invloed te zijn: bij het begin van de proefperiode zijn ook kwadranten uitgezet met ongemarkeerde kokkels (zie bladz. 23, b). Deze kwadranten zijn steeds gecontroleerd met de gemerkte kwadranten. Bij eerstgenoemde kwadranten werd een afname geconstateerd van 25 % in 15 weken op proefveld I en van 40 % in dezelfde periode op proefveld II (gebaseerd op de periode 21 nov. - 18 jan. = 58 dagen). De gemiddelde afname van de ongemarkeerde kwadranten was dus 33 %. Dit komt overeen met het afnamepercentage van de ongemarkeerde kwadranten (eveneens 32 % die alleen gecontroleerd zijn in oktober en februari dus de kokkels zijn gedurende de proefperiode maar 2 keer aangeraakt). Het aanraken van de kokkels tijdens het controleren is dus waarschijnlijk niet van invloed op de sterkere afname van de gemerkte kokkels.

2 - Het merken van de kokkels m.b.v. de Tech-pen

In een bak in het laboratorium zijn 80 kokkels uitgezet, waarvan de helft werd gemerkt. Tussen de gemerkte en de ongemarkeerde dieren bleek onder laboratorium condities geen verschil in mortaliteit aanwezig te zijn:

gemarkeerde kokkels - sterfte %: 5 in 7 weken.

ongemarkeerde kokkels - sterfte %: 5 in 7 weken.

Deze sterfte in het laboratorium is wel veel hoger dan onder natuurlijke omstandigheden; in ongemarkeerde kwadranten op het wad is deze slechts 2 % in 6 weken. Deze grotere sterfte is waarschijnlijk een gevolg van hetzij de overgang van wad naar laboratorium, hetzij van de voor de kokkels mogelijk minder gunstige lab-condities zelf.

De grotere afname van de gemerkte kokkels in vergelijking met die van de ongemarkeerde dieren kan dus aan een slechte conditie te

wijten zijn, waarin de kokkels gebracht worden wanneer ze uit het wad gehaald en er weer in worden gebracht.

- 3 - Met dit uitgraven en weer in de wadbodem plaatsen gaat nog een waarschijnlijk ongunstige faktor samen: de structuur van de wadbodem verandert nl. bij het uitgraven. Twee dagen erna is nog een verlaging van de wadbodem waarneembaar op de plaats waar de kwadranten met de gemerkte kokkels zich bevinden. Het feit dat het verschil van 19 % in de afname tussen gemerkte en ongemarke dieren alleen optreedt in de eerste drie weken na het uitgraven, doet beide of één van beide oorzaken wel aannemelijk maken. (Tabel XIII): er is nl. op proefveld I na 3 weken reeds een verschil in afname van gemiddeld 15 % (de andere gegevens zijn ook van proefveld I).

De gegevens van proefveld II en III zijn ongekorrigeerd wat betreft immigranten, zodat de werkelijke afname hoger kan zijn omdat niet bekend is of een kokkel die aanwezig bleek, gemerkt was of dat er sprake was van een ongemarke immigrant.

Het verschil tussen de beide afname-krommes kan dus waarschijnlijk zijn oorzaak hebben in het feit dat er reeds een duidelijk verschil optreedt in de eerste 3 weken. In de volgende 7 weken was de afname gemiddeld 11 % (zie fig. XI).

Oorzaken van de afname

a. Natuurlijke sterfte

Hierbij zijn inbegrepen ouderdom, ziekten en parasieten.

Aan ouderdom zullen waarschijnlijk geen kokkels zijn doodgegaan, want HANCOCK en URQUHART (1965) noemen als hoogste leeftijd van kokkels 10 jaar (in Burry Inlet). KRISTENSEN (1957) maakt

Tabel XIII

kokkeldichtheid/m ²	% afname na 3 weken	proefveld
<u>"gemerkte" kwadranten:</u>		
25	18	I
50	26	I
50	14	I
100	9	I
100	3	I
300	17	I
	gemiddeld 15	
50	12	II
25	10	II
100	8	II
	gemiddeld 10	
25	12	III
50	8	III
100	12	III
	gemiddeld 11	
<u>"ongemerkte" kwadranten:</u>		
127	0	I
65	0	II
45	2	III

eveneens melding van 10 jaar oude kokkels (Waddenzee). Aangezien bij het experiment gewerkt is met 4 jaar oude kokkels, is de faktor sterfte door ouderdom onwaarschijnlijk.

Over het verlies door parasieten zijn van de Waddenzee geen cijfers bekend. Sterfte door parasieten is echter wel gekonstateerd (Svennen, mondelinge mededeling).

HANCOCK en URQUHART (1965) hebben een onderzoek gedaan naar de infectie van kokkels door *Bucephalus* (trematode) van mei 1959 - mei 1962. Zij kwamen tot een gemiddelde van 8 % geïnfecteerde individuen per jaar. Van een ciliaat (*Trichodina cardii*) als infekteerder was het gemiddelde 12 %.

b. Sterfte door slechte konditie

Van kokkels die uit het wad zijn gehaald en in bakken in het laboratorium zijn geplaatst, is 5 % binnen 7 weken dood gegaan. Dit werd zeer waarschijnlijk veroorzaakt doordat de dieren in een slechte konditie waren als gevolg van het uitgraven uit het zand op het wad en het overplaatsen in een bak op het laboratorium. Het is daarnaast ook mogelijk, dat hoewel de omstandigheden in de proefbak zo natuurgetrouw mogelijk zijn nagebootst, deze voor de kokkels toch minder gunstig zijn uitgevallen, zodat ook hierdoor de sterfte mede veroorzaakt kan worden.

c. Milieu-omstandigheden

Een belangrijke faktor in dezen is het feit dat tijdens slecht weer veel kokkels worden uitgespoeld. Indien de watertemperatuur op zo'n moment ook laag is, kunnen de dieren zich niet snel ingraven en kan sterfte optreden. KRISTENSEN (1957) geeft hier getallen over.

Tabel XIV

watertemp. °C	lengte kokkels mm	ingraaftijd min.
16	31,4	6
10,2	27,2	14,2
6,4	27,8	25,4
2,5	26,0	nog niet gestart na 30 minuten.

Afname van de populatie-grootte zal dus waarschijnlijk voornamelijk in het herfst- en winterseizoen plaatsvinden, wanneer het veel stormt en ingraven als gevolg van de lage watertemperatuur te traag gaat vanwege het lage metabolisme van de kokkel.

Bij beschouwing van de afname-grafiek (figuur 10) valt vrijwel direkt op, dat indien er in het algemeen gesproken een vrij sterke individuen-afname is waargenomen, in die periode ook een storm heeft gewoed. In bv. de periode van 16 - 20 oktober treedt een grote individuen-afname op, waarschijnlijk als gevolg van de zwaarste storm (gemiddelde windkracht/dag 8 Beaufort-eenheden) die in deze tijd heeft gewoed.

Gegevens omtrent de watertemperatuur in de proefperiode zijn vermeld in Tabel XV.

Tabel XV

datum	watertemperatuur °C
4 okt.	12,2
24 okt.	11,3
31 okt.	9,1
13 nov.	8,0
20 nov.	6,8
14 dec.	5,8
28 jan.	3,2
1 febr.	3,7

Gezien de lage temperaturen in de maanden november, december, januari en februari zal de overlevingskans van de kokkels na uitspoeling waarschijnlijk aanmerkelijk verlaagd zijn.

Grote sterfte zal zeer waarschijnlijk ook zijn opgetreden door aanwezigheid van een ijslaag op het proefveld in de periode van 5 januari - 14 januari. KRISTENSEN beschrijft in de Kor 18 : 2 hoe zich in 1954 veel kokkels boven het zand uitwerkten na een vorstperiode. De dieren bleken in slechte konditie te zijn, hetgeen inhield dat ze zich niet meer konden ingraven. Dit uitwerken kan z'n voordelen hebben wanneer de kokkels in een geul worden gespoeld, waarna een aantal zich als gevolg van de daar iets hoger zijnde temperatuur alsnog kan ingraven. Hierdoor zou de populatie zich toch nog in stand kunnen houden.

d. Emigratie en immigratie

Deze factoren zijn in de afname-grafiek niet verwerkt. De immigratie was gemiddeld 7 % per 15 weken (zie Tabel XI).

De emigratie is niet direkt te bepalen, aangezien een aantal kokkels over grote afstand kunnen worden weggespoeld en daardoor niet meer kunnen worden teruggevonden en geregistreerd.

De emigratie over kleine afstand is wel bepaald. Deze is nl. berekend uit het aantal gemerkte individuen dat zich aan het eind van de proefperiode buiten het kwadrant bevond (de omgeving van de kwadranten is afgezocht tot op ± 2 meter in omtrek). Gemiddeld bleek 1 % van de gemerkte dieren na 15 weken buiten het kwadrant te zitten.

e. Predatie

De voornaamste predatoren van de kokkel zijn de platvis (schol en bot) - deze eet alleen jonge dieren- en de scholekster en zilvermeeuw

De mate van predatie is niet rechtstreeks bepaald. Bepaling van predatie geschiedde door de op proefveld I aanwezige dode kokkels, die beschadiging door -hoogstwaarschijnlijk- vogels vertoonden, te tellen. Dit aantal werd vergeleken met het aantal dode individuen

dat geen beschadigingen als zodanig vertoonden. Met de faktor tijd is in dezen geen rekening gehouden. Het percentage beschadigde kokkels door vogelvraat was 30 % (op een totaal aantal kokkels van ± 250). Van het gemerkte, teruggevonden aantal kokkels was het predatiepercentage 50 % (19 beschadigde individuen op 38 totaal teruggevonden individuen, terwijl 284 exemplaren waren verdwenen tijdens de proefperiode).

Het verschil tussen het predatie-cijfer van de ongemerkte en gemerkte kokkels kan worden verklaard als zijnde een gevolg van het feit dat meer dan 75 % van de gemerkte dieren die in de eerste dagen na het merken dood worden teruggevonden, gepredeerd zijn door vogels.

