

All rights reserved

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

printed by  *texel*

AANTALLEN, VOEDSELOPNAME, GROEI EN PRODUKTIE VAN DE
GARNAAL (CRANGON CRANGON L.) IN EEN GETIJDENGEBIED,
ALSMEDE DE VOEDSELOPNAME EN GROEI
ONDER LABORATORIUMOMSTANDIGHEDEN*

door

J.H.L. VAN LISSA

INHOUD

Summary	2
Samenvatting	3
1. Algemene inleiding	5
2. Voedselopname en groei onder laboratoriumomstandigheden	7
2.1. Inleiding.	7
2.2. Materiaal en methoden.	8
2.3. Resultaten	15
2.3.1. Voedselopname	15
2.3.2. "Gross growth efficiencys"	26
2.3.3. Groei.	31
2.3.4. Lengte-gewichtsrelatie	36
2.4. Diskussie.	40
3. Efficiency van het net	43
3.1. Inleiding.	43
3.2. Materiaal en methoden.	45
3.3. Resultaten	50
3.3.1. Maaswijdte-selektie	50
3.3.2. Absolute dichtheden-netefficiency	53
3.3.3. Efficiency van de 2 meter-boomkor	56
3.3.4. Relatieve dichtheden-netefficiency	57
3.4. Diskussie.	58
4. Aantallen, lengte-verdeling en verspreiding van de garnaal op het Balgzand	63
4.1. Inleiding.	63
4.2. Materiaal en methoden.	64
4.3. Resultaten en diskussie	69

* Intern verslag over werkzaamheden verricht als doctorale studie in het
tijdvak 1976-1977 aan het NIOZ te Texel onder begeleiding van Dr. J.J.
Zijlstra en Dr. M. Fonds.

5. Voedselopname, biomassa, groei en produktie van de garnaal in een getijdengebied in de westelijke Waddenzee.	81
5.1. Inleiding.	81
5.2. Methoden	82
5.3. Resultaten en diskussie	83
5.3.1. Voedselopname	83
5.3.2. Biomassa tijdens hoog- en laagwatergetijdenmigraties	88
5.3.3. Groei in relatie met milieu-factoren	92
5.3.4. Produktie - het getijdengebied als kinderkamer	94
6. Literatuur	99

SUMMARY

During one year, the numbers and size frequency distribution of the common shrimp (*Crangon crangon L.*) on a tidal flat of 50 km² in the Dutch Wadden Sea have been investigated (HT). Two brood waves could be distinguished but probably there is at least one more. The first arrived as a sharp peak in the middle of May, and a second in mid June. Settlement still occurred as late as November. The tidal flat was found to be a transit station where metamorphosed shrimps settle and grow extremely fast, until they have reached a mean length of 20 to 25 mm. Indications were found that during this phase of their life the majority of the shrimps stay on the flat at low tide. No settlement was observed in a deep gully bordering the tidal flat. Because the population is changing continuously, mortality and growth, and thus production, cannot be estimated properly. Food consumption on the tidal flat was calculated with the use of the exponential relationship between daily ration and weight as determined in the laboratory ($DR = aW^b$). The exponent as well as the coefficient of this equation were strongly dependent on temperature. The biological meaning of the characteristic form of both curves (third degree polynomials) is discussed. In this food-uptake experiment maximum growth-rate seemed to shift to lower temperatures with the increasing length of the shrimps. The annual food-uptake on the tidal flat amounted to 26.1 grams

ashfreedryweight per m^2 , which means that the common shrimp consumes more than the larger predators together (birds and fishes). Production is estimated to be 3.1. grams ashfreedryweight per m^2 per year, by adopting a conversion efficiency of 12% (small shrimps, high temperatures). The turn-over of biomass was as high as, approximately, 7. The stay on the tidal flat during the first postlarval stages and the migration to deep gullies later on are meaningful in view of changes in diet and a decrease in the temperature with which growth-rate reaches a maximum as length increases. Environmental factors on the tidal flats seem to be rather favourable for the enormous numbers of small shrimps found here. This finding, as well as a lot of results out of this study, stresses the importance of the tidal flats as a nursery area for the smallest postlarval shrimps.

SAMENVATTING

Gedurende één jaar (1976) zijn de aantallen en de lengteverdeling van de garnaal (*Crangon crangon L.*) op een getijdengebied van $50 km^2$ in het Nederlandse deel van de Waddenzee bepaald (HW). Twee broedgolven konden onderscheiden worden, maar waarschijnlijk is er minstens nog één broedgolf meer. De eerste arriveerde half mei en de tweede half juni. De vestiging bleef doorgaan tot in november. Het bleek dat de plaat een doorgangstation is waar pas gemetamorphoseerde garnalen zich vestigen en buitengewoon snel opgroeien tot een gemiddelde lengte van 20 à 25 mm. Er werden aanwijzingen gevonden dat, gedurende deze levensfase, het merendeel van de garnaltjes met laagwater op de plaat blijft. In een diepe geul die de plaat begrenst vond geen "settlement" plaats. Omdat de populatie voortdurend doorschuift konden de groei en de mortaliteit niet geschat worden

en moest de productie op een andere manier berekend worden dan met de grafische methode van Allen. De voedselopname op de plaat werd berekend metgebruikmaking van het exponentiële verband tussen de "daily ration" en het gewicht dat in het laboratorium was bepaald ($DR = aW^b$). Zowel de exponent alsook de coëfficiënt van deze vergelijking bleken sterk af te hangen van de temperatuur. De karakteristieke vorm van beide curves (derdegraads polynomen) heeft een biologische betekenis. Uit dit voedselopname-experiment bleek eveneens dat naarmate de garnalen groter worden de temperatuur waarbij de groeisnelheid maximaal is steeds lager komt te liggen. De jaarlijks consumptie bedroeg 26,1 gram asvrijdrooggewicht per m^2 . Dit wil zeggen dat de garnaal verreweg de belangrijkste consument is onder de grotere dieren op de plaat. De productie is geschat op 3,1 gram asvrijdrooggewicht per m^2 per jaar, door een "conversion-efficiency" van 12% aan te nemen (kleine garnalen, hoge temperaturen). De turn-over van de biomassa was erg hoog en lag in de buurt van 7. Het verblijf van de allerkleinste postlarvale garnalen op de platen en hieropvolgend de migratie naar de diepe geulen krijgt betekenis in het licht van veranderingen in het dieet en in de temperatuur waarbij de groeisnelheid maximaal is, naarmate de garnalen groeien. De milieufactoren en het voedselaanbod in het getijdengebied zijn waarschijnlijk erg gunstig voor de enorme aantallen kleine garnaaltjes die we hier aantreffen. Deze bevinding en ook een aantal resultaten uit dit onderzoek benadrukken het grote belang van het getijdengebied als een kinderkamer voor de kleine postlarvale garnalen.

Dankwoord.-Hierbij wil ik allereerst Dhr. J.J. Zijlstra en Mark Fonds bedanken voor hun begeleiding bij het onderzoek. Het ziet er naar uit dat het jaar dat ik onder uw supervisie werkte een

behoorlijke invloed zal hebben op mijn verdere bezigheden. Het valt niet mee al die anderen, wiens bijdragen varieerden van klein tot heel groot niet te kort te doen zonder dat ik ieders hulp en medewerking uitgebreid specificieer. Daarom volgen hier alleen hun namen: Peter van der Puyl, Hans Wiitte, Rob Dapper, Bouwe Kuipers, Dhr. Creutzberg, Lidy Everhardus, Wim Klein Breteler, Jaap de Vlas, Chris Snijders, Govert van Noort, Wim van Arkel (wiens uitstekende hulp ik helaas voor een groot deel niet meer heb kunnen benutten i.v.m. tijdgebrek), Joop Rommets, Dhr. Beumkes en de medewerkers van de reproafdeling en van de werkplaats. Mijn vader, Dhr. J.J.V. van Lissa en Liesbeth hielpen me enorm door samen het concept verslag te typen. Mevrouw D.E. Jourdan typte de uiteindelijke versie.

1. ALGEMENE INLEIDING

Het Nederlandse deel van de Waddenzee beslaat zo'n 3000 km². Ongeveer 60% hiervan is getijdengebied (littorale zōne). Op deze droogvallende delen is een grote voedselrijkdom aanwezig. Met laagwater voeden enorme aantallen vogels zich op de wadplaten. Met hoogwater zijn het vooral jonge platvissen en garnalen die hier fourageren. De Waddenzee fungeert bovendien als kinderkamer voor commercieel belangrijke vissoorten als schol en tong (ZIJLSTRA, 1972; ZIJLSTRA & RAUCK, 1976). De garnaal (*Crangon crangon L.*) is zeer talrijk in de Waddenzee. Het lag dan ook in de verwachting dat de garnaal een grote rol als consument zou spelen en eveneens een belangrijk voedselorganisme voor andere diersoorten zou zijn. Over de rol van de garnaal in het getijdengebied was relatief weinig bekend. Hierin lag de motivatie van het in dit verslag beschreven onderzoek.

Al geruime tijd wordt in het Nederlandse deel van de Waddenzee intensief onderzoek verricht aan voedselketens (KLEIN BRETELER, 1975a). In het kader hiervan is veel aandacht besteed aan de produktie van de macrobenthische fauna in het getijdengebied (BEUKEMA, 1974, 1976) en aan de consumptie op de platen door vogels (SWENNEN, 1971, 1975), vissen (KUIPERS, 1973, 1975b, 1977, in druk; VAN BEEK, 1976) en de strandkrab (KLEIN BRETELER, 1975b, 1976a). Dit onderzoek sluit direct aan bij deze serie eerdere onderzoeken aan de voedselketens in het getijdengebied.

Ter bepaling van de rol van de garnaal in de voedselketens van het getijdengebied werd getracht de aantallen en biomassa van de soort en eveneens de voedselopname, groei en produktie vast te stellen. Het veldonderzoek werd uitgevoerd op het Balgzand, een platengebied van zo'n 50 km² in het westelijke deel van de Waddenzee. De voedselopname is in laboratorium experimenten bepaald (Hfdst. 2). Om de absolute aantallen garnalen op de plaat te kunnen bepalen werd de efficiency van de visuitrusting uitgebreid onderzocht (Hfdst. 3). Gedurende een jaar (1976) werden de veranderingen in de aantallen, lengteverdeling en verspreiding van de soort op het Balgzand gevolgd (Hfdst. 4). Uit deze gegevens kunnen in principe - met gebruikmaking van de lengte gewichtsrelatie - de groei, biomassa en produktie berekend worden. In het laatste hoofdstuk worden schattingen gemaakt van de jaarlijkse voedselopname en produktie van de garnaal in het getijdengebied.

2. VOEDSELOPNAME EN GROEI ONDER LABORATORIUMOMSTANDIGHEDEN

2.1. INLEIDING

Twee essentiële aspecten van autoecologisch onderzoek zijn het bepalen van de grootte van de voedselopname en het vaststellen waaruit de voeding bestaat. Gedurende het hele jaar zijn regelmatig Balgzandvangsten direct na het binnenboord halen op 5% formaline gezet met de bedoeling later maaginhouden te analyseren. Dit is echter een zeer bewerkelijke zaak waarvoor in dit onderzoek geen tijd meer was. PLAGMANN (1939) verrichtte uitgebreid onderzoek naar de voedselsamenstelling van *Crangon crangon*. Voor zover nodig zullen zijn gegevens worden gebruikt. Deze auteur onderzocht de maaginhouden van ongeveer 2000 garnalen, afkomstig uit verschillende biotopen - zoals bv. het "wad" en de "priel" - die in de buurt van Cuxhaven (Duitse Bocht) voorkomen. In het laatste hoofdstuk wordt kort de jaarlijkse voedselopname van de garnaal op het Balgzand bekeken in het licht van de samenstelling van het dieet.

Voor het bepalen van de grootte van de voedselopname van vissen staan ons vier algemene methodes ter beschikking: de Bajkov-methode; met behulp van Winbergs evenwichtsvergelijking; op basis van het stikstofevenwicht; door het bepalen van de relatie tussen voedselopname en groei in het laboratorium. DAVIS & WARREN (1971) geven een overzicht hiervan en concluderen dat, hoewel elk van deze methodes zijn specifieke zwakheden heeft, de laatste het meest geschikt is omdat hij eenvoudig is en er weinig simplificerende aannames bij te pas komen. Voor garnalen echter lijken vooral de eerste en de laatste methode zeer geschikt. Aangezien het zeewaterlaboratorium van het NIOZ uitstekend geoutilleerd is, lag de keuze van de laatste methode

voor de hand. Omdat één van de uitgevoerde voedselopname-experimenten zich over zes weken uitstreckte, was het tevens mogelijk "gross growth efficiencies" te bepalen.

Het eerste geslaagde groei-experiment waarbij men *Crangon crangon* onder laboratoriumomstandigheden op liet groeien vanaf het larvale stadium tot geslachtsrijpheid, dateert uit 1966 (MEIXNER, 1966a). De auteur bepaalde de groeicurve van garnalen bij slechts één temperatuur (14°C , $S = 30 \text{ }^{\circ}/\text{oo}$). Tevens vergeleek hij gedurende enkele dagen de groeisnelheid bij 20° met die bij 14° . Zijn conclusie is dat garnalen bij 20° $1 \frac{2}{3}$ keer sneller groeien dan bij 14°C (MEIXNER, 1966b). Om twee redenen is in dit verslag extra aandacht besteed aan de groeisnelheden zoals ze tijdens de verschillende experimenten gemeten werden. Ten eerste om de groeisnelheid in afhankelijkheid van lengte en temperatuur vast te stellen. In de tweede plaats omdat de resultaten van de onderzoeken naar de groeisnelheid van *Crangon crangon* onder natuurlijke omstandigheden nogal uiteenlopen (zie voor een overzicht TIEWS, 1967, pp 1191-1193; BOD-DEKE, 1976b). Laboratorium-experimenten zouden hier mogelijk een ander licht op kunnen werpen. In hoofdstuk IV is een synthese gemaakt tussen laboratorium- en veldwaarnemingen, waarbij vanuit een gedeeltelijk nieuwe invalshoek ingegaan wordt op de groei van de garnaal in de Waddenzee.

2.2. MATERIAAL EN METHODEN

In 1976 zijn in het zeewaterlaboratorium drie experimenten met betrekking tot de voedselopname en groei van *Crangon crangon* uitgevoerd. In het begin van het voorjaar is een oriënterend voedselopname-experiment uitgevoerd. Eind-zomer vond een uitgebreid experiment plaats. De garnalen die overbleven bij het opzetten van dit experiment zijn gebruikt voor het bepalen van

de lengtegewichtsrelatie. Ik volsta hier met de beschrijving van het uitgebreide experiment waarin een aantal verbeteringen waren aangebracht t.o.v. het oriënterende experiment. De belangrijkste verschilpunten zijn kort opgesomd. Een "doorgroei"-experiment liep vanaf half augustus t/m oktober. De bedoeling van dit experiment was na te gaan of garnalen onder zeer gunstige laboratoriumomstandigheden sneller zouden groeien dan de garnalen uit de beide voedsel-experimenten en de garnalen op het wad.

Uitgebreide voedselopname-experiment

In juli werd met de motorvlet de "Griend" gevist voor de ingang van de Mokbaai. De garnalen werden uit de vangsten gezocht en grofweg verdeeld in drie lengteklassen om te voorkomen dat de grote de kleine zouden opeten. Het was noodzakelijk dit monster aan te vullen met kleine garnaltjes van het nabij gelegen NIOZ-wad. De garnalen werden verdeeld over vier temperaturen (25° , 20° , 15° en 10°C) en kregen toen drie weken de tijd om te adapteren.. Bij 25° en 20° groeiden de garnalen zo snel dat ze na twee weken allemaal groter dan 15 mm waren. Omdat de gemiddelde zeewatertemperatuur op dat moment in de buurt van de 19° lag, zijn vier dagen vóór de aanvang van het experiment de 25° en 20° groep aangevuld met kleine garnalen afkomstig van het NIOZ-wad. Op 10 augustus werden alle garnalen op de mm nauwkeurig gemeten. Hierbij werd steeds naar boven afgerond. Per temperatuur werden vier lengte-groepen gevormd in principe bestaande uit 40, 40, 20 en 10 garnalen respectievelijk van de halve-centimeter lengteklassen 2, 4, 6 en 8 (11 t/m 15 mm, 21 t/m 25 mm enz). In totaal waren er dus 16 groepen. De lengteklassen (halve centimeters) werden zo samengesteld dat de

lengteverdeling (in mm) binnen de lengteklassen blokvormig was. Alleen van de lengteklasse 2 waren steeds te weinig garnalen aanwezig zodat de aantallen per groep kleiner dan 40 waren en we er vanaf moesten zien de lengteverdeling binnen de groep blokvormig te maken.

De experimenten werden uitgevoerd in vier grote polyester bakken ($2,55 \times 0,65 \times 0,55^*$ m) met zeewater dat continu ververst werd doormiddel van een doorstrómsysteem gekoppeld aan een filtersysteem. Het water in elke bak werd op een bepaalde temperatuur gehouden (afwijking $\pm 0,1^\circ\text{C}$). De aeratie was overvloedig en de salinitiet vrij constant (ongeveer $34,5 \text{ ‰}$). In elk bak hingen vier plastic kratten ($0,52 \times 0,35 \times 0,30^*$ m) met geperforeerde zijkanten. In elke werd één groep garnalen gehuisvest. Voor de groepen van lengteklasse 4 en kleiner was over de perforaties van de kratten kunstzijde gaas (mazen van 1,5 mm) gespannen om eventuele ontsnappingen te voorkomen. In elke krat stond een petrischaal (diameter van 10 cm) gevuld met zand. Voor de verkleinen van voedseldelen heeft de garnaal namelijk zand nodig in z'n maag (PLAGMANN, 1939), en voor het evenwichtsorgaan is ook zand nodig. Tenslotte is de mogelijkheid om zich te kunnen ingraven nogal essentieel voor de garnaal en wel om rustig het voedsel te kunnen verteren en mogelijk ook voor de veiligheid tijdens het vervellen. Om het tellen van de garnalen in de kratten en het dagelijks verwijderen van de afgeworpen chitine pantsers niet te moeilijk te maken, is ervan afgezien de hele bodem van de kratten met een laagje zand te bedekken. Het zeewaterlaboratorium bezit een glazen dak zodat de experimenten onder het natuurlijke dag - en - nachtritme

* Het wateroppervlak kwam tot 10 cm onder de rand.

plaats vond.

Gedurende zes weken werd de voedselopname van alle 16 groepen bepaald (10 augustus t/m 20 september). Om de twee weken werden alle garnalen gemeten en groepsgewijs gewogen. Voor het bepalen van het versgewicht werden de garnalen eerst 10 minuten gedroogd op een doek. De garnalen werden éénmaal extra gemeten en wel aan het eind van de eerste week van het experiment. De gemiddelde voedselopname werd steeds berekend over een periode van 2 weken. Het is noodzakelijk de voedselopname over een aaneengesloten periode van een flink aantal dagen te bepalen omdat voedselopname gedeeltelijk een cyclische activiteit is gebonden aan het vervellingsritme (MEIXNER, 1969). Dit vervellingsritme verliep echter niet erg synchronoos zodat een meetperiode van twee weken zeker lang genoeg is om een juiste indruk van de voedselopname te krijgen. Aangezien het experiment 6 weken duurde is voor elke groep drie keer de gemiddelde dagelijkse voedselopname berekend over een periode van 2 weken. De garnalen werden dagelijks gevoerd met een overmaat van 1 á 4 gram mantelvlees van *mytilus edulis* (Linnaeus) per groep. Het mantelvlees werd fijngesneden, gedurende enkele minuten rigoreus uitgespoeld in zeewater en vervolgens uitgespreid op een schuinstaande plank waarop het 45 minuten lang uit kon lekken. Hierna werdende porties voer afgewogen en in petrischalen (diameter van 10 cm) over de kratten verdeeld: het "inwegen". Per temperatuur werden in principe ook steeds twee controles ingezet om na te gaan of er ook spontane gewichtsveranderingen optraden. Na 24 uur werd het overgebleven voedsel bijeengezocht, even uitgespoeld en drie kwartier te drogen gelegd op fijn kunstzijde gaas (mazen van 0,8 mm), waarna het gewogen werd: het "uitwegen". Dode garnalen werden verwijderd en genoteerd. Als er van de dode garnaal gevreten was dan werd dit ook opge-

schreven. De vervellingen werden elke dag verwijderd en voor elke groep afzonderlijk opgezameld gedurende de meetperiode.

Het oriënterende voedselopname-experiment verschilde in de volgende opzichten van het uitgebreide experiment:

- de temperaturen waren 23^o, 17^o, 11^o en 5^oC.
- de voedselopname en groei zijn maar gedurende 14 dagen gevolgd.
- het experiment werd aangevangen met groepen van lengteklasse 4, 6, 8 of 10 (in plaats van 2, 4, 6 of 8).
- alle zachte delen van de mossel werden als voedsel gegeven.
- het mosselvlees werd niet fijngesneden en dus ook niet gespoeld; het uitlekken vóór het wegen duurde enkele minuten.
- de aantallen garnalen per krat waren iets lager.
- pas in het begin van de tweede week zijn petrischalen met zand in de kratten geplaatst.
- het asvrij-drooggewicht van het mosselvlees is niet bepaald maar is geschat op 20% van het natgewicht.
- dit experiment liep van 16 april t/m 29 april. Eén week hieraan voorafgaand is gebruikt om de praktijk uit te testen. Deze week is later bij de adaptatieperiode gerekend, waardoor deze - net als in het tweede experiment - ook op 3 weken kwam te staan.

Berekening van de "daily rations". De maximale dagelijkse voedselopname (kortweg consumptie) per groep werd berekend als het verschil tussen de "ingewogen" hoeveelheid voedsel gecorrigeerd voor de afname in de controles en de "uitgewogen" hoeveelheid.

$$F_{\text{opn}} = \left(F_{\text{in}} \cdot \frac{C}{100} \right) - F_{\text{uit}} \quad (1)$$

C geeft aan hoeveel procent van de ingewogen hoeveelheid controle-vlees na 24 uur over is gebleven. Het gewichtsverlies van

de controles is dus verrekend over de totale hoeveelheid ingewogen voedsel. Dit is gedaan om de heel geringe voedselopnames die bij de kleinste garnalen bij de laagste temperaturen voorkomen nauwkeurig te kunnen berekenen (zie discussie 2.4). Bovendien vindt het meeste spontane gewichtsverlies in de eerste uren plaats (M. FONDS, pers. med.) terwijl er dan nog niet veel voedsel gegeten zal zijn. We maken op deze manier een kleine onderschatting van de voedselopname. Het spontane gewichtsverlies en de voedselopname zijn twee processen die in ieder geval ten dele gelijktijdig verlopen, zodat het erg moeilijk is te bepalen over precies welke hoeveelheid voedsel we de afname in de controles dienen te berekenen. De "daily ration" (de voedselopname per garnaal en per dag) werd berekend uit de gemiddelde voedselopname van een groep gedurende 14 achtereenvolgende dagen en het aantal garnalen in die groep. Het is gebruikelijk de "daily ration" en het gewicht van de garnaal, beide in asvrij-drooggewicht AVD, met elkaar te vergelijken. Aan het begin en aan het eind van het experiment is hiertoe het asvrijdrooggewicht van mantelvlees bepaald aan de hand van enkele monsters. Het gemiddelde van deze twee waarden werd gebruikt voor de berekening van de "daily ration" in mg asvrijdrooggewicht. Met behulp van de lengte-gewichtsrelatie en de gemiddelde lengte van een groep aan het begin en het eind van de meetperiode werd het gemiddelde asvrij-drooggewicht (logaritmisch gemiddelde) van de garnalen tijdens die meetperiode bepaald:

$$\log \bar{w} = \frac{\log W_{\text{dag}}(x) + \log w_{\text{dag}}(x + 14)}{2} \quad (2)$$

Berekening van de "gross growth efficiency". De "gross growth efficiency" op basis van asvrij-drooggewichten en uit-

gedrukt in procenten werd berekend uit de ratio van de gewichtstoename en de voedselopname (DAVIS & WARREN, 1971):

$$K = \frac{\Delta W}{F_{\text{opn}}} \times 100\% \quad (3)$$

Uit de gemiddelde lengtes per groep zijn met behulp van de lengte-gewichtsrelatie de gemiddelde asvrij-drooggewichten behorend bij het begin en eind van elke meetperiode berekend. De gewichtstoename in twee weken is het verschil tussen deze twee waarden. De voedselopname per meetperiode werd berekend op de al eerder aangegeven wijze.

De lengte-gewichtsrelatie is zowel gebruikt om de voedselopname te relateren aan het gewicht van de garnaal (AVD) als ook om de "conversion efficiencies" op basis van asvrij-drooggewicht te berekenen. Vergroot dit de onnauwkeurigheid niet en waarom zijn de natgewichten niet gebruikt? "conversion efficiencies" op basis van natgewicht zeggen in dit geval vrij weinig. Bij garnalen is het natgewicht namelijk nogal onnauwkeurig, want er blijft makkelijk water aan en tussen de poten zitten. Bovendien is de berekende lengte-gewichtsrelatie volledig representatief voor de garnalen uit het voedselexperiment omdat deze relatie is bepaald met gebruikmaking van garnalen uit dezelfde groep waarmee het voedselexperiment werd opgezet. Het lag in de bedoeling na afloop van het experiment na te gaan of deze relatie nog onveranderd was gebleven (conditie-veranderingen in het laboratorium!). Helaas was dit niet mogelijk aangezien de garnalen nog nodig waren voor bepalingen van het zuurstofverbruik.

Doorgroei-experiment. Op 6 augustus 1976 werden met behulp van een duwnet honderden kleine garnalen gevangen op het NIOZ-wad. Hieruit werden drie groepen van elk ongeveer 120 garnalen

samengesteld en vervolgens losgelaten onderin de grote polyester bakken (2,55 x 0,65 x 0,55 m) bij temperaturen van 15^o, 20^o en 25^o C (bovenin deze bakken hingen de kratten met de garnalen van het uitgebreide voedselopname-experiment). De adaptatieperiode duurde elf dagen. Hierna werd om de 3 á 4 weken uit elke bak eem monster van ongeveer 20 garnalen genomen. Deze werden op mm nauwkeurig gemeten en per monster werd het nat- en het asvrijdrooggewicht bepaald. Om diverse redenen waren de omstandigheden tijdens het droorgroei-experiment gunstiger dan die tijdens de andere laboratorium-experimenten:

- er was geen sprake van behandelingseffecten..
- de bodem van de bak was bedekt met een dunne laag zand.
- het daglicht was afgeschermd door de bovenin de bakken hangende kratten.
- de doorstroming in de bakken was groter dan in de kratten.
- de garnalen hadden vrij veel ruimte (1,66 m²) en naarmate ze groeden werden de aantallen ook kleiner tengevolge van de monstername en door sterfte.

2.3. RESULTATEN

2.3.1. Voedselopname

Het uitgebreide voedselopname-experiment

Het spontane gewichtsverlies van de controles was gedurende het gehele experiment vrij constant. Noch de temperatuur, noch het gewicht van de controle waren van invloed op de grootte van de gewichtsafname. De variatie in de hoeveelheid ingewogen controlevlees was echter niet erg groot (0,86 tot 3,80 gr. natgewicht). De hoeveelheid voedsel die per krat werd ingewogen lag in dezelfde orde van grootte (1,76 tot 4,53 gr. natgewicht). KLEIN BRETELER (1975b) vond ook geen invloed aan de temperatuur,

maar wel een invloed van het gewicht op het spontane gewichtsverlies van de controles. Aangezien een invloed van de temperatuur ontbreekt lijkt het onwaarschijnlijk dat het gewichtsverlies aan microbiële activiteit te wijten zou zijn. Mogelijkerwijs wordt het gewichtsverlies veroorzaakt door het weglopen van weefselvloeistof en het leeglopen van vaten. De verhouding tussen het oppervlak en het volume (gewicht) van de controle zou in dit geval de grootte van het procentuele gewichtsverlies bepalen. Misschien ligt hierin de verklaring voor KLEIN BRETELER'S bevinding. Door het mosselvlees zeer fijn te snijden en rigoreus te spoelen zal veel minder gewichtsverlies ten gevolge van genoemde oorzaken optreden.

Voor de controles zijn weekgemiddelden berekend (Tabel I). De standaardfout hier van wordt na de eerste weken een stuk kleiner, waarschijnlijk omdat het experiment met steeds meer routine werd uitgevoerd. De controle-afname van de laatste week lag 2,5% lager. Dit viel vermoedelijk samen met de overschakeling naar een nieuwe partij mosselen. Dit verschil is nogal aanzienlijk gezien de kleine standaardafwijking ($C = 77,4\% \pm 1,0$; $n = 56$). De voedselopname in de laatste week is dan ook apart berekend met een controle van 77,4%, terwijl voor de

Tabel I.

