VRIJE UNIVERSITEIT BRUSSEL
Fakulteit Wetenschappen

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15

Konsumptie en produktie van post-larvale **Crangon crangon** (L.) (Crustacea, Decapoda) in de Belgische kustwateren

DEEL 1 : TEKST

Proefschrift ingediend tot het verkrijgen van de graad van Doctor in de Dierkunde door F. REDANT

Promotor: Prof. dr. Ph. POLK
Brussel, 1978

5817

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15

VRIJE UNIVERSITEIT BRUSSEL
Fakulteit Wetenschappen

Konsumptie en produktie van post-larvale **Crangon crangon** (L.) (Crustacea, Decapoda) in de Belgische kustwateren

DEEL I : TEKST

Proefschrift ingediend tot het verkrijgen van de graad van Doctor in de Dierkunde door F. REDANT

Promotor: Prof. dr. Ph. POLK
Brussel, 1978

Het lieve, roze garnaaltje,
dat zo verrukkelijk ziltig
zoet smaakt, is luxe geworden.
Als men ze tenminste gepeld
koopt. Het pellen is echter
zeer onaangenaam, tenzij
men er al drie kilo op heeft
zitten, dan gaat het gesmeerd.
Neem ze bij de kop, trek
het staarthulsje eraf, neem
het uitgepelde garnaaltje
ter hand, trek de kop eraf.
Verse garnalen zijn zo fijn,
dat zelfs mayonaise al
overdaad is. Alleen wat
citroensap en een waasje peper.
En een speelse Moezelwijn
(neem eens een Luxemburger,
zuiver als lentelucht en eigen
Benelux) of een Elzasser Pinot.

Wina Born.

DANKWOORD

Deze studie is tot stand gekomen, mede dank zij de wetenschappelijke raadgevingen en de technische bijstand van een groot aantal personen.

Dank aan mijn promotor, prof. dr. P. POLK, voor zijn steun en wetenschappelijk advies en voor zijn voortdurende interesse in de resultaten van het onderzoek.

Dank aan dr. P. HOVART, direkteur van het Rijksstation voor Zeevisserij te Oostende, die graag bereid was de nodige infrastruktuur ter beschikking te stellen en die het manuskript aan een kritische lektuur onderwierp.

Dank aan dr. ir. R. DE CLERCK voor zijn raadgevingen gedurende de planning en uitvoering van de onderzoekingen en voor het gebruik van de enorme stock aan gegevens over de kommerciële vispopulaties uit de kustzone.

Dank aan t. ing. N. CLOET, de heren R. ASPESLAGH, E. COUCKE en M. VAN RIJCKEGHEM en aan de bemanning van het onderzoekingsvaartuig 'Hinders', schipper G. NIERYNCK, werktuigkundige A. EEREBOUT en matrozen A. COENYE en G. LAHAYE, voor de vakkundige uitvoering van de bemonsteringen op zee.

Dank aan de heren R. ASPESLAGH en E. COUCKE voor hun gewetensvolle en plichtsgetrouwe hulp bij de laboratorium-analyses van de monsters en maaginhouden en voor het polykopiëren en verzamelen van de boekdelen.

Dank aan lic. G. CARIS, die steeds bereid was bij te springen op ogenblikken waarop de beschikbare hulpmiddelen ontoereikend bleken.

Dank aan lic. I. GABRIELS, die, in het kader van haar licentiaatsverhandeling, de maaganalyses op Agonus cataphractus (L.) uitvoerde.

Dank aan dr. ir. E. JASPERS en mej. I. SLABBINCK van het Instituut voor Zeewetenschappelijk Onderzoek te Bredene voor hun hulp bij de bibliografische studie en voor de vertaling van de samenvatting.

Dank aan mej. C. LESAFFRE voor het zorgvuldig uittikken van de 350 bladzijden tekst en tabellen.

Dank aan alle onderzoekers die door hun op- of aanmerkingen hebben bijgedragen tot de ontwikkeling van de ideën en koncepten die aan de basis van deze studie liggen.

Dank aan de Interministeriële Commissie voor Wetenschapsbeleid, het Instituut tot Aanmoediging van het Wetenschappelijk Onderzoek in Nijverheid en Landbouw, het Rijksstation voor Zeevisserij, het Laboratorium voor Ecologie en Systematiek van de Vrije Universiteit te Brussel en de Rijksdienst voor Arbeidsbemiddeling, die, door hun financiële steun, de realisatie van dit onderzoek mogelijk hebben gemaakt.

F. Redant

Bredene, mei 1978.

INHOUDSOPGAVE

Deel I : Tekst

DANKWOORD

INHOUDSOPGAVE

ABSTRACT pag. A.1

HOOFDSTUK 1 : Motivering en doelstellingen van het onderzoek 1.1

1.1. Motivering 1.1

1.2. Doelstellingen 1.3

1.3. Weergave van de resultaten 1.3

HOOFDSTUK 2 : Identiteit en geografische verspreiding van Crangon crangon (L.) 2.1

2.1. Taxonomie 2.1

2.2. Morfologie 2.2

2.2.1. Algemeen 2.2

2.2.2. Seksueel dimorfisme 2.3

2.3. Geografische verspreiding 2.5

HOOFDSTUK 3 : Evaluatie van de parameters die de abondantie en biomassa van de post-larvale Crangon crangon (L.) in de kustwateren beïnvloeden 3.1

3.1. Inleiding 3.1

3.2. Inventaris van de processen die de biomassa en de abondantie beïnvloeden 3.2

3.2.1. Nataliteit 3.2

3.2.1.1. Geslachtsrijpheid, fertilisatie en ovipositie 3.2

3.2.1.2. Voortplantingsperioden 3.4

3.2.1.3. Embryonale en larvale ontwikkeling 3.5

3.2.1.4. Mortaliteit in de embryonale en de larvale fase 3.7

3.2.2. Groei en geslachtsverandering 3.8
3.2.2.1. Groeiproces 3.8
3.2.2.2. Groeikurven 3.10
3.2.2.3. Geslachtsverandering 3.11
3.2.3. Konsumptie, faeces, excretie en respiratie 3.13
3.2.3.1. Voeding 3.13
3.2.3.2. Faeces, excretie en respiratie 3.15
3.2.4. Mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.) 3.15
3.2.4.1. Predatie-mortaliteit : demersale predatoren 3.15
3.2.4.2. Predatie-mortaliteit : visserij 3.18
3.2.4.3. Natuurlijke mortaliteit 3.20
3.2.4.4. Invloed van polluanten 3.21
3.2.5. Migraties 3.24
3.2.6. Synthese 3.25
3.3. Seizoenale fluktuaties in de densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren 3.26
3.3.1. Staalname en analyses 3.26
3.3.1.1. Technische gegevens 3.26
3.3.1.2. Staalname-procedure 3.27
3.3.1.3. Laboratorium-analyses 3.28
3.3.2. Berekening van de maandelijkse gemiddelde densiteit van Crangon crangon (L.) 3.28
3.3.3. Seizoenale fluktuaties 3.30
3.3.3.1. Bespreking van de seizoenale fluktuaties in de periode juli 1973/juni 1976 3.30
3.3.3.2. Oorzaken van de seizoenale fluktuaties 3.33
3.4. Kwalitatief konsumptie-produktie-model van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren 3.38

HOOFDSTUK 4 : Biomassa en abondantie van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren 4.1
4.1. Inleiding 4.1
4.2. Representativiteit van de geanalyseerde monsters 4.1

4.2.1. Representativiteit van de monsters ten opzichte van de reële samenstelling van de populatie op de staalname-stations 4.2

4.2.1.1. Opname-efficiëntie van de trawl 4.2

4.2.1.2. Selektiviteit van het net 4.3

4.2.1.3. Globale korrektiefaktoren voor de efficiëntie van de trawl 4.6

4.2.2. Representativiteit van de maandelijks bemonsterde stations ten opzichte van de Belgische kustwateren 4.7

4.3. Gemiddelde abondantie en biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren 4.8

4.3.1. Berekening van de jaarlijkse gemiddelde abondantie en biomassa 4.8

4.3.2. Gemiddelde abondantie en biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) 4.11

HOOFDSTUK 5 : Schattingen van de fluksen die de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) met de overige kom-partimenten van het ecosysteem verbinden 5.1