Mogelijk waren deze dieren na het uitgraven, drogen, merken en weer terug plaatsen minder fit, waardoor zij niet snel genoeg reageerden op de aanval van bv. een scholekster. Op pagina 32 werd vermeld dat de plaats van de kwadranten met gemerkte kokkels na ± 2 dagen nog zichtbaar was. Het is niet onwaarschijnlijk dat een kwadrant met gemerkte kokkels de vogel hierdoor eerder opviel, waardoor de predatiekans eveneens zou worden vergroot.

HANCOCK en URQUHART (1965) hebben vogelpredatie bestudeerd en hebben de mate waarin dit voorkomt wel direct bepaald. Zij deden dit door stukken wad af te schermen met gaas, zodat de kokkels voor de vogels onbereikbaar waren. Daarna vergeleken zij de afname van kokkels (ouder dan 2 jaar) binnen en buiten het gaas. In de periode november 1960 - februari 1961 was het verliespercentage door vogelpredatie 54 %; in de periode november 1961 - februari 1962 was dit verliespercentage 81 %. Deze getallen liggen waarschijnlijk zo hoog omdat de scholeksterdichtheden in dit gebied veel hoger zijn dan op het wad rondom den Helder het geval is.

Het predatiepercentage op het wad achter de marine-haven is mogelijk te laag bepaald aangezien een aantal gevallen van predatie niet zijn geconstateerd omdat de schelprand niet merkbaar beschadigd was.

Samenvattend kan worden opgemerkt dat in de periode van oktober 1967 - februari 1968 de afname van de gemerkte kokkels 50 % was. Waarschijnlijk door handelingen bij het merken zou 5 % kunnen zijn doodgegaan (zie bladz. 31 en 34). Door vogels zou 25% kunnen zijn gekonsumeerd (zie bladz. 36) en door milieuomstandigheden en emigratie over grote afstand zou 20 % verdwenen kunnen zijn (zie bladz. 29, 34 en 36).

Van de andere 50 % van de oorspronkelijk ingezette kokkels heeft 35 % zich verplaatst en is 15 % teruggevonden op de oorspronkelijk ingezette plaats (zie bladz. 23).

	5% door handelingen bij het merken
50% verdwenen	25% door vogelvraat
100% gemerkt	20% door milieuomst. en emigratie
	15% niet verplaatst
50% aanwezig	35% verplaatst

IV. Algemene discussie

In dit experiment is het verspreidingspatroon en de verplaatsingen van kokkels binnen een populatie onderzocht.

Uit de resultaten bleek dat er sprake is van een random-verspreidingspatroon binnen 1 m^2 .

Wat betreft de mate van verplaatsing van de kokkels, bleek dat deze in een periode van 15 weken gemiddels 4 cm was. Verder bleek er sprake te zijn van een willekeurige verplaatsingsrichting.

Het is nu mogelijk om uitgaande van een model het verspreidingspatroon van de kokkel te verklaren uit de mate en richting van de verplaatsingen.

In dit model wordt uitgegaan van een uniforme verdeling van 100 kokkels/ m^2 (de afstand tussen de dieren onderling is dus 10 cm).

Wanneer de kokkels zich nu in 8 willekeurige richtingen kunnen verplaatsen over een afstand van gemiddeld 4 cm (dus resp. 1, 2, 3, 4, 5, 6 en 7 cm) en de verplaatste afstand en de richting van de verplaatsing worden door het toeval bepaald, dan wordt na 1 keer verplaatsen een verspreidingspatroon gevonden dat relatief uniform is.

Tabel XVI

aantal kokkels /dm ² klasse	gevonden aantal kokkels /dm ²	aantal kokkels volgens Poisson-verdeling
--	--	--

Na 1 keer verplaatsen:

0	15	37,8
1	73	36,8
2	12	17,8
>2	-	7,5

$$n = 97$$

$$\chi^2 = 58,5 \quad \chi^2_{3} = 7,88 \quad P < 0,0005$$

Na 2 keer verplaatsen:

0	31	38,4
1	48	36,7
2	16	17,6
>2	5	7,3

$$n = 96$$

$$\chi^2 = 5,7 \quad \chi^2_{3} = 7,88 \quad 0,25 > P > 0,10$$

Random verdeling al
redelijk benaderd

Tabel XVI (vervolg)

aantal kokkels /dm ² klasse	gevonden aantal kokkels /dm ²	aantal kokkels volgens Poisson-verdeling
<u>Na 3 keer verplaatsen:</u>		
0	38	39,5
1	43	36,6
2	11	17,0
>2	8	6,9
$n = 93$ $\chi^2 = 3,5 \sqrt{ } = 3 \quad 0,50 > P > 0,25$ Random-verdeling goed benaderd		
<u>Na 4 keer verplaatsen:</u>		
0	34	38,4
1	43	36,7
2	18	17,6
>2	5	7,3
$n = 96$ $\chi^2 = 2,3 \sqrt{ } = 3 \quad P = 0,50$ Random-verdeling uitstekend benaderd		

We zien dus met het stijgen van het aantal verplaatsingen een steeds betere benadering van de random-verdeling optreedt.

Uit dit model kan geen verklaring worden gevonden voor het feit dat volgens de methode van CLARK en EVANS op het wad geen random-verspreiding wordt gevonden. Na 4 keer verplaatsen blijken de kokkels volgens de methode van CLARK en EVANS nog steeds in het model at random verspreid te zitten.

Tabel XVII

Aantal keren verplaatsing	<u>R</u>	<u>c</u>	<u>P</u>	verspreidings patroon
1	1,21	3,258	0,0003	rel. uniform
2	1,05	0,710	0,2390	random
3	0,93	1,138	0,1340	random
4	0,88	1,372	0,0860	random

In de praktijk zal het er waarschijnlijk op neer komen dat, wanneer de random-verdeling reeds optreedt bij het jongbroed dat zich ergens vast vestigt, deze random-verdeling door de jaren heen gehandhaafd zal blijven (berekend per m² oppervlakte-eenheid).

Van de kokkelpopulatie van proefveld I is gevonden dat de kokkel-dichtheid plaatselijk sterk varieert en wel zo, dat er banen van verschillende dichtheid per oppervlakte-eenheid worden aangetroffen (zie bladz. 11).

Verschillende oorzaken kunnen aan dit verschijnsel ten grondslag liggen: één hiervan zou de aanwezigheid van de geul kunnen zijn.

Een doorsnede door proefvlakte I laat zien dat de mosselbank op een hoger niveau ligt dan de kokkelpopulatie (zie fig. 12).

Bij opkomend tij komt het water op een gegeven moment tot stilstand tegen de mosselbank, zodat de meegevoerde jonge kokkels gemakkelijk ter plaatse kunnen bezinken. Dit zou de hoge dichtheid aldaar kunnen veroorzaken.

De baan met de hoge dichtheid dicht bij de geul kan op dezelfde wijze zijn ontstaan gevonden hebben, temeer daar juist ook op die plaats de eb- en vloedlijntjes te vinden zijn.

Op beide genoemde, in verhouding rustige plaatsen zal waarschijnlijk ook verhoudingsgewijs meer detritus voorkomen, hetgeen mede een oorzaak voor de aanwezigheid van de banen met hoge kokkeldichtheid kan zijn.

Volgens KRISTENSEN (mondelinge mededeling) het verschijnsel banen met hoge en lage dichtheid binnen eenzelfde populatie vaker op in populaties, die langs een geul gelegen zijn. De onderlinge afstand tussen de banen kan hierbij wisselend zijn.

V. Literatuur

- ANGEL, H.H. & M.V. ANGEL, (1967). Distribution pattern analysis in a marine benthic community. Helg. Wiss. Meeresuntersuch., 15 : no 1-4, 445-454.
- BAGGERMAN, B., 1953. Spatfall and transport of Cardium edule (L). Archs. Néerl. de Zool. 10 : 315-342.
- BLACKMAN, G.E., 1942. Statistical and ecological studies in the distribution of species in plant communities I. Dispersion as a factor in the study of changes in plant populations. Ann. Bot. Lond. N.S. 6 : 351-370.
- CLARK, P.J. & F.C. EVANS, 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, vol. 35- (4), 445-453.
- GREIG-SMITH, P., 1952-a. The use of random and contagious quadrants in the study of the structure of plant communities. Ann. Bot. Lond. N.S. 16 : 293-316.
- HALE, L.J., 1958. Biological Laboratory Data.
- HANCOCK, D.A. & A.E. URQUHART, 1965. The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (Cardium edule L). Fishery investigations, serie II, vol. 24, no 2.
- HOLME, N.A., 1950. Population-dispersion in Tellina tenuis da Costa. J. Mar. biol. Ass. U.K., 24 : 267-281.

- JONGE, H. de, 1963. Inleiding tot de Medische statistiek I. Ned. Inst. v. Praev. Geneesk., Leiden.
- KREGER, D., 1940. On the ecology of Cardium edule (L) Archs. Néerl. Zool. 4 : 157-200.
- KRISTENSEN, I., 1957. Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Waddensea. Archs. Néerl. Zool.
- MURIE, J., 1903. Report on the sea fisheries and fishing industries of the Thames estuary. Part I.
- ORTON, J.H., 1926. On the rate of growth of Cardium edule. Part I. J. Mar. biol. Ass. U.K., 14 : 239-279.
- THAMDRUP, H.M., 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna. Medd. Komm. Danmarks Fisk.-og. Havunders 10, 2 : 1-125.

Bijlage I

De experimenten in dit onderzoek zijn alle uitgevoerd met kokkels van de jaarklasse 4 (geboren in 1963), aangezien vrijwel de gehele kokkelpopulatie van de Waddenzee ten tijde van deze waarneming uit kokkels van deze leeftijd bestond.

De proeven zijn verricht op drie verschillende gedeelten van het wad.

Proefveld I was gelegen achter de marine-haven op het wad "de Zuidwal" in een kokkelpopulatie die ten zuiden van de vangdam ligt (fig. 16).