Gewichtsverlies van het mantelvlees van de mossel na 24 uur in zeewater - controle afname. Per week is het gemiddelde berekend van de controles van alle 4 de temperaturen. De teruggewogen hoeveelheid is uitgedrukt in procenten van het gewicht van de ingewogen hoeveelheid

Week	aantal controles (N)	teruggewogen na 24 uur (%)
1	49	74,2 + 4,1
2	53	76,0 ± 4,1
3	55	75,6 + 0,7
4	54	74,0 + 1,1
5	52	74,8 ± 0,6
6	56	77,4 + 1,0

andere 5 weken een gemiddelde waarde van 74,9% (n = 263) is gebruikt. Tijdens het experiment is twee keer het asvrij-drooggewicht van mantelvlees bepaald. Aan het begin was dit 30,1% ± 0,7 van het versgewicht (n = 3) en halverwege was dit opgelopen tot 32,3% ± 0,2 (n = 4). Voor de omrekening van de voedselopname

Tabel II

Uitgebreide voedselopname-experiment (*Crangon crangon*). De duur van dit experiment bedroeg 6 weken, maar de "daily rations" zijn steeds berekend over een periode van 2 weken zodat er per groep 3 waarnemingen zijn. Het gemiddelde aantal garnalen (N), de gemiddelde groeps lengte (L in mm) en het gemiddelde groepsgewicht (W in mg per garnaal) zijn steeds gegeven voor het begin (b) en het eind (e) van elke periode. Het gemiddelde asvrijdrooggewicht per garnaal. (\bar{W}_{AVD}) is berekend met behulp van de lengte-gewichtsrelatie. Het asvrijdrooggewicht van het mossel mantelvlees bedroeg 31,2% van het versgewicht.

Temp.	Gr.	Per.	Aantal		Lengte		Versgewicht				Asvrijdrooggewicht	
			N _b	N _e	L _b	L _e	W _b	W _e	\bar{W}	DR	\bar{W}_{AVD}	DR _{AVD}
25°	I	1	23	18	13,6	17,1	15,4	33,2	23	7,9	4,2	2,5
		2	18	18	17,1	22,2	33,2	82,8	52	16,1	9,7	5,0
		3	18	17	22,2	28,0	82,8	164,7	117	30,2	21,5	9,4
	II	1	40	38	23,0	26,0	81,8	133,4	105	17,8	19,1	5,6
		2	38	38	26,0	29,4	133,4	205,4	166	25,6	28,8	8,0
		3	38	33	29,4	33,1	205,4	277,9	232	27,5	42,9	8,6
	III	1	30	28	33,0	34,8	258,2	297,5	290	32,6	55,6	10,2
		2	28	25	34,8	36,4	297,5	326,4	312	33,4	65,4	10,4
		3	25	12	36,4	39,5	326,4	378,8	353	34,1	81,2	10,6
	IV	1	20	17	43,0	43,8	599,0	718,2	656	58,4	126,1	18,2
		2	17	14	43,8	45,9	718,2	788,6	753	49,1	140,9	15,3
		3	14	14	45,9	48,7	788,6	833,8	811	67,8	168,3	21,1
20°	I	1	35	31	13,3	17,1	14,3	35,5	22	4,2	4,1	1,6
		2	31	29	17,1	21,6	35,5	76,6	56	14,6	9,1	4,5
		3	29	27	21,6	26,7	76,6	143,7	105	23,3	18,8	7,3
	II	1	48	45	23,5	26,0	87,7	134,9	109	16,1	19,7	5,0
		2	45	44	26,0	28,7	134,9	187,5	159	18,9	27,5	5,9
		3	44	43	28,7	33,4	187,5	264,9	221	28,3	42,4	8,8
	III	1	30	30	33,0	35,4	258,2	346,3	299	33,8	57,4	10,5
		2	30	30	35,4	37,8	346,3	410,0	378	32,8	71,9	10,2
		3	30	24	37,8	41,5	410,0	510,0	457	35,8	94,2	11,2
	IV	1	20	20	43,0	44,4	599,0	689,5	643	50,5	129,1	15,7
		2	20	18	44,4	45,5	689,5	753,3	721	43,8	141,7	13,6
		3	18	17	45,5	48,7	753,3	852,9	802	49,2	166,1	15,3

Tabel II vervolg

Temp.	Gr.	Per.	Aantal		Lengte		Versgewicht				Asvrijdrooggewicht	
			N _b	N _e	L _b	L _e	W _b	W _e	\bar{W}	DR	\bar{W}_{AVD}	DR _{AVD}
15 ^o	I	1	26	22	13,7	15,6	15,8	25,9	20	4,4	3,5	1,4
		2	22	17	15,6	17,2	25,9	37,1	31		5,0	0,6
		3	17	16	17,2	19,8	37,1	53,8	45	7,5	7,6	2,3
	II	1	40	39	23,0	25,2	81,8	119,5	99	12,2	18,0	3,8
		2	39	37	25,2	27,6	119,5	163,8	139	12,1	24,4	3,8
		3	37	36	27,6	31,1	163,8	240,0	198	18,5	29,9	5,8
	III	1	30	30	33,0	35,7	258,2	342,7	298	21,9	58,3	6,8
		2	30	28	35,7	38,4	342,7	425,4	384	24,4	74,9	7,6
		3	28	27	38,4	41,9	425,4	536,7	478	28,6	98,0	8,9
	IV	1	20	20	43,0	45,3	599,1	733,0	663	45,5	133,8	14,2
		2	20	19	45,3	47,0	733,0	802,1	768	26,9	149,8	8,4
		3	19	17	47,0	49,8	802,1	925,9	864	34,1	181,6	10,6
10 ^o	I	1	36	26	13,2	14,1	13,9	20,0	17	3,5	2,7	1,1
		2	26	21	14,1	15,3	20,0	24,8	22	3,0	3,5	0,9
		3	21	20	15,3	16,8	24,8	35,5	30	3,7	4,7	0,8
	II	1	40	40	23,0	24,1	81,8	102,8	92	8,8	16,6	2,7
		2	40	39	24,1	26,6	102,8	130,0	116	8,1	21,4	2,5
		3	39	38	26,6	28,6	130,0	168,7	148	9,3	28,2	2,9
	III	1	30	28	33,0	34,6	258,2	308,6	282	17,8	55,1	5,5
		2	28	28	34,6	36,4	308,6	357,0	333	14,7	64,9	4,6
		3	28	26	36,4	39,5	357,0	425,0	391	18,6	81,3	5,8
	IV	1	20	20	43,0	44,4	599,0	690,0	643	27,0	129,1	8,4
		2	20	20	44,4	45,8	690,0	750,0	719	28,2	143,3	8,8
		3	20	20	45,8	48,3	750,0	815,0	783	20,4	165,3	6,4

van natgewicht naar asvrij-drooggewicht is het gemiddelde van 31,2% gebruikt.

In Tabel II staan de gegevens die op de meetdagen zijn verzameld zoals de aantallen, de gemiddelde lengte en de gemiddelde vers-gewichten per groep. In deze Tabel staan ook de "daily rations" in nat- en asvrij-drooggewicht en de berekende asvrij-drooggewichten van de garnalen. Per temperatuur zijn er twaalf waarnemingen: n.l. vier lengteproepen waarvan de voedselopname gedurende drie meetperioden werd bepaald. In het

algemeen bestaat er een exponentieel verband tussen de voedselopname en het gewicht van vissen (DAVIS & WARREN, 1971; FONDS, 1975). In figuur 1 zijn dan ook per temperatuur de "daily rations" en het gewicht dubbel logaritmisch tegen elkaar uitgezet. Voor elke temperatuur is nu het exponentiële verband (4) berekend.

$$DR = aW^b \quad (4)$$

Een viertal waarnemingen zijn hierbij buiten beschouwing gelaten. Alle groepen hebben drie weken kunnen adapteren, behalve de kleinste garnalen (groep I, 11 - 15 mm) van de 25 - en 20^o bak. Deze garnalen waren pas vier dagen van te voren gevangen (zie 2.2.). De voedselopname van deze groepen was de eerste twee weken vrij laag. Omdat deze punten aan het uiteinde van onze waarnemingsreeksen liggen, hebben ze relatie een grote

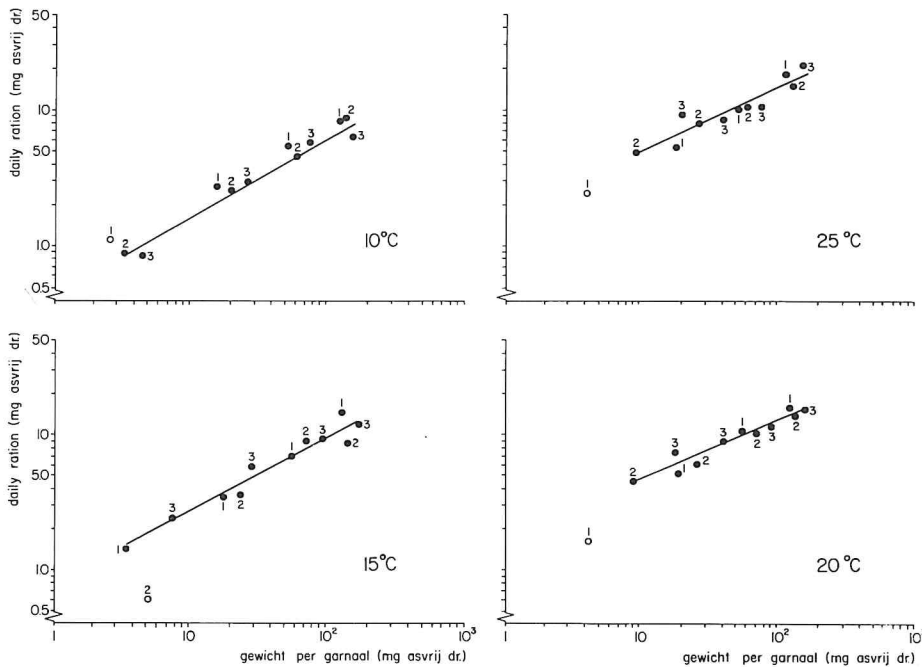


Fig. 1. Daily rations van de garnaal bij 4 temperaturen. Per groep is de daily ration berekend over 3 periodes van 2 weken. De open vierkanten geven waarnemingen aan die verder buiten beschouwing zijn gelaten.

invloed op het verloop van de berekende log-log regressie. Om deze twee redenen is de eerste meetperiode van deze groepen verder beschouwd als adaptatie-periode. Dit impliceert wel dat de voedselopname van de kleinste garnalen in het laboratorium na enkele weken toeneemt tengevolge van adaptatieverschijnselen. Dit wil echter nog niet zeggen dat de gebruikte waarnemingen overschattingen zijn! Bij 15° is één waarneming als uitschieter beschouwd. De kleinste garnalen in de 15°-bak eten de hele tweede meetperiode nauwelijks iets. De oorzaak hiervan was niet meer te achterhalen. Misschien stond de luchtvoorziening veel te hoog (verstoring) of te laag (een "vlies" op het water). Bij de 10° gingen de kleinste garnalen in de loop van het experiment steeds minder eten. Waarschijnlijk waren ze na drie weken nog niet geheel geadapteerd aan deze, voor kleine garnalen bijzonder ongunstige temperatuur. De eerste waarneming van deze groep is daarom niet gebruikt.

De volgende relaties werden nu berekend (DR en W mg AVD):

$$25^{\circ} : DR = 1,699W^{0,458} \quad (r = 0,938; n = 11) \quad (5)$$

$$20^{\circ} : DR = 1,628W^{0,439} \quad (r = 0,961; n = 11) \quad (6)$$

$$15^{\circ} : DR = 0,789W^{0,526} \quad (r = 0,973; n = 11) \quad (7)$$

$$10^{\circ} : DR = 0,410W^{0,599} \quad (r = 0,981; n = 11) \quad (8)$$

FONDS en SAKSENA (1976) constateerden dat de voedselopname van tongen (*Solea solea*) waarschijnlijk gerelateerd is aan het gewicht verheven tot een temperatuur-afhankelijke exponent:

$$DR = a(T)W^{b(T)} \quad (9)$$

Uit onze resultaten komt eenzelfde beeld naar voren. In figuur 2 zijn de log-log regressies behorend bij de vier verschillende temperaturen samen in een grafiek gezet. In figuren 3 en 4 zijn respectievelijk a en b uit (4) afgezet tegen de temperatuur.

Beide zijn sterk temperatuur-afhankelijk en vertonen een karak-

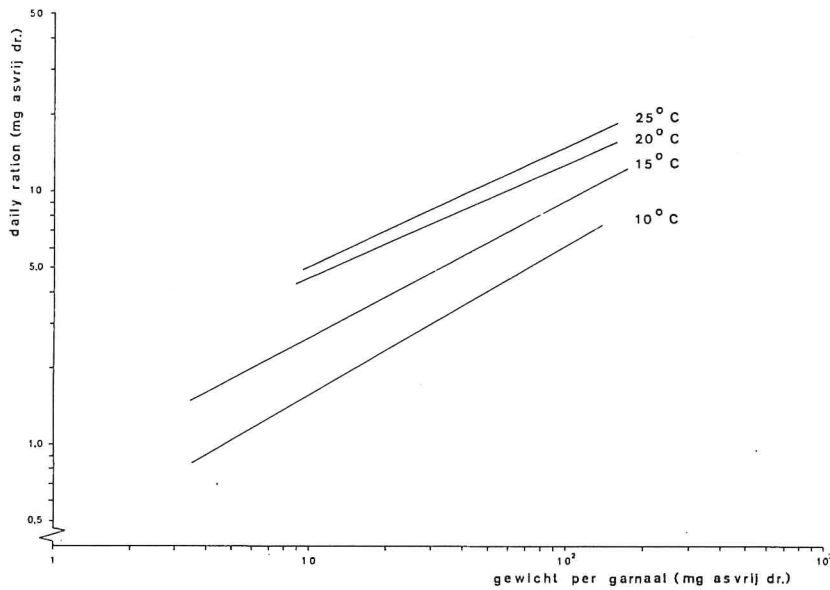


Fig. 2. De berekende regressie lijnen die het verband geven tussen het gewicht van de garnaal en de dagelijkse voedselopname (beide in AVD) bij temperaturen van 10°, 15°, 20° en 25°.

teristisch verloop waarop op blz. 25 zal worden teruggekomen.

Het oriënterende voedselopname-experiment

In de laatste week van het oriënterende voedselopname-experiment was in het week-end een stop doorgeslagen waardoor de 23^o en de 17^o-bak een paar dagen op 15^o hebben gestaan. Het kostte bovendien nog een dag voordat de 23^o-bak weer op temperatuur was. De resultaten van deze twee series zijn daarom niet in dit verslag opgenomen. Voor de correctie voor het spontane gewichtsverlies van het mosselvlees tijdens dit experiment werd een percentage van 89,0 gevonden (89,0% ± 5,1; n = 28). In de tweede helft van april zal het percentage dat asvrij-drooggewicht van het versgewicht van mosselvlees uitmaakt ongeveer op z'n laagst zijn. Dit percentage is geschat op 20%. In Tabel III zijn de resultaten van dit veertien dagen

Tabel III

Oriënterende voedselopname-experiment. Per groep zijn de aantallen (N), de gemiddelde lengte (L in mm) en het versgewicht (W in mg per garnaal) aan het begin en eind (b en e) van het experiment weergegeven. Het gemiddelde AVD-gewicht (mg/garnaal) is bepaald m.b.v. de lengtegewichtsrelatie. Het AVD-gewicht van het voer is geschat op 20% van het versgewicht, zodat de "daily ration" (DR in mg AVD) 1/5-de bedraagt van de "daily ration" in mg versgewicht.

Temp. Gr.	Aantal		Lengte		Versgewicht				Asvrijdrooggewicht		
	N _b	N _e	L _b	L _e	W _b	W _e	\bar{W}	DR	\bar{W}_{AVD}	DR _{AVD}	
11 ^o	II	22	21	25,0	26,0	111	140	125	20,1	22	4,0
	III	25	21	34,6	34,4	296	311	303	31,8	59	6,4
	IV	11	11	43,8	44,1	628	679	653	47,6	131	9,5
	V	7	7	53,6	53,9	1217	1244	1230	87,7	256	17,5
5 ^o	II	18	16	23,0	23,7	92	104	98	3,4	16	0,7
	III	27	25	33,3	33,7	257	264	260	17,7	53	3,5
	IV	13	11	42,3	42,6	565	598	581	28,7	117	5,7
	V	7	7	51,6	51,7	1147	1164	1155	45,5	225	9,1

durende experiment te vinden. Voor 5^o en 11^o is het exponentiële verband tussen de "daily ration" en het gewicht bepaald (beide in mg AVD):

$$11^{\circ} : DR = 0,618W^{0,584} \quad (r = 0,987; n = 4) \quad (10)$$

$$5^{\circ} : DR = 0,052W^{0,984} \quad (r = 0,980; n = 4) \quad (11)$$

De a en b uit deze relaties zijn eveneens uitgezet in de figuren 3 en 4.

De temperatuur-afhankelijkheid van a en b uit de exponentiële relatie $DR = a(T)W^{b(T)}$

De variabele a(T) uit formule (9) Geeft de "daily ration" weer van een garnaal van 1 mg AVD of 10,1 mm lengte. Bij 5^o eet zo'n garnaal al bijna niets meer en bij ± 4^o is a(T) gelijk aan nul (zie fig. 3). Hiermee is nog niet de lethale ondergrens van de temperatuur bereikt, want volgens BODDEKE (1976a) konden garnalen van alle ontwikkelingsstadia een temperatuur van -1,8^oC in het van de zee afgesloten Veerse meer (S was 26^o/oo)

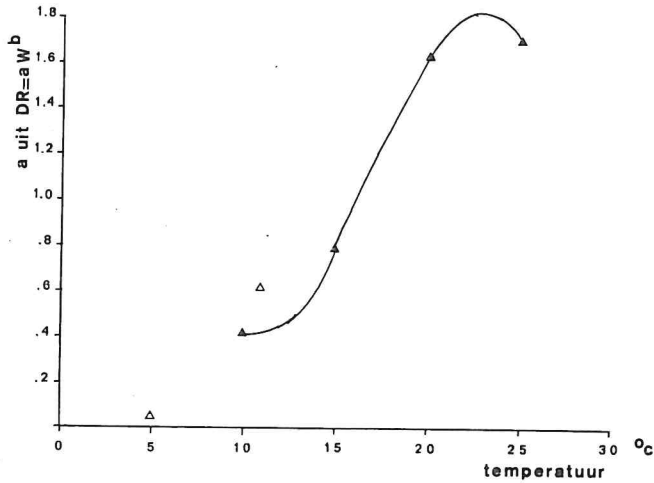


Fig. 3. Het verloop van de coëfficiënt a uit de exponentiële relatie tussen de daily ration en het gewicht van de garnaal (AVD). De open driehoeken geven de waarden voor a aan die in een oriënterend voedselopname-experiment werden gevonden. De dichte driehoeken geven de 4 waarden van a uit Fig. 2 weer. Door deze laatste punten is de derdegraads polynoom berekend.

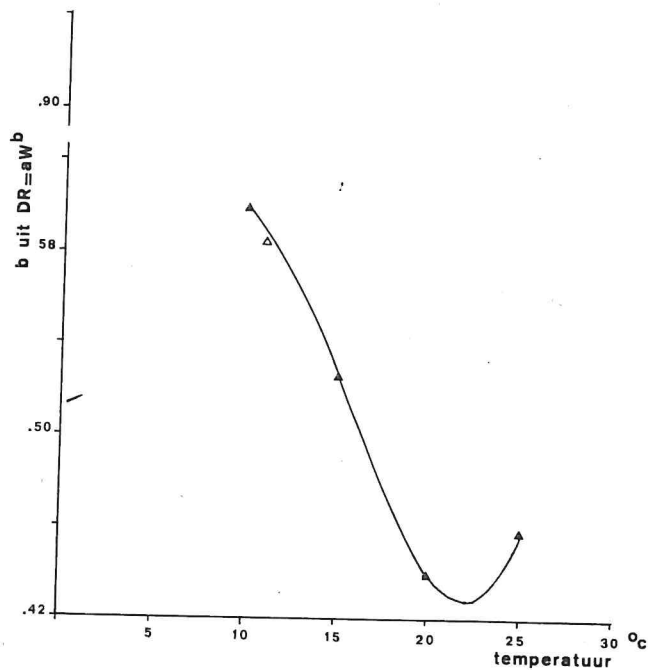


Fig. 4. Het verloop van de exponent b uit de exponentiële relatie tussen de daily ration en het gewicht van de garnaal (AVD). De getekende derdegraads polynoom is berekend aan de hand van de 4 waarden van b die gevonden werden in het uitgebreide voedselopname-experiment (\blacktriangle). De andere twee waarnemingen zijn afkomstig van het oriënterende-experiment (\triangle).

overleven. Boven een bepaalde, hoge temperatuur worden de omstandigheden zo ongunstig dat de garnalen niet meer zullen eten. Met andere woorden, $a(T)$ heeft dus ook een maximum waarde. Gezien de ligging van de waarnemingen lijkt $a(T)$ ergens tussen de 20° en de 25°C z'n maximum te bereiken. Als we een continue stijgende lijn door de verschillende waarden van a proberen te trekken dan zouden we n.l. een scherpe knik krijgen tussen 20° en de 25°C . Een ander argument voor een maximum van a bij $\pm 23^{\circ}\text{C}$ is dat ook de groeisnelheid van kleine garnalen een maximum lijkt te bereiken tussen deze twee temperaturen (zie 2.3.3.). Bij 5°C is $b(T)$ praktisch gelijk aan één ($b(T)$ nadert bij lage temperaturen sneller tot 1 dan $a(T)$ tot 0); met andere woorden de "daily ration" is bij deze temperatuur proportioneel met het gewicht! We kunnen dit zien in het licht van de oorspronkelijke VON BERTALANNFY groeivergelijking:

$$dL/dt = AL^2 - \{D\}L^3 \quad (12)$$

waarin A en D respectievelijk de temperatuur afhankelijke assimilatie- en dissimilatie variabelen zijn. Het is onjuist om hier over constanten te spreken, hoewel we ten aanzien van elk levensjaar afzonderlijk wel één waarde voor A of D mogen gebruiken. De assimilatie(groei) is dus evenredig met het kwadraat van de lengte en de dissimilatie met de lengte tot de derde macht. Bij 5° nu is de groei van de garnalen waarschijnlijk al gestopt, maar de dissimilatie staat echter nog op een laag pitje. De voedselopname komt alleen nog ten goede van de dissimilatie, die evenredig is met L^3 en dus met W , zodat $b(T)$ wel tot 1 moet naderen !! Hoewel de voedselopname van een garnaal van 1 mg AVD nul wordt bij $\pm 4^{\circ}\text{C}$, is het best mogelijk dat dit punt voor grotere garnalen bij iets lagere temperaturen ligt. Bij temperaturen hoger dan 25°C zal de voedselopname

snel afnemen en a zal in ieder geval snel afnemen tot nul. Wat er met b(T) gebeurd bij deze hoge temperaturen is dan niet meer interessant.

De waarden van a en b die we in het oriënterende voedselopname-experiment vinden zijn wel illustratief voor het verloop van a(T) en b(T), maar verder waarschijnlijk nogal onnauwkeurig. Daarom zijn ze in de hiervolgende bewerkingen niet gebruikt. Op grond van de vier, bij het uitgebreide experiment gevonden waarden van a werd een derde-graads vergelijking voor a(T) berekend (13). Dit zal de beste beschrijvende zijn. Een hogere-graads vergelijking pakt n.l. ook de fouten in de waarnemingen mee terwijl een tweede-graads vergelijking alleen aan het uiteinde van de curve een maximum bereikt:

$$a = 5,941 - 1,218T + 0,0828T^2 - 0,00164T^3 \quad (13)$$

Voor b(T) is hetzelfde gedaan.

$$b = 0,225 + 0,0960T - 0,00746T^2 + 0,000160T^3 \quad (r = 1; n = 4) \quad (14)$$

Door deze twee functies in te vullen in formule (9) kunnen we de "daily ration" (in mg AVD) berekenen als functie van de temperatuur en het gewicht van de garnaal (mg AVD):

$$DR = (5,941 - 1,218T + 0,0828T^2 - 0,00164T^3) \cdot W^{0,255 + 0,0960T - 0,00746T^2 + 0,000160T^3} \quad (15)$$

Deze relatie mag in ieder geval gebruikt worden voor garnalen tussen de 13 en 50 mm en temperaturen tussen 10° en 25°C.

Hierbuiten en met name voor garnalen groter dan 50 mm mag deze formule eigenlijk niet worden toegepast. Om de "daily ration" bij een bepaalde temperatuur te berekenen uit de lengte (in mm) van een garnaal kunnen we de W uit (15) met behulp van de lengte-gewichtsrelatie (zie 2.3.4.) vervangen:

$$W = 4,604 \cdot 10^{-4} L^{3,3205}$$

Om een beeld te krijgen van de grootte van de voedselopname

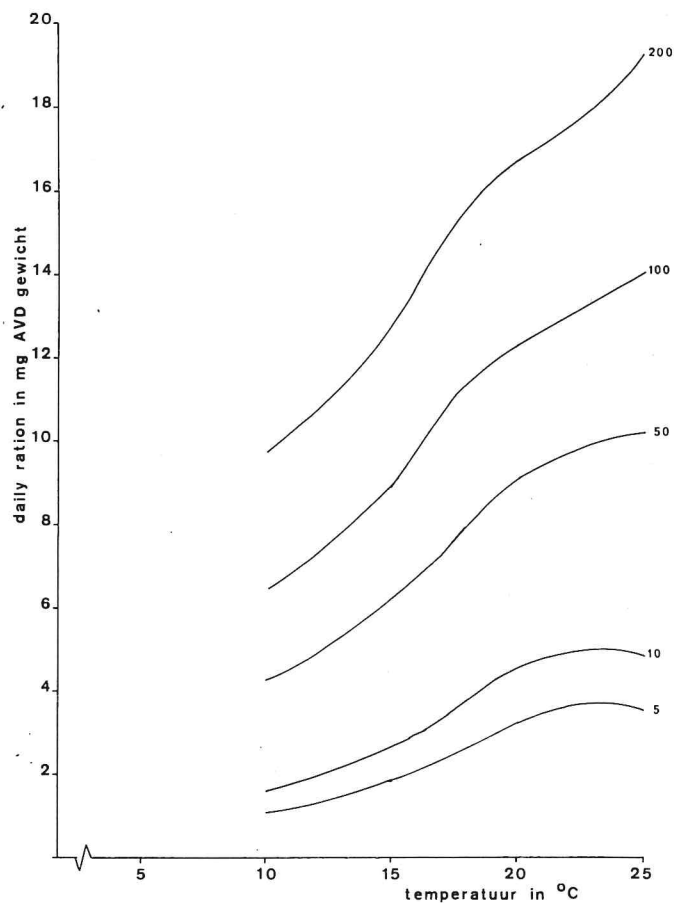


Fig. 5. Daily rations voor 5 "standaard"-garnalen van 5, 10, 50, 100 en 200 mg asvrijdrooggewicht. Deze garnalen zijn respectievelijk 16.4, 20.2, 32.9, 40.5 en 49.9 mm lang.

is deze voor 5 "standaard"-garnalen van 5, 10, 100 en 200 mg AVD (lengtes respectievelijk 16.4, 20,2 32,9 40,5 en 49,9 mm) uitgezet tegen de temperatuur (figuur 5). In figuur 6 is dit nogmaals gedaan, maar nu is de "daily ration" uitgedrukt in procenten van het gewicht van de garnaal.

2.3.2. "Gross growth efficiencies"

De "gross growth efficiencies" (zie (3), voortaan kortweg aangeduid met G.E.'s , zijn voor elke meetperiode apart berekend

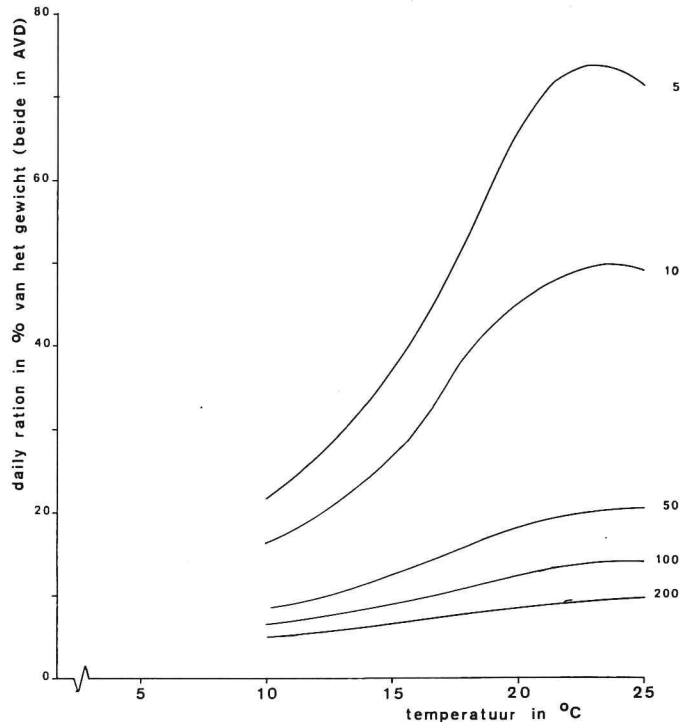


Fig. 6. Daily rations voor 5 "standaard"-garnalen van 5, 10, 50, 100 en 200 mg asvrijdrooggewicht uitgedrukt in procenten van het lichaamsgewicht (alles in AVD).