5.1. Inleiding 5.1

5.2. Konsumptie van de populatie 5.2

5.2.1. Kumulatieve voedselopname door Crangon crangon (L.) 5.2

5.2.2. Dagelijkse voedselopname van post-larvale Crangon crangon (L.) 5.3

5.2.3. Schatting van de konsumptie 5.6

5.3. Produktie van de populatie 5.7

5.3.1. Produktie door groei 5.7

5.3.2. Produktie van eieren 5.8

5.3.3. Schatting van de totale produktie 5.11

5.4. Synthese 5.12

HOOFDSTUK 6 : Evaluatie van het belang van de species uit de kustwater-ichthyofauna als predatoren van Crangon crangon (L.) 6.1

6.1. Inleiding 6.1

6.2. Inventaris van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren 6.2

6.3. Indeling van de kustwater-ichthyofauna volgens abondantie 6.3

6.4. Voeding van de species behorende tot de kustwater-ichthyofauna 6.4

6.4.1. Petromyzonidae 6.5

6.4.2. Carcharhinidae, Triakidae en Scyliorhinidae 6.5

6.4.3. Rajidae 6.6

6.4.4. Dasyatidae 6.6

6.4.5. Clupeidae 6.6

6.4.6. Engraulidae en Salmonidae 6.7

6.4.7. Anguillidae 6.8

6.4.8. Belonidae 6.8

6.4.9. Gadidae 6.8

6.4.10. Gasterosteidae 6.11

6.4.11. Syngnathidae 6.11

6.4.12. Zeidae 6.11

6.4.13. Mugilidae en Atherinidae 6.12

6.4.14. Serranidae, Carangidae, Sparidae, Mullidae, Trachinidae en Blennidae 6.12

6.4.15. Ammodytidae 6.13

6.4.16. Callionymidae 6.13

6.4.17. Scombridae 6.13

6.4.18. Gobiidae 6.14

6.4.19. Triglidae 6.15

6.4.20. Cottidae 6.15

6.4.21. Agonidae 6.16

6.4.22. Cyclopteridae 6.16

6.4.23. Bothidae 6.17

6.4.24. Pleuronectidae 6.17

6.4.25. Soleidae 6.19

6.5. Indeling van de kustwater-ichthyofauna volgens het belang van post-larvale Crangon crangon (L.) in de voeding 6.20

6.6. Belangrijkste predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren 6.21

HOOFDSTUK 7 : Abondantie en biomassa van de belangrijkste predatoren van Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren 7.1

7.1. Inleiding 7.1

7.2. Seizoenale fluktuaties in de densiteit van de belangrijkste predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.) 7.1

7.2.1. Staalname en analyses 7.1

7.2.2. Berekening van de maandelijkse gemiddelde densiteit van de demersale predatoren 7.2

7.2.3. Seizoenale fluktuaties in de densiteit van de demersale predatoren in de periode juli 1973/juni 1976 7.2

7.3 Schattingen van de abondantie en biomassa van de belangrijkste predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.) 7.6

7.3.1. Representativiteit van de geanalyseerde monsters 7.6

7.3.1.1. Representativiteit van de geanalyseerde monsters ten opzichte van de reële samenstelling van de populatie op de staalname-stations 7.6

7.3.1.2. Representativiteit van de maandelijks bemonsterde stations ten opzichte van de Belgische kustwateren 7.8

7.3.2. Abondantie en biomassa van de demersale predatoren 7.9

HOOFDSTUK 8 : Kwantitatieve maaganalyses van de belangrijkste predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.) 8.1

8.1. Inleiding 8.1

8.2. Methodiek 8.2

8.2.1. Herkomst van de geanalyseerde vissen 8.2

8.2.2. Maaganalyses 8.3

8.3. Verwerking van de waarnemingen 8.6

8.4. Numerieke kwantitatieve resultaten 8.10

8.4.1. Relatieve frekwentie waarmee de Caridea in de maaginhouden voorkomen 8.10

8.4.2. Gemiddeld aantal Caridea per maaginhoud 8.13

8.5. Kwantitatieve resultaten op gewichtsbasis 8.15

8.5.1. Relatie tussen het totaal gewicht en de lengte van de geanalyseerde vissen 8.15

8.5.2. Relatief gewicht van de maaginhouden ten opzichte van het totaal gewicht van de vissen 8.15

8.5.3. Gewichtssamenstelling van de maaginhouden 8.17

8.6. Lengte van de post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden 8.19

8.6.1. Relatieve frekwentie van de lengteklassen van Crangon crangon (L.) in de maaginhouden 8.19

8.6.2. Relatie tussen de lengte van Crangon crangon (L.) en de lengte van de predatoren 8.20

8.7. Algemene besluiten 8.22

HOOFDSTUK 9 : Hoeveelheden post-larvale Crangon crangon (L.) die dagelijks door de demersale predatoren worden gekonsumeerd 9.1

9.1. Inleiding 9.1

9.2. Dagelijkse konsumptie van post-larvale Crangon crangon (L.) door de demersale predatoren in aantal individuen 9.2

9.2.1. Methode 9.2

9.2.2. Verteringsduur van het voedsel bij vissen 9.3

9.2.2.1. Gastrische evakuatie 9.3

9.2.2.2. Overzicht van de faktoren die de verteringsduur beïnvloeden 9.4

9.2.2.3. Gemiddelde verteringsduur van post-larvale Crangon crangon (L.) 9.8

9.2.3. Gemiddeld aantal individuen post-larvale Crangon crangon (L.) dat dagelijks door de predatoren in de Belgische kustwateren wordt gekonsumeerd 9.9

9.3. Dagelijkse konsumptie van post-larvale Crangon crangon (L.) door de demersale predatoren in gewichtseenheden 9.10

9.3.1. Methode 9.10

9.3.2. Dagelijkse voedselopname door vissen 9.13

9.3.2.1. Overzicht van de faktoren die de voedselopname beinvloeden 9.13

9.3.2.2. Gemiddelde dagelijkse voedselopname van vissen 9.16

9.3.3. Gemiddelde hoeveelheid post-larvale Crangon crangon (L.) die dagelijks door de predatoren in de Belgische kustwateren wordt gekonsumeerd 9.17

HOOFDSTUK 10 : Visserij- en predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.) 10.1

10.1. Inleiding 10.1

10.2. Schatting van de jaarlijkse visserij- en predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), uitgedrukt in aantal individuen 10.2

10.2.1. Visserij-mortaliteit 10.2

10.2.2. Predatie-mortaliteit 10.4

10.3. Schatting van de jaarlijkse visserij- en predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), uitgedrukt in gewichtseenheden 10.7

10.3.1. Visserij-mortaliteit 10.7

10.3.2. Predatie-mortaliteit 10.8

10.3.3. Vervollediging van het konsumptie-produktie-model van post-larvale Crangon crangon (L.) 10.10

10.4. Slotbeschouwingen bij het konsumptie-produktie-model van post-larvale Crangon crangon (L.) 10.11

BIBLIOGRAFIE B.1

ABSTRACT

CONSUMPTION AND PRODUCTION BY POSTLARVAL CRANGON CRANGON (L.) IN THE BELGIAN COASTAL WATERS

Objectives.

The objectives of the investigations comprise three parts :

a. an accurate determination of the abundance and biomass of the postlarval Crangon crangon (L.) population in the Belgian coastal waters ;
b. a quantitative analysis on a yearly basis of the consumption and production by this population, including a detailed description of the yearly fishery- and predation mortality ;
c. the formulation of a quantitative consumption-production-model which describes the trophic relationships of the population of postlarval Crangon crangon (L.).

Method

The inventory of the biotic and abiotic factors, which influence the abundance and biomass of the population of postlarval Crangon crangon (L.), leads to a qualitative model of the interactions between this population and its environment. The seasonal fluctuations in the density of the population are explained by this model.

The estimates of the abundance and biomass of the population of postlarval Crangon crangon (L.) in the Belgian coastal waters are based on the results of monthly and half-yearly samplings. These estimates, together with bibliographic data on consumption, gross growth-efficiency

(K_1) and egg production, form the starting point for the calculation of total consumption and production by the population. The obtained results lead into a quantitative consumption-production-model of the population and conclude the first part of the investigations.

In the second part the production flux is approached from the point of view of the predators of the population (fishery and demersal predators). In the first place the fish species were classified according to their presumed importance as predators of Crangon crangon (L.). This grouping rests on a quantitative inventory of the ichthyofauna in the Belgian coastal area on the one hand, and on bibliographic data on the importance of Crangon crangon (L.) in the food of the various fish species on the other hand. Thereupon the abundance and biomass of the most important predators are estimated. The results of quantitative stomach analyses of these species lead to the calculation of the amount of postlarval Crangon crangon (L.) which is consumed daily by the various predator species. The combination of the data on the abundance and biomass of the predators, together with the data of their daily food uptake results into estimates of the total yearly predation mortality of postlarval Crangon crangon (L.). These estimates, completed with estimates of the yearly fishery mortality, are compared with the value of the total production by the population. This comparison ascertains to what extent the model is a reliable representation of the real situation.