Deze populatie bestond voor meer dan 95 % uit vierde-jaars-kokkels. De resterende 5 % bleek te bestaan uit kokkels van het jaar 1967. Alle individuen waren goed ontwikkeld, het merendeel ervan had een grootste lengte van 30-40 mm, met een gemiddelde van 34,6 mm. De gemiddelde dichtheid van de dieren was ongeveer $50/\text{m}^2$.

Proefveld II was gelegen ten zuiden van de spuisluisen bij "de Kooy" (fig. 17).

De kokkelpopulatie bestond hier voor 90 % uit vierde-jaars-kokkels. De overige dieren waren weer van de jaarklasse 1967. Ook hier waren de kokkels goed ontwikkeld, alhoewel in iets mindere mate dan het geval was bij de dieren van "de Zuidwal". De gemiddelde lengte hier 32,1 mm. Ook hier was de gemiddelde dichtheid ongeveer 50 exemplaren/ m^2 .

Langs beide boven beschreven proefterreinen stroomt een geul, die misschien beide wadgedeeltes zou kunnen beïnvloeden. Om een dergelijk mogelijke invloed te vermijden is proefveld III uitgezet op een rustig wadgedeelte, dat een eind van de geul aflight (± 1 km).

Het wad ligt ongeveer 1,5 km uit de dijk ten zuiden van de spuisluisen (fig. 18).

De kokkels waren hier slecht ontwikkeld. De gemiddelde lengte was 29,4 mm. De dichtheid was hier ongeveer gemiddeld $40/\text{m}^2$.

Door de ijsgang van deze winter zijn de merkpalen van de kwadranten op deze plaats weggeslagen, als gevolg waarvan slechts 1 waarneming kon worden gedaan.

Bijlage II

In deze bijlage worden volledige rekenvoorbeelden gegeven van de 3 methoden voor het bepalen van het verspreidingspatroon van de kokkel.

De rekenvoorbeelden zijn voorbeelden van de berekeningen, zoals die voor het gehele 16 m^2 - gebied zijn uitgevoerd.

a. Het toetsen aan de Poisson-verdeling m.b.v. een χ^2 -test.

Het gemiddelde aantal kokkels/ dm^2 is $\frac{1789 \text{ kokkels}}{1600 \text{ dm}^2} = 1,12$

Bij dit gemiddelde hoort een Poisson-verdeling van:

aantal kokkels / dm^2 klasse	aantal kokkels / dm^2 Poisson-verdeling	aantal kokkel / dm^2 gevonden
$\emptyset$	526,4	624
1	584,0	478
2	316,8	293
3	121,6	124
4	33,6	59
5	8,0	16
6	1,6	5
7	-	1

De getallen van de Poisson-verdeling zijn ontleend aan HALE (1958).
Op bovenstaande gegevens wordt nu een χ^2 -test toegepast, door de afwijking tussen het gevonden aantal kokkels/dm² en het berekende aantal kokkels/dm² volgens de Poisson-kromme te kwadrateren en het gevonden kwadraat te delen door de verwachting van de Poisson-kromme.

Deze laatste getallen worden opgeteld en de som = χ^2 de minimum-verwachting per klasse moet 5 zijn).

klasse	verschil	kwadraat	kwadr./verwachting
0	+ 97,6	9525,76	18,1
1	-106,0	11236,00	19,0
2	- 23,8	566,44	1,8
3	+ 3,4	11,56	0,1
4	+ 25,4	645,16	19,2
>4	+ 12,4	153,76	16,0
			$\chi^2 = 74,2$ met $\nu = 5$

Deze χ^2 van 74,2 geeft een waarschijnlijkheid van $P < 0,005$.

(Deze waarschijnlijkheid P is ontleend aan Tabel D van de JONGE, 1963)

b. Methode van GREIG-SMITH

Het gemiddelde aantal kokkels/dm² is 1,12.

De variantie van de kokkelverdeling per klasse is:

$$V = \frac{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}}{n - 1} = \frac{4299 - \frac{1955,85}{1599}}{1599} = 1,47$$

De coefficient van dispersie is dus $\frac{1,47}{1,12} = 1,31$

De 5 %-grenzen zijn berekend met de formule:

$$1 \pm 2\sqrt{\frac{2n}{(n-1)^2}} = 1 \pm 2\sqrt{\frac{2 \times 1600}{(1600-1)^2}} = 1 \pm 0,07$$

Dus $p < 0,05$ voor waarden groter dan 1,07 en kleiner dan 0,93.

c. Methode van CLARK en EVANS

Deze berust op de verhouding tussen de gevonden afstand van een individu en het dichtsbijzijnde volgende individu en de berekende afstand.

gevonden afstand in cm.	aantal kokkels	gevonden afstand in cm.	aantal kokkels
1	43	11	14
2	209	12	10
3	267	13	15
4	177	14	6
5	132	15	7
6	83	16	5
7	63	17	2
8	45	18	2
9	37	19	1
10	20	27	2

In totaal was van 1140 kokkels de onderlinge afstand bepaald.

$$\text{Dus: } \bar{r}_A = \frac{5343}{1140} = 0,469 \text{ meter.}$$

De berekende afstand in een populatie met een random-verspreidingspatroon is ($\lambda = 81,4286/\text{m}^2$):

$$\bar{r}_e = \frac{1}{2\sqrt{f}} = \frac{1}{2\sqrt{81,4286}} = 0,0554 \text{ meter.}$$

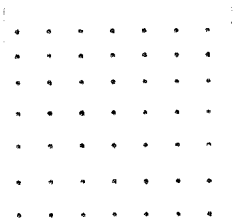
$$\text{Dus: } R = \frac{\bar{r}_A}{\bar{r}_e} = \frac{0,0469}{0,0554} = 0,8465.$$

De significantie van deze R - waarde kan nu worden getest aan een normaalcurve:

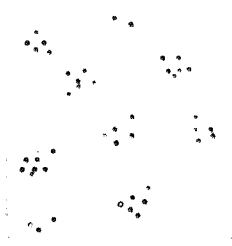
$$c = \frac{\bar{r}_A - \bar{r}_e}{\sigma_{\bar{r}_e}} = \frac{-0,0085}{0,00085} = -10,000,$$

$$\text{want: } \sigma_{\bar{r}_e} = \frac{0,26136}{\sqrt{Nf}} = \frac{0,26136}{\sqrt{1140 \times 81,4286}} = 0,00085.$$

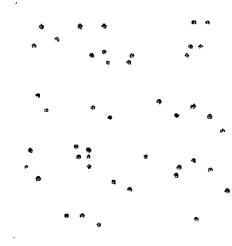
Uit deze waarde volgt $P < 0,0001$.



uniforme
verspreiding

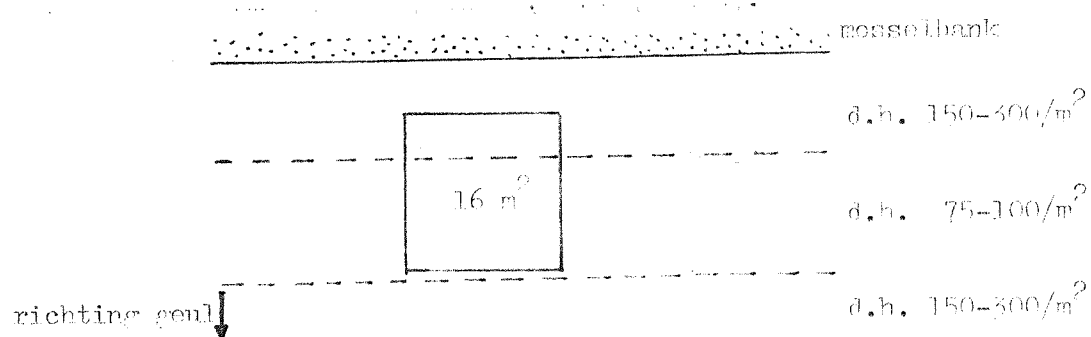


verspreiding
in groepjes

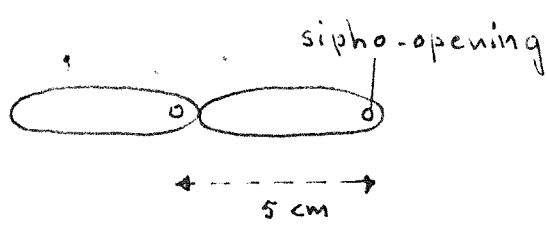


random-
verspreiding

Fig. 1.



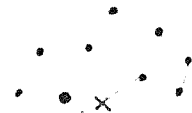
Figuur 3



Figuur 5.