(Tabel IV). De vier waarnemingen die bij het berekenen van de "daily rations" (2.3.1.) niet werden gebruikt, zijn ook nu niet verwerkt. De "G.E." van de meeste groepen lopen op tijdens het experiment. Dit komt voornamelijk doordat de garnalen steeds harder gaan groeien (zie 2.3.3.). Een minder belangrijke maar voortdurend meespelende nevenoorzaak is dat er voor het asvrij-drooggewicht van het mosselvlees een gemiddelde waarde van 31,2% van het versgewicht is gebruikt, terwijl het in werkelijkheid enkele procenten opliep tijdens het experiment. Het was niet mogelijk hiervoor te corrigeren omdat de laatste bepaling van dit percentage was mislukt. In de eerste meetperiode is halverwege een extra meetdag gehouden. De

behandelingseffecten ten gevolg van deze meetdag kunnen ook een rol spelen bij het laag uitvallen van de eerste periode. Nog vermeld moet worden dat het saliniteitsgehalte in de tweede week een schommeling vertoonde van 36,9 naar 30,0 ‰ (figuur 7) doordat de helft van het zeewater in het circuit (totaal 60 m³) toen is ververst. Vermoedelijk speelt dit echter geen rol.

Twee weken is nogal kort voor een nauwkeurige "gross growth

Tabel IV

De "gross growth efficiency" (K) is het quotient van de gewichtstoename (ΔW in mg AVD) en de voedselopname (F opname in mg AVD) per garnaal. K is zowel per periode berekend als ook over de totale duur van het experiment.

Temp.	Gr.	Per.	W _b	W _e	ΔW	F opn.	K		\bar{L} (mm)
							(%)	(%)	
25°	I	1	2,7	5,7	-	-	-	11,7	20,8
		2	5,7	13,6	7,9	70	11,2		
		3	13,6	29,4	15,8	132	12,0		
	II	1	15,3	23,0	7,7	78	9,9	11,6	28,1
		2	23,0	34,6	11,6	112	10,3		
		3	34,6	51,3	16,7	120	13,9		
	III	1	50,7	60,5	9,8	142	6,9	9,5	36,3
		2	60,5	70,3	9,7	146	6,6		
		3	70,3	92,2	21,9	149	14,7		
	IV	1	122,2	132,9	10,7	255	4,2	8,6	45,9
		2	132,9	151,8	21,9	214	10,2		
		3	151,8	184,7	32,9	296	11,2		
20°	I	1	2,5	5,7	-	-	-	11,7	20,0
		2	5,7	12,4	6,7	64	10,5		
		3	12,4	25,1	12,7	102	12,5		
	II	1	16,4	23,0	6,6	70	9,4	13,2	28,5
		2	23,0	31,9	8,9	83	10,8		
		3	31,9	52,8	20,9	123	17,0		
	III	1	50,7	64,1	13,4	147	9,1	13,0	37,3
		2	64,1	79,7	15,6	143	10,9		
		3	79,7	108,6	28,9	156	18,5		
	IV	1	122,2	135,9	13,7	220	6,2	10,0	45,9
		2	135,9	147,4	11,5	191	6,0		
		3	147,4	184,7	37,3	215	17,3		

Tabel IV vervolg

Temp.	Gr.	Per.	W _b	W _e	ΔW	F opn.	K		\bar{L} (mm)
							(%)	(%)	
15°	I	1	2,7	4,2	1,5	19	7,7	9,5	16,8
		2	4,2	5,8	-	-	-	-	
		3	5,8	9,3	3,5	33	10,6	-	
	II	1	15,3	20,7	5,4	53	10,2	14,1	27,1
		2	20,7	28,0	7,3	53	13,9	-	
		3	28,0	41,7	13,6	81	16,9	-	
	III	1	50,7	65,9	15,2	96	15,9	18,7	37,5
		2	65,9	83,9	18,0	107	16,8	-	
		3	83,9	112,1	28,2	125	22,6	-	
	IV	1	122,2	145,3	23,1	198	11,7	16,6	46,4
		2	145,3	164,2	18,9	117	16,2	-	
		3	164,2	199,0	34,8	149	23,4	-	
10°	I	1	2,4	3,0	-	-	-	9,5	15,0
		2	3,0	4,0	0,9	13	7,2	-	
		3	4,0	5,4	1,4	12	12,2	-	
	II	1	15,3	17,9	2,6	38	6,7	14,3	25,8
		2	17,9	24,9	7,0	35	19,9	-	
		3	24,9	31,6	6,7	41	16,5	-	
	III	1	50,7	59,4	8,7	78	11,2	18,6	36,3
		2	59,4	70,3	10,9	64	17,0	-	
		3	70,3	92,2	21,9	81	27,0	-	
	IV	1	122,2	135,9	13,7	118	11,6	17,4	45,7
		2	135,9	150,7	14,8	123	12,0	-	
		3	150,7	179,8	29,1	89	32,7	-	

"efficiencies" bepaling omdat de gewichtstoename niet erg groot zal zijn. Daarom zijn de "G.E.'s" uiteindelijk berekend over het totaal van zes weken (Tabel IV, figuur 8). De gevonden waarden liggen tussen 9% en 19%. MEIXNER (1966b) schatte de "growth efficiencies" van manelijke- en vrouwelijke garnalen op respectievelijk 32% en 46%, wat nogal hoog lijkt. We maken een onderschatting van de "conversion-efficiency" als we geen aandacht besteden aan de vervellingen. Voor de afgeworpen chitine-pantsers zijn ook "growth efficiencies" berekend. Ongeveer 0,5 à 1,0 procent van het opgenomen voedsel vinden we

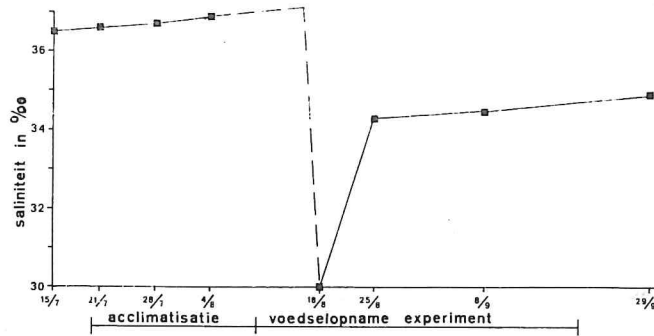


Fig. 7. Saliniteits-veranderingen tijdens het uitgebreide voedselopname-experiment.

terug als gewichtsvermeerdering in de chitinepantseren maar dit percentage zal een onderschatting zijn met een factor 2 à 4. De vervellingen verliezen n.l. veel gewicht in het water. Na

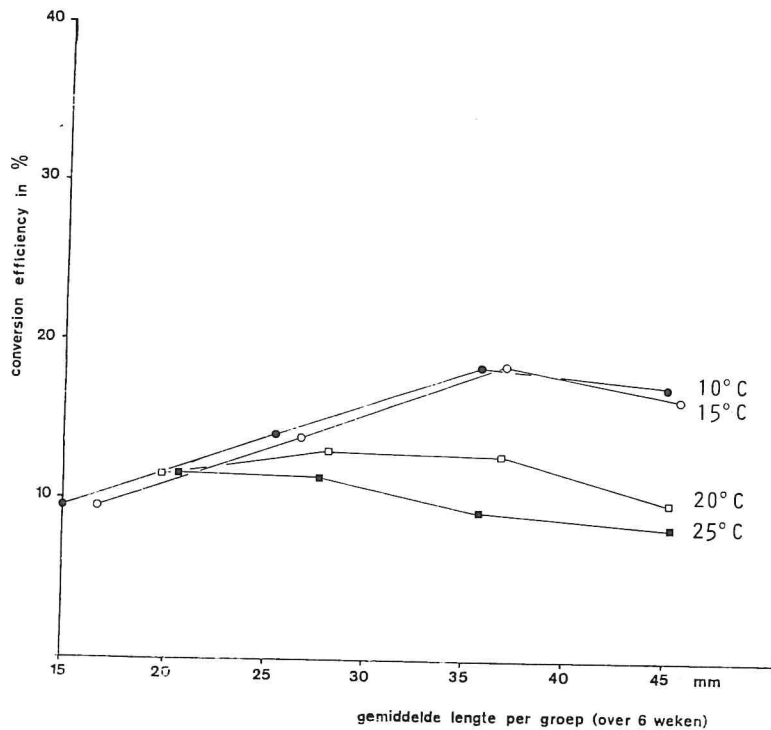


Fig. 8. "Conversion efficiencies" van de garnaal in afhankelijkheid van de temperatuur en de lengte.

zo'n vier dagen zijn de afgeworpen chitine pantsers volkomen verdwenen. Verder was het vooral bij de kleinste garnalen niet mogelijk de vervelling quantitatief te verzamelen. Rekening houdend met het verwellen liggen de "gross growth efficiencies" dus eigenlijk 1 à 4 procent hoger dan de waarden van Tabel IV. Dit betreft echter niet een definitieve gewichtstoename van de garnaal omdat de chitine pantsers steeds weer afgeworpen worden.

2.3.3. Groei

De lengtetoenames van de garnalen tijdens het uitgebreide voedselopname-experiment zijn te vinden in Tabel II. In Tabel V worden de gemiddelde lengtes voor elke periode gegeven samen met de lengtetoeename in die periode. Hieruit blijkt dat de groeisnelheid van alle groepen aanzienlijk oploopt tijdens het experiment. Figuur 9 geeft voor twee temperaturen (10^o en 25^oC) een beeld van deze toename in de groeisnelheid en de spreiding die hiervan het gevolg is. De hoogte van de curves verandert, maar de vorm van de curves blijft in grote lijnen hetzelfde! Hiervoor kunnen we verschillende oorzaken bedenken:

- glycogeen-rijk voedsel versnelt het vervellingsritme (TIEWS, 1967 blz. 1195) en mantelvlees van *Mytilus edulis* bevat in augustus en september veel glycogeen (DE ZWAAN, 1971).
- de extra meetdag en de saliniteits-schommeling in de eerste periode van twee weken (vergelijk 2.3.2.) kunnen de groeisnelheid in deze periode negatief hebben beïnvloed.
- het mogelijk dat de adaptie enkele weken langer duurt dan de in acht genomen drie weken hoeveel dit niet erg waarschijnlijk lijkt.
- de algehele kwaliteit van het mosselvlees kan steeds beter zijn geworden. Regelmatig werd een nieuwe partij mosselen gehaald.

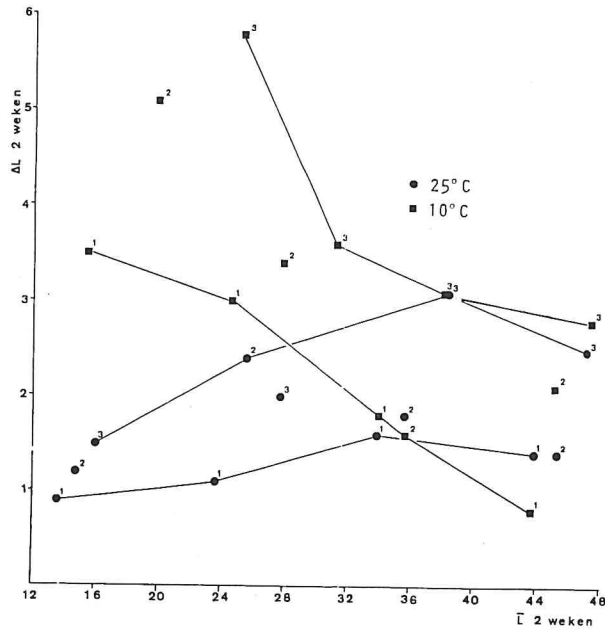


Fig. 9. Toename van de groeisnelheid vanaf het begin totaan het eind van het uitgebreide voedselopname-experiment. Voor elke groep is de groeisnelheid in de drie periodes gegeven (de cijfers boven elk punt refereren aan een bepaalde periode. De lijnen verbinden de maximale of de minimale groeisnelheden die voor elke groep afzonderlijk werden gemeten.

:- de aantalsafname tengevolge van sterfte zou enigermate bevorderend kunnen werken op de groeisnelheid, maar dan uitsluitend bij de hogere temperaturen. Bij 10°C treedt n.l. nauwelijks sterfte op en toch nemen we eenzelfde toename waar.

Door deze verandering in de groeisnelheid is het niet mogelijk een groeicurve (lengte versus tijd) samen te stellen door de "stukjes groeicurve" verkregen voor vier lengtegroepen en die steeds zes weken besloegen, achter elkaar te passen. Via de relaties tussen de groeisnelheid en de lengte zijn indirect toch groeicurves op te stellen. Voor deze relaties is van elke groep de gemiddelde lengtetoeename per 2 weken berekend uit de drie waarnemingen (Tabel V.) en uitgezet tegen de gemiddelde lengte van die groep tijdens het gehele experi-

Tabel V

De groeisnelheid van *Crangon crangon*, uitgedrukt in de lengtetoeename in 2 weken tijds (ΔL_{2w}). \bar{L} is de gemiddelde groepslengte tijdens deze 2 weken. Alle lengtes zijn uitgedrukt in millimeters.

Temp.	Gr.	Periode 1		Periode 2		Periode 3		Hele experiment	
		\bar{L}	ΔL_{2w}	\bar{L}	ΔL_{2w}	\bar{L}	ΔL_{2w}	\bar{L}	$\overline{\Delta L_{2w}}$
25°	I	15,4	3,5	19,7	5,1	25,1	5,8	20,8	4,8
	II	24,5	3,0	27,7	3,4	31,1	3,7	28,1	3,4
	III	33,9	1,8	35,6	1,6	38,0	3,1	36,3	2,2
	IV	43,6	0,8	45,0	2,1	47,3	2,8	49,9	1,9
20°	I	15,2	3,8	19,4	4,5	24,2	5,1	20,0	4,5
	II	24,8	2,5	27,4	2,7	31,1	4,7	28,5	3,3
	III	34,2	2,4	36,6	2,4	39,7	3,7	37,3	2,8
	IV	43,7	1,4	45,0	1,1	47,1	3,2	45,9	1,9
15°	I	14,8	1,9	16,4	1,6	18,5	2,6	16,8	2,0
	II	24,1	2,2	26,4	2,4	29,4	3,5	27,1	2,7
	III	34,4	2,7	37,1	2,7	40,2	3,5	37,5	3,0
	IV	44,2	2,3	46,2	1,7	47,3	2,8	46,4	2,3
10°	I	13,6	0,9	14,7	1,2	16,0	1,5	15,0	1,2
	II	23,5	1,1	25,4	2,5	27,6	2,0	25,8	1,9
	III	33,8	1,6	35,5	1,8	38,0	3,1	36,3	2,2
	IV	43,7	1,4	45,1	1,4	47,0	2,5	45,7	1,8

ment (figuur 10). Meestal wordt de lengtetoeename per maand opgegeven. Voor een snelgroeiend beest als de garnaal die in enkele maanden kan opgroeien van ei tot volwassen beest (BODDEKE, 1976b) is deze maat nogal grof. Figuur 10 levert een aantal belangwekkende gezichtspunten op. Afhankelijk van de lengte van de garnaal, ligt het groei-maximum bij een andere temperatuur! Garnalen kleiner dan 28 mm groeien het snelst bij een temperatuur van ongeveer 25°C. Tussen lengtes van 28 mm en 35 mm ligt dit maximum meer in de buurt van de 20°C, terwijl dit voor garnalen tussen 35 mm en 47 mm verschuift naar ongeveer 15°C. Naarmate de garnalen groter worden verschuift de temperatuur waarbij de groeisnelheid maximaal is naar omlaag. Het lijkt er op dat bij garnalen, groter dan 50 mm de groeisnelheid nau-

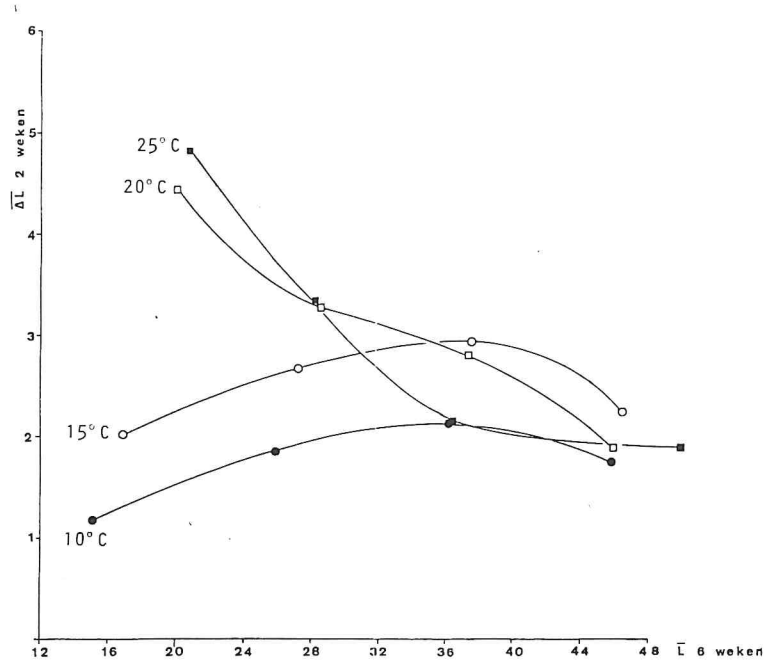


Fig. 10. Groeisnelheid (lengtetoeename per 2 weken) in afhankelijkheid van de lengte en de temperatuur.

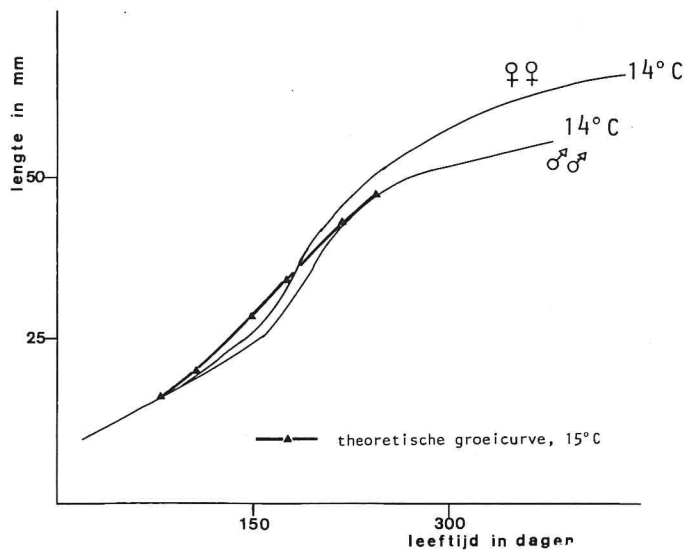


Fig. 11. Groeicurves volgens MEIXNER (1966b) voor beide sexen afzonderlijk ($T=14^{\circ}\text{C}; S=30^{\circ}/\text{oo}$) en de theoretische groeicurve ($T=15^{\circ}\text{C}; S=30 - 37^{\circ}/\text{oo}$) zoals berekend uit de groeisnelheid bij 15° uit Fig. 10.

welijks meer door de temperatuur beïnvloed wordt binnen de range van 10° tot 25°C .

Met behulp van de groeisnelheden (figuur 10) zijn groeicurves op te stellen. Dit is alleen voor 15°C gedaan. Deze groeicurve komt nauwkeurig overeen met de groeicurve die MEIXNER (1966b) voor beide sexen afzonderlijk bepaalde bij een temperatuur van 14° en een saliniteit van $30^{\circ}/\text{oo}$ (figuur 11). Maximale groei vindt deze auteur bij lengtes tussen 25 mm en 46 mm. In ons geval (15°C) ligt deze tussen 25 mm en 44,8 mm (figuur 10)! In ongeveer 182 dagen zouden onze garnalen van 17 tot 50 mm groeien terwijl MEIXNER's garnalen hier ongeveer 202 dagen over doen. Het verschil van 20 dagen zou bovendien grotendeels veroorzaakt kunnen zijn door de ene graad temperatuurverschil.

N.B.: We dienen in de gaten te houden dat de groeisnelheid de laatste twee weken van het experiment voor alle groepen hoger lag dan de gemiddelde groeisnelheden. Uit voorzichtigheid zijn de gemiddelde waarden gebruikt maar de werkelijke groeisnelheden in het veld zouden dus ook best nog hoger kunnen liggen.

De groeisnelheden die tijdens het doorgroei-experiment werden gemeten liggen inderdaad veel hoger - ongeveer twee keer zo hoog - dan de groeisnelheden tijdens het uitgebreide voedselopname-experiment. Dit is een gevolg van de gunstigere omstandigheden (o.a. geen behandelingseffecten, zand op de bodem, licht afgeschermd; zie ook 2.2.). De lengte- en de gewichtstoe name (versgewicht) tijdens dit experiment staan in Tabel VI. Het bepalen van de asvrij-drooggewichten is er de meeste keren bij ingeschoten en deze kolom is dan ook uit de Tabel gelaten. De groei tijdens dit experiment is uitgezet in figuur 12. De groeisnelheid is bepaald door steeds groepjes van maximaal 21

Tabel VI

Doorgroei-experiment. De groei van *Crangon crangon* onder zeer gunstige laboratorium omstandigheden. Drie groepen groeiden op bij drie verschillende temperaturen (15^o, 20^o en 25^oC). Om de 3 à 4 weken werd uit elke groep een monster genomen waaraan de gemiddelde lengte en het gemiddelde gewicht van de groep werd bepaald. De monsters van dag 74 waren te klein om representatief te zijn.

Temp.	Dag	Datum	N	\bar{L} (mm)	\bar{W} (mg/garn)
25 ^o	0	17/08	21	17,6 ± 2,1	39
	28	13/09	20	33,7 ± 3,1	329
	52	7/10	14	39,6 ± 3,3	447
	74	29/10	8	44,1 ± 5,8	674
20 ^o	0	17/08	20	16,0 ± 2,4	28
	28	13/09	19	28,1 ± 5,6	185
	52	7/10	16	38,1 ± 3,6	404
	74	29/10	8	43,9 ± 6,0	903
15 ^o	0	17/08	21	15,8 ± 1,8	26
	28	13/09	20	25,4 ± 3,6	137
	52	7/10	18	33,0 ± 4,0	271
	74	29/10	9	36,1 ± 7,4	370

garnalen te meten. Omdat deze aantallen zo klein zijn is er geen aparte grafiek gemaakt van de groeiselheden. De 15^o groep groeit in 74 dagen van 15,8 tot 36,1 mm, terwijl de garnalen van MEIXNER (1966b) bij 14^oC over dezelfde lengtetoeename ongeveer 113 dagen doen, dus meer dan de helft langer.

2.3.4. Lengte-gewichtsrelatie

Op 10 augustus 1976 werden een aantal garnalen, die tevoren drie weken in het laboratorium hadden doorgebracht in diverse bakken en kratten, gebruikt voor het bepalen van de lengte-gewichtsrelatie. Hiertoe werden de garnalen ingedeeld in groepjes van één bepaalde lengte (in mm). De garnalen kregen nu drie dagen lang geen voedsel zodat de magen volkomen leeg waren. Hierna werden de vers- en de asvrij-drooggewichten

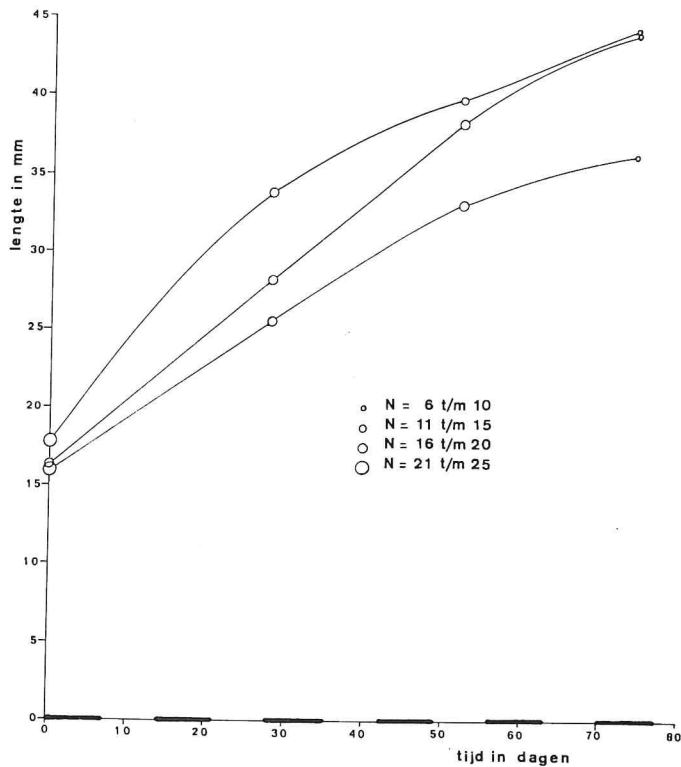


Fig. 12. Doorgroei-experiment. Groei van *Crangon crangon* onder optimale laboratorium omstandigheden. Ter bepaling van de lengtetoe name werd om de 3 à 4 weken een monster van N garnalen genomen uit elke temperatuur-bak. Deze garnalen werden gemeten en gewogen (versgewicht) en niet meer teruggezet in de bakken. De metingen van dag 74 zijn gebaseerd op zulke kleine aantallen dat ze niet meer betrouwbaar zijn.

groepsge wijs bepaald. Het drogen gebeurde in een stoof bij 60°C (7 dagen) en het verassen in een oven bij 550°C (3hr). De resultaten staan in Tabel VII. Uit de gemiddelde gewichten per garnaal werden de volgende lengte-gewichtsrelaties berekend (L in mm):

$$W = 0,003749L^{3,186} \quad W \text{ in mg versgewicht} \quad (16)$$

$$(r = 1,000; n = 7)$$

$$W = 0,0004604L^{3,321} \quad W \text{ in mg asvrij-drooggewicht} \quad (17)$$

$$(r = 0,999; n = 7)$$

Tabel VII

De relatie tussen de lengte en het groepsgewijs bepaalde gewicht (vers- en AVD-gewicht). De laatste kolom geeft het percentage van het AVD-gewicht t.o.v. het versgewicht. Drogen gebeurde bij 60° (7 dagen) en verassen bij 550° (3 uur).

Lengte (mm)	Aantal	Vers- gewicht (mg/garn)	Droog- gewicht (mg/garn)	Asvrij- droog- (mg/garn)	Percentage asvrij- drooggewicht (mg/garn)
16	43	26,7	6,5	4,9	18,3
20	42	51,4	12,7	9,6	18,7
26	29	116,9	28,6	21,3	18,2
30	28	191,8	46,2	35,6	18,6
36	18	336,6	87,3	67	19,9
40	15	467,4	119,8	92,5	19,8
46	4	777,5	213,0	168,9	21,7

Tabel VIII

M.b.v. de gegevens van de vorige Tabel zijn de exponentiële relaties tussen de lengte enerzijds en het vers- en AVD-gewicht anderzijds berekend. Aan de hand hiervan zijn de gewichten per lengteklasse bepaald.

$$y=20$$

$$(Vb. W_{LKy} = \sum_{y=16} W_y \text{ mm})$$

Lengte- klasse (halve cm's)	Vers- gewicht (mg/garn)	Asvrij- drooggewicht (mg/garn)
1	3,1	0,5
2	13,8	2,4
3	38,3	6,9
4	82,9	15,5
5	155	29,7
6	260	51,1
7	407	81,5
8	603	123
9	804	161
10	1.050	209
11	1.530	307
12	1.900	379
13	2.250	449

Met behulp van deze lengte-gewichtsrelaties werden de vers- en asvrij-drooggewichten voor de lengteklassen 1 tot en met 8 berekend (Tabel VIII). Van de garnalen groter dan lengteklasse 8 zijn steekproeven genomen uit de formalinemonsters die in de loop van het jaar waren verzameld. Hierbij is geen onderscheid gemaakt tussen mannetjes, vrouwtjes en vrouwtjes met eieren. Met deze garnalen werden de "versgewichten" van de lengteklassen 9 tot en met 13 bepaald (de versgewichten zijn bijna identiek met de formaline-gewichten; zie 4.3.) en deze zijn ook in Tabel VIII opgenomen. Voor de asvrij-drooggewichten van de lengteklassen 9 tot en met 13 werd 20% van het versgenomen (vergelijk Tabel VII). Met de gegevens van Tabel VIII zijn de volgende lengteklasse-gewichtsrelaties berekend:

$$W = 2,434LK^{2,640} \quad W \text{ in mg versgewicht} \quad (18)$$

(r = 0,998; n = 13)

$$W = 0,403LK^{2,725} \quad W \text{ in mg asvrij-drooggewicht} \quad (19)$$

(r = 0,999; n = 13)

Het aantal waarnemingen waarover (16) en (17) zijn berekend (n = 7) zegt weinig. In totaal zijn echter 179 garnalen gebruikt voor het bepalen van de lengte-gewichtsrelaties. Deze werden verdeeld over 7 groepen van één bepaalde lengte (in mm) waarvan het gewicht groepsgewijze bepaald is. De berekende curves vertonen een goede overeenkomst met de gemeten waarden zoals blijkt uit figuur 13, waarin het asvrij-drooggewicht tegen de lengte in mm is afgezet.