Results.

The most important result of these investigations, which lasted from July 1973 till June 1976, can be summarized as follows :

1. The density of postlarval Crangon crangon (L.) shows regular seasonal fluctuations. Abundance (in number of individuals/m^2) and biomass (in gram/m^2) are maximal in September/November and minimal in May/July. The seasonal evolution of the biomass of adult, marketable Crangon crangon (L.), is in complete harmony with the seasonal fluctuations in the yield of the shrimp fishery (in kg catch/hour fishing). The yearly differences in the maximal density are due to differences in predation pressure during the years under review.

2. The seasonal evolution of the abundance and biomass of postlarval Crangon crangon (L.) is caused by the interaction between natality, recruitment, growth, mortality and migration. The synthesis of these data results into a qualitative model of the fluxes which connect the population of postlarval Crangon crangon (L.) with the other compartiments of the ecosystem. In this model (figure 3.24) the population is considered as a black box.

3. The average abundance of postlarval Crangon crangon (L.) in the Belgian coastal area (surface : 1150 km^2) is 7.11 $\pm$ 3.78 individuals/m^2. The average biomass is 106 $\pm$ 63 mg C/m^2. The sampling efficiency of the trawl was taken into account in the calculation of these data.

4. The daily food uptake (C_d) of the population was computed from (1) the results of aquarium experiments on the cumulative food uptake and the growth of Crangon crangon (L.) (MEIXNER, 1966a, 1967a and 1969a), (2) the relation between total length and weight of Crangon crangon (L.), (3) the estimated length distribution of the individuals in the population and (4) the sex ratio of the various length classes (BODDEKE, 1962a and TIEWS, 1967). The daily food uptake averages 0.032 mg C food/mg C Crangon crangon (L.). The mean yearly consumption

of the population ($\hat{C}$) is 1238 ± 736 mg C/m^2.

5. The gross growth-efficiency (K_1) was calculated in analogy to the average daily food uptake. The average gross growth-efficiency is 51.2 %. The production of the population by growth ($\hat{P}_g$) is 633 ± 376 mg C/m^2/year. The turnover of the population is 6.0 $year^{-1}$.

6. The egg production (P_e) was calculated from (1) the mean density of fertile females in the population, (2) the mean number of eggs per oviposition (HAVINGA, 1930 and MEYER, 1937) and (3) the mean number of ovipositions per year (HAVINGA, 1930 and TIEWS, 1954). The yearly egg production ($\hat{P}_e$) averages 2015 eggs/m^2 or 6.7 ± 4.2 mg C/m^2. From these 27.8 % or 1.9 mg C/m^2/year develop into larvae ($\hat{P}_{el}$). The remaining 72.2 % or 4.8 mg C/m^2/year are lost during the embryonic phase ($\hat{P}_{em}$).

7. The total production of the population, excluding the production of exuvae (P_{ex}), amounts to 640 + 376 mg C/m^2/year ($\hat{P}_g + \hat{P}_e$). From this 1.9 mg C/m^2/year goes, as larvae, to the plankton ($\hat{P}_{el}$). The remaining part, i.e. 640 ± 376 mg C/m^2/year ($\hat{P}_g + \hat{P}_{em}$), is available for emigration (M_e), natural mortality (P_{om}), fishery (P_{vi}), predation by demersal predators (P_{dp}) and predation by the Laridae (P_{la}). These results are the basis for the quantitative consumption-production-model of the population (figure 5.3).

8. The approach of the production flux of postlarval Crangon crangon (L.) from the point of view of its predators forms the second part of the investigations. The ichthyofauna of the coastal area comprises about 60 different fish species. These were classified according to their abundance in the coastal area on the one hand, and according to

their food preference for Crangon crangon (L.) on the other hand (table 6.3). The presumed importance of the various fish species as predators of Crangon crangon (L.) was deduced from this classification. The most important predators are Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.), Gadus morhua L., Ciliata mustela (L.), Pomatoschistus species, Trigla species, Agonus cataphractus (L.) and Liparis liparis (L.). Quantitative research of predation mortality focused on these species.

9. Gadus morhua L., Pomatoschistus species, Agonus cataphractus (L.) and Liparis liparis (L.) are present in the coastal area mainly during autumn and winter. Odontogadus merlangus (L.) is observed during the entire year. The biomass of this species however reaches a maximum during the second half of the year. Trigla species only appears in the coastal waters during summer, a distribution pattern which applies usually also to Trisopterus luscus (L.). This species is, however, also found in relatively large numbers in autumn. Ciliata mustela (L.) occurs year-round in small numbers.

10. Pomatoschistus species is the most abundant species in the coastal area (on the average 4461 $\pm$ 2264 individuals/10^4 m^2, followed by Odontogadus merlangus (L.) (98.1 $\pm$ 79.3), Agonus cataphractus (L.) (48.4 $\pm$ 35.6), Trisopterus luscus (L.) (47.3 $\pm$ 21.1), Trigla species (8.8 $\pm$ 4.9), Liparis liparis (L.) (4.0 $\pm$ 2.3),,Gadus morhua L. (1.6 $\pm$ 0.4) and Ciliata mustela (L.) (1.4 $\pm$ 1.0).

11. Odontogadus merlangus (L.) has the greatest biomass (on the average 73.9 $\pm$ 32.1 mg C/m^2),followed by Trisopterus luscus (L.) (28.9 $\pm$ 17.5), Pomatoschistus species (14.9 $\pm$ 7.8), Gadus morhua L. (4.4 $\pm$ 1.2), Trigla species (4.2 $\pm$ 0.7), Agonus cataphractus (L.) (1.5 $\pm$ 0.8), Liparis liparis (L.) (0.9 $\pm$ 0.7) and Ciliata mustela (L.) (0.4 $\pm$ 0.2). The sampling efficiency of the trawl was taken into account in the computation of these data.

12. Quantitative stomach analyses were performed on about 6200 fishes (table 8.1). Pomatoschistus species was not investigated. The bibliographic data on the food of this species (KUHL, 1961 and 1964) contain enough information to allow an accurate estimate of the predation mortality by this species. Fishes with an empty stomach were included in the analyses.

13. The incidence frequency of postlarval Crangon crangon (L.) (IF_{cc}) in the stomachs of the species under review was largest in Gadus morhua L. (74.8 % of the stomachs containing Crangon crangon), followed by Trigla species (67.8 %), Liparis liparis (L.) (63.0 %), Ciliata mustela (L.) (47.6 %), Trisopterus luscus (L.) (45.8 %), Odontogadus merlangus (L.) (44.3 %) and Agonus cataphractus (L.) (10.4 %).

14. The mean number of Crangon crangon (L.) ($\bar{N}_{cc}$) per stomach was highest in Trigla species (on the average 3.82 Crangon/stomach), followed by Gadus morhua L. (3.33), Liparis liparis (L.) (2.94), Ciliata mustela (L.) (1.65), Trisopterus luscus (L.) (1.54), Odontogadus merlangus (L.) (1.24) and Agonus cataphractus (L.) (0.43).

15. The average body weight ($\bar{W}_{vis}$), the average weight of the total stomach content ($\bar{W}_{m}$) and the average weight of Caridea ($\bar{W}_{c}$) and of Crangon crangon (L.) ($\bar{W}_{cc}$) in the stomachs increase exponentially with the length of the fishes. Crangon crangon (L.) represents more than 95 % of the total weight of the Caridea in the stomachs of all species but Agonus cataphractus (L.). In this species only 67.9 % of the weight of the Caridea consists of Crangon crangon (L.).

16. Most Crangon crangon (L.) which were found in the stomachs of these fish species were smaller than 45 mm. Only large Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.), Gadus morhua L. and Trigla species sometimes also feed on adult Crangon crangon (L.). The maximal length of the Crangon crangon (L.) in the stomach contents, increases linearly with the length of the predators. This does, however, not exclude that large fish still intensively prey upon small, juvenile Crangon crangon (L.).

17. The amounts of Crangon crangon (L.) which are consumed daily by the various predator species ($C_{cc,d}$) were computed from the results of the quantitative stomach analyses and from bibliographic data on digestion time and daily food uptake of fishes (table 9.3).