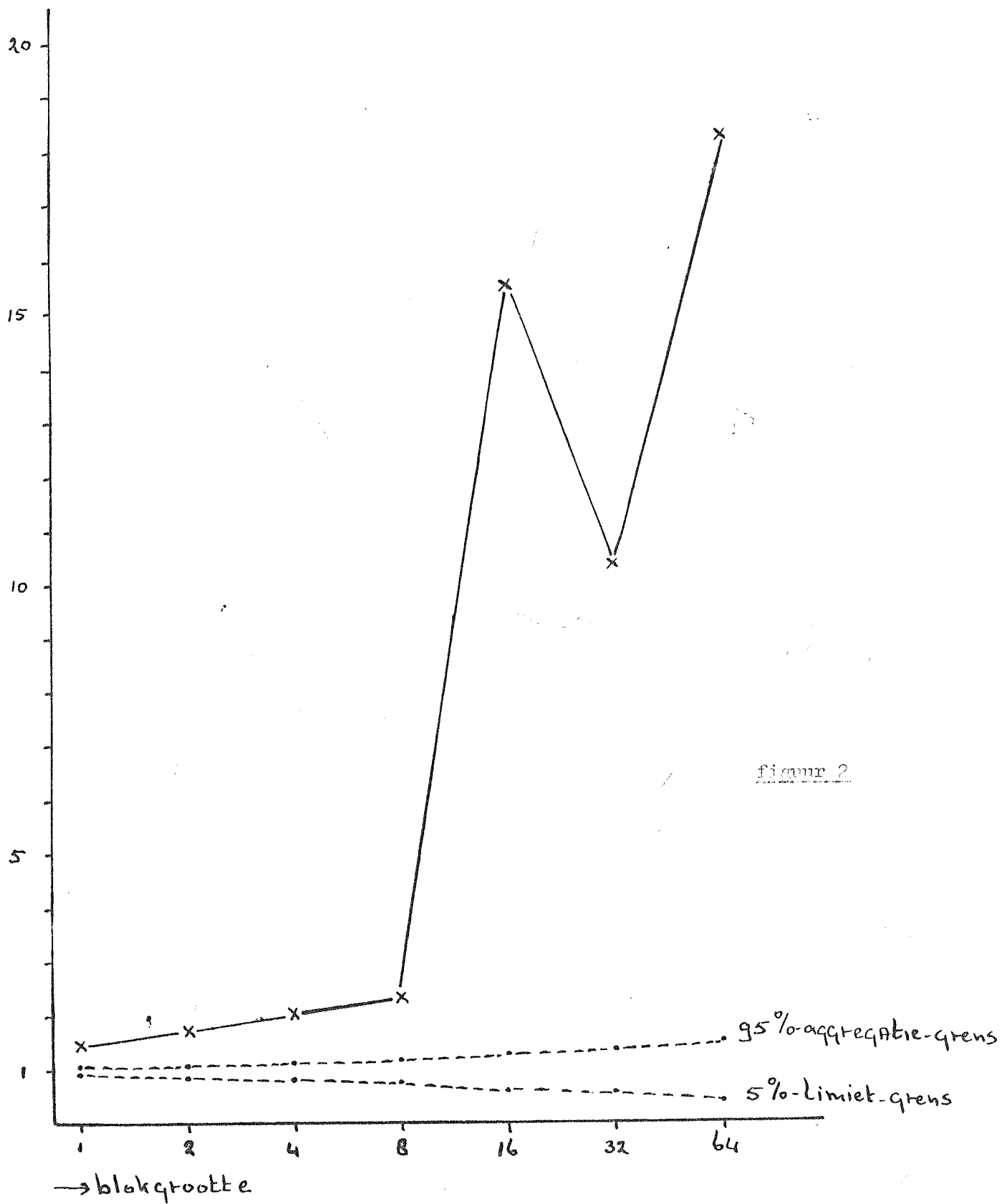


grote verontreiniging

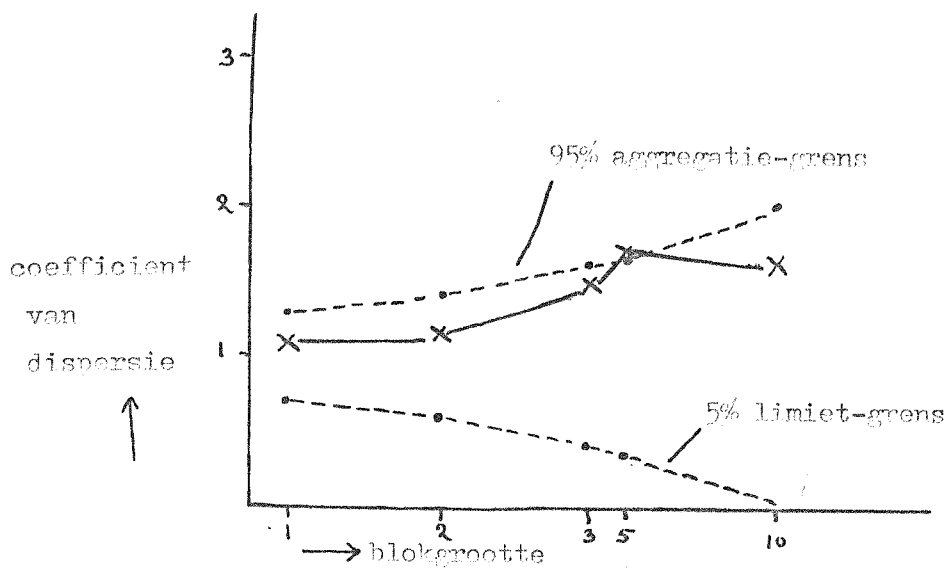


kleine verontreiniging

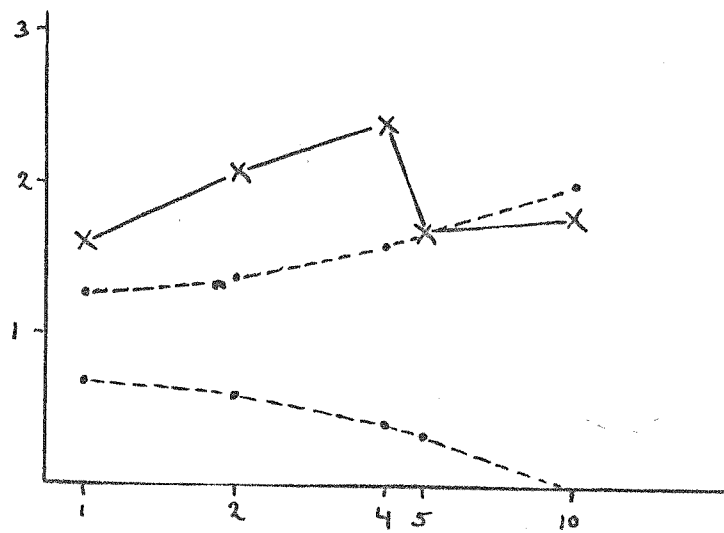
Fig. 7



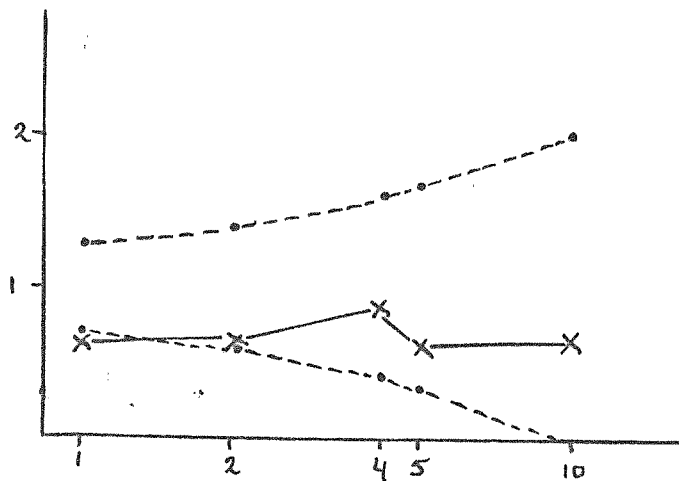
figuur 2



Opname 1



Opname 2



Opname 3

figuur 4

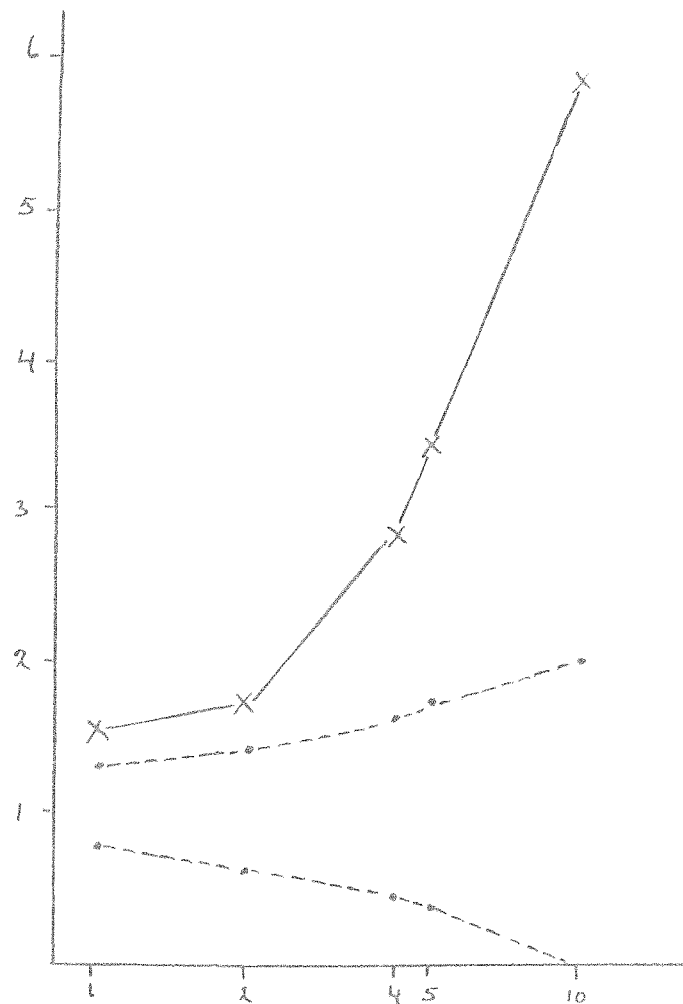


Figure 11

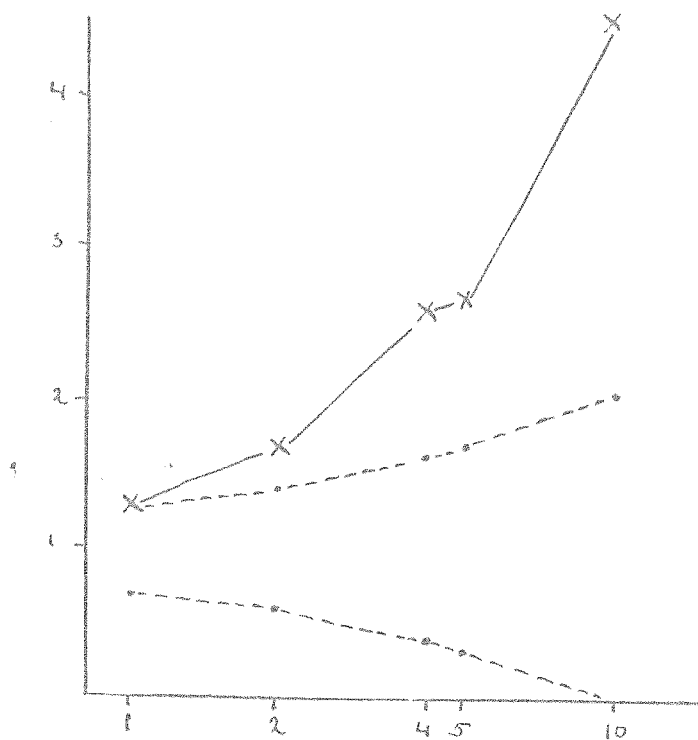