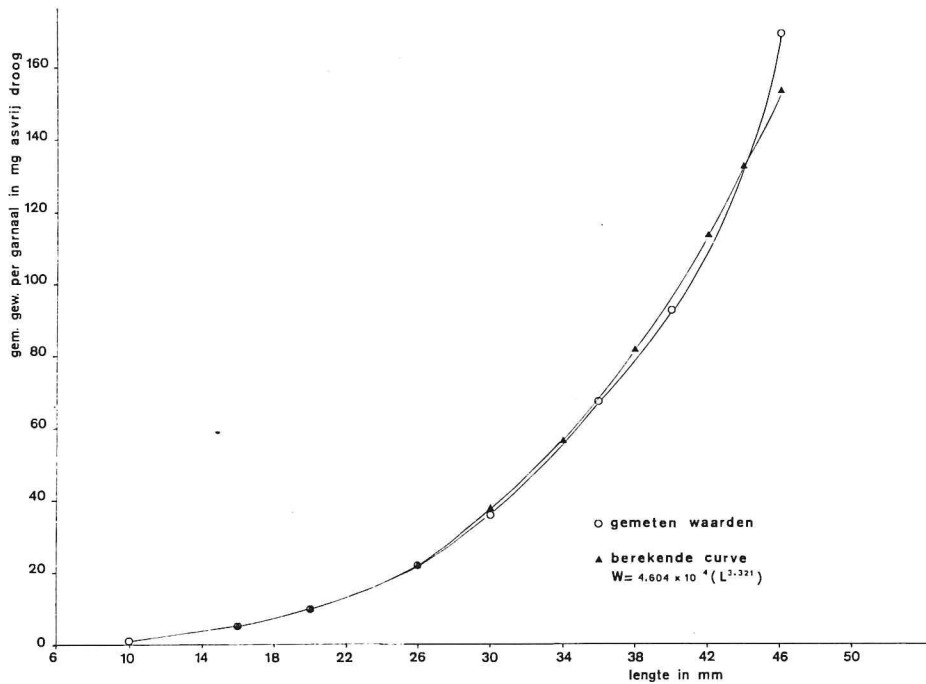


Fig. 13. Meetwaarden en berekende waarden van de lengte-gewichtsrelatie (mg AVD).

2.4. Discussie

Berekening van de voedselopname. Het bepalen van hele kleine voedselopnames is zowel methodologisch alsook praktisch een bijzonder moeilijke zaak. Doordat het spontane gewichtsverlies van het mosselvlees is berekend over de totale hoeveelheid ingewogen voedsel maken we een onderschatting van de voedselopname. Het andere uiterste, i.e. de grootst mogelijke overschatting van de voedselopname ten gevolge van de rekenmethode, krijgen we als we de uitgewogen hoeveelheid corrigeren voor de controle-afname. Onze "daily rations" zouden in dit geval 10 à 30% hoger liggen. De waarheid ligt tussen deze twee uitersten in. KLEIN BRETELER (1975b, blz. 262) - die de voedselopname van strandkrabben onderzocht - berekende de afname over de "hoeveel-

heid voedsel die gemiddeld aanwezig was", waarvoor hij de volgende formule hanteerde:

$$\frac{F_{in} + F_{uit}}{2} = \text{"gemiddeld aanwezige voedsel"} \quad (20)$$

Het zou inderdaad correct zijn de controle-afname te berekenen over de ingewogen hoeveelheid minus de helft van de consumptie, maar de consumptie kennen we nu juist niet. Dit is echter iets anders dan formule (20):

$$F_{in} - \frac{1}{2} \text{ Consumptie} = \text{gemiddeld aanwezige voedsel} \\ \text{afgezien van het spontane} \\ \text{gewichtsverlies} \quad (21)$$

De teruggewogen hoeveelheid (F_{uit}) wordt bepaald door de ingewogen hoeveelheid, de consumptie en het spontane gewichtsverlies, zodat genoemde auteur de controle-afname berekend over een term (20) waarin het spontane gewichtsverlies al voor de helft is opgenomen! Als er 10 of 50 mg (AVD) voedsel ingewogen wordt, dan zou de consumptie volgens zijn rekenmethode respectievelijk 1,25 en 1,6 mg bedragen als er zelfs niets gegeten was (controle-afname blz. 263 KLEIN BRETELER, 1975b; alles binnen de normale range van zijn waarden); Hoewel deze rekenmethode formeel onjuist is, worden alleen de "daily rations" van de kleinste strandkrabben hierdoor waarschijnlijk flink overschat.

Als een overmaat aan voedsel continu én zo makkelijk bereikbaar is zal de consumptie in het algemeen te hoog uitvallen. Hiervoor compenseren we enigszins met de gekozen rekenmethode. Ook de extra voedselopname door cannibalisme is om dezelfde reden niet meegeteld.

"Daily rations" in de literatuur. MEIXNER (1966b) bepaalde de voedselopname van de garnaal bij een temperatuur van 14°C en een saliniteit van 30‰ voor beide sexen apart (voedsel: *Artemia salina*). Hij geeft de totale voedselopname tijdens een lengtetoeename van 1 cm. REDANT (1976) berekende hieruit - met behulp van schattingen van de

Tabel IX

De voedselopname volgens MEIXNER (1966b) (kolom 1 en 2) en de "daily rations" zoals REDANT (1976) ze berekende door deze gegevens te combineren met gegevens van hemzelf (groeicurve).

Lengte- categorie	Voedsel- opname hele periode (mg DG/garn)	Duur groeiperiode (dagen)	Vers- gewicht (mg/garn)	"Daily ration" (mg DG/garn)
Wijfjes				
10,5-20,0	19,4	45	20	0,43
20,5-30,0	87,5	75	100	1,17
30,5-40,0	116,9	50	280	2,34
40,5-50,0	154,6	55	590	2,81
50,5-55,0	222,3	90	940	2,47
Mannetjes				
10,5-20,0	21,0	45	20	0,47
20,5-30,0	109,7	90	100	1,22
30,5-40,0	121,5	150	280	0,81
40,5-50,0	194,7	270	590	0,72
50,5-55,5	323,4	90	940	3,59

tijdsduur die nodig is voor deze lengtetoeename van 1 cm - de "daily rations" (Tabel IX). Deze "daily rations" liggen 3 à 3,5 keer lager dan de waarden bij 15°C uit Tabel II. Zijn resultaten zijn echter nogal aanvechtbaar. Zo zou de "daily ration" van een wijfje tussen de 30 en 55 mm nauwelijks toenemen. Mannetjes van gemiddeld 0,59 mg AVD zouden 40% minder eten dan mannetjes van 0,10 mg AVD! Het lengteverschil is zo'n 2 cm! De vraag is of de oorzaak van de verschillen gezocht moet worden in de door MEIXNER (1966b) bepaalde voedselopnames of in de door REDANT (1976) opgestelde groeicurve of in beide.

De juistheid van de "daily rations". - Aangezien er weinig bekend is over de voedselopname van andere garnalensoorten kunnen we de "daily rations" van *Crangon crangon* (bij 20°C) het best vergelijken met de "daily rations" van strandkrabben (KLEIN BRETELER, 1975b) bij dezelfde temperatuur. Een garnaal

van 10 mg (20,3 mm) eet 4,47 mg voedsel per dag, terwijl een strandkrab van hetzelfde gewicht per dag 3,33 mg verorbert (alle gewichten in AVD). Bij een gewicht van 100 mg (40,5 mm) eet de garnaal 12,3 mg per dag en de strandkrab 18,3 mg. De orde van grootte van de voedselopname van *Crangon crangon* komt goed overeen met die van *Carcinus maenas*. Dit is een sterk argument voor de juistheid van de hier gegeven "daily rations"!

Temperatuur en maximale groeisnelheid. - De groeisnelheid van een garnaal van 21 mm lengte neemt heel snel toe tussen 15° en 20°C (bijna een verdubbeling; zie fig. 10). Tussen 20° en 25° is er echter nog maar erg weinig verschil in groeisnelheid. Het is dan ook goed mogelijk dat voor een garnaal van 21 mm en kleiner de maximale groeisnelheid bereikt wordt tussen de 20° en 25°C! Dit idee wordt ondersteund door de relatie tussen voedselopname en temperatuur (fig. 5) waaruit blijkt dat de voedselopname van garnalen van 16 en 20 mm eveneens een maximum bereikt tussen de 20° en 25°C.

EFFICIENCY VAN HET NET

3.1. INLEIDING

Een groot probleem bij de bepaling van dichtheden is dat de waargenomen dichtheden in sterke mate mede bepaald worden door de selectiviteit van de visuitrusting en van de gebruikte monstermethode. Bij veldwerk dat uitgevoerd wordt in het kader van voedselketenonderzoek, zijn nauwkeurige schattingen van de absolute dichtheden erg belangrijk. Het bepalen van de efficiency van een net is een omslachtige en ingewikkelde zaak. Het verdient dan ook aanbeveling te streven naar een zo groot mogelijke uniformiteit in de visuitrusting en de vismethodes. Omdat we voor het vissen op de platen aangewezen waren op rubberboten, was er echter een speciaal vistuig nodig dat klein en dus han-

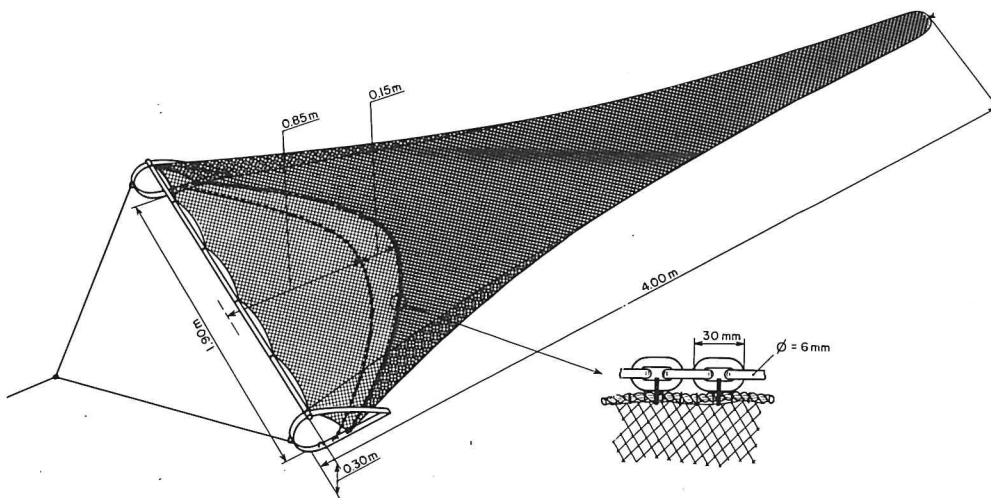


Fig. 14. De 2-meter boomkor die gebruikt werd voor de Balgzand bemonsteringen (naar KUIPERS, 1975).

teerbaar was: de twee-meter boomkor (figuur 14). De interesse was o.a. sterk gericht op het belang van het getijdengebied voor juveniele schol (zie hiervoor KUIPERS, 1973) en juveniele garnaal. Het net was daarom fijnmazig (5 x 5 mm). Onder andere PLAGMANN (1939) wees er al op dat op de platen grote aantallen jonge garnalen te vinden zijn.

De efficiency van een visuitrusting wordt bepaald door de kans dat de onderzochte soort in één van de volgende richtingen aan het net kan ontsnappen: vóór het net uit, er onder door, bovenlangs, langs de zijkanten of dóór het net heen (maaswijdte-selectie). Hierbij kunnen o.a. het visueel waarnemen van het net, een drukgolf die voor het net uitgaat of verstoring door de boot- motorcombinatie een rol spelen. De efficiency van de op het Balgzand gebruikte 2-meter boomkor was al eerder bepaald voor *Pleuronectes platessa* (KUIPERS, 1975) en voor *Pomatoschistus minutus* en *Pomatoschistus microps* tezamen (VAN BEEK, 1976). KUIPERS (1975) onderzocht een aantal ontsnappingsmogelijkheden

los van elkaar. Zo bestudeerde hij de laterale ontsnapping door twee boomkorren naast elkaar te bevestigen, de verstoring door de bootmotorcombinatie door met een 400 m lange lijn te vissen en de ontsnapping aan de onderkant door het aantal "wekkers" te verhogen. Omdat zo'n benadering nogal bewerkelijk is, is hier gekozen voor twee methodes die min of meer direct een schatting van de totale net - efficiency mogelijk maken. Het is een groot voordeel dat we de resultaten, verkregen met behulp van twee essentieel verschillende onderzoeksmethodes met elkaar kunnen vergelijken. Daarnaast is de maaswijdteselectie nog eens apart bepaald.

3.2. MATERIAAL EN METHODE

Maaswijdteselectie. - De maaswijdteselectie is bepaald op 7 mei. Om het eigenlijke net heen werd een fijnmazige polyamide net (mazen 2 x 2 mm) aangebracht: de z.g. "omhullingskuil". De afmetingen van de omhullingskuil (figuur 15) waren zo gekozen dat de twee netten tijdens het vissen niet tegen elkaar zouden komen, behalve dan aan de onderkant. De garnalen die door de mazen van het net heenglipten kwamen terecht in de omhullingskuil. Verondersteld werd dat hier geen garnalen meer doorheen zouden gaan. Voor elke lengte (in mm) werd nu de ratio van het aantal garnalen in het net ten opzichte van het aantal garnalen in het net plus het aantal in de omhullingskuil bepaald en uitgedrukt in procenten: de retentie. Een retentie van 100% wil zeggen dat er geen ontsnapping meer door het net plaatsvindt.

In elk monster komen altijd wel een aantal gebroken garnalen voor. Bij het bepalen van de retentie tellen deze uiteraard wel mee. Om de oorspronkelijke lengte van de gebroken garnalen op de mm nauwkeurig te kunnen bepalen is de relatie

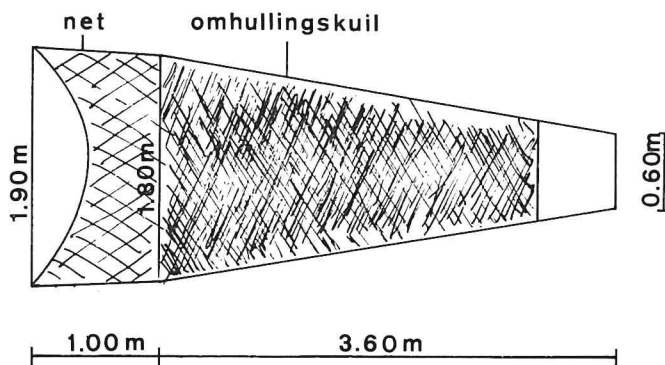


Fig. 15. Afmetingen van de omhullingskuil die gebruikt werd bij de bepaling van de maaswijdte-selectie.

tussen carapaxlengte en de totale lengte van de garnaal opgesteld. Hiertoe zijn van een aantal gave, geconserveerde garnalen beide lengtes nauwkeurig bepaald onder een binoculair met een oculair micrometer. Van de gebroken garnalen werden de carapaxen opgemeten en met behulp van deze relatie (een lineaire regressie) omgerekend naar de oorspronkelijke lengtes die weer gebruikt werden bij de berekening van de maaswijdte-selectie. Bij het vissen met de omhullingskuil is onvoldoende rekening gehouden met de invloed van de trekduur op de retentie. Waarschijnlijk waren de trekken ongeveer 100 m lang. Dit is de helft korter dan normaal en aangezien de snelheid ongeveer gelijk zal zijn geweest, was de tijdsduur ook de helft.

Ringzegen. - Als we exact de dichtheid van de garnalen in een bepaald gebied weten dan kunnen we de efficiency van een willekeurig net bepalen door hiermee in dit gebied te gaan vissen. De hiervolgende methode berust op de veronderstelling dat we met een ringzegen bijna quantitatief een gebied leegvissen. De gebruikte ringzegen bestond uit een stuk polyamide gaas van 32 m lang en 1 m hoog, met mazen van 1 mm. Aan de bovenkant zaten drijvers en aan de onderkant was het net ver-

zwaard met een ketting. Het experiment vond plaats op 25 augustus tijdens laag water aan de rand van de geul van de Mokbaai. Met de ringzegen werd een rechthoekig gebied afgezet, beginnend aan de waterkant en 11 à 12 m verderop weer terugkomend op het droge. Het uitzetten gebeurde vanaf een rubberboot die voorzichtig voortgeduwd werd zodat verstoring van de garnalen zoveel mogelijk werd vermeden. Met minstens 10 personen werd de zegen vervolgens de kant op getrokken. Hierbij werd de grondketting voortdurend stevig tegen de grond aan geduwd om de ontsnappingen tot een minimum te beperken. Naast elke ringzegentrek werd een trek met de boomkor gemaakt op precies dezelfde wijze als op het Balgzand. Alle vangsten zijn gesubsampled (zie 4.2.). De "subsamples" werden bewaard in 5% formaline en geruime tijd later gedeeltelijk gemeten. Per trek zijn in principe van elke lengteklasse minstens 10 garnalen gemeten en maximaal ongeveer 150. Als van een bepaalde lengteklasse te weinig garnalen gemeten waren dan werd de rest van het subsample verder uitgezocht op uitsluitend deze lengteklasse. In totaal werden per trek 200 à 450 garnalen gemeten. Alle aantallen zijn omgerekend naar 1000 m². Het oppervlak dat met de ringzegen afgevist werd is op 110 m² gesteld. Het oppervlak van een boomkortrek was te berekenen uit de afgelegde afstand, die af te lezen was van het meterwiel dat aan de kor vast zat, en de breedte van de kor (1,90 m).

Herhaaldelijke bevissing van een afgesloten gebied. Een andere methode ter bepaling van de netefficiency bestaat uit het herhaaldelijk vissen in een afgesloten gebied waarbij het niet noodzakelijk is het gebied leeg te vissen. De absolute dichtheid van de garnalen c.q. vissen hoeft dus niet persé bekend te zijn. HEALY (1971) gebruikte een dergelijke methode voor de bepaling van de efficiency van een hand-trawl-net voor

P. minutus. Zijnmethode werd verbeterd en tevens is een andere berekeningswijze toegepast (zie ook 3.4.). Een diep zwin met een vrij regelmatig verlopend bodemprofiel, dat maar aan één kant in verbinding stond met de zee, werd gedurende één laagwater-periode afgesloten (fig. 16). Voor de afsluiting werd de 32 m lange ringzegen gebruikt. In het zwin werden 8 series van 4 trekken uitgevoerd en wel steeds 2 op ± 50 cm diepte en 2 op een diepte van ± 110 cm. Doordat de trekken een paar meter uit elkaar lagen en door de volgorde waarin de trekken van een serie werden uitgevoerd (figuur 16) werden verstoringen, ver-

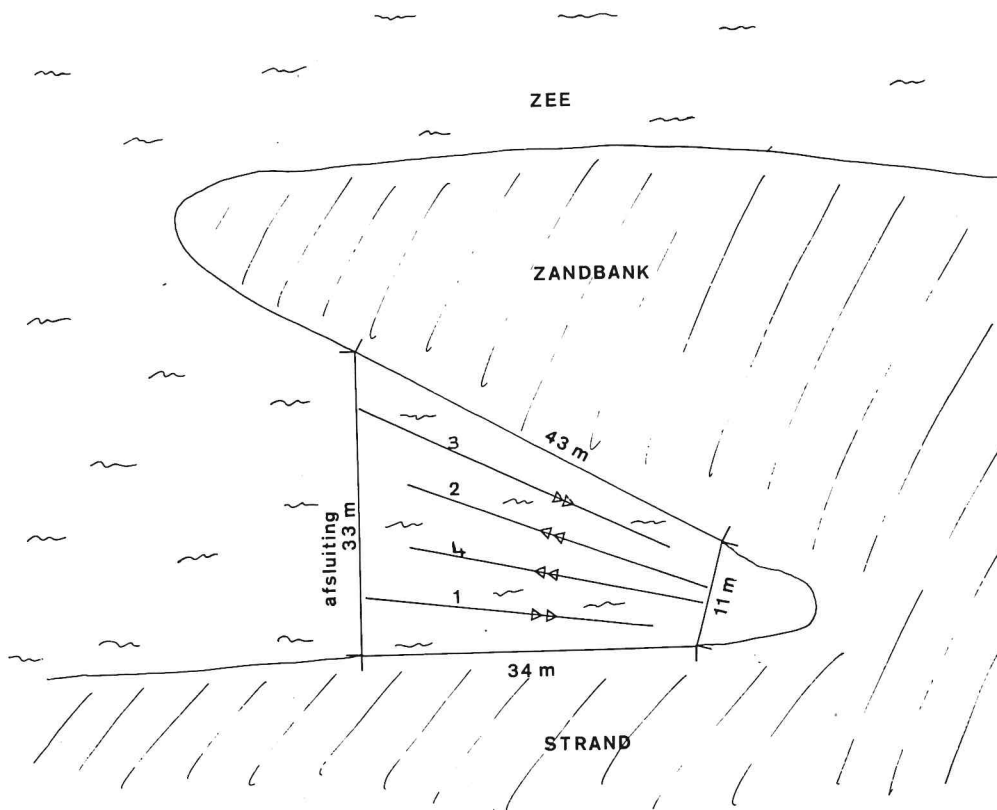


Fig. 16. Situatieschets van het zwin op het Texelse strand nabij de Koog, waar een netefficiency-bepaling werd uitgevoerd volgens de methode van de herhaaldelijke bevissing. De volgorde van de trekken van één serie is met nummers aangegeven. De richting van de trekken wordt weergegeven door de pijlen. Het zwin oppervlak was ongeveer 930m^2 .

oorzaakt door voorgaande trekken, zoveel mogelijk vermeden. Eén veronderstelling was dat in de tijd die verstreek voordat we in een volgende serie weer op dezelfde plaats een trek deden (15 min. later), de garnalen hier weer redelijk verdeeld zouden zitten. Elke trek liep tot 5 m vóór de afsluiting zodat voor het net uitvluchtende garnalen niet in het nauw zouden komen. Het begin van elke trek lag wel bij de afsluiting, zodat de garnalen zich hier niet konden ophopen. De 4 trekken van een serie werden bij elkaar gevoegd tot één vangst. De 8 vangsten werden gesubsampled. De subsamples zijn op dezelfde manier verwerkt als bij het ringzegen-experiment. Van elke serie trekken werden de aantallen per lengteklasse bepaald (S) en tevens welk deel van het totale oppervlak bevist was (O).

Berekening van de "zwin"-efficiency. - We nemen aan dat de efficiency (E) niet afhankelijk is van de dichtheid aan garnalen en ook niet varieert binnen de periode van twee uur rond laagwater. Dat dit laatste punt erg belangrijk kan zijn bleek uit de enorme toename van de aantallen zandspieren in de laatste vangsten. Bij opkomende vloed kwamen deze vissen n.l. uit het zand zetten. Onder onze aannames zou de efficiency dus tijdens het experiment constant blijven. De volgende berekeningen zijn voor elke lengteklasse afzonderlijk uitgevoerd. Het aantal garnalen van een bepaalde lengteklasse in de eerste serie kunnen we als volgt weergeven:

$$S_1 = E.N.O_1 \quad (21)$$

S_1 = aantal garnalen van een bepaalde lengteklasse, gevangen in serie 1

E = netefficiency van deze lengteklasse

O_1 = dat deel van het totale oppervlak dat bevist is in serie 1

N = totale aantal garnalen van deze lengteklasse in het zwin.

In de twee serie vangen we van deze lengteklasse:

$$S_2 = E(N - S_1)O_2 \quad (22)$$

Oplossen van de onbekende E uit de twee vergelijkingen geeft:

$$E = \frac{S_1/O_1 - S_2/O_2}{S_1} \quad (23)$$

We kunnen in principe uit elke mogelijke combinatie van twee vangsten de efficiency op deze manier berekenen. De algemene formule voor E is dan:

$$E_{p,q} = \frac{S_p/O_p - S_q/O_q}{S_p + S_{p+1} + S_{p+2} + \dots + S_{q-1}} \quad (q > p) \quad (24)$$

Hierin zijn p en q twee series van trekken en serie q is later uitgevoerd dan serie p. Om nu zo'n nauwkeurig mogelijke waarde voor de efficiency te krijgen is E voor elke mogelijke combinatie van twee trekken afzonderlijk bepaald en uit al deze waarden is de gemiddelde efficiency (\bar{E}) berekend.

3.3. RESULTATEN

3.3.1. Maaswijdte-selectie

Voor de bepaling van de selectie-ogive zijn drie trekken met de omhullingskuil om het net heen gedaan. De resultaten van deze trekken zijn samengevoegd. De aantallen per millimeter-klasse in de afzonderlijke trekken waren te klein om chi-kwadrat te bepalen voor de "n x m contingency tabel" op grond waarvan we na kunnen gaan of een dergelijke samenvoeging geoorloofd was. In figuur 17 zijn de retenties in procenten (R) uitgezet tegen de lengte van de garnaal in millimeters (L) (zie ook Tabel X). Door deze punten is met behulp van een programma voor "curve fitting" een gestroomlijnde curve berekend en wel een derdegraads polynoom:

$$R = 241,6 - 60,8L + 5,17L^2 - 0,124L^3 \quad (r = 0,969; n = 14) \quad (25)$$

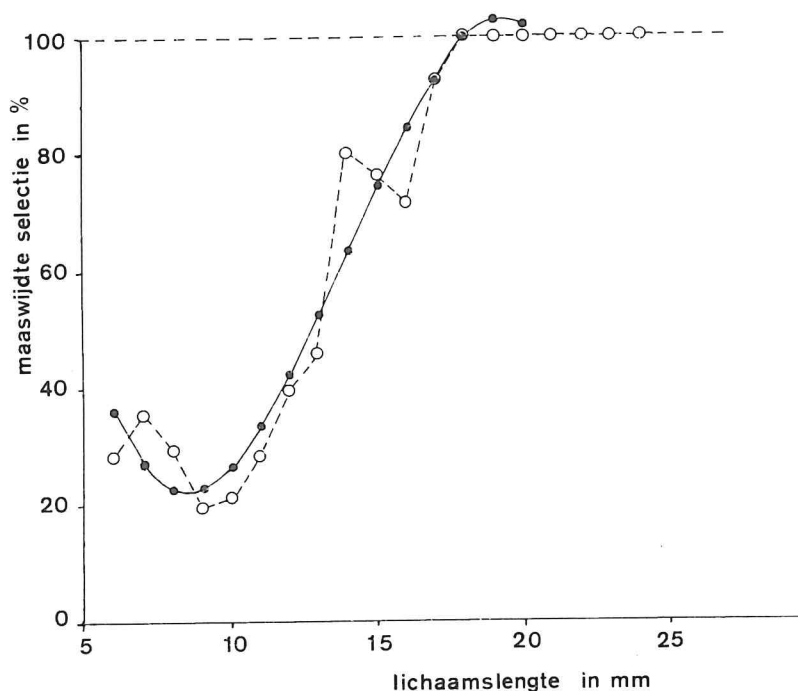


Fig. 17 Maaswijdte-selectie. Een maaswijdte-selectie van 100% wil zeggen dat er geen garnalen van de bewuste lengteklasse meer door de mazen van het net heen kunnen. Gemeten waarden (---O---) en berekend 3^e graads polynoom (—●—).

De retentie per lengteklasse werd met hulp van deze formule als volgt berekend (Tabel X):

$$R_{LK_1} = \frac{R_{6mm} + R_{7mm} + \dots + R_{10mm}}{5} \quad (26)$$

Voor garnalen kleiner dan 9 mm loopt de retentie weer iets op. Dit is vermoedelijk een artefact dat bijna zeker het gevolg zal zijn van het toenemende aantal garnaaltjes van deze lengtes dat door de mazen van de omhullingskuil (2 x 2 mm) wordt geperst. Waarschijnlijk is de retentie bij deze lengtes ongeveer 20%. Dit betekent dat de retentie voor lengteklasse 1 21,9% i.p.v. 27,0% zal zijn.