18. The greatest predation mortality of postlarval Crangon crangon (L.) (expressed in number of individuals/m^2/year) is caused by Pomatoschistus species, followed by Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.), Trigla species, Agonus cataphractus (L.), Liparis liparis (L.), Gadus morhua L. and Ciliata mustela (L.) (table 10.1). Total predation mortality ($\hat{P}_{dp}$) amounts to 14.12 $\pm$ 5.66 Crangon/m^2/year. This value should be considered as a minimal estimate of the real yearly predation mortality. Fishery mortality (P_{vi}) averages 1.14 $\pm$ 0.30 Crangon/m^2/year. Thus predation mortality is 12.4 times larger than fishery mortality. Only 2.7 % of the larvae which are produced yearly occur in the catches of commercial shrimp fishing or in the stomachs of demersal predators.

19. The greatest predation mortality of Crangon crangon (L.) (expressed in mg C/m^2/year) is caused by Odontogadus merlangus (L.), followed by Trisopterus luscus (L.), Trigla species, Gadus morhua L., Liparis liparis (L.), Pomatoschistus species, Agonus cataphractus (L.) and

Ciliata mustela (L.) (table 10.1). Total predation mortality ($\hat{P}_{dp}$) is minimally 126 ± 40 mg C/m^2/year and maximally 789 ± 236 mg C/m^2/year. The real value of the predation mortality lies between these extremes. Fishery mortality (P_{vi}) averages 100 ± 27 mg C/m^2/year. The sum of predation- and fishery mortality ($\hat{P}_{dp} + P_{vi}$) is minimally 226 ± 48 and maximally 889 ± 238 mg C/m^2/year. A comparison of the values of predation ($\hat{P}_{dp} + P_{vi}$) and production ($\hat{P}_{em} + \hat{P}_{g}$) shows that minimally 35.4 and maximally 100.0 % of the production by the population passes to the higher trophic levels.

20. The estimates of the population's biomass and of its consumption- and production fluxes constitute the final version of the consumption-production-model of the postlarval Crangon crangon (L.) population in the Belgian coastal waters (figure 10.1).

Hoofdstuk 1

MOTIVERING EN DOELSTELLINGEN VAN HET ONDERZOEK

1.1. Motivering.

Sinds 1970 worden, in het kader van de Interministeriële Commissie voor Wetenschapsbeleid (I.C.W.B.), onderzoekingen over de werking van het mariene ecosysteem in de Zuidelijke Noordzee uitgevoerd. Deze onderzoekingen moesten leiden tot de formulering van een uitgebreid simulatiemodel van de interakties tussen de biotische en abiotische kompartimenten van voornoemd ecosysteem. Dit model moet prognoses over de reaktie van het ecosysteem op perturbaties van allerlei aard en oorsprong mogelijk maken.

De bijdragen van de onderzoekers die zich op de biotische kompartimenten van het ecosysteem toelegden, mondden uit in schattingen van de biomassa van de verschillende kompartimenten en in schattingen van de fluksen die de kompartimenten met elkaar verbinden. De synthese van deze informatie leidde tot een sluitend kwantitatief overzicht van de trofische relaties binnen het mariene ecosysteem (figuur 1.1) (NIHOUL en POLK, 1977). Op deze wijze hebben de resultaten van de onderzoekingen in de Zuidelijke Noordzee in ruime mate bijgedragen tot een beter inzicht in de kompleksiteit van dit ecosysteem.

Het epibenthos s.l. vormt één van de kompartimenten die, in het kader van het Noordzee-projekt, werden onderzocht. Het epibenthos s.l. omvat alle sessiele of vagiele organismen die, gedurende hun adulte levensfase, op (epibenthos s.s.) of juist boven (hyperbenthos) de zeebodem leven (ODUM, 1971). Tot deze verzameling organismen behoren ondermeer volgende taxonomische groepen : Porifera, Coelenterata (Hydrozoa en Anthozoa), Mollusca (Gastropoda en Cephalopoda), Bryozoa, een deel van de Arthropoda (waaronder Decapoda) en Tunicata.

De studie van het epibenthos leidde tot een kwantitatief model waarin de biomassa en de belangrijkste trofische fluksen van dit kompartiment werden beschreven (figuur 1.2) (REDANT, 1977d). De biomassa van het epibenthos bestaat in hoofdzaak uit Macropipus bolsatus (Fabricius), Crangon crangon (L.), Asterias rubens L. en Ophiura species. Deze vier dominante species vertegenwoordigen samen ongeveer 90 % van de epibenthale biomassa in de Belgische kustzone (REDANT, 1977d).

Het kwantitatief konsumptie-produktie-model van het epibenthos was op vele punten op hypothesen en ekstrapolaties gesteund. De fundamentele kennis over de trofische en metabolische eigenschappen van de meeste epi- en hyperbenthale species was immers ontoereikend om nauwkeurige schattingen van de konsumptie en produktie toe te laten. Een gedetailleerd onderzoek over de ecologische karakteristieken van deze species was dan ook noodzakelijk om een preciesere formulering van de fluksen uit het model mogelijk te maken.

Crangon crangon (L.) (Nederlandse naam : garnaal of gewone grijze gargarnaal) is het meest geschikt om de gedetailleerde analyse van de trofische relaties van het epibenthos aan te vatten. In tegenstelling tot de meeste andere epibenthale organismen, is de wetenschappelijke literatuur over Crangon crangon (L.) zeer uitgebreid. Op het einde van vorige eeuw werden reeds onderzoekingen op deze species uitgevoerd. Sindsdien hebben tientallen onderzoekers hun aandacht op verschillende facetten van de biologie van Crangon crangon (L.) gekoncentreerd. De fundamentele kennis over de levensprocessen van deze species is dan ook voldoende omvangrijk om een kwantitatieve benadering van haar synecologie mogelijk te maken, zonder dat voorafgaandelijke, omstandige onderzoekingen over processen zoals voedselopname, groei, predatie, enz., noodzakelijk zijn. Crangon crangon (L.) is daarenboven de enige hyperbenthale species die een belangrijke rol speelt voor de Belgische kustvisserij. De resultaten van een onderzoek over de populatie-dynamische

processen van deze species zijn daarom ook vanuit visserij-biologisch oogpunt van belang.

1.2. Doelstellingen.

De schattingen van de fluksen, die een willekeurig kompartiment met de overige kompartimenten uit het ecosysteem verbinden, steunen ondermeer op de abondantie of de biomassa van het beschouwde kompartiment. De nauwkeurige bepaling van de grootte van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren, uitgedrukt in aantal individuen en in gewichtseenheden, vormt de eerste doelstelling.

Zowel de abondantie als de biomassa van deze populatie vertonen regelmatige seizoenale fluktuaties. Deze zijn het gevolg van de interaktie tussen biotische faktoren zoals nataliteit, recrutering, groei, mortaliteit en migratie. De inventarisatie van de processen die de abondantie en de biomassa beïnvloeden, leidt tot een kwalitatief model van de trofische relaties (konsumptie en produktie) van de populatie. De kwantitatieve analyse op jaarbasis van de konsumptie en produktie van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.), met inbegrip van een gedetailleerde beschrijving van de jaarlijkse invloed van visserij- en predatie-mortaliteit, vormt de tweede doelstelling.

De schattingen van de biomassa van de populatie en de schattingen van haar konsumptie en produktie vormen samen het kwantitatief konsumptie-produktie-model van post-larvale Crangon crangon (L.). De opbouw van dit model vormt de derde en laatste doelstelling van het onderzoek.

1.3. Weergave van de resultaten.

In deze paragraaf wordt, in het kort, de spreiding van de resultaten van het onderzoek over de verschillende hoofdstukken samengevat. Dit

overzicht schetst tegelijkertijd het algemeen werkplan van het onderzoek.

Na een inleiding over de taxonomie, morfologie en geografische verspreiding van Crangon crangon (L.) (hoofdstuk 2), volgt een overzicht van de biotische en abiotische faktoren die de abondantie en de biomassa van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) beïnvloeden (hoofdstuk 3). Deze inventaris leidt tot een kwalitatief model van de interakties tussen de populatie Crangon crangon (L.) en haar biotische omgeving. De seizoenale fluktuaties in de densiteit van de populatie worden aan de hand van dit model verklaard (hoofdstuk 3).