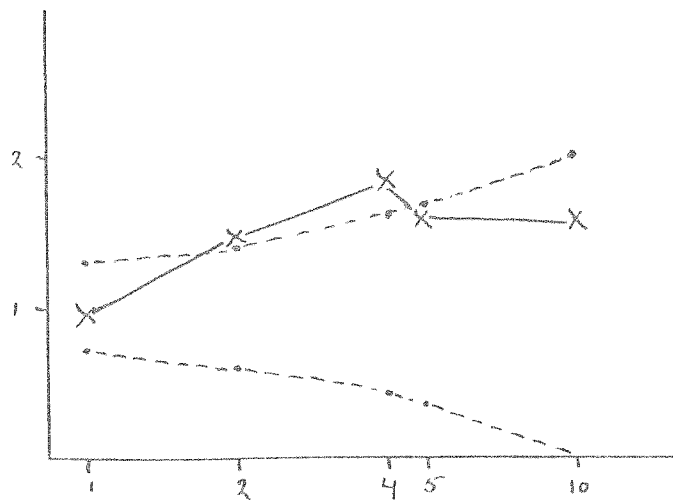
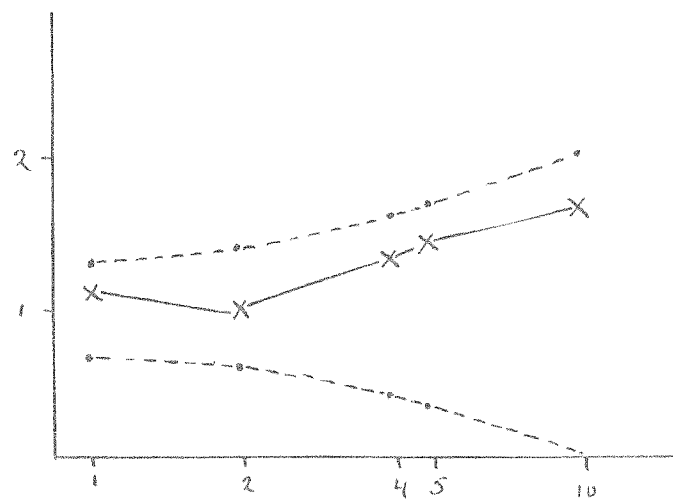


Figure 12

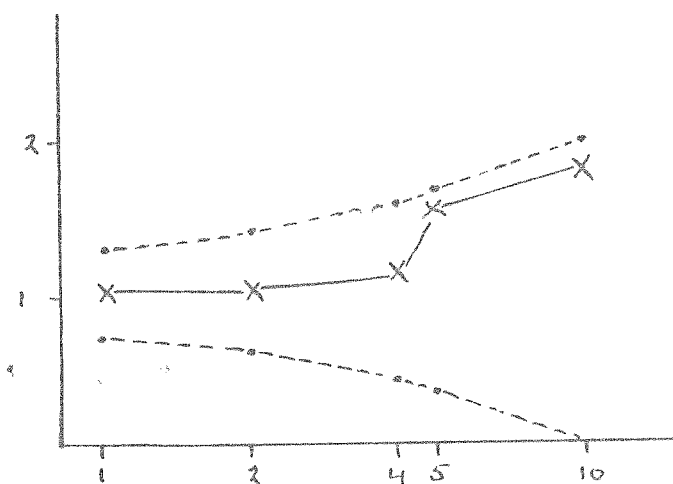
Figure 4



Graph 12

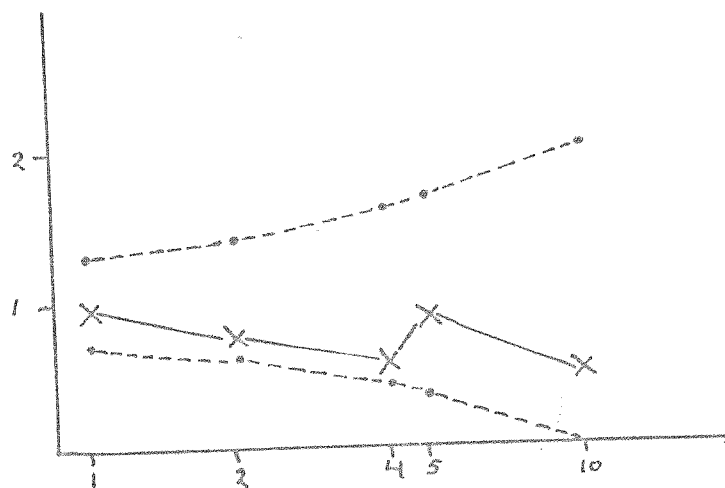


Graph 13

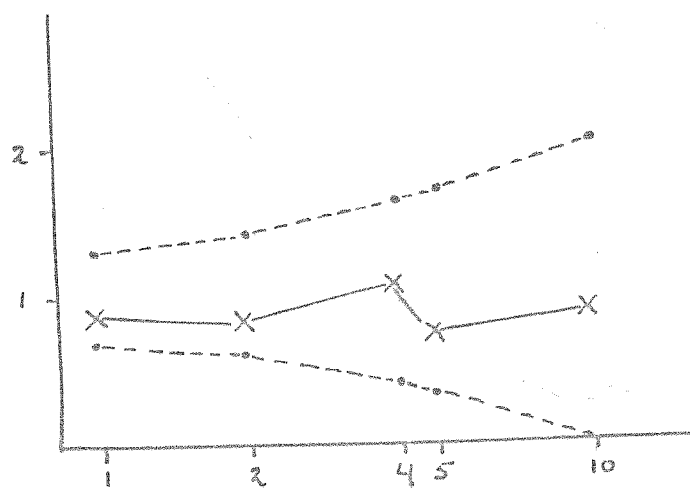


Graph 14

Figure 4



Opname 15

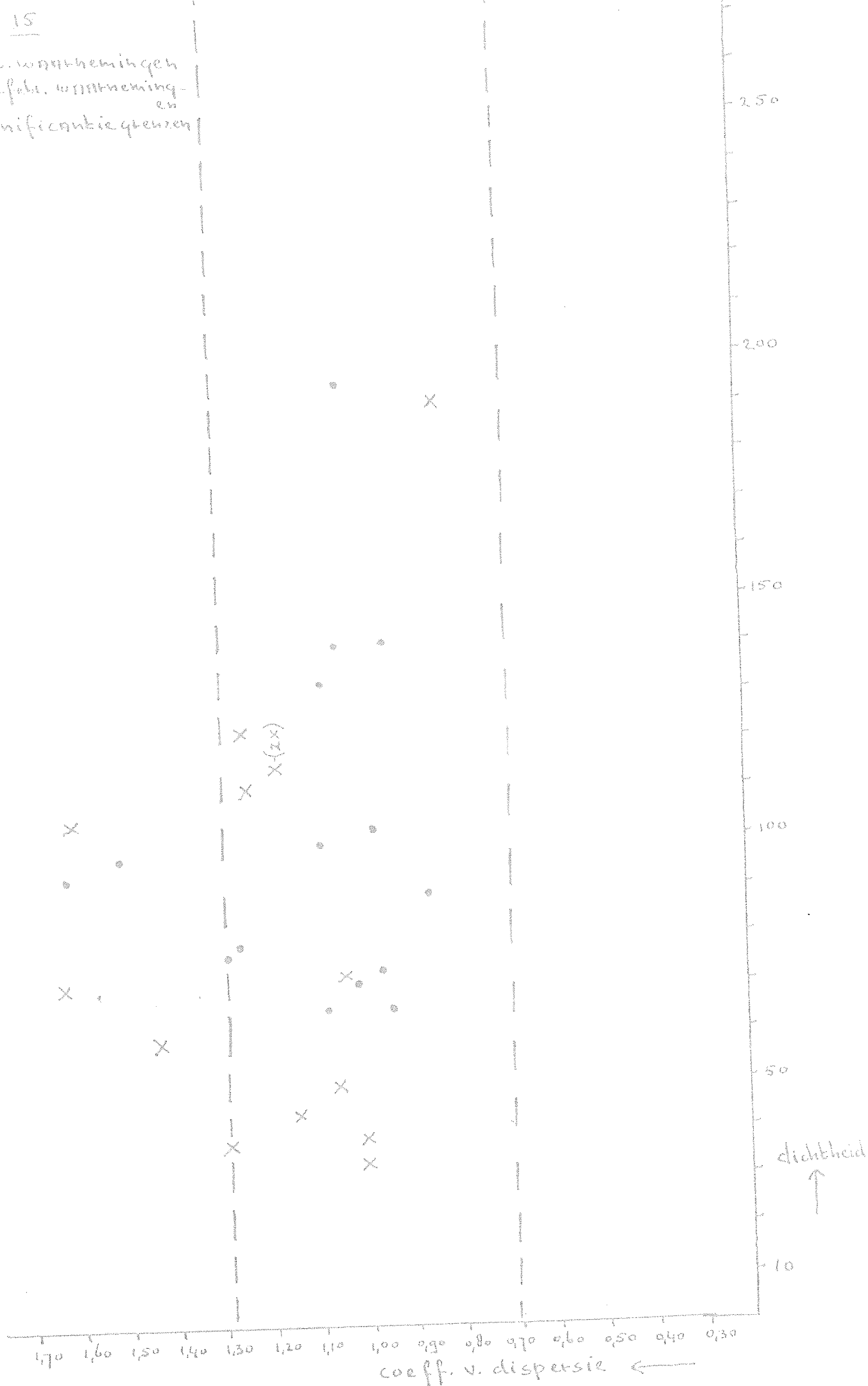


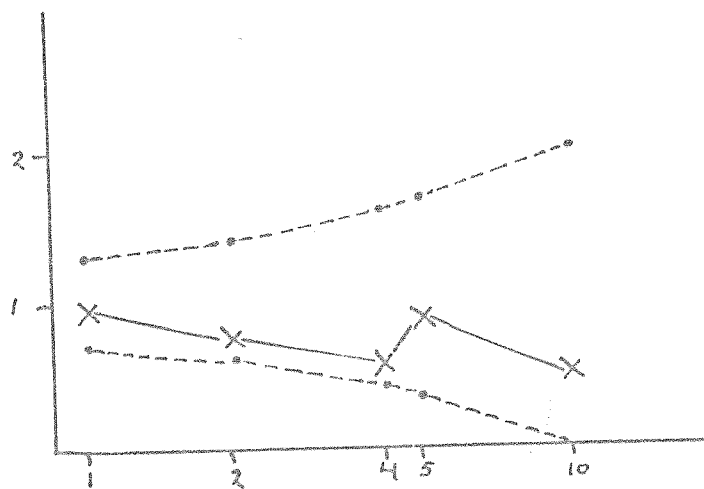
Opname 16

figure 4.