Bij het verwerken van de samples van de Balgzand-bemon-

Tabel X

Maaswijdte-selectie. De retentie van de 2-meter boom met het 5×5 mm net. De retentie per lengteklasse is berekend als het gemiddelde van de retenties van de 5 hier binnenvallende mm-groepen, ongeacht het aantal waarnemingen per groep.

Lengte-klasse	Lengte (mm)	Aantal (N)	Retentie gemeten (%)	Retentie per klasse (%)
1	6	7	28,6	27,0
	7	42	35,7	
	8	117	29,7	
	9	169	19,6	
	10	182	21,5	
2	11	158	28,5	53,3
	12	97	39,8	
	13	77	46,1	
	14	56	80,4	
	15	60	76,7	
3	16	32	71,9	96,3
	17	14	92,9	
	18	12	100	
	19	11	90,9	
	20	7	85,7	
4	21	8	100	100
	22	7	100	
	23	10	100	
	24	7	100	
	25	5	100	

steringen werd een carapax altijd als één garnaal geteld waarvan de lengteklasse dan geschat werd. Om deze reden en omdat het voorstuk van een garnaal in het algemeen beter in het net zal blijven dan het staartstuk, zijn alleen de carapaxen meegeteld bij het bepalen van de retenties. De relatie tussen carapaxlengte en lichaamslengte is bepaald aan garnalen tussen de 6 en 45 mm lengte (figuur 18):

$$L_{\text{garnaal}} = -0.51 + 4,95 L_{\text{carapax}} \quad (r = 0,941; n = 79) \quad (27)$$

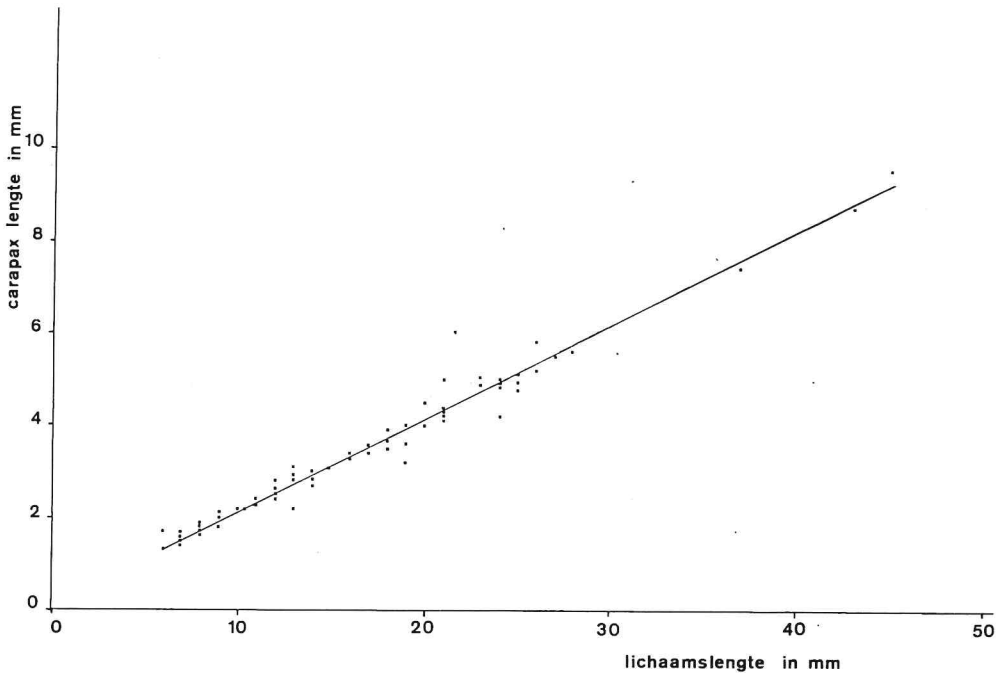


Fig. 18. Relatie tussen de lengte van de carapax en de totale lichaams-
 lengte van de garnaal, gemeten vanaf de eindtand van de scaphoceriet tot
 aan het puntje van het telson. De lineaire regressie is:

$$L_{\text{garn}} = -0.51 + 4.95 L_{\text{carapax}} \quad (r = 0.941 ; n = 79).$$

3.3.2. Absolute dichtheden-netefficiency

In totaal zijn vier ringzegen- en vier boomkortrekken ge-
 daan (Tabel XI). De gemeten dichtheden variëren wel enigermate.
 De relatieve standaardfout behorende bij het gemiddelde (over
 4 trekken) aantal garnalen per lengteklasse ligt bij de ring-
 zegentrekken tussen 7,9 en 40,7% en bij de boomkortrekken tus-
 sen 18,7 en 56,4%. De grotere spreiding in het tweede geval
 kan het gevolg zijn van een overschatting van de lengte van
 de laatste boomkortrek. Het meterwiel had toen niet gewerkt.
 De gemiddelde lengtes binnen beide series van vier trekken
 zijn echter heel constant en de dichtheden fluctueren op een
 volkomen willekeurige manier. Er trad dus binnen het proef-

Tabel XI

Netefficiency. De aantallen garnalen per lengteklasse in de ringzegen-trekken en de boomkorttrekken en de gemiddelden hiervan (aantallen/1000m²). De netefficiency is berekend als $\overline{BK}/\overline{RZ} \times 100\%$.

Lengte klasse	Net	Trekken				Gemiddelde	Efficiency (in %)
		1	2	3	7		
3	RZ	8560	7170	8360	7770	7970 ± 630	28,2
	BK	1820	3270	2450	1490	2250 ± 780	
4	RZ	34600	26990	29480	28810	29970 ± 3260	51,6
	BK	15740	26400	12930	6800	15470 ± 8190	
5	RZ	40760	27410	29040	36080	33320 ± 6220	60,4
	BK	19160	25050	20290	15950	20110 ± 3770	
6	RZ	27660	15180	11000	16290	17530 ± 7130	69,4
	BK	17560	15030	7580	8500	12160 ± 4890	
7	RZ	6170	8440	5720	4760	6270 ± 1560	104,0
	BK	11180	7710	4010	3190	6250 ± 3680	
8	RZ	5820	3370	3520	6510	4810 ± 1600	90,0
	BK	6390	5200	3120	2760	4370 ± 1720	
9	RZ	1710	1370	1650	2000	1680 ± 260	103,0
	BK	2280	2500	1170	960	1730 ± 780	
10	RZ		530	440	1250	560 ± 520	
	BK	910	770	670	530	720 ± 160	
11	RZ		210	110	250	140 ± 110	
	BK		100	60	210	90 ± 90	
Totaal	RZ	125280	90670	89320	103720		
	BK	75040	86030	52390	40390		
\bar{L}	RZ	28,0	28,1	27,3	28,3		
	BK	31,1	29,1	29,1	30,1		

gebied geen duidelijke gradiënt op in de aantallen garnalen. Mochten de garnalen "geclusterd" verdeeld zitten dan zal, gezien de redelijk constante uitkomsten van de ringzegentrekken, het oppervlak van deze clusters klein zijn in verhouding met het oppervlak van de ringzegentrekken. De oorzaak van de variaties in de gemeten dichtheden kan ook toegeschreven worden aan experimentele fouten. Zo ontsnappen er b.v. altijd wel garnalen onder de grondketting van de ringzegen. Bovendien was het oppervlak dat met de ringzegen bevestigd werd niet steeds exact 110 m². Hierin kunnen we zeker een fout van 10% ver-

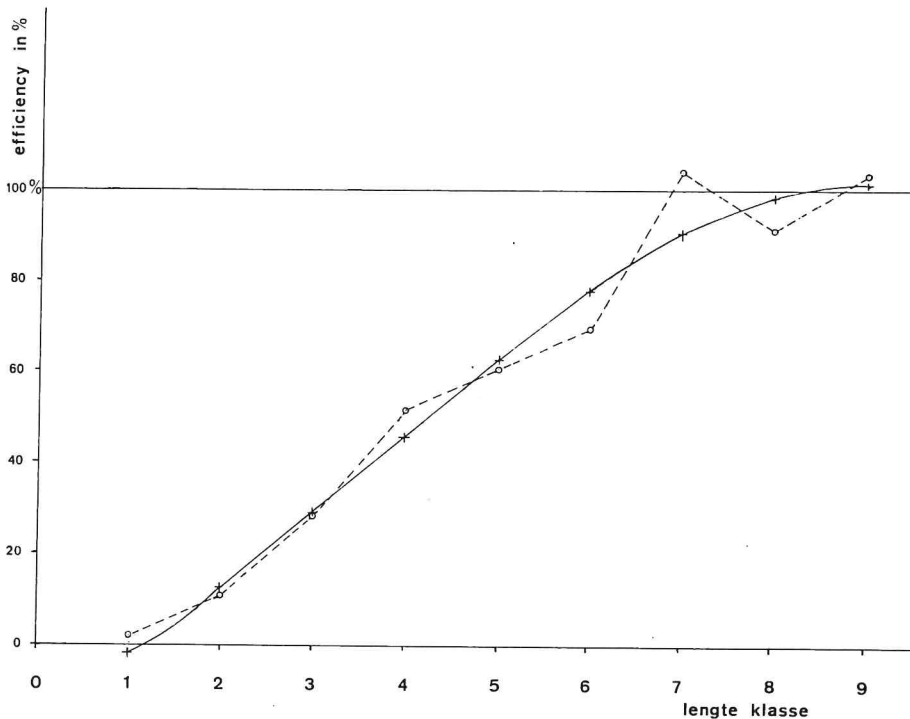


Fig. 19. Netefficiency-curve. De efficiencies voor de lengteklassen 3 t/m 9 zijn verkregen m.b.v. het ringzegen experiment. Voor de lengteklassen 1 en 2 kon de curve niet zonder meer worden doorgetrokken, want hier gaat de maaswijdte-selectie een rol meespelen. Deze efficiencies zijn indirect bepaald. Door deze waarden (gebroken lijn) is een passende curve berekend. Dit bleek een derdegraads polynoom te zijn.

wachten. Bij de boomkortrekken zal soms relatief langer of korter in dieper water (tot ± 1 m) zijn gevist. Om deze redenen zijn voor de berekening van de efficiencies de gemiddelden van beide series gebruikt. De aantallen garnalen van lengteklasse 10 en groter waren te klein om hiervoor nog efficiencies te kunnen bepalen. Van de lengteklassen 1 en 2 waren nauwelijks of geen garnalen aanwezig. Deze efficiencybepaling levert bruikbare waarden voor de lengteklassen 3 t/m 9 (figuur 19).

3.3.3. Efficiency van de 2 meter-boomkor

De efficiency (Tabel XI) nadert pas bij lengteklasse 7 de 100% terwijl uit de masswijdteselectie (Tabel X) blijkt dat de retentie bij lengteklasse 3 al 96,3% is en vanaf lengteklasse 4 100% bedraagt. De efficiencies van de lengteklassen 3 t/m 6 liggen significant lager dan 100%. Dit is dus niet te verklaren op grond van de maaswijdteselectie. Er moet dan ook nog een tweede effect werkzaam zijn dat maakt dat de efficiency daalt naarmate de garnalen kleiner zijn dan ongeveer 40 mm (zie verder 3.4.). Vanaf ± 20 mm gaat de maaswijdteselectie een rol meespelen. Om deze twee effecten te scheiden is de efficiency van lengteklasse 3 eerst gecorrigeerd om de geringe invloed van de maaswijdteselectie eruit te halen ($\frac{100}{96,3} \times E_{LK_3} = E'_{LK_3}$).

Vervolgens is op het dalende deel van de efficiencylijn van lengteklasse 6 t/m lengteklasse 3 (gecorrigeerd) "curve fitting" toegepast. Het verloop bleek lineair te zijn:

$$E = -5,95 + 12,92 LK \quad (r = 0,969; n = 4) \quad (28)$$

Op grond van deze regressie bedragen de efficiencies van de lengteklassen 1 en 2 respectievelijk 7,46 en 20,38%. Nu moest nog rekening worden gehouden met de maaswijdteselectie en door combineren van deze twee factoren werden de uiteindelijke efficiencies van respectievelijk 2,02 en 10,86% verkregen. Met gebruikmaking van deze twee waarden en de efficiencies van de lengteklassen 3 t/m 9 (Tabel XI) is door middel van "curve fitting" een passende beschrijvende berekend:

$$E = -11,85 + 8,285LK + 2,403LK^2 - 0,2140LK^3$$

$$(r = 0,985; n = 9) \quad (29)$$

Voor de correctie van de aantallen op het Balgzand werden de volgende efficiencies gebruikt:

- de efficiency van lengteklasse 1 werd geschat op 2%; formule

- (29) geeft hier n.l. een negatieve uitkomst van -1,37%.
- voor de garnalen van lengteklasse 9 en groter werd een efficiency van 100% aangenomen.
 - voor de tussenliggende lengteklassen werden de efficiencies berekend uit de derdegraads polynoom (29) waarvan het verloop te zien is in figuur 19.

3.3.4. Relatieve dichtheden-netefficiency

Op 8 september 1976 werd aan het Texelse strand nabij De Koog in een van te voren uitgeselecteerd zwin een andere efficiencybepaling uitgevoerd en wel volgens de methode van "de herhaaldelijke bevissing". De vangst resultaten staan in Tabel XII. Het oppervlak van het zwin was ongeveer 930 m². Per serie

Tabel XII

De totale aantallen garnalen van de afzonderlijke lengteklassen die in de achtereenvolgende series trekken in een afgesloten zwin werden gevangen. O_x geeft aan welk deel van het oppervlak bevestigd werd.

Serie (x)	Opp. factor (O_x)	S_x				S_x/O_x			
		LK ₆	LK ₇	LK ₈	LK ₉	LK ₆	LK ₇	LK ₈	LK ₉
1	0,209	1215	2400	1446	781	5813	11483	6919	3737
2	0,265	1137	1462	1090	580	4291	5517	4113	2189
3	0,257	1454	1721	1365	741	5658	6696	5311	2887
4	0,266	1214	1343	1030	405	4563	5049	3872	1523
5	0,259	1072	1410	733	432	4139	5444	2830	1668
6	0,303	341	494	412	247	1125	1630	1360	815
7	0,291	411	689	389	278	1412	2368	1337	955

werd hiervan een 0,21 à 0,30-ste deel bevestigd (i.e. oppervlaktefactor O_x). Per lengteklasse werden de aantallen garnalen die in een bepaalde serie gevangen werden (S_x) gedeeld door de oppervlaktefactor. S_x/O_x is een schatting van het relatieve aantal garnalen dat tijdens de x-de serie trekken over het hele zwin verspreid aanwezig was. De resultaten van één serie - oorspron-

kelijk de eerste - zijn niet vermeld. Deze weken sterk af, waarschijnlijk doordat deze serie bijna geheel aan de ondiepe kant van het zwin is uitgevoerd. De overblijvende zeven series zijn twee aan twee met elkaar vergeleken, wat ons 21 efficiëncies opleverde waarvan het gemiddelde (\bar{E}) is bepaald. Alleen van de lengteklassen 6 t/m 9 waren genoeg garnalen aanwezig om deze berekening uit te mogen voeren. Als vuistregel gold hierbij dat het gemiddelde aantal garnalen van een lengteklasse over de 7 subsamples minstens 25 moest zijn. Hoewel maar van vier lengteklassen de efficiëncies berekend konden worden en hoewel de bijbehorende standaardafwijkingen erg groot zijn, volgen deze uitkomsten vrij goed het verloop van de eerder bepaalde efficiency-curve (figuur 19). Wel liggen ze gemiddeld zo'n 15% lager. De oorzaak hiervan kan liggen in een overschatting van het zwinoppervlak met 15%. Het is ook best mogelijk dat in sommige delen van het zwin, zoals het ondiepe deel aan de strandkant of de steilte aan de zee kant, nauwelijks garnalen voorlomen. In dit geval zou de oppervlaktefactor ook onderschat zijn.

3.4. DISCUSSIE

De maaswijdte-selectie van het net zal op het Balgzand niet steeds dezelfde zijn. De inhoud van het net speelt hier o.a. een grote rol bij. Het net kan b.v. "dichtslaan" met zeesla (*Ulva lactuca* L.) die een groot deel van het jaar op veel plaatsen van het Balgzand overvloedig aanwezig is. Ook bij het uitspoelen van het net ontsnappen alsnog veel jonge garnalen door de mazen. Vooral als er veel modder in het net zat werd er langdurig gespoeld.

De vorm van de efficiency-curve

Voor vissen vinden we vaak netefficiency-curves waarvan het eerste, stijgende deel bepaald wordt door de steeds hoger wordende retentie naarmate de lengte toeneemt. Boven een bepaalde lengte loopt de efficiency vervolgens weer terug omdat de zwemsnelheid (vluchtkans) recht evenredig is met de lengte van de vis (KUIPERS, 1975). De efficiency-curve uit figuur 19 bevat een maaswijdte-selectiecomponent voor de lengteklassen 1, 2 en 3, maar tevens een component die maakt dat de efficiency vanaf LK3 t/m LK8 oploopt van 29,3 tot 98,6% en die waarschijnlijk ook de efficiëncies van de lengteklassen 1 en 2 ten dele bepaald. Dit is minder opmerkelijk dan het op het eerste gezicht lijkt. Een verklaring van de vorm van de efficiency-curve is waarschijnlijk te vinden in de biologie en het gedrag van *Crangon crangon* die hierin totaal verschilt van vissen.

Uit observaties - bij zonneshijn, als de turbiditeit van het water gering was - bleek dat grote garnalen niet duidelijk een relatief snelle, van de boot af gerichte vlucht vertonen. Een garnaal loopt bovendien ook niet erg snel zodat het niet waarschijnlijk is dat de garnaal op deze manier aan het net ontsnapt. Zwemmen doen garnalen niet vaak en het is bovendien de vraag of ze gericht van een naderend net kunnen wegzwemmen. De meest effectieve en meest waarschijnlijke manier om aan het net te ontsnappen zal het snelle "wegschieten" zijn waarmee de garnaal soms ook aan z'n predatoren ontsnapt. Hierbij geeft de garnaal een klap met z'n waaiervormige staartuiteinde, bestaande uit uropoden en telson, waardoor hij wegschiet. De afgelegde afstand zal waarschijnlijk wel evenredig zijn met de grootte van de garnaal. Voor grote garnalen is 50 cm makkelijk haalbaar. De efficiency van LK8 is $\pm 100\%$ en dit wordt niet lager bij LK9 en 10. Het lijkt er op dat de snelle vluchtreactie

of niet plaats vindt of te laat of dat de richting ervan volkomen willekeurig is. In een wadbak - een kunstmatig wad van 12 bij 2,5 m - is het effect van een grondketting bekeken. Grote garnalen raken niet zichtbaar verontrust door de naderende ketting en laten deze rustig onder zich doorschuiven. Samenvattend lijkt het best goed mogelijk dat de netefficiency voor garnalen van LK8 en groter 100% is.

Hoe kunnen we de sterke daling van de efficiency tussen LK8 en LK3 verklaren? - Het is mogelijk dat kleine garnalen meer ingegraven zitten dan grote. Halen we de ingegraven garnalen dan niet uit de bodem met onze boomkor met één wekkerketting? De garnalenvangst wordt nauwelijks groter (1,2 x) als het aantal wekkers wordt verhoogd van 0 tot 4 (DE GROOT, 1971). Het gaat hier echter vooral om grote garnalen aangezien de waaswijdte van het net 2 cm was! Ook bij de nachtelijke vangst aan rode steurgarnalen (*Pandalus borealis*) - waarvan men vrijwel zeker weet dat ze 's nachts in de bodem ingegraven zitten - blijkt een zwaarder aan de grond vissen de vangst niet te verhogen (ANONIEM, 1975). Als een lengte-afhankelijk ingraafgedrag de daling in de efficiency veroorzaakt, dan moeten we ons afvragen of de efficiency-curve wel gebruikt mag worden voor het corrigeren van de hoogwater bemonsteringen op het Balgzand. De eetperiode van de garnalen op het Balgzand valt vermoedelijk voor een deel samen met de hoogwaterperiode. De garnalen zullen dus op zoek zijn naar voedsel, terwijl ze bij laagwater waarschijnlijk veelal ingegraven zitten (veiligheid; spijsvertering). De efficiency-bepalingen zijn echter beide met laagwater uitgevoerd. Er is nog wel een andere verklaring mogelijk. Afgezien van het ingraafgedrag zullen kleine garnalen zonder meer makkelijk onder het net raken als ze niet wegvluchten voor het naderende net, en daardoor ontsnappen.

Juistheid van de efficiency-curve. - Zoals we gezien hebben geeft de vorm van de curve op zicht geen redenen om te twijfelen aan de juistheid ervan. Drie uitkomsten vergroten zelfs de geloofwaardigheid van de curve aanzienlijk:

- de efficiencies van de lengteklassen 7,8 en 9 liggen om en nabij de 100%.
- de uitkomsten van twee essentieel verschillende efficiency-bepalingen (beide met laagwater uitgevoerd) ondersteunen elkaar.
- rekening houdend met de grootte van de standaardafwijkingen verschillen de efficiencies van de lengteklassen 3,4 en 5 duidelijk van 100% terwijl de maaswijdte-selectie hier nog niet of nauwelijks meespeelt.

NB: Het enige voorbehoud t.a.v. de efficiency-curve betreft de toepasbaarheid hiervan op de Balgzand bemonsteringen (hoogwater; vaak zeesla, grotere vissen en soms rommel in het net, hetgeen de maaswijdte-selectie beïnvloed). zie ook 5.3.2.

HEALY (1971) gebruikte de methode van de "herhaaldelijke bevissing" om de efficiency van een handtrawl te bepalen. Hij berekende de efficiency echter anders. Hij schatte het aantal zeegrondels in het gebied (per lengtegroep) uit de grootte van de verschillende vangsten (e = eerste; i = ertussenin; l = laatste):

$$N_o = S_e + S_i + S_l$$

De efficiency berekende hij vervolgens als:

$$E_o = \frac{S_e}{N_o}$$

Vervolgens maakte hij een schatting van het aantal garnalen dat overbleef na de laatste serie trekken en berekende

daarmee N_1 :

$$N_1 = S_e + S_1 + \frac{S_1}{E_0}$$

E kan nu opnieuw bereken worden:

$$E_1 = \frac{S_e}{N_1}$$

Dit zette hij voort tot $N_n - N_{n-1}$ naar nul naderde. Het grootste bezwaar van deze methode is dat de efficiency in grote mate wordt bepaald door de aantallen in de eerste serie. Verder is zijn schatting van N alleen nauwkeurig als het gebied inderdaad voor het grootste gedeelte is leeggevist. Zijn methode blijft gebaseerd op het absolute aantal vissen in het gebied!

Bij de in dit verslag gevolgde berekening (3.2.) worden alle trekken met elkaar vergeleken. Een nadeel hierbij is dat de op deze manier verkregen efficiencies (E) onnauwkeuriger zijn naarmate het verschil tussen S_p en S_q kleiner is (als O steeds ongeveer hetzelfde blijft). Dit is het geval als we twee series die vlak na elkaar zijn uitgevoerd met elkaar vergelijken of dit doen met de kleine vangsten die we krijgen als het gebied leeggevist raakt. Deze laatste vangsten zouden daarom in het algemeen beter buiten beschouwing kunnen blijven. De methode valt waarschijnlijk nog aanzienlijk te verbeteren door aan elke E een gewogen waarde mee te geven die aangeeft hoe sterk hij meetelt bij het berekenen van \bar{E} . Deze gewogen waarde zou dan bepaald worden door enerzijds het verschil tussen S_p/O_p en S_q/O_q an anderzijds door de grootte van $S_p + S_{p+1} + \dots + S_{q-1}$. De mathematische uitbouw van dit principe is niet ter hand genomen. Voor de toepasbaarheid van deze methode kunnen we ook denken aan een klein, afgesloten stuk van een kanaal b.v. tussen twee sluizen of aan een relatief afgesloten gebied

zoals een geul in de Waddenzee die bovendien aan één kant doorloopt (Amsteldiep). Een voorwaarde is dat in één trek of serie van trekken een substantieel deel (minstens 1/3) van het oppervlak wordt bevist (zie verder 3.2.).

4. AANTALLEN, LENGTE-VERDELING EN VERSPREIDING VAN DE GARNAAL OP HET BALGZAND

4.1. INLEIDING

Voedselketenonderzoek steunt op twee pijlers: de voedselopname (wat en hoeveel) en de productie van elke schakel in de keten. Om de productie van de garnalenstand op het Balgzand te kunnen berekenen moesten de veranderingen in de aantallen en in de lengte-verdeling bepaald worden. De verspreiding van de garnalen op het Balgzand geeft een indruk of de gekozen bemonsteringspunten wel representatief zijn voor het gebied. Bovendien is het voor ons inzicht in de verspreidingsbiologie van *Crangon crangon* erg belangrijke te weten welke rol het getijdengebied vervult voor de garnaal. Omdat de bemonsteringen werden uitgevoerd met een fijnmazig net waarvan tevens de efficiency uitgebreid is onderzocht, konden ook voor de kleinste garnaltjes aantalsschattingen gemaakt worden.

In het voorjaar migreert de garnaal van dieper water naar de ondiepe kustgebieden en de Waddenzee. In de herfst en de winter zijn de migratie-bewegingen juist de tegenovergestelde richting uit. Klimatologische en hydrografische omstandigheden bepalen de mate en de aard van de trekbewegingen (BODDEKE, 1975a en 1976a; VAN DER BAAN, 1975). Veel is bekend over de verspreiding van de garnaal in de geulen van de Waddenzee. De commerciële garnalenvangst wordt hier beoefend en bovendien wordt er sinds 1969 twee maal per jaar een onderzoeksprogramma

uitgevoerd door het RIVO (BODDEKE, 1975b). In 1963/1964 werd met de NIOZ-kotter "Ephyra" o.a. onderzoek gedaan naar de hoeveelheden garnaal in de ondiepe (2 - 7 m) en diepe (7 - 10 m) delen van de Waddenzee - langs de kust en bij de eilanden - en van de Noordzee (CREUTZBERG & FONDS, ongepubliceerd). Over de aantallen kleine garnalen (onder de 30 mm) zijn echter weinig gegevens bekend omdat de netten in het algemeen een nogal grote maaswijdte hadden en/of omdat de netefficiëncies niet bekend waren. Over de aantallen garnalen in het getijdengebied was nog minder bekend. Het vermoeden bestond dat de kleine garnaaltjes zich vooral op de platen zouden bevinden. Hiermee komt de vraag naar voren of het getijdengebied in een bepaalde ontwikkelingsfase van de garnaal van cruciaal belang is.

Bij aanvang van het onderzoek was al duidelijk dat de hoogwaterpopulatie van garnalen op het Balgzand waarschijnlijk weinig stabiel zou zijn. Behalve de reeds genoemde voorjaar- en herfst migraties zijn ook "spawning migration" mogelijk (TIEWS, 1967 blz. 3-23). Ook getijdenmigraties (HARTSUYKER, 1966) en mogelijke verschuivingen naar prielen en geulen kunnen de hoogwaterpopulatie sterk beïnvloeden. Om een idee te krijgen van de aantallen in de geulen en van de eventuele bewegingen van de garnalen van het Balgzand naar de geulen en omgekeerd, zijn ook met hoogwater trekken in het Amsteldiep gedaan.