Op basis van de resultaten van de maandelijkse en halfjaarlijkse bemonsteringen worden vervolgens schattingen van de abondantie en de biomassa van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren geformuleerd (hoofdstuk 4). Deze schattingen vormen, samen met de bibliografische gegevens over de konsumptie, de bruto groei efficiëntie en de produktie van eieren, het uitgangspunt voor de berekening van de totale konsumptie en produktie van de populatie (hoofdstuk 5). De resultaten hiervan leiden tot een kwantitatief konsumptie-produktie-model van de populatie. Dit model sluit het eerste gedeelte van het onderzoek af (hoofdstuk 5).

In het tweede gedeelte wordt de produktie-fluks van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) vanuit het standpunt van de predatoren (visserij en demersale predatoren) benaderd. Op basis van de kwantitatieve inventaris van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren enerzijds en bibliografische gegevens over het belang van Crangon crangon (L.) in de voeding van de species behorende tot deze fauna anderzijds, worden de visspecies volgens hun belang als predator van Crangon crangon (L.) ingedeeld (hoofdstuk 6). Van de belangrijkste demersale predatoren wordt vervolgens de abondantie en biomassa bepaald (hoofdstuk 7). De resultaten van kwantitatieve maaganalyses op deze species

(hoofdstuk 8) leiden tot de berekening van de hoeveelheden post-larvale Crangon crangon (L.) die dagelijks door de verschillende predatoren worden gekonsumeerd (hoofdstuk 9). Uit de kombinatie van de gegevens over de abondantie en de biomassa van de predatoren met hun dagelijkse voedselopname volgen schattingen van de totale jaarlijkse predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.). De resultaten van deze berekeningen, aangevuld met schattingen van de jaarlijkse visserij-mortaliteit, worden aan de waarde van de totale produktie uit het konsumptie-produktie-model van de populatie getoetst (hoofdstuk 10). Uit deze vergelijking volgt in hoeverre het model een betrouwbare weergave van de werkelijke toestand is.

Hoofdstuk 2

IDENTITEIT EN GEOGRAFISCHE VERSPREIDING VAN CRANGON CRANGON (L.)

2.1. Taxonomie.

De systematische plaats van Crangon crangon (L.) kan als volgt worden samengevat (HOLTHUIS, 1950 en TIEWS, 1967) :

Phylum	Arthropoda
Classis	Crustacea
Subclassis	Malacostraca
Series	Eumalacostraca
Superordo	Eucarida
Ordo	Decapoda
Subordo	Natantia
Tribus	Caridea
Superfamilia	Crangonoidae
Familia	Crangonidae Bell, 1853
Genus	Crangon Fabricius, 1798
Species	Crangon crangon (Linnaeus, 1758)

Objektieve synoniemen (TIEWS, 1967) : Cancer crangon Linnaeus, 1758, Astacus crangon (Linnaeus, 1758), Crangon vulgaris Fabricius, 1798, Astacus vulgaris (Fabricius, 1798), Crago vulgaris (Fabricius, 1798) en Crangon crangon typicus Doflein, 1900. Van deze synoniemen wordt Crangon vulgaris Fabricius, 1798 het frekwentst aangetroffen, vooral in Duitstalige publicaties.

Subjektieve synoniemen (TIEWS, 1967) : Crangon rubropunctatus Risso, 1816, Crangon maculosa Rathke, 1837, Crangon vulgaris maculosa Czerniavsky, 1868, Crangon maculosa typica Czerniavsky, 1884, Crangon maculosus

brevirostris Czerniavsky, 1884, Crangon maculosa suchumica Czerniavsky, 1884, Steiracrangon orientalis longicauda intermedia Czerniavsky, 1884, Steiracrangon orientalis brevicauda Czerniavsky, 1884 en Crangon vulgaris Shidlovskii Ostroumoff, 1896.

Het genus Crangon omvat naast Crangon crangon (Linnaeus, 1758) ook nog Crangon affinis De Haan, 1849, Crangon allmanni Kinahan, 1857, Crangon dalli Rathbun, 1904, Crangon franciscorum Stimpson, 1856, Crangon nigricauda Stimpson, 1856, Crangon nigromaculata Lockington, 1877 en Crangon septemspinosa Say, 1818 (RATHBUN, 1929 ; COUTURE en TRUDEL, 1968, HOLTHUIS, 1950 ; KOBAYAKOVA, 1955 en HOLTHUIS en ROSA, 1965). De Noord-west Atlantische species Crangon septemspinosa Say, 1818 is waarschijnlijk geen aparte species maar een subspecies van Crangon crangon (Linnaeus, 1758) (HOLTHUIS, 1950).

2.2. Morfologie.

2.2.1. Algemeen.

Het rostrum van Crangon crangon (L.) is dorsoventraal afgeplat. De punt van het rostrum reikt nauwelijks tot het einde van de oogsteel (figuur 2.1). De proximale rand van de carapax draagt een goed ontwikkelde antennale, een grote branchiostegale en een kleine pterygostomiale stekel (figuur 2.2). Op de dorsale zijde van de carapax zijn drie stekels aanwezig : één mediane en twee laterale (figuur 2.2) (SCHELLENBERG, 1928, HOLTHUIS, 1950 en TIEWS, 1967).

De ogen zijn goed ontwikkeld. De cornea is korter en breder dan de oogsteel (HOLTHUIS, 1950).

De styloceriet is stomp en breed en heeft een duidelijk verdikte buitenrand. Het scaphoceriet reikt voorbij de lamella (HOLTHUIS, 1950).

De pereiopoden dragen epi- noch exopodieten. Het eerste paar pereiopoden is veel forser dan de overige en draagt een subchela (figuur 2.3). De dactylus van deze subchela is sikkelvormig en klapt tegen de propodus die door een stekel wordt begrensd. Deze subchela onderscheidt de Crangonidae van de overige Caridea (SCHELLENBERG, 1928 ; HOLTHUIS, 1950 ; TIEWS, 1967 en HOLTHUIS en HEEREBOUT, 1976). De tweede pereiopood is zeer dun en ongeveer even lang als de eerste. De derde pereiopood is duidelijk slanker dan de vierde en de vijfde (HOLTHUIS, 1950).

De epimeren van de abdominale segmenten zijn afgerond. De pleopoden dragen een grote exo- en een kleine endopodiet. Het telson is lang en smal en loopt uit in een punt. Aan weerszijden van deze punt staan drie beweegbare stekels. De uropoden zijn lang en smal en reiken tot voorbij het telson (HOLTHUIS, 1950).

De maksimale grootte van Crangon crangon (L.) bedraagt 95 mm (HEEREBOUT, 1976).

De, eveneens in Europa voorkomende, species Crangon allmanni Kinahan onderscheidt zich van Crangon crangon (L.) door het bezit van twee longitudinale carinae op de dorsale zijde van het zesde abdominaal segment (figuur 2.4) (SCHELLENBERG, 1928; HOLTHUIS, 1950 en HOLTHUIS en HEEREBOUT, 1976).

2.2.2. Sexueel dimorfisme.

De genitale openingen liggen bij de mannetjes en de wijfjes van Crangon crangon (L.) op de coxopodieten van respektievelijk het vijfde en het derde pereiopodenpaar (EHRENBAUM, 1890). Deze openingen zijn echter vaak zeer moeilijk terug te vinden (SCHELLENBERG, 1928), zodat de geslachtsbepalingen meestal aan de hand van sekundaire geslachtskenmerken gebeuren.

De olfactorische exopodiet van het eerste antennenpaar vertoont bij de mannetjes van Crangon crangon (L.) meer segmenten dan bij de wijfjes van eenzelfde grootte (EHRENBAUM, 1890 en TIEWS, 1954). Daarenboven is deze exopodiet bij de mannetjes op zijn breedste punt dikker dan bij de wijfjes en draagt hij aanzienlijk meer olfactorische haren (TIEWS, 1954). Dit kenmerk maakt een scheiding van de seksen mogelijk vanaf een lengte van 30 mm (TIEWS, 1954).

Het tweede antennenpaar is bij mannelijke Crangon crangon (L.) langer dan de totale lichaamslengte en bij vrouwelijke individuen korter (EHRENBAUM, 1890 en TIEWS, 1954). Dit kenmerk is echter weinig betrouwbaar vermits de antennen bij het verzamelen en preserveren van de dieren zeer vaak afbreken.