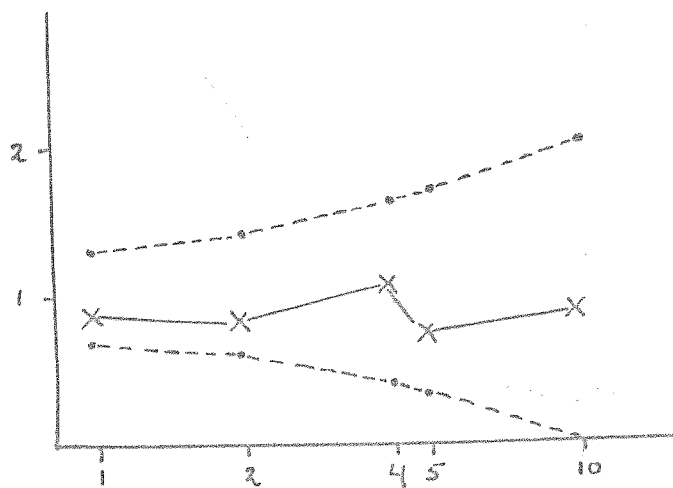
fig 15

okt. waarnemingen
 feb-febr. waarnemingen
 significantie grenzen





Oppname 15



Oppname 16

Figure 4

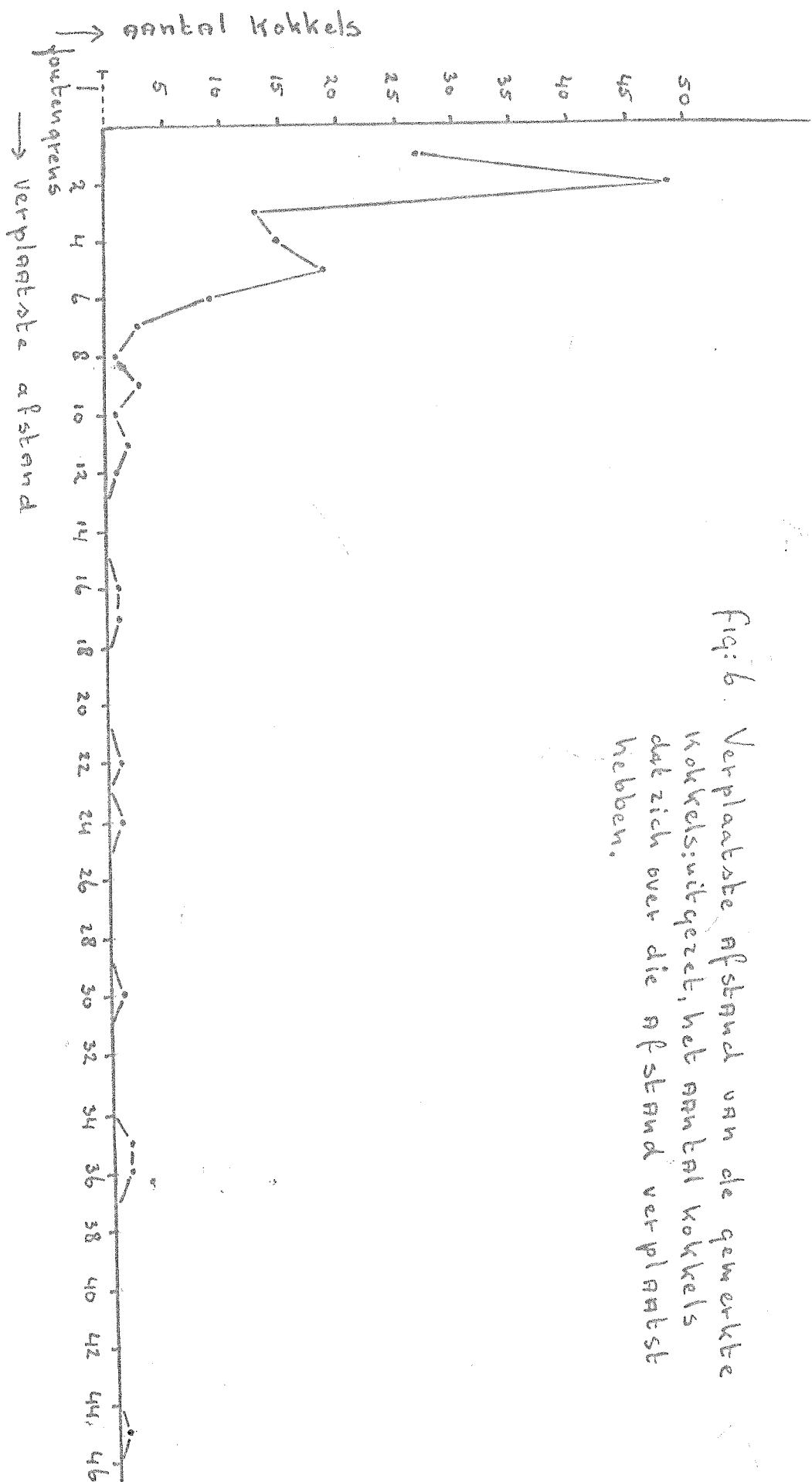


fig: 6. Verplaatste afstand van de gemerkte kokkels: uitgezet, het aantal kokkels dat zich over die afstand verplaatst hebben.

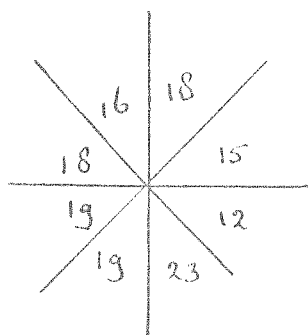
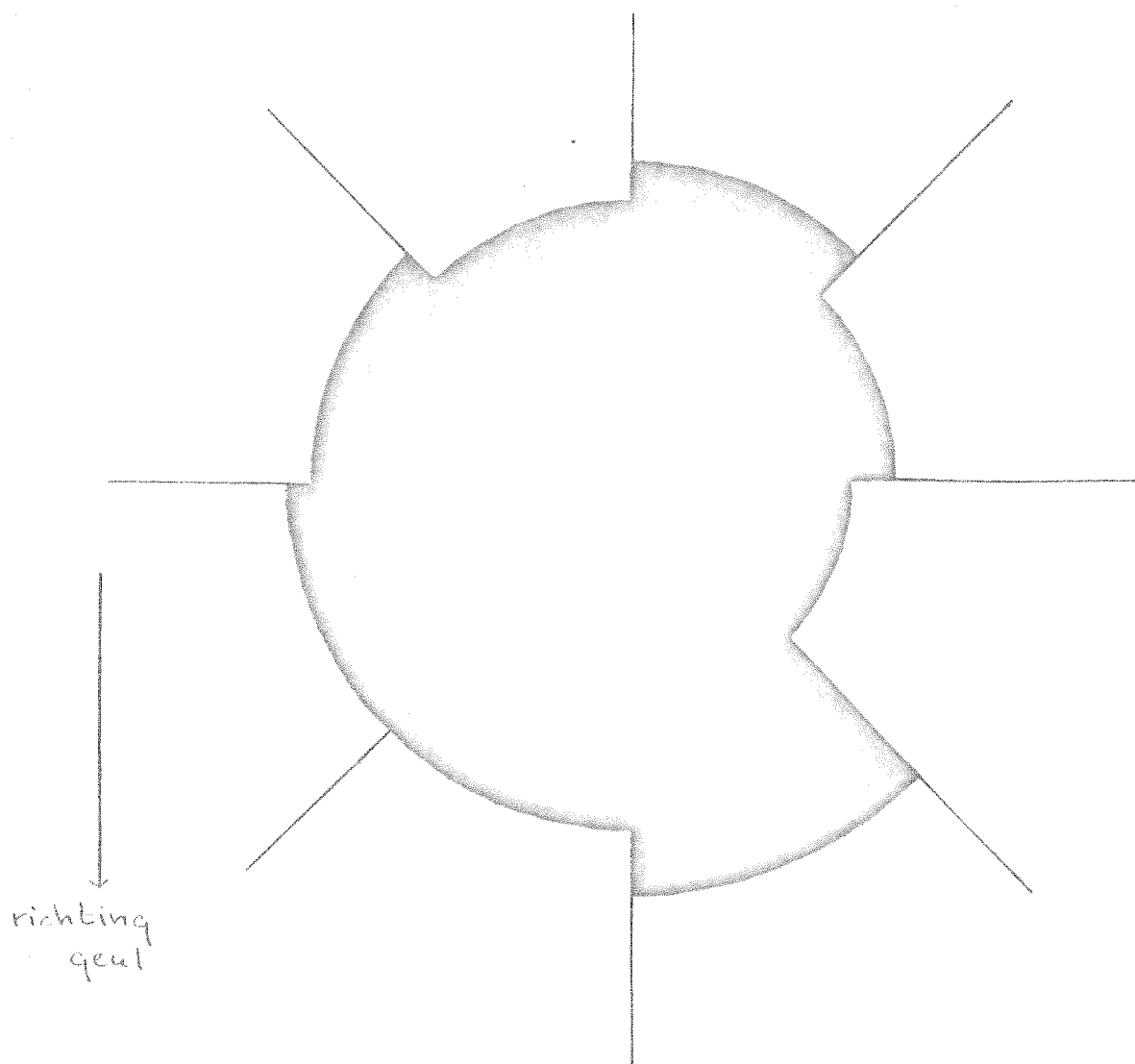
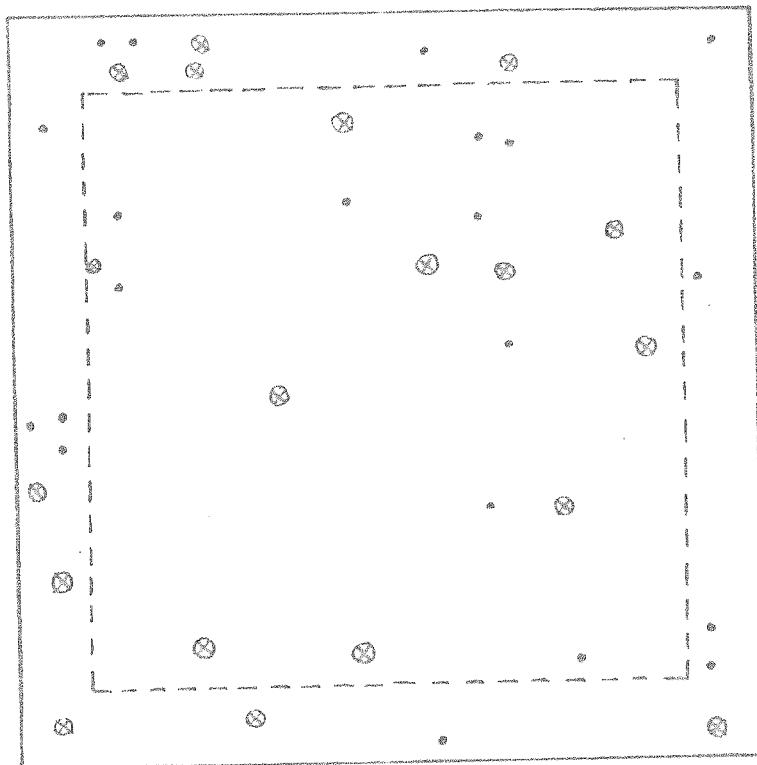