4.2. MATERIAAL EN METHODE

In de periode van april t/m november 1976 werd regelmatig een visprogramma uitgevoerd op het Balgzand en in het Amsteldiep. Het Balgzand is een voedselrijk getijdengebied van circa 50 km², gelegen in het westelijke deel van de Waddenzee (fig. 20 en 21). Aan de oostzijde begrenst een geul - het Amsteldiep - dit gebied

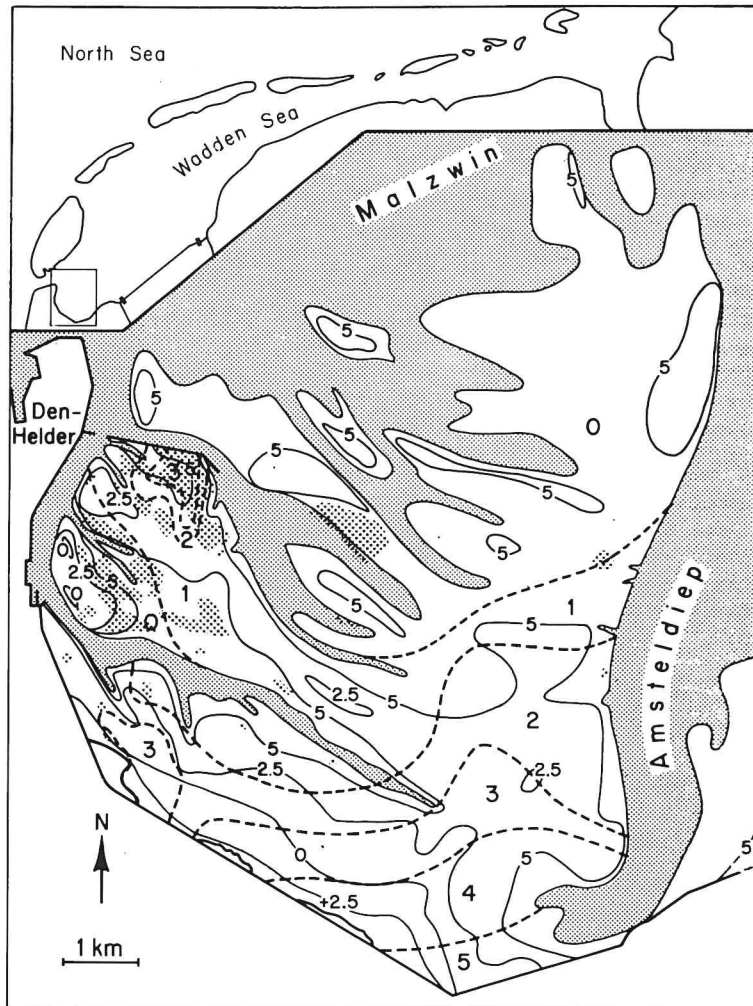


Fig. 20. Ligging van het Balgzand. De grof gestippelde gebieden op de plaat geven globaal de ligging van een aantal mosselbanken aan. Aan de oostzijde is de situatie wat betreft de mosselbanken regelmatig veranderd.

terwijl aan de westzijde vele geulen en prielen diep het gebied indringen. Gedurende drie, liefst achtereenvolgende dagen, werden in totaal 41 trekken gedaan tussen 2 uur vóór en 2 uur na hoogwater. Hiervoor waren twee rubberboot-motor-netcombinaties beschikbaar. Op het Balgzand werd gevist op 9 raaien die grof-

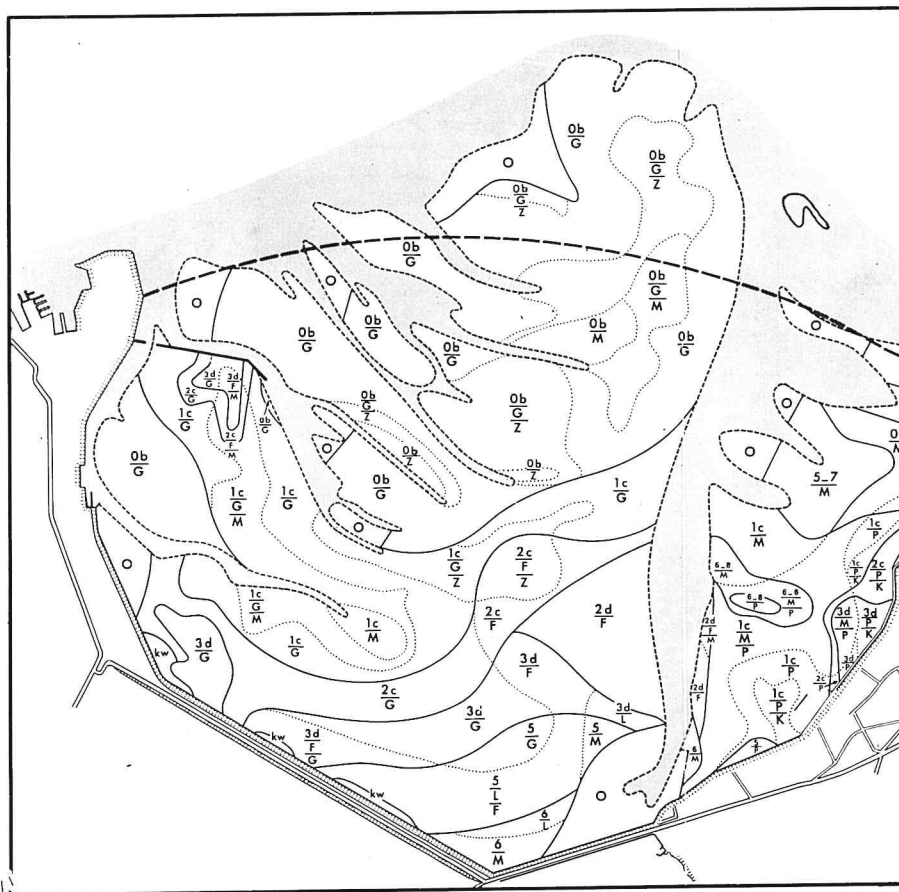


Fig. 21. Bodemsamenstelling van het Balgzand

Benaming	% Lutum	μ_{16}	Ondergrond
Ob Kleiarm matig fijn zand A	0 - 1½	50- 80	} G (grof zand)
Oc Kleiarm middel fijn zand A	0 - 1½	80-120	
1c Kleiarm middel fijn zand B	1½ - 3	80-120	} F (fijn zand)
2c Kleihoudend midd. fijn zand A	3 - 5	80-120	
2d Kleihoudend zeer fijn zand A	3 - 5	120-180	} L (licht)
3d Lichte zavel A	5 - 8	120-180	
5 Lichte zavel B	8 - 12		} M (middel zware)
6 Zware zavel A	12 - 17		
7 Zware zavel A	17 - 25		Z (zwaar)
8 Klei A	25 - 35		P (dekzand)
0 Onbekend			K (keileen)

Wanneer voor de ondergrond één letter is gebruikt betekent dit dat tot 80 cm slechts een grondsoort voorkomt: zijn twee letters gebruikt dan hebben deze betrekking op resp. de laag 25-50 cm en de laag 50-80 cm. Aangegeven in de grondsoort waaruit de betreffende laag overwegend bestaat.

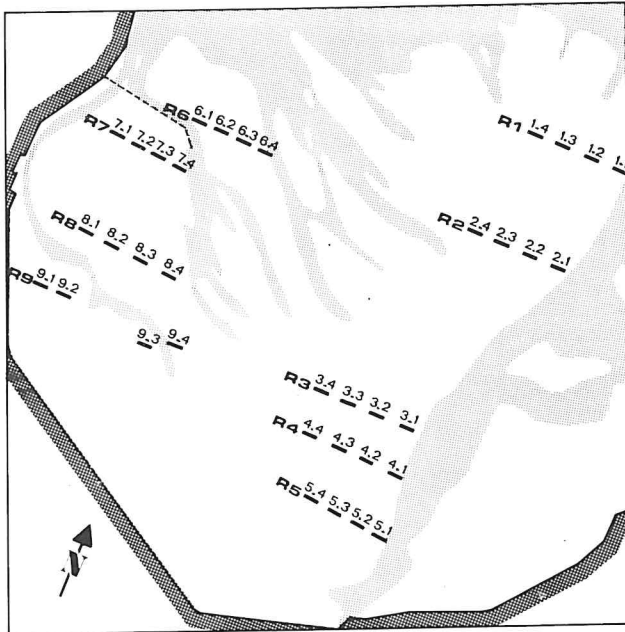


Fig. 22. Ligging van de bemonsteringsplaatsen op het Balgzand. Elke plaats heeft een raai-nummer en een trek-nummer. WT geeft de plek aan waar de wadtoren in 1976 opgesteld was. 2-3 wil zeggen raai 2 trek 3.

weg in een oostwestelijke richting lagen (fig. 22). Elke raai bestond uit vier trekken van ongeveer 200 m. De afstand tussen de raaien was zo'n 300 m. In het Amsteldiep werden 5 trekken gedaan en wel ter hoogte van de raaien 1 t/m 5.

Het vissen gebeurde met een 1,90 m brede boomkor met een knooploos nylon net met mazen van 5 x 5 mm (fig. 14). Dit geheel werd getrokken door een rubberboot met 20 pk buitenboordmotor (diepgang 0,40 m), waarbij een snelheid van ± 40 m/min werd aangehouden. De lijn tussen boot en net was normaliter 4 tot 8 m lang. In de geul werd het net vanaf de geulrand schuin de geul ingetrokken tot een diepte van ± 4 m. Hierbij werd de lijn langzaam gevierd tot de volle lengte van 15 m. De lengte van elke trek was af te lezen op een meterwiel dat aan de boomkor bevestigd was. Als het meterwiel niet gewerkt had werd de

afgelegde afstand geschat. Eén trek van elke raai, de z.g. "voedseltrek" werd direct in de boot op 5% formaline gezet.

Alle vangst werden meegenomen naar het laboratorium en daar nog dezelfde dag uitgezocht met uitzondering van de voedseltrekken die meestal enkele dagen later aan de beurt kwamen. Alle grote vissen, schelpen, wieren, veenbonken e.d. werden uit de vangst gehaald tot een massa, bestaande uit garnalen, kleine krabbetjes, schelpjes en ander klein materiaal overbleef. Deze rest werd eerst gewogen, dan enige tijd omgeschept tot een enigszins homogene verdeling was bereikt, en uiteindelijk op de werktafel uitgespreid. Op een willekeurige plek werd een subsample genomen over de hele dikte van de laag (kleine garnalen blijven n.l. vaak aan de tafel plakken). De grootte van het subsample werd zo gekozen, dat er naar schatting ongeveer 100 garnalen in zouden zitten. Het subsample werd ook gewogen zodat de totale vangst geschat kon worden uit de ratio gewicht subsample: gewicht vangst (de zgn. subsample factor). Het subsample werd op formaline gezet. De garnalen werden meestal geruime tijd later gemeten. Hierbij werd minstens een periode van twee weken in acht genomen omdat eventuele krimpveranderingen dan al plaats hebben gevonden. Om, indien nodig, te kunnen corrigeren voor deze veranderingen, is nagegaan of er krimp optrad en tevens of er gewichtsveranderingen plaats vonden ten gevolge van de conservering in formaline. De garnalen werden gestrekt gemeten vanaf de eindtand van de scaphoceriet tot het achterste puntje van het telson (fig. 23). De lengte werd uitgedrukt in lengteklassen (LK) van halve centimeters:

$$L = (5LK - 2,5) \pm 2,5 \text{ mm} \quad (30)$$

N.B. Lengteklasse 0 loopt van 0 tot 5 mm. Garnaaltjes onder de 5 mm verkeren echter nog in het larvale stadium en zijn dan nog pelagisch. De tabellen en grafieken beginnen dan ook allemaal

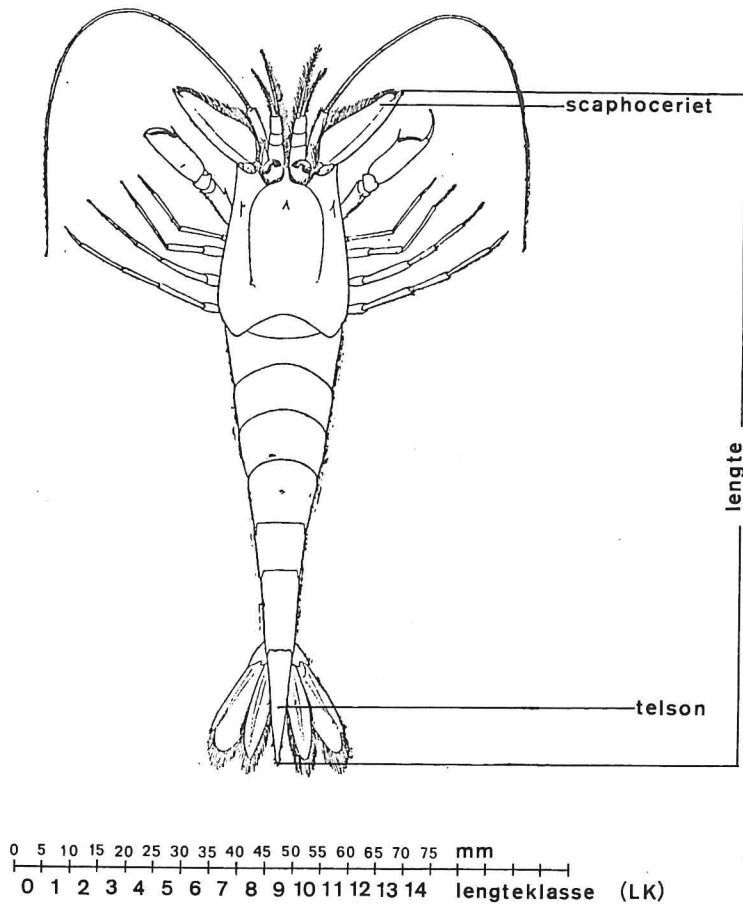


Fig. 23. De lengte van de garnalen werd bepaald in lengteklassen van halve centimeters. De beesten werden gestrekt gemeten vanaf de eindtand van de scaphoceriet tot aan het puntje van het telson.

bij lengteklasse 1 !

4.3. RESULTATEN EN DISCUSSIE

Van elke trek werden voor alle lengteklassen afzonderlijk de aantallen per standaardoppervlak van 1000 m² berekend. Hierbij werden de volgende omrekeningsfactoren gebruikt: een oppervlaktefactor, een subsamplefactor en voor elke lengteklasse een bijbehorende netefficiencyfactor. Deze resultaten zijn per

visweek in een compacte tabel gebracht. Deze tabellen zijn niet bijgevoegd, maar aanwezig in de archieven van het NIOZ. Voor een volledige verwerking van deze gegevens was n.l. niet genoeg tijd. In eerste instantie valt daarbij te denken aan een multiplefactor-analyse om na te gaan of omstandigheden zoals de diepte, de afstand tot de dichtstbijzijnde geul het substraat (fig. 21) of de turbiditeit (LINDNER, MILTON & BAILEY, 1969), die voor het merendeel bekend zijn of makkelijk te achterhalen, een invloed uitoefenen op de verspreiding. Per visweek is wel het gemiddelde aantal garnalen per 1000 m² berekend (fig. 24) en de lengteverdeling (fig. 25 en 26). Van de drie meest interessante visweken zijn de aantallen (nu voor het gemak per

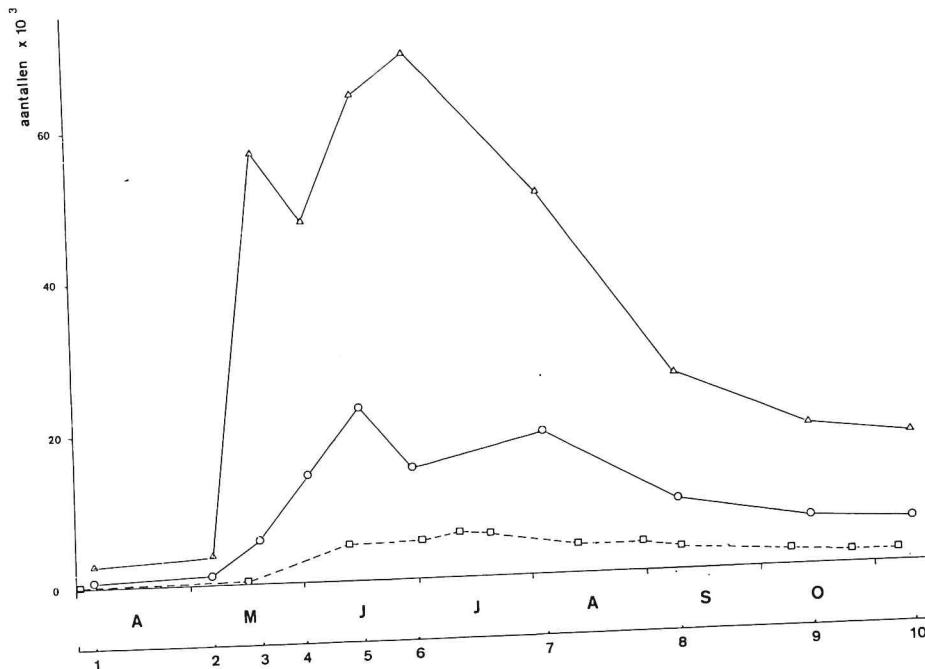


Fig. 24. Aantallen garnalen op het Balgzand in 1975 (□) en 1976 (○), on-gecorrigeerd, en de aantallen in 1976 (Δ) wel gecorrigeerd voor de net-efficiency. (Aantallen per 1000 m²). Onderste schaal geeft visweek nummer. De aantallen van 1975 zijn grove schattingen waarbij waarschijnlijk de aantallen van de hele kleine garnaaltjes sterk zijn onderschat.

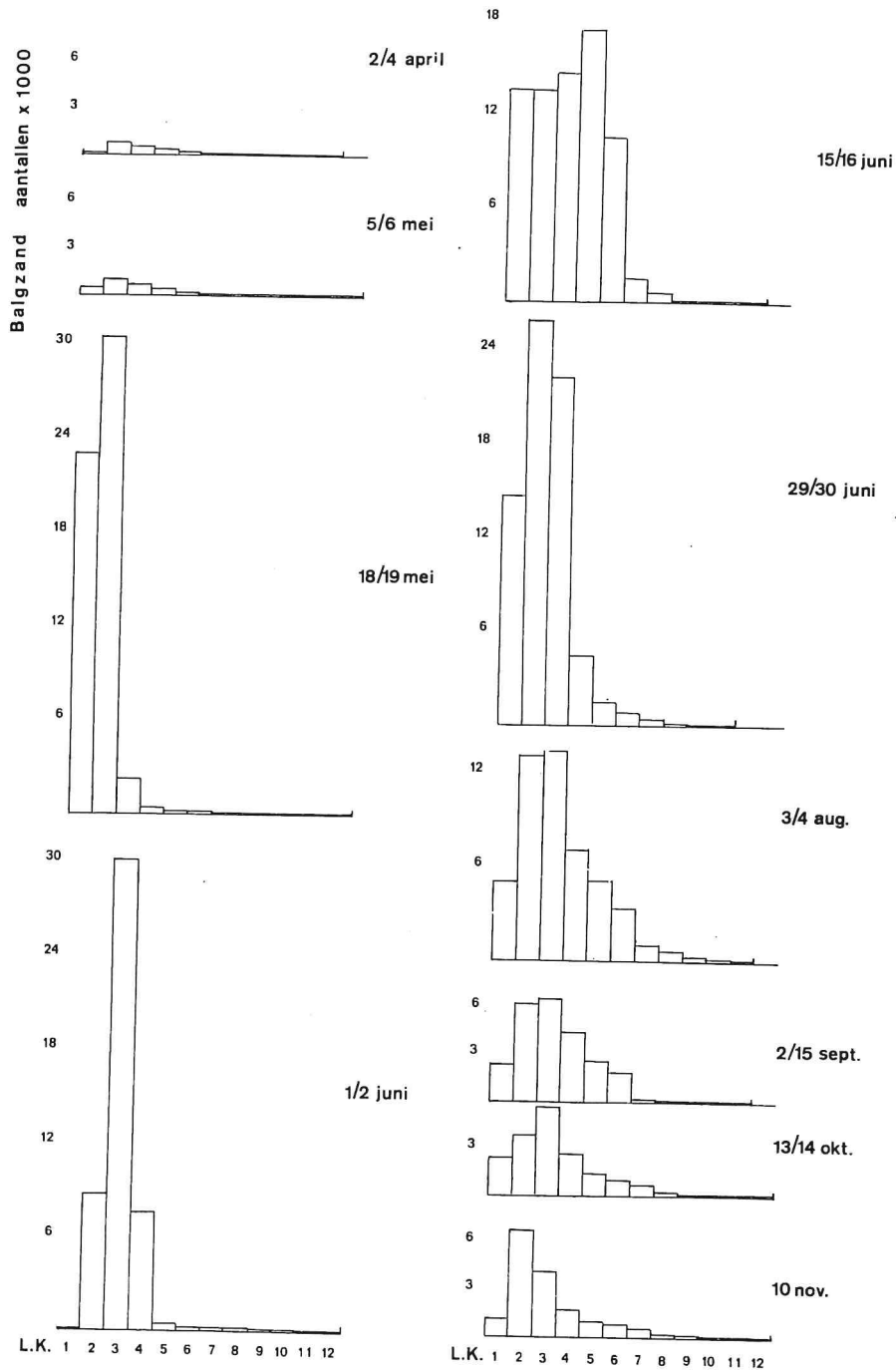


Fig. 25. Lengte-verdeling van de Balgzand garnalen (aantallen per 1000 m²) tijdens hoogwater.

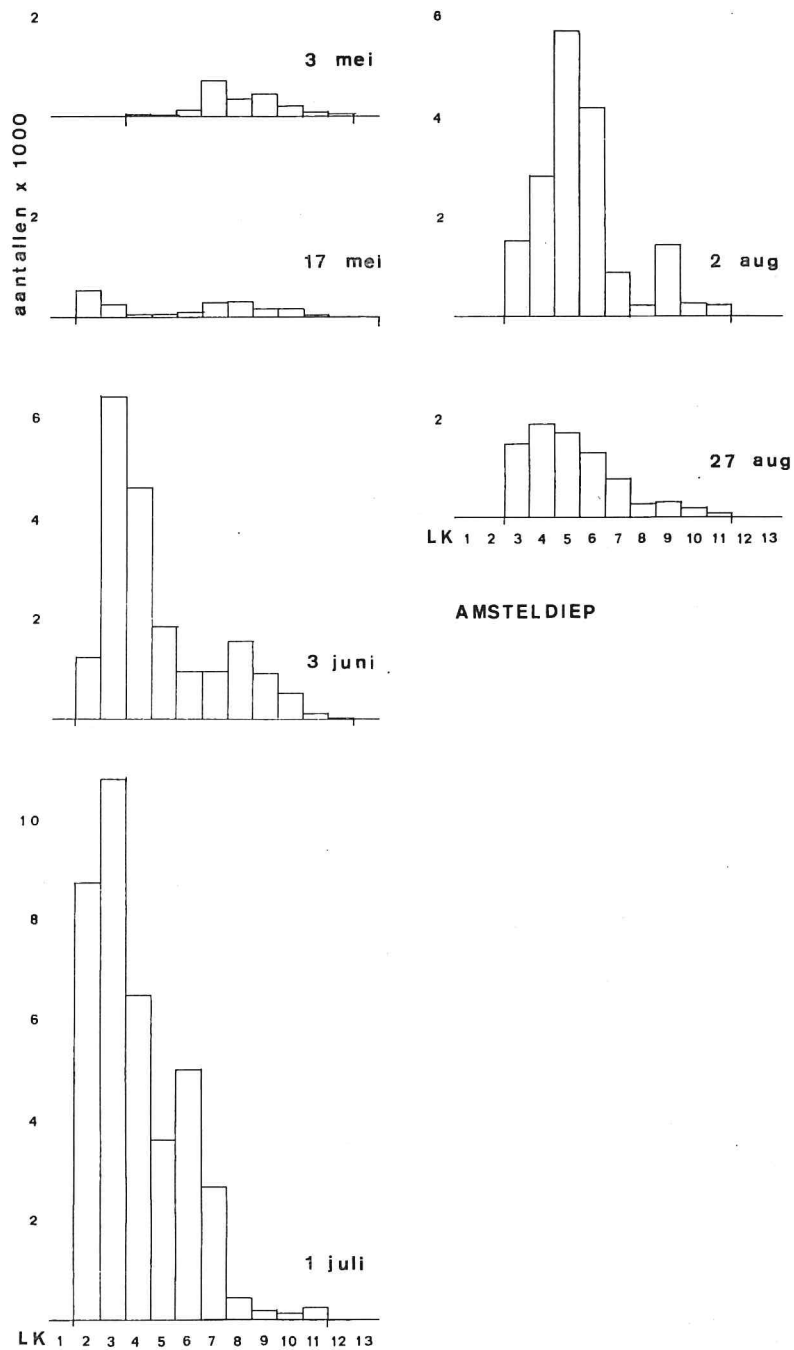
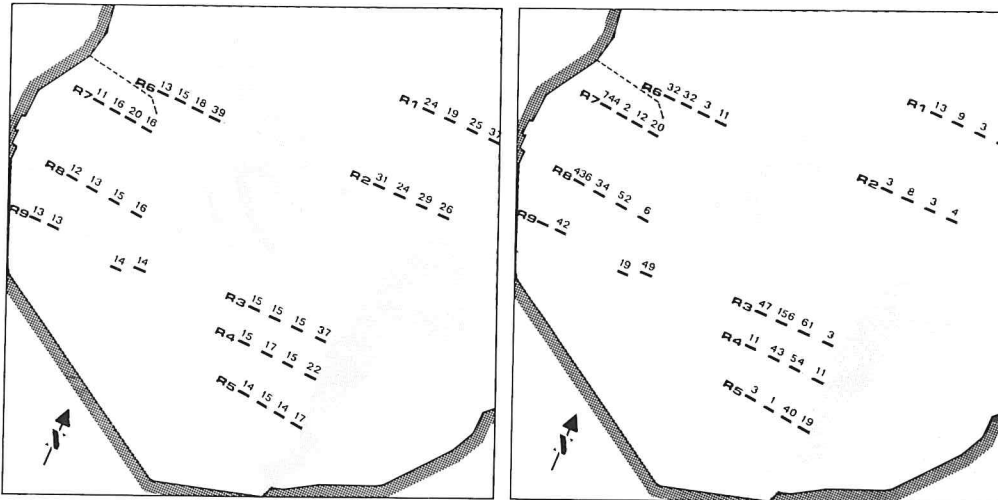


Fig. 26. Lengte-verdeling van de garnalen in het Amsteldiep (aantallen per 1000 m²) tijdens hoogwater.



gem. lengte in mm.

18/19 mei '76 aantallen per m²

Fig. 27. De verspreiding van *Crangon crangon* op het Balgzand als de eerste broedgolf net is gearriveerd (18/19 mei 1976). Gemiddelde lengten in mm (boven) en aantallen per m² (onder).

m²) en de gemiddelde lengte per trek in kaart gebracht. (fig. 27, 28 en 29). Dit geeft een idee waar de broedgolven zich vestigen op het Balgzand en hoe de verdeling van de garnalen in het gebied is.

Balgzand winterpopulatie - In april en mei vinden we met hoogwater op het Balgzand dichtheden van resp. 3 en 4 garnalen per m² (fig. 24). Hoewel dit voor het bemonsterde getijdengebied een absoluut dieptepunt is, zijn deze aantallen 40 à 50 keer hoger dan de aantallen die in april/mei 1972 op de Noordzee werden gevonden (VAN LEEUWEN, 1975) binnen het toenmalige verspreidingsgebied van *Crangon crangon*. Terwijl op de Noordzee in april/mei 1972 geen garnalen kleiner dan 25 mm werden gevonden (maaswijdte van het net eveneens 5 x 5 mm), was in 1976 in deze maanden 99% van de Balgzandpopulatie kleiner dan 25 mm (fig. 25)! De lengteverdeling in het Amsteldiep met hoogwater (fig. 26) van begin mei komt opvallend overeen met de

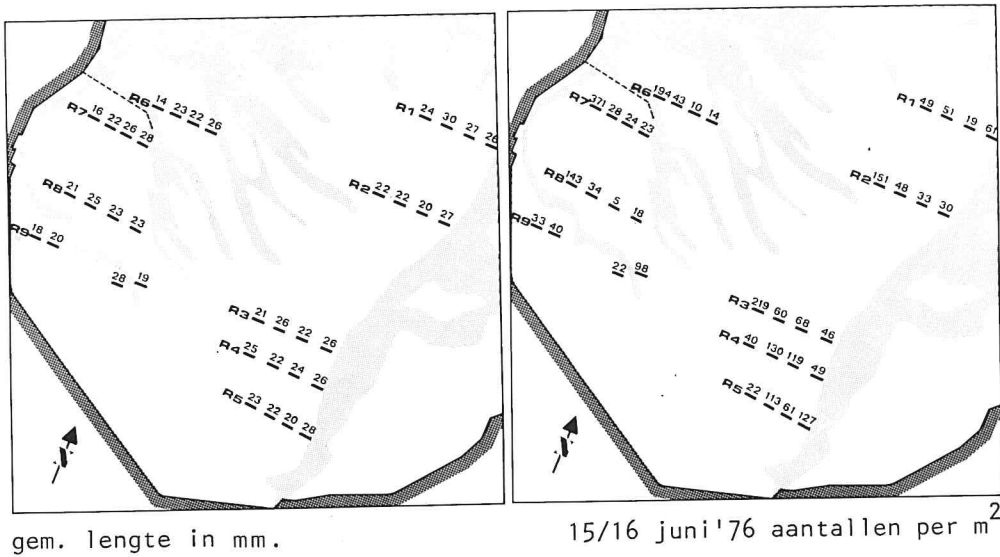


Fig. 28. De verspreiding van *Crangon crangon* op het Balgzand als de tweede broedgolf net is gearriveerd (15/16 juni 1976). Gemiddelde lengten in mm (boven) en aantallen per m² (onder).

lengteverdeling die we in deze periode op de Noordzee vinden. De kleine garnalen die we begin mei op het Balgzand vinden vormen de winterpopulatie. Ze hebben zich in oktober/november van het jaar daarvoor gevestigd en hun groei heeft in de winter ernstige stagnatie ondervonden. Deze garnaaltjes waren te klein om weg te trekken of zich meer permanent in de geulen te vestigen.