De endopodieten van het eerste pleopodenpaar zijn bij de mannetjes duidelijk korter dan bij de wijfjes. Bij de mannetjes van Crangon crangon (L.) zijn deze aanhangsels zeer klein, rond en doornvormig (figuur 2.5). Bij de wijfjes daarentegen zijn deze endopodieten duidelijk waarneembare, om hun lengte-as gedraaide, ongesegmenteerde, lepelvormige strukturen die een funktie hebben bij het vasthouden van de abdominaal-eieren (figuur 2.5) (EHRENBAUM, 1890 ; SCHELLENBERG, 1928 ; LLOYD en YONGE, 1947 ; TIEWS, 1954 en SCHOCKAERT, 1964, 1968a en 1968b). De typische struktuur van deze endopodiet komt bij de wijfjes echter pas tot uiting bij de prae-ovipositorische vervelling (TIEWS, 1954 ; BODDEKE, 1961, 1962a, 1962b en 1965a en SCHOCKAERT, 1964). Hieruit volgt dat niet-geslachtsrijpe wijfjes (kleiner dan 40 mm) aan de hand van dit kenmerk niet van even grote mannetjes kunnen worden onderscheiden (TIEWS, 1954).

De endopodieten van het tweede pleopodenpaar tenslotte vertonen bij de mannetjes van Crangon crangon (L.) een zeer karakteristiek aanhangsel, nl. de appendix masculina (NOUVEL, 1939 ; TIEWS, 1954 en

SCHOCKAERT, 1968a en 1968b). Bij de mannetjes is deze endopodiet bifurkaal (figuur 2.6). De binnenste tak (appendix masculina) is hol, plaatvormig en min of meer beweeglijk ingeplant op de buitenste tak die struktureel weinig van de gelijkstandige endopodiet bij de wijfjes verschilt (NOUVEL, 1939 en SCHOCKAERT, 1968a en 1968b). Mannelijke Crangon crangon (L.) kunnen aan het bezit van de appendix masculina herkend worden van zodra zij een lengte van 25 mm hebben bereikt (TIEWS, 1954).

2.3. Geografische verspreiding.

Crangon crangon (L.) is een typische bewoner van kustgebieden en estuaria met een substraat waarin de zand- of klei-komponent domineert (TIEWS, 1967).

Crangon crangon (L.) komt voor in de Botnische en de Finse Golf (EKMAN, 1953), de Oostzee met inbegrip van de Poolse kust en de kust van de DDR (HENKING, 1927 en ZMUDZINSKI, 1959), de Deense archipel, de Kielse Bocht en de Zweedse kust (BLEGVAD, 1917; POULSEN, 1922; THORSON, 1946; MUUS, 1967 ; DORNHEIM, 1969a en HESTHAGEN, 1973), het Skagerak, Kattegat en de Noorse kust (POULSEN, 1922 en TIEWS, 1967).

De grootste populatie-densiteiten worden aangetroffen in de Deense Wadden (POULSEN, 1922; SMIDT, 1951), de Duitse Bocht met inbegrip van de Elbe-monding (CASPERS, 1939 en 1950 ; TIEWS, 1954 ; MORAWA, 1963 en UTHOFF, 1972), de Waddenzee, Nederlandse kust, Schelde-Maas-Rijn-delta (TESCH, 1908; HAVINGA, 1930 ; LELOUP en KONIETZKO, 1956 ; ZIJLSTRA, 1968 ; BECKER en POSTUMA, 1974 en HEEREBOUT, 1974), de Belgische kust (LAMEERE, 1895; LELOUP en GILIS, 1965a en eigen waarnemingen) en de Franse en Engelse Kanaalkust (PERCIVAL, 1929 ; FAURE, 1965 en BODDEKE, 1972c).

Crangon crangon (L.) komt tevens vrij talrijk voor langs de Engelse en Schotse Noordzeekusten, met inbegrip van de baaien van de Thames,

Wash, Humber, Firth of Forth en Moray Firth (SCOTT, 1888a; TESCH, 1908; MISTAKIDIS, 1951 en WARREN, 1971) en in de Ierse Zee met inbegrip van de Ierse kust, Firth of Clyde, Solway Firth, Liverpool Bay, Bristol Channel en de kust van het eiland Man (FULLARTON, 1889 ; BRUCE, COLMAN en JONES, 1963 ; LLOYD en YONGE, 1947 ; MASON, 1968 en MASSY, 1971).

Crangon crangon (L.) komt verspreid voor langs de Ierse Atlantische kust (FARRAN, 1914), de Golf van Gascogne met inbegrip van de mondingen van de Loire en de Gironde (AMANIEU, 1969 ; LAGARDERE, 1970 en 1973 en UTHOFF, 1972) en de Spaanse en Portugese kust (HOLTHUIS en ROSA, 1965 en VILELA, 1949).

In de Middellandse Zee wordt Crangon crangon (L.) aangetroffen langs de kusten van Algerië, Marokko, Spanje, Frankrijk, Italië, Malta, Joegoslavië, Griekenland en Turkije (SCHELLENBERG, 1928 ; HOLTHUIS, 1950 ; HOLTHUIS en ROSA, 1965 en MICALEFF en EVANS, 1968).

Tenslotte zou Crangon crangon (L.) ook voorkomen in de Witte Zee en de Zwarte Zee (SCHELLENBERG, 1928 en HOLTHUIS, 1950).

Het zwaartepunt van de visserij op Crangon crangon (L.) ligt in NW Europa, met name langs de kusten van Denemarken (Rómø en Syld), Duitsland, Nederland en België en eveneens in sommige gebieden langs de Engelse Oostkust (mondingen van de Thames, Wash, Humber en de kust van Norfolk), de Engelse Westkust (Morecambe Bay, Solway Firth) en langs de Franse Kanaalkust en Atlantische kust (mondingen van de Seine, Loire en Gironde) (KORRINGA, 1969 en UTHOFF, 1972).

In de Middellandse Zee wordt de species ook bevist, maar de aanvoer is er veel kleiner dan vanuit de Noordzee (FAO, Yearbook Fishery Statistics). Crangon crangon (L.) uit de Baltische Zee is in zijn adulte fase te klein en te weinig talrijk om een rendabele bevissing mogelijk te maken (SCHELLENBERG, 1928).

Hoofdstuk 3

EVALUATIE VAN DE PARAMETERS DIE DE ABONDANTIE EN BIOMASSA VAN DE POST-LARVALE CRANGON CRANGON (L.) IN DE KUSTWATEREN BEINVLOEDEN

3.1. Inleiding.

In dit hoofdstuk wordt in de eerste plaats een overzicht gegeven van de processen die een invloed hebben op de biomassa of de stock-sterkte van de populatie Crangon crangon (L.) (par. 3.2). Onder invloed van nataliteit en groei neemt de biomassa en de abondantie van de populatie toe. Processen als nataliteit en groei zijn het gevolg van de metabolische aktiviteit van de individuen in de populatie. Onder invloed van predatie en natuurlijke mortaliteit neemt de biomassa en de stock-sterkte echter af. Migraties wijzigen niet de totale biomassa van de populatie, maar wel de biomassa die binnen een begrensd gebied wordt waargenomen.

De seizoenale fluktuaties in de biomassa en abondantie van de populatie kunnen aan de hand van deze dynamische processen worden verklaard (par. 3.3).

Op basis van de inventaris van de faktoren die de biomassa en abondantie van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) beïnvloeden (par. 3.2), wordt een kwalitatief model ontwikkeld van de energetische fluksen die de populatie met de overige kompartimenten van de kustwater-biocoenose verbinden (par. 3.4). Dit konsumptie-produktie-model fungeert als leidraad voor de verdere ontwikkeling van de onderzoekingen.

3.2. Inventaris van de processen die de biomassa en de abondantie beïnvloeden.

3.2.1. Nataliteit.

3.2.1.1. Geslachtsrijpheid, fertilisatie en ovipositie.

De lengte waarbij de wijfjes van Crangon crangon (L.) geslachtsrijp worden kan uit de minimum lengte van de eidragende wijfjes in de populatie worden afgeleid. In de Noordzee worden eidragende wijfjes aangetroffen met een minimum lengte van 35 tot 45 mm (*) naargelang het gebied (tabel 3.1.). Het merendeel van de wijfjes is fertiel bij een lengte van 50 tot 55 mm (HAVINGA, 1930 ; TIEWS, 1954 en MEIXNER, 1966a, 1967a en 1969a). In de Baltische Zee bereiken de wijfjes hun seksuele maturiteit reeds bij een lengte van 27 tot 45 mm (HENKING, 1927 en DORNHEIM, 1969a en 1969b).

De minimum en maksimum lengte van geslachtsrijpe mannetjes van Crangon crangon (L.) uit de Noordzee bedraagt respektievelijk 19 en 60 mm (BODDEKE, 1961 en 1966a). In de Duitse Bocht bereiken de meeste mannetjes hun seksuele maturiteit bij een lengte van 40 tot 42 mm (TIEWS, 1954). Langs de Nederlandse kust heeft de overgrote meerderheid van de geslachtsrijpe mannetjes een lengte van 29 tot 51 mm (BODDEKE, 1965a).