fig. 8

↓
 richting
 geul



- ⊗ - immigrant in gemerkt kwadrant.
- - immigrant in leeg kwadrant.

fig. 9^b

plaats waar de immigranten zich na afloop van de proefperiode bevonden.

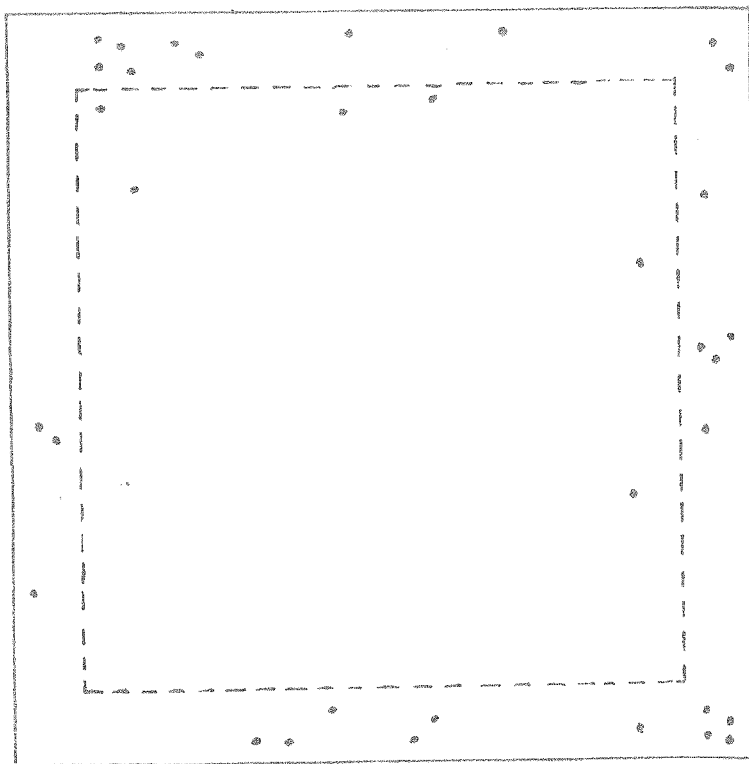
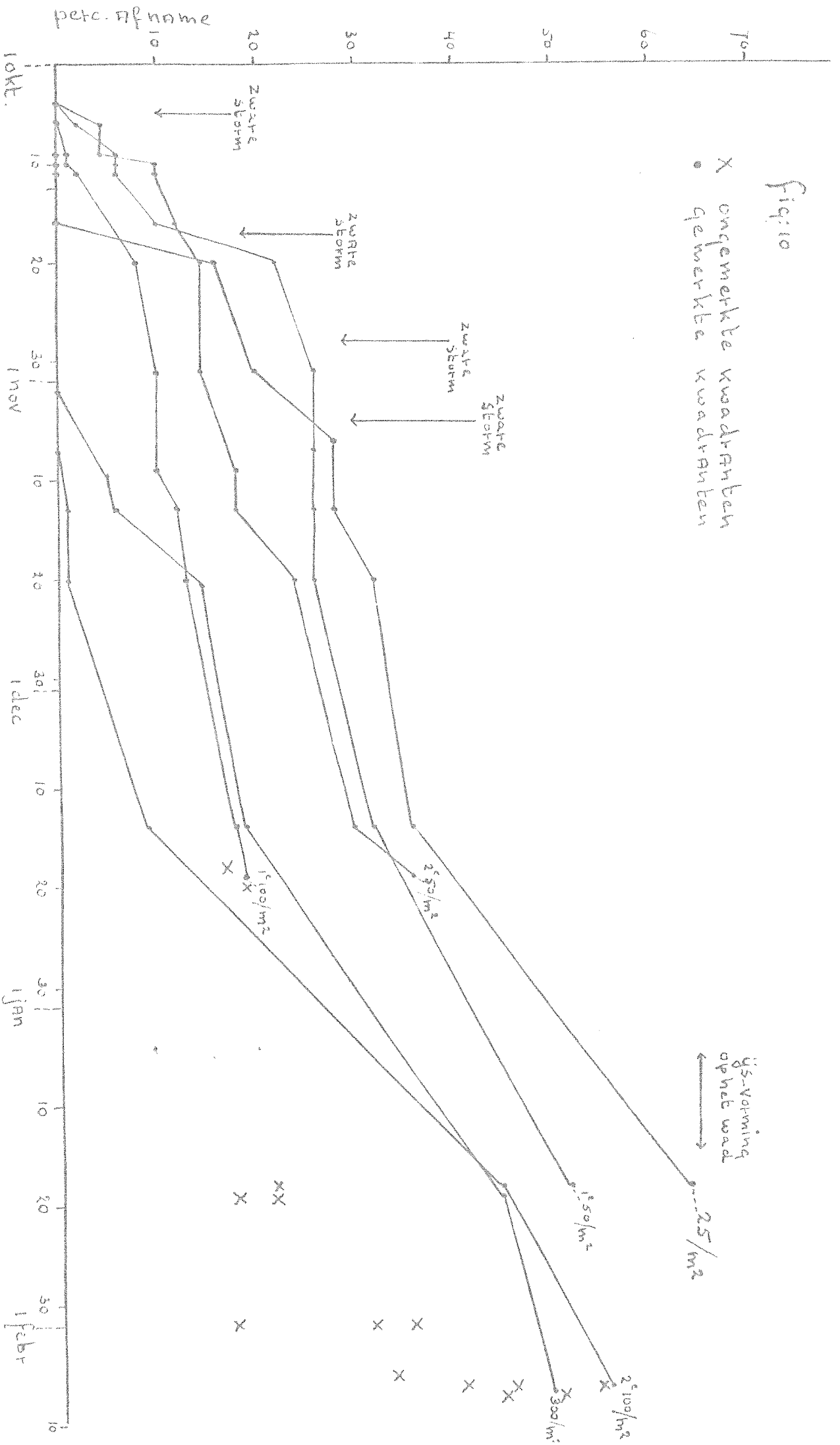


fig. 9^a

plaats waar de immigranten voor het eerst geconstateerd zijn in de lege kwadranten.