Broedgolven - In april vinden we 0,04 garnaaltjes van LK1 per m² (i.e. 1,3% van het totaal). Begin mei is dit al 0,88/m². Half mei arriveert plotseling de eerste broedgolf op het Balgzand. Van LK1 zijn dan 22,9 garnalen per m² aanwezig en het totale aantal garnalen is opgelopen van 4 tot 56,7 per m² (fig. 24 en 25)! De tweede broedgolf arriveert half juni op het Balgzand (fig. 25) en komt zo mogelijk nog sneller opzetten dan de eerste. De eerste en de tweede broedgolf overlappen elkaar niet

in dit stadium. In mei waren er twee weken na de aankomst van de eerste broedgolf al geen garnaltjes van LK1 meer te vinden (snelle groei). Aangezien eind juni het aantal garnalen van LK1 is gestegen t.o.v. half juni - de groei zal zeker niet lager liggen dan in mei - hebben we te maken met een vertraagde "vestiging" van de tweede broedgolf, die zich over enkele weken uitstrekt. Vanaf juli werd het Balgzand maandelijks bemonsterd i.p.v. ééns in de twee weken. Hierdoor was het niet mogelijk een eventuele derde broedgolf te onderscheiden van de tweede. TIEWS (1967, blz.3-4) vond bij Büsum drie "spawning periods" en bij BODDEKE (1976b) vinden we - op grond van het aantal rijpe eieren - ook sterke aanwijzingen voor drie elkaar grotendeels overlappende broedgolven. Waarschijnlijk vertegenwoordigen de garnalen die vanaf begin augustus op de platen neerstrijken een derde broedgolf waarvan de vestiging doorloopt tot in november!

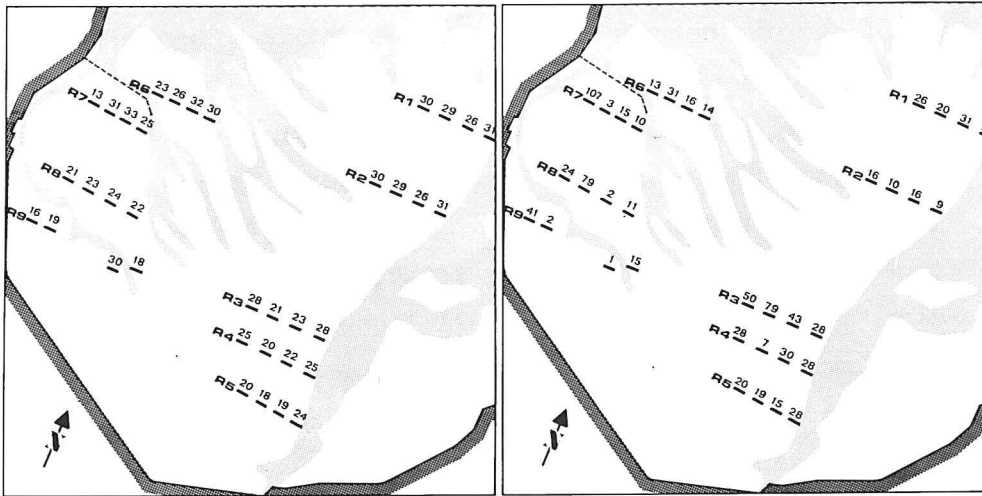
Het belang van het getijdengebied voor de garnaal - De postlarvale garnalen vestigen zich op de ondiepe platen van de Waddenzee. Als de eerste broedgolf op het Balgzand is aangekomen zijn er in het Amsteldiep nog nauwelijks kleine garnaltjes te bespeuren (fig. 25 en 26). Twee weken later vinden we aanzienlijke hoeveelheden garnaltjes groter dan 15 mm in het Amsteldiep. Deze zijn dus bijna zeker afkomstig van de platen. Het hele jaar door vinden we in het Amsteldiep eigenlijk bijna geen garnalen kleiner dan 15 mm, terwijl we op de plaat steeds wel grote aantallen garnaltjes tussen de 5 en 15 mm aantreffen. De aantallen verschillen wel enorm van plek tot plek. Het vestigen vindt vooral plaats op de noordwest hoek van het Balgzand (7 - 1 en 8 - 1) en halverwege raai 3. Alleen begin juli vinden we - voornamelijk aan de ondiepe zuidkant - wél aanzienlijke hoeveelheden kleine garnaltjes in het Amsteldiep. Deze

bemonstering viel echter aan het eind van een zeer warme periode van 10 dagen. De numerieke dichtheden aan garnalen van LK5 en groter zijn het hele jaar door in het Amsteldiep wat hoger dan op de plaat. Als verspreidingsgebied voor de garnalen met een lengte tussen de 25 en 55 mm telt het getijdengebied - zo'n 60% van de Waddenzee - echter zonder meer mee. Vanaf augustus, en waarschijnlijk ook al eerder, zijn de aantallen garnalen van deze lengte op de plaat niet erg veel lager dan in de geul (hoogwater). Het is de vraag of het hier om getijden-migranten gaat of om permanente bewoners (zie volgende alinea). In het voorjaar zijn er echter heel weinig garnalen groter dan 30 mm op de plaat te vinden. In een normale winter trekken garnalen van een lengte van 40 à 45 mm en meer de Waddenzee uit (BOD-DEKE, 1975a; "Ephyra"-gegevens: fig. 33). Garnalen tussen 20 à 25 mm en 40 à 45 mm verdwijnen wel van de platen naar de geulen, maar zijn te klein om de Noordzee op te trekken. De kleinste garnalen blijven op of om de platen hangen. Het hele jaar door vinden we nauwelijks garnalen groter dan 55 mm op de plaat.

De verspreiding op het Balgzand - Garnaltjes in de eerste postlarvale stadia zitten sterk geclusterd op het Balgzand. Van de eerste broedgolf zit 65% op 3 van de 36 bemonsteringsplekken (7-1, 8-1 en 3-3; raai nr.-trek nr.; fig 27). Ook bij de volgende broedgolven settelen zich de meeste garnalen op 7-1 (fig. 28 en 29). Het achterste deel van raai 3 blijft eveneens steeds erg belangrijk in dit opzicht. Verder vinden wij bij de tweede broedgolf bovendien veel garnaltjes op plek 6-1. De zich settelende garnaltjes hebben dus een sterke voorkeur voor enkele plaatsen met name in het noordwestelijke deel van de plaat. Onderzoek gedurende meerdere jaren wees uit dat dit ook één van de gebieden is (naast het ZO - deel) waar het

scholbroed zich vestigt (ZIJLSTRA, pers. med.). Dit is niet te verklaren uit het verloop van de vloedstroom. De trekken 7-1 en 8-1 liggen echter tussen de mosselbanken (fig. 20). De garnaaletjes vinden hier houvast en veiligheid en er is bovendien veel voedsel aanwezig. Wat hoger op raai 3 bevindt zich met laagwater een groot, ondiep binnenmeer met een vrij slikkige bodem (fig. 21). ook hier zal relatief veel voedsel te vinden zijn. De trekken 6-1, 7-1 en 8-1 liggen t.o.v. het opkomende water achter wat hogere delen van de plaat. Mogelijkerwijs speelt ook de strekdam ten noorden van raai 7 een belangrijke rol. De garnalen blijven niet lang hangen op de oorspronkelijke vestigingsplaatsen. Twee weken na de aankomst van de eerste broedgolven treffen wij bv. op raai 3 en 4 ook hoge aantallen aan. Bij het arriveren van de tweede broedgolf zijn de aantallen op alle oostelijke raaien behoorlijk opgelopen. De broedgolven verspreiden zich dus snel over de plaat. Grotere garnalen (> 30 mm) vinden wij het gehele jaar door in wat hogere concentraties op raai 1 en, in mindere mate, op raai 2, aan de rand van het Amsteldiep (3-1 en 4-1) en op 7-3 en 7-4. Ook op 6-3 en 6-4 komen regelmatig veel grote garnalen voor, maar het is dubieus of dit relevant is aangezien deze trekken wel eens gedeeltelijk in een flinke geul-het Mosselgaatje- terecht kwamen. Op raai 1 en 2 staat met vloed altijd vrij veel water. De hogere aantallen aan de randen van diep geulen zouden kunnen wijzen op een getijdemigratie over vrij korte afstanden!

De invloed van de temperatuur - Alleen 29/30 juni vinden wij ineens aanzienlijke hoeveelheden van de kleinste garnaaletjes (5 tot 20 mm) op de raaien 1 en 2. Dit is ook de enige keer dat er in het Amsteldiep veel garnalen van LK2 aanwezig zijn (fig. 26). De oorzaak van deze verschuiving naar diepere delen ligt waarschijnlijk aan de hoge temperaturen in de periode



gem. lengte in mm. 2/15 sept. '76 aantallen per m²

Fig. 29. De verspreiding van *Crangon crangon* op het Balgzand aan het eind van de zomer (2/15 september 1976). Gemiddelde lengten in mm (boven) en aantallen per m² (onder).

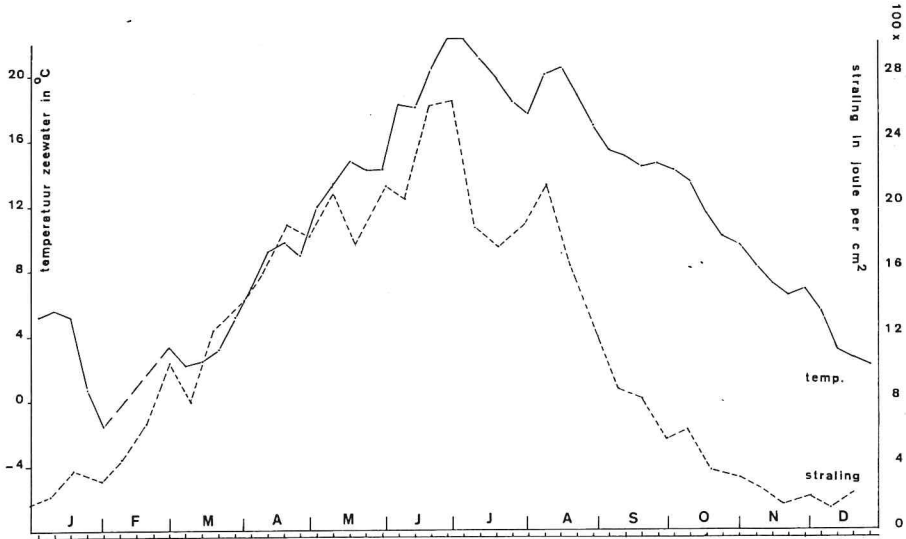


Fig. 30. De gemiddelde weektemperaturen, berekend uit de dagelijkse maximum- en minimum temperatuur die gemeten werd in de NIOZ-haven (afgestaan door het proefstation van het RIVO). De gemiddelde straling is berekend uit de weerstaatjes van het KNMI.

direct vòòr deze bemonstering. De gemiddelde temperatuur (fig. 30) lag de laatste decade van juni $5,9^{\circ}$ hoger dan de decade daarvoor. Op vijf dagen was de maximumtemperatuur hoger dan 25° . In deze periode werden zelfs met hoogwater temperaturen gemeten van om en nabij de 30° . Vooral de grootste garnalen waren opgeschoven naar de diepere delen. Dit blijkt uit de sterke afname van de gemiddelde lengte van de garnalen op het Balgzand (Tab. XIII). Ook het totale aantal garnalen liep sterk terug (fig. 24). De temperatuur kan dus een sterk regulerende invloed uitoefenen op de grootte, samenstelling en verspreiding van de garnalenpopulatie op de plaat.

Het getijdengebied is in de eerste plaats van belang voor de kleinste garnalen. Dit blijkt ook weer uit de gemiddelde lengtes van de garnalen op de plaat in 1976 (Tab. XIII). Deze blijven bijna het hele jaar tussen de 20 en de 25 mm. Dit betekent dat er continu grotere garnalen verdwijnen. Alleen na de aankomst van de eerste broedgolf zakte de gemiddelde lengte abrupt van 23,3 naar 14,4 mm. Op dat moment waren er dan ook relatief heel weinig grote garnalen aanwezig op de plaat. Verder daalde, voor zover bekend, de gemiddelde lengte alleen nog sterk (van 23,1 naar 18,1 mm) na de hele warme laatste decade van juni.

Alle gegevens over de lengte van de garnalen op de plaat etc. zijn afkomstig van metingen achteraf aan beesten die geconserveerd waren in 5% formaline. Garnalen vertonen echter geen krimp na conservering in formaline. De veranderingen zijn althans niet groter dan de meetfout die ongeveer 0,25 mm bedraagt. Het gewicht van de garnalen verandert in eerste instantie wel na conservering. Garnalen kleiner dan 20 mm worden de eerste dag 20 à 35% zwaarder. Tussen de 20 en de 40 mm ligt deze toename in de buurt van de 7,5%. Na 4 dagen is dit effect

Tabel XIII

De aantallen garnalen op het Balgzand per lengteklasse en per 1000 m², gecorrigeerd voor de netefficiency. \bar{L} is de gemiddelde lengte van alle garnalen tezamen tijdens een bepaalde visweek.

Vis- week	Datum	Lengteklasse													\bar{L}
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1	2-7/4	37	759	546	489	235	98	147	43	25	8	1	-	-	21,6
2	5-6/5	875	1070	755	503	210	134	97	67	55	18	2	1	-	23,3
3	18-19/5	22900	30400	2310	396	171	174	96	121	121	40	2	-	-	14,4
4	1-2/6	30	8710	30000	7440	446	143	210	156	105	88	21	6	-	20,4
5	15-16/6	13500	13700	14600	17400	10500	1620	351	116	125	179	6	-	-	23,1
6	29-30/6	14600	25900	22300	4460	1610	900	426	38	11	27	-	-	-	18,1
7	3-4/8	5070	13000	13400	7090	5140	3340	1120	680	222	103	18	-	-	25,0
8	2-15/9	2530	6330	6530	4460	2600	1990	770	72	70	30	16	-	-	24,0
9	13-14/10	2490	3930	5660	2740	1410	977	782	387	120	59	51	9	1	25,0
10	9-11/11	1180	6830	4150	1860	1090	880	656	266	137	36	28	15	-	23,8

echter al grotendeels verdwenen, alleen bij de kleinste garnalen duurt dit nog enkele dagen langer. Daarna komen de afwijkingen ten opzichte van het oorspronkelijke versgewicht niet uit boven de weegfout van $\pm 1\%$ ($n=10$). Alleen vrouwtjesmet-eieren groter dan 65 mm blijven permanent zwaarder (10% voor LK 13).

5. VOEDSELOPNAME, BIOMASSA, GROEI EN PRODUKTIE VAN DE GARNAAL IN EEN GETIJDENGEBIED IN DE WESTELIJKE WADDENZEE

5.1. INLEIDING

Het voornaamste doel van het hele onderzoek was de quantificering van de voedselopname van de garnaal. In dit hoofdstuk wordt de berekening hiervan gegeven. De voedselopname wordt vervolgens globaal bekeken in het licht van de samenstelling van het dieet en het aanbod aan verschillende voedselorganismen op het Balgzand. Helaas ontbreken kwantitatieve gegevens (gewichtpercentages) over de voedselsamenstelling van *Crangon crangon* (REDANT, 1976). De garnaal is enorm talrijk in de Waddenzee en zal behalve een belangrijke consument ook een belangrijk voedselorganisme zijn. De enige juiste maatstaf voor de mogelijke rol als voedselorganisme is de produktie. Ook om een andere reden is het de moeite waard de produktie te berekenen. Als we één keer nauwkeurig de relatie tussen de produktie en de biomassa ($P/B = \text{"turn-over"}$) bepalen op een "modelplaat" dan kunnen we, met de nodige voorzichtigheid, deze faktor toepassen op vergelijkbare getijdengebieden in de Waddenzee (BEUKEMA, 1976). De biomassa is nl. in het algemeen vrij makkelijk te bepalen terwijl van de produktie het tegenovergestelde gezegd kan worden. Eén onderdeel van dit laatste

hoofdstuk is gewijd aan de groei van de garnaal.

5.2. METHODEN

Berekening jaarlijks voedselopname - Het gedeelte van 1976 dat er gevestigd werd op het Balgzand is opgedeeld in periodes die elk rondom één visweek vallen. De resultaten van een visweek (aantallen, lengteverdeling) worden representatief geacht voor de erbijhorende periode. De grenzen van de periodes liggen halverwege twee visweken. Als periode-temperatuur werd het gemiddelde genomen van de weektemperatuur van de weken die in hun geheel binnen de desbetreffende periode vielen. De voedselopname per periode (gr AVD/1000 m²) is nu als volgt berekend:

$$\sum_{y=1}^{y=\text{laatste}} N_{\text{LKy}} \cdot a_{\text{T}}^{\text{b}_{\text{T}}} \cdot W_{\text{LKy}} \cdot 10^{-3} \cdot t \quad (30)$$

Hierin is N_{LKy} het aantal garnalen van LKy in deze periode (per 1000 m²) en t de duur van de periode in dagen. De term $a_{\text{T}}^{\text{b}_{\text{T}}}$ staat voor de daily ration in mg AVD van een garnaal van LKy bij een bepaalde temperatuur. Hiervoor is formule (15) gebruikt (zie 2.3.1.). Het gewicht van een garnaal van LKy is berekend uit de lengteklasse-gewichtsrelatie (19) (zie 2.3.4.). De uitkomsten van alle periodes zijn gesommeerd tot de jaarlijkse voedselopname van de garnaal op het Balgzand (per oppervlakte-éénheid).

De biomassa (in gr AVD/1000m²) van de garnalen is voor elke visweek afzonderlijk berekend uit de aantallen per lengteklasse en de theoretiese gewichten (19) van de garnalen uit de afzonderlijke lengteklassen (in mg AVD):

$$\sum_{y=1}^{y=\text{laatste}} N_{\text{LKy}} W_{\text{LKy}} 10^{-3} \quad (31)$$

De produktie wordt meestal berekend m.b.v. de grafiese method van ALLEN (CHAPMAN, 1971). Hiervoor moeten het aantalsverloop en de groei bekend zijn. Deze methode heeft veel beperkingen. Vertraagde settlement (KLEIN BRETELER, 1976a) of ingewikkelde migraties kunnen er bv. de oorzaak van zijn dat de methode onbruikbaar is. Na de bevindingen van hoofdstuk 4 is duidelijk dat we de produktie van de garnaal onmogelijk op deze wijze kunnen berekenen. Bij gebrek aan een beter alternatief is de produktie daarom berekend uit de voedselopname en wel via een in het laboratorium gevonden voedsel-conversie factor.

5.3. RESULTATEN EN DISCUSSIE

5.3.1. Voedselopname

Het verloop van de dagelijkse voedselopname van de garnalen op het Balgzand is te vinden in figuur 31. De voedselopnames over de verschillende periodes - berekend volgens (30) - staan in Tabel XIV. Voor de berekening hiervan zijn de aantallen per lengteklasse uit Tabel XIII gebruikt en de gemiddelde weektemperaturen (NIOZ-haven) uit figuur 30. De temperaturen van de eerste en de laatste periode lagen onder de 10°C , en hier mogen wij formule (15) niet meer gebruiken om de "daily rations" te bepalen. Bij hele lage temperaturen is de daily ration bijna proportioneel met het lichaamsgewicht (zie 2.3.1). De daily ration tijdens de eerste periode ($T=6,1^{\circ}\text{C}$) is daarom geschat op 10% van de biomassa. Voor de laatste periode ($T=8,3^{\circ}\text{C}$) is de daily ration van de lengteklassen 1 en 2 op 37% van het gewicht geschat. Voor de lengteklassen 3,4 en 5 zijn percentages van respectievelijk 17,13 en 10% gebruikt en voor grotere garnalen 7% (op basis van Fig. 6). De som van de voedselopnames over alle periodes bedraagt 26,1 gram AVD/m² (zie

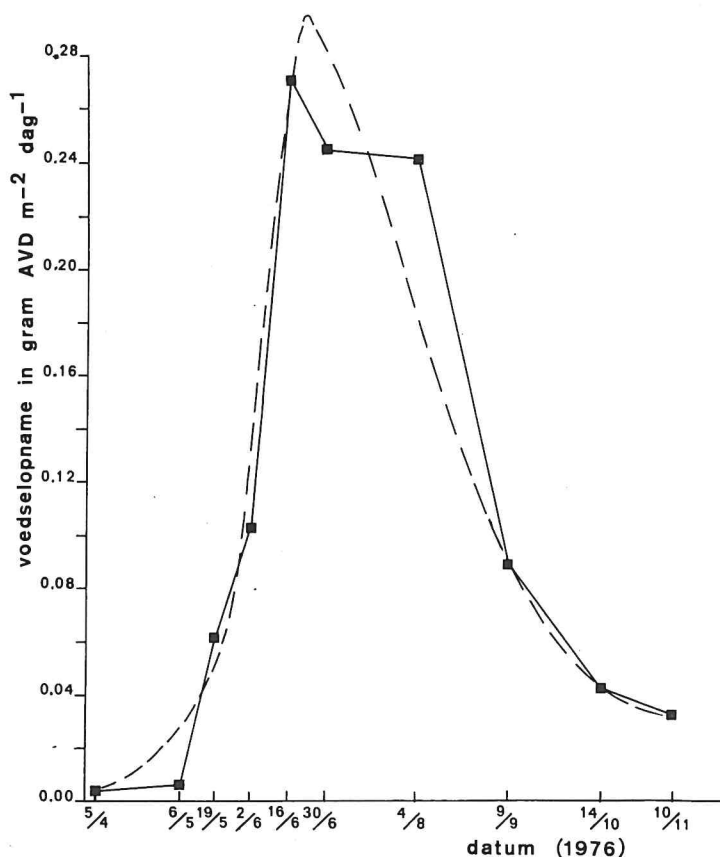


Fig. 31. Veranderingen in de dagelijkse voedselopname van de garnalenpopulatie die we met hoogwater op het Balgzand aantreffen.

blz. 85)! Dit is beschouwd als de jaarlijkse voedselopname van de garnaal op het Balgzand. De voedselopname over de maanden december, januari, februari en half maart is hierbij niet meegeteld. De zeewatertemperatuur is in deze maanden echter op zijn laagst (onder de 6°C) zodat we hierdoor de voedselopname nauwelijks onderschatten (ongeveer met 1 gram AVD/m².jr.). Dit betekent dat de garnalen op het Balgzand meer eten dan de belangrijkste overige secundaire consumenten tezamen. Een ruwe schatting van de totale voedselopname van vogels, vissen (scholbot en grondels) en strandkrabben op het Balgzand ligt in de

Tabel XIV

De voedselopname van de garnalen op het Balgzand.

Periode	Vis-week	Aantal dagen	\bar{T} (°C)	F opn/dag (grAVD/ 10 ³ m ²)	F opn/periode (grAVD/ 10 ³ m ²)
19/03 t/m 21/04	1	34	6,1	4	124
22/04 t/m 12/05	2	21	10,4	6	125
13/05 t/m 26/05	3	14	14,7	61	848
27/05 t/m 09/06	4	14	14,2	103	1443
10/06 t/m 23/06	5	14	18,0	271	3789
24/06 t/m 16/07	6	23	22,2	245	5629
17/07 t/m 22/08	7	37	19,2	242	8951
23/08 t/m 20/09	8	29	16,4	90	2613
21/09 t/m 26/10	9	37	13,3	43	1585
27/10 t/m 24/11	10	29	8,3	33	945
Som van de voedselopname over alle periodes:					26.051 +

buurt van 20 gram AVD/m².jr. (VAN BEEK, 1976).

De voedselopname van 26,1 gram AVD/m².jr. is bijzonder hoog als we deze vergelijken met de schatting van 30 gram AVD/m².jr. voor de produktie van de macrobenthos op het Balgzand (BEUKEMA, pers. med.). Deze schatting betreft dieren die niet door een 1 mm zeef gingen. De meeste voedselorganismen van de garnalen op de plaat behoren echter tot de micro- of meiofauna, waarvan de produktie niet of nauwelijks bekend is. Wel wordt sinds 1976 meiofauna-onderzoek verricht op het Balgzand. De voedselsamenstelling hangt onder andere af van het formaat van de garnaal. In het vorige hoofdstuk hebben we gezien dat de plaat het belangrijkste verspreidingsgebied is voor de garnaaltjes tot een lengte van 20 à 25 mm. Tot een lengte van ± 15 mm zijn de garnalen bijna volledig op de plaat aangewezen. Uit de berekening van de jaarlijkse voedselopname blijkt dat het leeuwendeel van de 26,1 gram geconsumeerd wordt door garnalen van 10 tot 25 à 35 mm. De hiervolgende gegevens over de voedselsamenstelling die ontleed zijn aan PLAGMANN

(1939) moeten in dit licht worden gezien.

In de loop van zijn leven schakelt de garnaal over op een ander dieet. Deze overgang vindt plaats bij een lengte van ongeveer 30 mm! Kleinere garnalen eten vooral *Corophium volutator*, detritus, foraminiferen, copepoden en larven van slakken, schelpdieren en balanus. Genoemde organismen zijn, op *Corophium volutator* na, allemaal veel kleiner dan 1 mm. Ook amoëboïde protozoën behoren tot het dieet. Ganaaltjes kleiner dan 15 mm hebben bovendien een sterke voorkeur voor bodemdiatomeeën. Bij LK 1 en LK 2 komen deze respectievelijk in 82 en 44% van de magen voor. Op het Balgzand vinden we een enorme produktie van bodemdiatomeeën. Vanaf half april is de bodem maandenlang bedekt met een bruin laagje kiezelwier (DE VLAS, pers. med.) CADÉE en HEGEMAN (1974) bepaalden dat de jaarlijkse produktie van de microflora, voornamelijk bestaande uit bodemdiatomeeën, circa 100 gr C/m² bedroeg (≈ 250 gr AVD/m²) op de platen van de westelijke Waddenzee. De totale produktie van al de genoemde voedselorganismen bij elkaar zal dermate groot zijn dat hierdoor makkelijk in de consumptiebehoeften van de garnaal op de plaat voorzien kan worden. Het voedsel van garnalen groter dan 30 mm bestaat vooral uit wormen, tweekleppigen, amphipoden en mysidaceae. Gezien het formaat van deze prooidieren behoren zij bijna allemaal tot het macrobenthos. Een uitzondering hierop vormen de jonge mosselen, die gegeten worden bij lengtes van 0,18 tot 0,53 mm. Het voedsel van de garnalen in de geulen van de Waddenzee zal, gezien het formaat van deze garnalen, wel voor een groot gedeelte uit organismen van het macrobenthos bestaan. Vanuit deze invalshoek bezien lijkt een eerste schatting van 10 à 15 gram AVD/m².jr. voor de produktie van het macrobenthos in de Waddenzee in de gebieden beneden de laagwaterlijn (BEUKEMA, 1976) aan de kleine kant

als we denken aan de enorme aantallen garnalen die hier aangetroffen worden.

Op drie manieren kunnen er fouten zijn geslopen in de berekening van de voedselopname: via de netefficiency-curve (fig. 19), de formule voor de daily rations (15), en de weektemperaturen. Voor een discussie over de juistheid van de netefficiency en de daily rations verwijs ik in de eerste plaats naar 2.4. en 3.4. In beide gevallen lijken de bepalingen betrouwbaar. Er zijn wel twee argumenten tegen het toepassen van laboratoriumbevindingen om de voedselopname in het veld te berekenen. Het eerste is het eenzijdige voedselaanbod in het laboratorium. Het tweede is dat de garnaal op het Balgzand zelf zijn voedsel bij elkaar moet scharrelen, en dit moet waarschijnlijk ook nog bijna geheel bij hoogwater gebeuren. In het laboratorium was het voedsel 24 uur per dag bereikbaar zonder er iets voor gedaan hoefde te worden. De gevonden daily rations betekenen daarom vermoedelijk een overschatting. Hiertegenover staat dat we bewust onderschattingen hebben gemaakt door de keuze van de rekenmethode en door het verwaarlozen van de extra-voedselopname t.g.v. cannibalisme. Bovendien eten de garnalen overdag in het laboratorium ook maar af en toe. Het leek alsof zij zich totaal verzadigden en vervolgens lange tijd nodig hadden voor het verteren van het voedsel. Alles bij elkaar genomen zullen we geen erg grote fout maken als we de daily rations in het veld berekenen met formule (15). Een laatste fout kan schuilen in het gebruiken van de haventemperaturen voor de berekening. De temperaturen op het Balgzand zullen binnen een etmaal veel sterker fluctueren. De mate van deze fluctuaties hangt af van zoveel omstandigheden dat een serieuze correctie hiervoor prakties gezien niet haalbaar is.