(*) Onder lengte, totale lengte of lichaamslengte wordt verstaan de afstand tussen de top van het scaphoceriet en het uiteinde van de gestrekte uropoden. Sommige auteurs (MEYER, 1935a en 1935b en LAFUSTE, 1953) meten de totale lengte van de punt van het rostrum tot de punt van het telson. Anderen (MASON, 1968 en SCHOCKAERT, 1964, 1968a en 1968b) gebruiken de carapax-lengte als maat voor de totale lengte. Alle geciteerde lengten werden eerst tot 'scaphoceriet-uropoden'-lengten omgerekend.

In de Baltische Zee tenslotte worden de meeste mannetjes geslachtsrijp bij een lengte van 27 mm (DORNHEIM, 1969a en 1969b).

Zodra een wijfje, waarvan de ovaria volledig ontwikkeld zijn, verveld is, kan de kopulatie plaatsvinden (NOUVEL, 1937 ; TIEWS, 1954 en 1956 en MEIXNER, 1969a). Een geslachtsrijp mannetje benadert het pas vervelde wijfje en draait haar vervolgens op de rug. Er is geen paringsvoorspel. Bij de kopulatie keren de partners hun ventrale zijde naar elkaar toe (NOUVEL, 1937 en TIEWS, 1954 en 1956). Gedurende de kopulatie, die 4 tot 5 sekonden duurt, deponeert het mannetje twee spermatophoren nabij de genitale opening van het wijfje (TIEWS, 1954 en 1956). De ovipositie volgt binnen de twee dagen na de kopulatie (MEIXNER, 1969a). De fertilisatie van de eieren is uitwendig (NOUVEL, 1939 en TIEWS, 1954). Zelfs wanneer zich geen kopulatie voordoet legt het fertiele wijfje eieren af. Deze onbevruchte eieren blijven niet aan de pleopoden of aan elkaar kleven en gaan verloren of worden door het wijfje opgegeten (NOUVEL, 1939 en MEIXNER, 1969a). De eieren worden gedurende de volledige embryonale ontwikkeling onder het abdomen meegedragen (HAVINGA, 1930; MEYER, 1935a ; NOUVEL, 1937 en TIEWS, 1954).

Het aantal abdominaal-eieren per wijfje (N_{eieren}) neemt eksponentieel toe in funktie van de lengte van Crangon crangon (L.) ($L_{crangon}$ in mm) (figuur 3.2) (naar originele gegevens van HAVINGA, 1930 en MEYER, 1937) :

$$N_{eieren} = 0.001805\ (L_{crangon})^{3.539} \qquad (3.1)$$

$$r = 0.999$$

Gelijkaardige eksponentiële relaties werden berekend voor Leander adspersus (Rathke), Leander squilla (L.), Leander serratus (Pennant) en Pandalus borealis Krøyer (JENSEN, 1958). Eidragende Crangon crangon (L.) uit de Baltische Zee hebben gemiddeld meer abdominaal-eieren dan eidragende wijfjes van eenzelfde grootte uit de Noordzee (DORNHEIM, 1969a en 1969b).

3.2.1.2. Voortplantingsperioden.

Eidragende wijfjes van Crangon crangon (L.) worden gedurende nagenoeg het ganse jaar door in de Noordzee aangetroffen (HAVINGA, 1930 ; MEYER, 1935a ; LELOUP, 1952a ; LAFUSTE, 1953 ; TIEWS, 1954 ; BODDEKE, 1966a ; MASON, 1968 en REDANT, 1972). In de Baltische Zee worden enkel gedurende de zomermaanden eidragende wijfjes waargenomen (HENKING, 1927 en DORNHEIM, 1969a, 1969b).

Het percentage eidragende wijfjes ten opzichte van het totaal aantal wijfjes in de populatie is maksimaal in maart/juni en minimaal in september/oktober (figuur 3.2) (EHRENBAUM, 1890 ; HAVINGA, 1930 ; MEYER, 1935a ; LELOUP, 1952a ; LAFUSTE, 1953 en TIEWS, 1954). Bij een dergelijke benadering wordt uiteraard geen rekening gehouden met de aanzienlijke seizoenale fluktuaties in de absolute densiteit van de wijfjes in de populatie. Het ontbreken van eidragende wijfjes in september/oktober wordt in verband gebracht met de geslachtsverandering van de mannetjes van Crangon crangon (L.) in augustus/september (cf. par. 3.2.2.3.) (BODDEKE, 1962a, 1962b, 1965a en 1966a).

Verschillende onderzoekers onderscheiden twee of drie voorplantingsperioden per jaar, namelijk april/juni en oktober/november in de Duitse Bocht (EHRENBAUM, 1890), maart/april, juni en november in de Zuiderzee (HAVINGA, 1930), maart/september met hoogtepunt in mei/juni, en oktober/januari in de Aussen-Jade, Duitse Bocht (MEYER, 1935a), april/juni en december in de Belgische kustwateren (LELOUP, 1952a) en april/augustus en november/maart nabij Büsum, Duitse Bocht (TIEWS, 1954). Het onderscheid tussen deze voortplantingsperioden wordt op basis van de grootte van de abdominaal-eieren gemaakt. Wintereieren zijn immers in om het even welk ontwikkelingsstadium steeds ongeveer 15 % groter dan zomereieren (cf. par. 3.1.2.3.) (HAVINGA, 1930).

Noch in de Solway Forth (MASON, 1968), noch in de Baltische Zee (DORNHEIM, 1969a, 1969b) werden aanwijzingen gevonden dat er jaarlijks meerdere voortplantingsperioden zouden zijn.

Het aantal maal dat fertiele wijfjes tot ovipositie overgaan, wordt door de meeste auteurs op drie maal per jaar geschat (HAVINGA, 1930 ; TIEWS, 1954 en DORNHEIM 1969a, 1969b). In akwarium-eksperimenten in april/augustus werden 2 tot 5 oviposities per wijfje waargenomen. Rekening houdend met de winter-ovipositie(s) zou dit het totaal aantal oviposities op 3 tot 7 per jaar brengen (MEIXNER, 1966a, 1967b, 1969a). Het aantal oviposities wordt beïnvloed door de temperatuur en door de graad waarin aan de voedselbehoeften is voldaan. Ondervoede wijfjes gaan niet tot ovipositie over (MEIXNER, 1967a, 1969a).

Het totaal aantal eieren dat door een wijfje wordt geproduceerd, wordt op 32000 tot 35000 per drie jaar geschat (namelijk 8000 tot 9000 gedurende het tweede levensjaar en 24000 tot 26000 gedurende het derde levensjaar) (TIEWS, 1967).

3.2.1.3. Embryonale en larvale ontwikkeling.

De eieren die in de winter door Crangon crangon (L.) worden afgelegd, zijn van bij de aanvang ongeveer 15 % groter dan de zomer-eieren. Dit verschil blijft gedurende de ganse embryonale ontwikkeling bestaan (HAVINGA, 1930). In de loop van de ontwikkeling neemt het volume en het watergehalte van de eieren toe. Pas afgelegde winter- en zomer-eieren zijn respektievelijk 0.51 en 0.42 mm lang en volledig wit van kleur (stadium I). Hun watergehalte bedraagt 68.5 %. Naarmate de larven in de eieren ontwikkelen, worden deze donkerder (stadium II). Juist voor het uitsluipen van de larven is de kleur van de eieren donkerblauw (stadium III) en bedraagt het watergehalte 87.3 %. De lengte van de winter- en zomereieren is op dat ogenblik respektievelijk 0.70 tot 0.75 mm en 0.62 tot 0.70 mm (HAVINGA, 1930 ; MEYER, 1935 ; PANDIAN , 1967a en WEAR, 1974).

De duur van de embryonale ontwikkeling (D in dagen) is afhankelijk van de temperatuur (T in °C). Naarmate de temperatuur hoger ligt, is de ontwikkelingsduur korter (figuur 3.3) (naar originele gegevens van HAVINGA, 1930 ; TIEWS, 1954 ; MEIXNER, 1969a en WEAR, 1974) :

$$D = 1031.34 \ (T)^{-1.354} \qquad (3.2)$$
$$r = -0.969$$

Wijfjes met uitsluipende larven werden in de Zuiderzee het ganse jaar door aangetroffen, met een maksimum in maart/juli en een minimum in september/december (HAVINGA, 1930).