Fig. 10

X ongemerkte kwadranten
 • gemerkte kwadranten



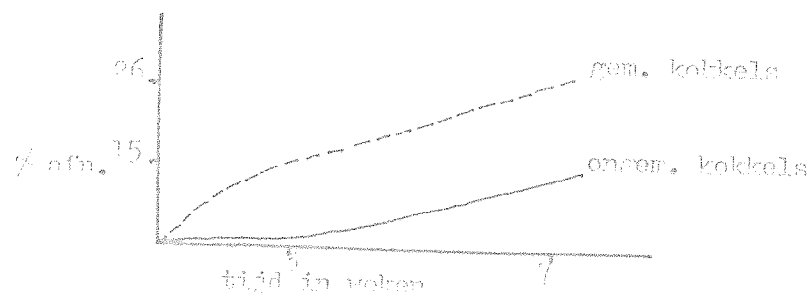


Fig. 11

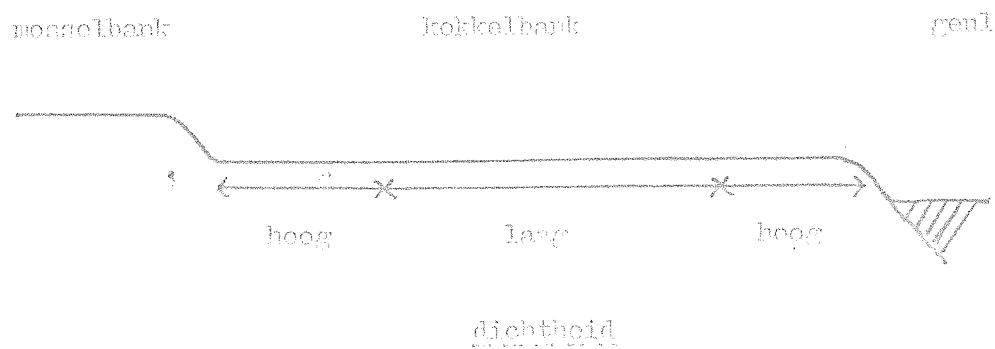
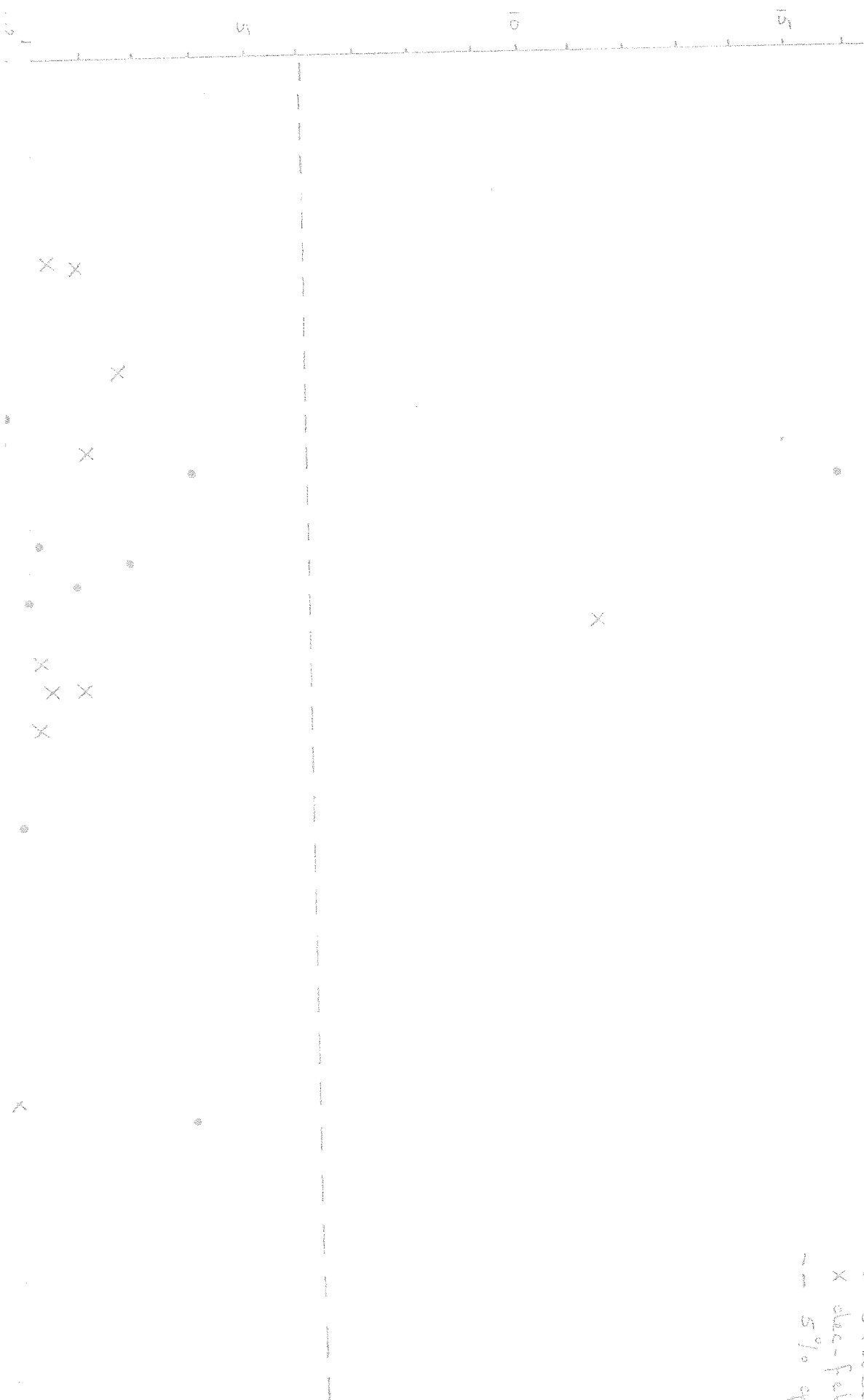


Fig. 12.



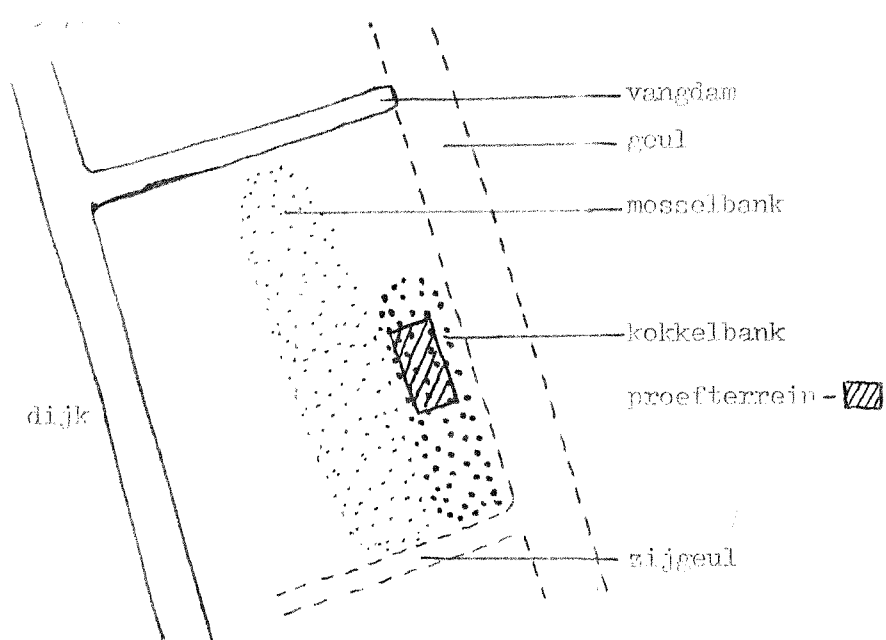


Fig. 16

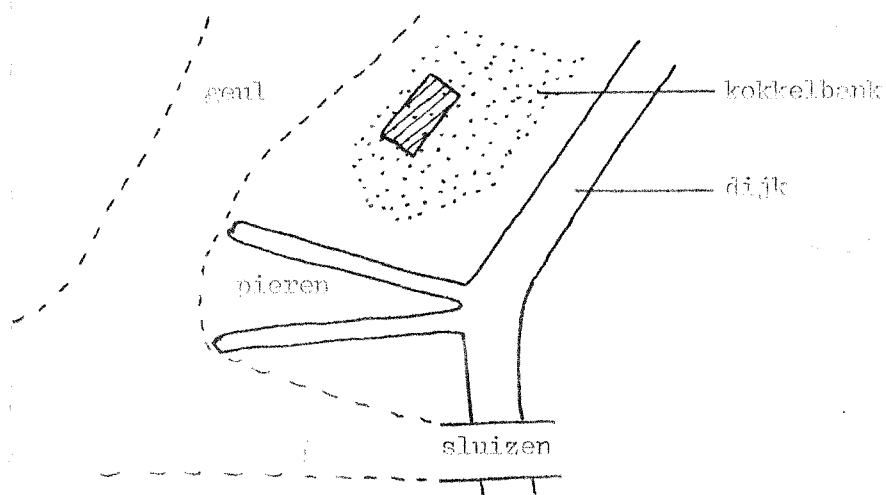


Fig. 17

Proefveld II.

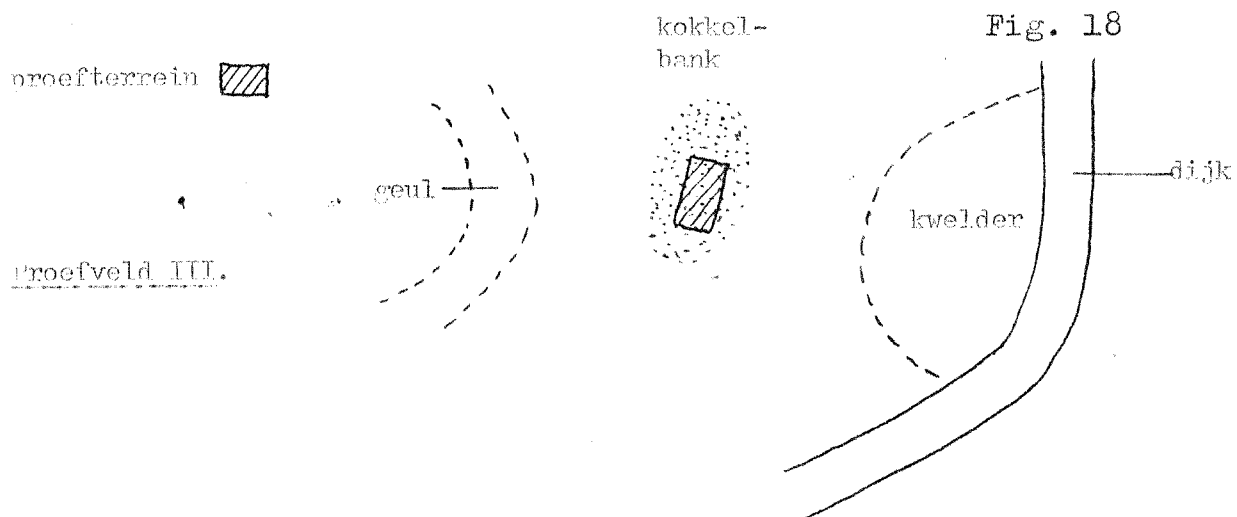


Fig. 18

proefveld III.