Juistheid van de voedselopname - De groeisnelheid hangt

onder meer af van het voedselaanbod. De groeisnelheid van de garnalen op het Balgzand is bekend voor één korte periode (zie 5.3.3.). Deze lag hoger dan de groeisnelheden die tijdens het uitgebreide voedselopname-experiment in het laboratorium gemeten werden bij temperaturen die veel gunstiger waren (Tab.5 fig. 9 en 10). Deze hoge groeisnelheid duidt erop dat in de tweede helft van mei zelfs al voldoende voedsel aanwezig was. Dit betekent dat de in het laboratorium bepaalde daily rations goed bruikbaar zijn voor de berekening van de voedselopname op het Balgzand. KUIPERS (1977) bepaalde de voedselopname van de schollenpopulatie op het Balgzand over 1973. Deze bedraagt 5 gram AVD/m².jr. De biomassa van de garnalen op het Balgzand is zeker een aantal malen groter dan die van de schollen. Een ongeveer vijf keer zo grote voedselopname is dus niet zo vreemd! Het is wenselijk dat op een of andere manier gecontroleerd wordt of de gevonden daily rations wel juist zijn. De Bajkov-methode komt hiervoor het meest in aanmerking (zie 2.1.).

5.3.2. Biomassa tijdens hoog- en laagwater getijdenmigraties

De veranderingen in de biomassa van de garnalen op het Balgzand en in het Amsteldiep zijn te zien in figuur 32 (zie tevens Tab. XV). De biomassa neemt in de tweede helft van mei sterk toe. De plotselinge afname in begin juli op de plaat werd veroorzaakt door het verdwijnen van vooral de iets grotere garnalen na een zeer warme periode. Gemiddeld kwam de biomassa zowel op de plaat als in de geul niet boven de 1 gram AVD/m². De hoogste dichtheden die we plaatselijk aantroffen waren respectievelijk 3,6 en 3,1 gram. Het jaarlijkse gemiddelde van de biomassa van de garnalen die we met hoogwater op de plaat

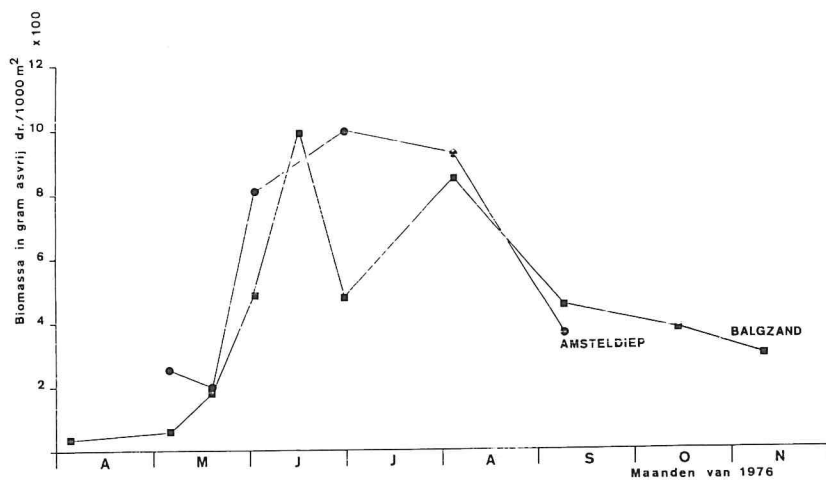


Fig. 32. Het verloop van de biomassa op het Balgzand en in de geul (Amsteldiep) gedurende 1976.

Tabel XV

Biomassa van de garnaal op het Balgzand en in het Amsteldiep tijdens hoogwater.

Datum	Biomassa (gram AVD/1000m ²)	
	Balgzand	Amsteldiep
2/7 april	36,4	-
5/6 mei	61,4	259,9
18/19 mei	182,0	202,1
1/2 juni	486,5	808,6
15/16 juni	991,4	-
29 juni/1 juli	478,8	995,1
3/4 aug	849,0	922,6
1/15 sept	452,4	363,8
13/14 oct	376,9	-
9/11 nov	293,4	-

vinden (na de interpolatie van de maanden december t/m maart) bedraagt 0,34 gram AVD/m².jr. BEUKEMA (1976) vond bij laagwaterbemonsteringen eenjaarijks gemiddelde biomassa van 0,1 gramgarnaal per m² voor de getijdengebieden van de Waddenzee. Deze laagwaterpopulatie is te vinden op die delen van de platen die niet te droog worden of waar een klein laagje water

blijft staan. Het is zeker dat het hier om stationaire beesten gaat, waarvan de lengte in het algemeen kleiner is dan 20 mm. De overgang ligt tussen 20 en 25 mm. Lengtes daarboven worden zo goed als niet aangetroffen (BEUKEMA, pers. med.). De gemiddelde biomassa tijdens hoogwater van de garnalen kleiner dan 20 mm plus de helft van de biomassa van de garnalen tussen de 20 en de 25 mm bedraagt eveneens 0,1 gram AVD/m².jr. Het ziet er dus naar uit dat verreweg het grootste deel van de garnalen kleiner dan 20 mm met laagwater op de plaat achter blijft. Dit impliceert dat de grotere garnalen wel getijdenritmiek zouden vertonen. Het pleit voor de juistheid van de netefficiency-curve die gebruikt werd voor het corrigeren van de aantallen (hoogwater) dat de biomassa's van de garnalen kleiner dan 20 mm op het Balgzand bij hoog - en laagwater zo goed overeenkomen. Juist voor deze kleine garnaaltjes waren de correctie-factoren namelijk erg groot.

HARTSUYKER (1966) vond aan de rand van de plaat getijdenritmiek bij garnalen, maar hij werkte hoogstens op een afstand van 50 m van de geul. In zijn vangst (juli/augustus) kwamen, zelfs als we rekening houden met behoorlijke correctie-factoren voor de netefficiency, heel weinig garnalen kleiner dan 20 mm voor (mazen van het net 5 x 5 mm). Dit kan er óók op wijzen dat deze garnaaltjes op de platen blijven. Hij suggereert dat de migraties alleen over korte afstanden plaatsvinden. Dit beeld lijkt juist, want we kunnen niet verwachten dat garnalen zich over grote afstanden verplaatsen, tenzij zij bv. door de sterke ebstroom in de prielen neegesleurd worden. Omdat we wel bijna overal op de plaat grotere garnalen aantreffen lijkt het waarschijnlijk dat deze zich met laagwater terugtrekken in de dicht bij gelegen prielen en geulen.

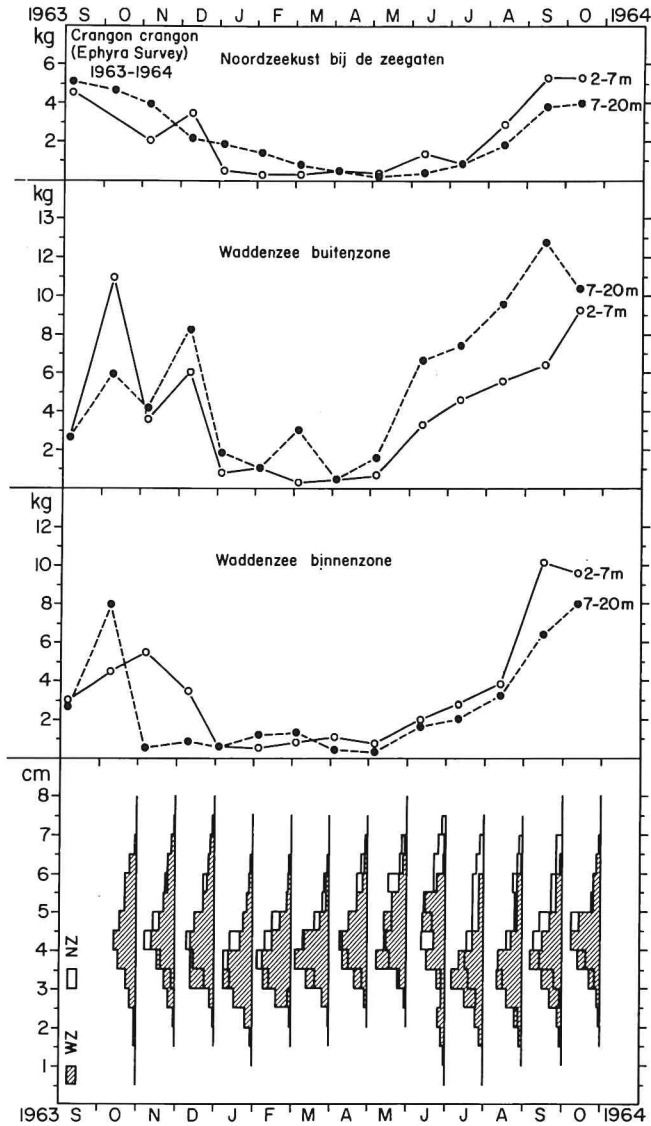


Fig. 33. De seizoensfluctuatie in aantallen en lengteverdeling van garnalen (*Crangon crangon*) in de Waddenzee. Gegevens uit de Ephyra Surveys 1963/64. De lengteverdeling is gemeten in 0.5 cm klassen en weergegeven als een % frequentie verdeling, gearceerd Waddenzee, niet gearceerd Noordzeekust bij de zeegaten. De hoeveelheden garnaal zijn gemeten als liters (≅ kilogrammen) per 1000 m². De getrokken lijnen geven de gemiddelde waarden over 6-8 trekken per maand op diepten van 2 tot 7 meter, de gestippelde lijnen geven de gemiddelden van 7-10 trekken per maand op diepten van 7 tot 20 meter. De binnenzone van de Waddenzee is het gebied grenzend aan de afsluitdijk en de Friese kust, de buitenzone is het gebied grenzend aan de Wadden eilanden, van Texel tot Terschelling.

5.3.3. Groei in relatie met milieu-factoren

Omdat de garnalenpopulatie op de plaat in de loop van de zomer een voortdurende vestiging van pas gemetamorfoseerde dieren, en een wegtrekken naar de geulen van grotere garnalen vertoont, is de groeisnelheid op de plaat niet te bepalen. Alleen eind mei was de groei prachtig te volgen. De eerste broedgolf arriveerde half mei, en de gemiddelde lengte van de lengteklassen 1 t/m 5 was op dat moment 10,8 mm (fig. 25). Tegelijkertijd waren er nog geen garnaaltjes van deze broedgolf in het Amsteldiep te vinden. Bij een zeewatertemperatuur van 14,5°C nam de gemiddelde lengte op de plaat in twee weken toe tot 17,5 mm. Dit is zelfs nog een onderschatting want er waren nu wel garnaaltjes van de eerste broedgolf in het Amsteldiep te vinden en het zijn vooral de iets groteren die doorschuiven naar de geulen! Een lengtetoename van meer dan 6,8 mm in twee weken bij deze lage temperatuur is, in vergelijking met de uitkomsten van de laboratorium experimenten erg groot. Een dergelijke groeisnelheid werd in het laboratorium alleen tijdens het doorgroei-experiment geregistreerd bij 25°C. De omstandigheden op het Balgzand moeten dus qua temperatuur en voedselaanbod bijzonder gunstig zijn geweest. Het is een bekend verschijnsel dat in het voorjaar de temperaturen op de plaat met laagwater in de ondiepe poelen veel hoger kunnen zijn (tot 30°C) dan de luchttemperaturen (deze informatie is afkomstig van verschillende medestudenten). Ook met hoogwater zal het water op de ondiepe plaatsen op zonnige dagen flink opgewarmd worden. Mogelijk veroorzaken deze hoge temperaturen de snelle groei van de kleine garnalen op de plaat. Deze snelle groei verhoogt de overlevingskansen van de jonge garnalen aanzienlijk (BODDEKE, 1976b).

Groei: een controversionele zaak - Volgens TIEWS (1967, blz. 3-18) bereiken vrouwtjesgarnalen 9 à 10 maanden na het uitkomen van de eieren een lengte van 50 mm, en mannetjes na 19 à 21 maanden. BODDEKE (1976b) berekende daarentegen dat garnalen die in de periode vanaf januari t/m augustus geboren worden, na 4 maanden reeds een lengte van 52 mm bereiken. Garnalen die tussen augustus en januari geboren worden zouden echter langzamer groeien. Het meest gedetailleerde beeld van de groei krijgen we als we de groei kunnen blijven volgen gedurende de verschillende levensfasen tussen het uitkomen van het ei en bv. het bereiken van een lengte van 52 mm (consumptiegarnalen). De duur van de larvale ontwikkeling wordt geschat op ongeveer 5 weken (TIEWS, 1967; blz. 3-8). In deze periode groeien de garnalen van zo'n 0,6 tot ongeveer 5 mm. Omdat de temperatuur zowel een grote invloed heeft op de duur van de ei-ontwikkeling (TIEWS, 1967; blz. 3-6 t/m 3-9) alsook op de groeisnelheid van vooral de kleine postlarvale garnalen (fig. 10), lijkt het waarschijnlijk dat ook de duur van de larvale ontwikkeling afhankelijk zal zijn van de temperatuur. Onderzoek hiernaar, om ons inzicht in de groeisnelheid te vergroten, verdient daarom aanbeveling. TIEWS (1967; blz. 3-19) vermeldt dat de groeicurves voor garnalen van beider zexe afzonderlijk werd bepaald door MEIXNER (1966b) bij een temperatuur van 14^o C. Hij voegt hieraan toe dat dit ongeveer 4 graden hoger is dan de gemiddelde jaartemperatuur aan de Duitse kust. Hierdoor ontstaat de suggestie dat de groeisnelheid in de natuur lager zal liggen dan in MEIXNER'S experimenten. Aangezien de temperatuur de groeisnelheid sterk beïnvloedt en deze invloed groter is naarmate de garnaal kleiner is (zie 2.3.3.) moeten we in eerste plaats bekijken bij welke temperaturen de kleinere garnalen opgroeien. Tijdens de eerste groeifase na de larvale

ontwikkeling bevinden de garnalen zich in het getijdengebied.

De temperaturen op de plaat in voorjaar en zomer (de voor- naamste vestigingsperiode) zijn gunstig voor de kleinste gar- nalen waarvan het groeimaximum bij een temperatuur van 23°C of hoger ligt (zie 2.4.). Het voedselaanbod op de plaat is ruim en de samenstelling ervan beantwoordt aan de behoeften van deze garnaaltjes. De migratie naar de geulen bij een lengte van 20 à 25 mm -met als vermoedelijk tussenstadium de prielen- krijgt zin als we het zien als een overgang naar lagere tem- peraturen en een andere voedselsamenstelling. Het groeimaxi- mum verschuift nl. ook naar lagere temperaturen en het dieet ondergaat ingrijpende veranderingen bij lengtes van achtereen- volgens ± 15 en ± 30 mm (5.3.1.). Dit zou betekenen dat garnal- en afhankelijk van de lengte een biotoop uitzoeken waar de omstandigheden qua temperatuur en voedselaanbod het meest gun- stig zijn voor de groei. De sterke verandering in de samen- stelling van de hoogwaterpopulatie na een zeer warme periode (4.3.) versterkt de gedachte aan een selektieve keuze voor be- paalde temperaturen. De groeisnelheid zal in dit geval voor alle groepen ongeveer maximaal zijn. Op basis van de groei- curves (fig. 10) en rekening houdend met een larvale ontwik- keling van 5 weken zou de garnaal dan in 6,5 maand een lengte van 50 mm kunnen bereiken. De groeisnelheid in het veld ligt echter bijna zeker hoger dan volgens de groeicurves (zie 2.3. 3.).

5.3.4. Produktie - het getijdengebied als kinderkamer-

Aan de hand van Tabel IV is bepaald dat we een "conversion efficiency" van 12% kunnen hanteren voor het getijdengebied (hoge temperaturen, kleine garnaaltjes). Deze schatting is aan de voorzichtige kant. MEIXNER, (1966b) geeft bv. schattingen

van 32% voor mannetjes en 46% voor vrouwtjes. Zijn "conversion efficiencies" liggen echter erg hoog in vergelijking met de normale "range" van waarden. Op basis van de berekende voedselopname van 26,1 gram AVD/m².jr. en een "conversion efficiency" van 12% bedraagt de produktie 3,13 gram AVD/m².jr. De gemiddelde biomassa was bepaald op 0,34 gram AVD/m².jr. De "turn-over" (P/\bar{B}) is dus 9,2. De "turn-over" geeft aan dat in één jaar tijd de gemiddelde biomassa 9,2 keer volkomen vervangen is.

Een waarde van 9,2 is erg hoog in vergelijking met de "turn-over" van *Crangon crangon* op de Noordzee die op 3 wordt geschat (REDANT, 1976; blz. 12). Maanden achtereen is er echter bijna voortdurend settlement van garnaltjes in het tijdgebied. De eerste en snelste groeifase vindt hier plaats en vervolgens verlaten de garnaltjes bij een lengte van 20 à 25 mm definitief de plaat. Dit verklaart een dergelijke hoge P/\bar{B} -waarde. De reciproke waarde van de "turn-over" geeft een grove benadering van de gemiddelde duur van de aanwezigheid van de garnalen op de plaat. Bijna de totale produktie zal plaats vinden tussen half mei en ongeveer december. Buiten deze 6 à 7 maanden stelt ook de biomassa weinig voor. De "turn-over" moet dus eigenlijk over deze periode worden berekend. De gemiddelde biomassa tijdens het groeiseizoen ligt wat hoger (0,43 gram AVD/m²) zodat de "turn-over" in werkelijkheid eerder in de buurt van de 7 zal liggen. Dit betekent dat de garnalen gemiddeld zo'n 4 weken op de plaat aanwezig zullen zijn. In deze korte periode groeien zij van 5 tot 20 à 25 mm (i.e. de gemiddelde lengte op de plaat gedurende het grootste deel van het groeiseizoen, Tabel XIII; zie ook fig. 12).

De garnaal is een belangrijk voedselorganisme voor veel vogels en vissen. Een deel van de produktie van 3,13 gram

AVD/m².jr. zal dus verdwijnen in de maag van deze predators. Daarnaast produceert de garnaal nog zo'n 0,25 à 1,0 gram AVD/m².jr. (i.e. 1 à 4% van de voedselopname, zie 2.3.2.) aan chitine pantsers die bij de vervellingen afgeworpen worden. Dit zal gedeeltelijk ten goede komen aan ectobacteriën. Hieronder volgt een schatting van wat de belangrijkste predators in het getijdengebied aan garnaal eten.

De voedselopname van de vogels op het Balgzand - voornamelijk meeuwen en steltlopers - bedraagt ± 6 gram AVD/m².jr. (SWENNEN, pers. med.). Hiervan bestaat 16% uit crustaceën (SWENNEN, 1975) waarvan garnalen het merendeel zullen uitmaken. Het aandeel van garnalen in het voedsel van deze vogels is geschat op 12% van het totaal, wat een predatie van 0,72 gram AVD/m².jr. oplevert. De schol eet per jaar 5 gram AVD/m². waarvan 0,74 gram uit crustaceën bestaat (KUIPERS, 1977). Garnalen zullen naar schatting 2/3-deel hiervan uitmaken. De schol eet dus 0,50 gram AVD/m².jr. aan garnalen. Deze schatting is waarschijnlijk te hoog omdat het hier een uitzonderlijk goed schol-jaar betrof. De voedselopname van de bot is niet bekend, maar gezien de verhouding tussen de biomassa van de schol en de bot zal de laatste 5 à 10 keer minder eten dan de schol, zodat de voedselopname 0,5 à 1,0 gram AVD/m².jr. zal bedragen. Een aanzienlijk deel hiervan - naar schatting 50% - bestaat uit garnalen. De predatie van bot op garnalen bedraagt dus globaal 0,25 à 0,50 gram AVD/m².jr. VAN BEEK (1976) bepaalde dat de zee- en de wadgrondels tesamen 1,4 gram AVD/m².jr. consumeren op de plaat. Zelf zegt Hij vermoedt dat dit getal ongeveer 2,5 keer te hoog zal zijn. De voedselopname zal dus meer in de buurt van de 0.56 gram liggen. Globaal de helft hiervan betreft garnalen, zodat de grondels per jaar 0,28 gram AVD/m² aan garnalen eten.

In het getijdengebied zouden de puitaal en de botervis verder nog een rol kunnen spelen als predator op *Crangon crangon*. De aantallen van deze twee soorten op het Balgzand zijn echter vrij gering. Knorhanen komen alleen in de geulen voor. Kannibalisme treedt pas op bij garnalen groter dan 40 mm. Tot een lengte van zo'n 70 mm zijn de soortgenoten een nevenbestanddeel van het voedsel. Pas voor garnalen groter dan 70 mm vormen de soortgenoten een belangrijke bron van voedsel (PLAGMANN, 1939). Gezien de lengtesamenstelling van de garnalen op de plaat zal hier nauwelijks sprake zijn van kannibalisme. De predatie op *Crangon crangon* in het getijdengebied zou dus naar schatting in totaal ongeveer 1,8 à 2,0 gram AVD/m².jr. bedragen, wat zo'n 60% van de produktie zou vertegenwoordigen.

Hoe belangrijk het getijdengebied is voor garnalen van 5 tot 20 à 25 mm blijkt onder andere uit de volgende bevindingen:

- Het hele jaar door komen er nauwelijks garnalen kleiner dan 15 mm voor in het Amsteldiep, terwijl we hiervan op de plaat steeds grote aantallen aantreffen.
- De eerste helft van september was zeker 80% van de garnalen op de plaat kleiner dan 25 mm, terwijl op dat moment in een zwin aan het Texelse strand slechts 0,64% van 1250 gemeten garnalen tussen de 20 en 25 mm groot was, en hier überhaupt geen garnalen kleiner dan 20 mm werden aangetroffen. Het lijkt de moeite waard na te gaan of er enige vestiging van betekenis plaats vindt van pas gemetamorfoseerde garnalen in de ondiepe strandzones van de Noordzee.
- De aantallen garnalen in de Waddenzee nemen al in juni en juli enorm toe. Deze toename wordt vooral veroorzaakt door jonge garnalen ("Ephyra"-tochten 1963/1964). Deze garnalen behoren tot de eerste broedgolf en zijn afkomstig van de

platen waar ze in de eerste maand na hun vestiging (in mei) een snelle groei hebben doorgemaakt. De aantallen in de Noordzee beginnen pas twee maanden later - in augustus - op te lopen. Dit geeft aan dat de garnaal minstens de eerste drie maanden na de larvale levensfase in de Waddenzee doorbrengt. Het getijdengebied van de Waddenzee, dat wat betreft het Nederlandse deel zo'n 1800 km² beslaat, vervult ook voor *Crangon crangon* een zeer belangrijke kinderkamer-functie.

6. LITERATUUR

- ANONIEM, 1975. Project 7.2. Het vangen van rode steurgarnalen (*Pandalus borealis*).-Jaarverslag Visserij 1975: pp 330-331.
- BAAN, S.M. VAN DER, 1975. Migration of *Crangon crangon* in surface waters near de "Texel" lightship.-Neth. J. Sea Res., 9 (3-4): 287-296.
- BEEK, F.A. VAN, 1976. Aantallen, groei, productie en voedselopname van de zandgrondel (*P. minutus*) en de wadgrondel (*P. microps*) op het Balgzand.-Neth. Inst. Sea Res., Verslagen nr. 1976-9.
- BEUKEMA, J.J., 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea.-Neth. J. Sea Res. 8 (1): 94-107.
- , 1976. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea.-Neth. J. Sea Res. 10 (2): 236-261.
- BODDEKE, R., 1975a. Autumn migration and vertical distribution of the brown shrimp *Crangon crangon* L. in relation to environmental conditions.- In: Harold Barnes (Ed.). Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp., 1975: pp 483-494. Aberdeen University Press.
- , 1975b. Changes in the stock of brown shrimp (*Crangon crangon* L.) in the coastal area of the Netherlands.- ICES, Symposium on the Changes in the North Sea Fish Stocks and their Causes, no. 37.
- , 1976a. The seasonal migration of the brown shrimp *Crangon crangon*. -Neth. J. Sea Res. 10 (1): 1-43.
- BODDEKE, R. & H.B. BECKER, 1976b. A quantitative study of the fluctuations of the stock of brown shrimp (*Crangon crangon*) along the coast of the Netherlands.- ICES, Special Meeting on Population Assessment of Shellfish Stocks No. 58.
- CADÉE, G.C. & J. HEGEMAN, 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea.-Neth. J. Sea Res. 8 (2-3): 260-291.
- CHAPMAN, D.W., 1971. Production.- In: W.E. Ricker. Methods for assesment of fish production in fresh waters. IBP Handbook 3 (2nd ed.): 199-214.
- DAVIS, G.E. & C.E. WARREN, 1971. Estimation of food consumption rates.- In: W.E. Ricker. Methods for assesment of fish production in fresh waters. IBP Handbook 3 (2nd ed.): 227-248.
- FONDS, M., 1975. The influence of temperature and salinity on growth of young sole *Solea solea* L.- 10th Eur. Symp. on Marine Biol., Vol. 1: 109-125.
- FONDS, M. & V.P. SAKSENA, 1976. The influence of temperature and food on growth and metabolism of young soles.-Report of research carried out at the Netherlands Institute for Sea Research.
- GROOT, S.J. DE, & J. APELDOORN, 1971. Some experiments on the influence of the beam trawl on the bottom-fauna.- ICES C.M. 1971/B:2.

- HARTSUYKER, L., 1966. Daily tidal migrations of the shrimp, *Crangon crangon* L.-Neth. J. Sea Res. 3 (1): 52-67.
- HEALY, M.C., 1971. The distribution and abundance of sandgobies, *Gobius minutus*, in the Ythan estuary.-J. Zool. Res. 9, London 163: 177-229.
- KLEIN BRETELER, W.C.M., 1975a. Growth and moulting of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*, in a natural population.-Neth. J. Sea Res. Vol. 9 (1): 86-99.
- , 1975b. Food consumption, growth and energy metabolism of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*.-Neth. J. Sea Res. 9 (3-4): 225-272.
- , 1976a. Settlement, Growth and production of the shore crab, *Carcinus maenas*, on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea.-Neth. J. Sea Res. 10 (3): 354-376.
- KUIPERS, B., 1973. On the tidal migration of young plaice (*Pleuronectes platessa*) in the Wadden Sea.-Neth. J. Sea Res. 6 (3): 376-388.
- , 1975a. On the efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*).-Neth. J. Sea Res. Vol 9 (1): 69-85.
- , 1975b. Experiments and field-observations on the daily food intake of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa* L.- In: Harold Barnes (Ed.). Proc. 9th Eur. Mar. Biol. Symp., 1975: pp 1-12. Aberdeen University Press.
- , 1977. On the ecology of juvenile plaice on a tidal flat in the Wadden Sea.-Neth. J. Sea Res. 11 (1): 56-91.
- LEEUEWEN, F. VAN, 1975. Verspreiding van verschillende garnalen soorten in de Zuidelijke Noordzee gedurende verschillende seizoenen.-Neth. Inst. Sea Res. Verslagen nr. 1975-8.
- LINDNER, J. MILTON & JAMES S. BAILEY, 1969. Distribution of the brown shrimp (*Penaeus aztecus aztecus* Ives) as related to turbid water photographed from space.- Fishery Bulletin 67 (2): 289-294.
- MEIXNER, R., 1966a. Eine Methode zur Aufzucht von *Crangon crangon* (L.) (Crust, Decap. Natantia),-Arch. Fisch. Wiss. 17 (1): 1-4.
- , 1966b. The effects of Food Supply on Moulting, Growth and Spawning of the Shrimp *Crangon crangon* (L.). ICES, Shellfish Committee, C.M. 1966/M: 5: 1-7.
- , 1969. Wachstum, Häutung und Fortpflanzung von *Crangon crangon* L. bei Einzelaufzucht.-Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch., 20 (2): 93-111.
- PLAGMANN, J., 1939. Ernährungsbiologie der Garnele (*Crangon vulgaris* Fabr.). Helgol. wiss. Meeresunters. 2: 113-162.
- REDANT, F., 1976. Epibenthos: dynamiek.-Synthese-rapport I.C.W.B. Partim: Epibenthos. Vol. 8.
- SWENNEN, C., 1971. Het voedsel van de groenpootruiter (*Tringa nebularia*) tijdens het verblijf in het Nederlandse Waddengebied.-Limosa 44 (3-4): 71-83.

- SWENNEN, C., 1975. Aspecten van voedselproductie in Waddenzee en aangrenzende zeegebieden in relatie met de vogelrijkdom.-Het Vogeljaar 23 (4): 141-156.
- TIEWS, K., 1967. Synopsis of biological data on the common shrimp *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758).- In: Proceedings of the world scientific conference on the biology and culture of shrimps and prawns. FAO Fish. Rep. 57 (4): 1167-1224.
- ZIJLSTRA, J.J., 1972. On the importance of the Waddensea as a nursery area in relation to the conservation of the Southern North Sea fishery resources.-Symp. Zool. Soc. Lond. no. 29, 233-258.
- ZIJLSTRA, J.J., & G. RAUCK, 1976. On the nursery-aspects of the Waddensea for some commercial fishspecies and possible long-term changes. -ICES Symposium on The Changes in the North Sea Fish Stocks and their Causes, no. 36.
- ZWAAN, A. DE, 1971. Het anaerobe koolhydraat metabolisme in de zeemossel *Mytilus edulis* L.-Proefschrift R.U. Utrecht.