De larve van Crangon crangon (L.) doorloopt vijf planktonische zoëa-stadia (stadium I tot en met V)eer zij metamorfoseert tot de post-larvale vorm (stadium VI) en een benthale levenswijze aanneemt (EHRENBAUM, 1890 ; WILLIAMSON, 1901, 1927 en WILLIAMSON, 1960). Elk van de larvale stadia duurt ongeveer acht dagen (EHRENBAUM, 1890 en THORSON, 1946).

In de Noordzee worden het ganse jaar door larven van Crangon crangon (L.) in het zoöplankton aangetroffen. De densiteit van de larven vertoont echter een duidelijk hoogtepunt in april/augustus (JORSENSEN, 1923 en 1924 ; KUHL en MANN, 1963a en 1963b ; PLETT, 1964a, 1964b, 1965a en 1965b ; ELSS, 1969 en 1973 en VAN DE VELDE, pers. mededeling). Eén enkele auteur (REES, 1952) meldt tevens een piek in de larven-densiteit in januari, maar dit gegeven zou noch representatief, noch signifikant zijn (ELSS, 1973).

In de Baltische Zee worden larven van Crangon crangon (L.) aangetroffen van maart tot november, met een maksimum in juli/september. Gedurende de wintermaanden ontbreken de larven van deze species in het zooplankton (THORSON, 1946 ; KANDLER, 1950 en BOYSEN, 1975 en 1977).

3.2.1.4. Mortaliteit in de embryonale en de larvale fase.

Vermits de eieren van Crangon crangon (L.) gedurende hun volledige ontwikkeling onder het abdomen van het wijfje kleven, is hun lot intrinsiek aan dat van het wijfje verbonden. Predatie op de eidragende wijfjes door visserij of door demersale predatoren heeft dan ook het verlies van het ontwikkelende broed voor gevolg.

Er zijn geen aanwijzingen dat uitzonderlijk lage temperaturen lethaal zouden zijn voor de ontwikkelende eieren. Zelfs bij een temperatuur van -1.8 °C blijkt de embryonale ontwikkeling weliswaar zeer traag, maar toch normaal te verlopen (BODDEKE, 1963b en 1963c).

Over de mortaliteitsoorzaken van de larven van Crangon crangon (L.) zijn slechts weinig gegevens bekend.

Abiotische faktoren die een invloed kunnen uitoefenen op de mortaliteit in de larvale fase zijn ondermeer stromingen en temperatuur. De kans dat de larven van Crangon crangon (L.) onder invloed van stromingen in ongunstige of lethale milieu-omstandigheden terecht komen, is niet onwaarschijnlijk (GILIS, 1952a ; MEYER-WAARDEN, 1961 en LELOUP en GILIS, 1963). Konkrete vaststellingen bestaan hierover echter niet.

Temperaturen beneden 4 °C blijken lethaal te zijn voor de larven van Crangon crangon (L.) (KUHL en MANN, 1963a). Beneden 7 °C en boven 22 °C is de overlevingskans van uitsluipende larven kleiner dan 50 %. Vervellende en metamorfoserende larven hebben minder dan 50 % overlevingskans indien zij in temperaturen beneden 9 °C of boven 20 °C terecht komen (WEAR, 1974).

De planktonische larven staan bovendien bloot aan predatie door pelagische karnivoren waarvan bekend is dat zij zich soms met larven van Decapoda voeden, zoals Chaetognata (BARNES, 1968), Scyphozoa (FOXON,

1934), Pleurobrachia pileus (O.F. Müller) (FOXON, 1934 en FRASER, 1970), Clupea harengus L. (SCOTT, 1907 ; JESPERSEN, 1928 ; SAVAGE, 1937 ; RICE, 1963 en DAAN, 1976), Clupea sprattus (L.) (PORCHE, 1974 en 1976), Atherina presbyter Cuvier (SCOTT, 1902), Scomber scombrus L. (EHRENBAUM, 1923) en de planktonische larven van sommige demersale vissen waaronder Gadus morhua L. (JESPERSEN, 1940)

3.2.2. Groei en geslachtsverandering.

3.2.2.1. Groeiproces.

Zoals bij alle Crustacea gebeurt de larvale ontwikkeling en de groei in de post-larvale fase bij Crangon crangon (L.) door ecdysis. De ecdysale cyclus van post-larvale Natantia, in het algemeen, en van Crangon crangon (L.) in het bijzonder omvat volgende fasen (PASSANO, 1960 en MEIXNER, 1966a en 1969a) :

Stadium A : exoskelet zeer zacht, branchiostegieten plooibaar, voedselopname vangt aan, geen of slechts geringe lengtetoename door teleskopie van het abdomen ;
duur : 2.5 % van de ecdyale cyclus.

Stadium B : exoskelet en branchiostegieten semi-rigied, voedselopname gaat voort, geen of slechts geringe lengtetoename ;
duur : 16.5 % van de ecdysale cyclus.

Stadium C : exoskelet volledig gevormd, voedselopname, lengtetoename door teleskopie van het abdomen ;
duur : 21.0 % van de ecdysale cyclus.

Stadium D : hormonale aktivatie, epithelium komt los van oude exskelet, nieuwe exoskelet wordt gevormd, oude exoskelet wordt gedeeltelijk geresorbeerd en scheurt op einde van stadium D ter

voorbereiding van de vervelling, voedselopname gaat door gedurende deze fase, groei door teleskopie van het abdomen ; duur : meer dan 60.0 % van de ecdysale cyclus.

Stadium E : oude exoskelet wordt afgeworpen en eigenlijke vervelling grijpt plaats, geen voedselopname, snelle groei door water-opname (ongeveer 75.0 % van de totale lengtetoename per cyclus) ;
duur : minder dan 0.5 % van de ecdysale cyclus.

De gemiddelde lengtetoename per vervellingscyclus bedraagt 2.0 tot 3.0 mm (MEYER, 1935b ; TIEWS, 1954 en MEIXNER, 1970). De maksimale lengtetoename bedraagt 6.5 mm (MEIXNER, 1969a).

De groeisnelheid of vervellingsfrekwentie van Crangon crangon (L.) is afhankelijk van volgende faktoren : omgevingstemperatuur, geslacht, ouderdom, fysische en fysiologische toestand en herkomst van de beschouwde individuen.

Bij lage temperaturen is het interval tussen twee vervellingen langer dan bij hoge temperaturen (MEYER, 1935b ; TIEWS, 1954 en MEIXNER, 1966a en 1969a). Bij een temperatuur van 5.1 °C en 15.4 °C bedraagt het vervellingsinterval respektievelijk 25 tot 90 dagen en 7 tot 30 dagen, naargelang het aantal reeds doorgemaakte vervellingen (TIEWS, 1954).

Gedurende de eerste post-larvale vervellingen is de groeisnelheid van mannetjes en wijfjes grosso modo gelijk. Zodra de mannetjes geslachtsrijp worden, vertraagt hun groeisnelheid. Bij de wijfjes doet zich een gelijkaardig fenomeen voor, maar later dan bij de mannetjes vermits de wijfjes later geslachtsrijp worden dan de mannetjes (cf. par. 3.2.1.1.). Hieruit resulteert een hogere gemiddelde groeisnelheid voor prae-mature individuen in vergelijking met geslachtsrijpe individuen en voor wijfjes in vergelijking met mannetjes (TIEWS, 1954 ; SCHOCKAERT, 1964, 1968a en

1968b ; MEIXNER, 1966a en 1969a en REDANT, 1972). De fysiologische ouderdom, uitgedrukt in aantal doorgemaakte vervellingen, is in deze kontekst van meer belang dan de effektieve ouderdom (TIEWS, 1954).

Beschadigingen van het exoskelet, regeneratie van geëctomeerde appendices en ondervoeding remmen of inhiberen de groei. In sommige gevallen zal het dier wél vervellen, maar zonder dat deze vervelling met een lengtetoename gepaard gaat (MEIXNER, 1969a en 1970).

Eidragende wijfjes vervellen niet zolang zij ontwikkelende eieren onder het abdomen meedragen (NOUVEL, 1937 ; TIEWS, 1954 en BODDEKE, 1966a, 1966b en 1975). Dit proces wijst op een hormonaal gekontroleerde inhibitie van de ecdysale cyclus in relatie met de ontwikkelingscyclus van de gonaden (PASSANO, 1960). Gedurende de eidragende periode nemen de wijfjes wel in lengte toe door de teleskopische eigenschappen van de abdominale segmenten (BODDEKE, 1966a, 1966b en 1975a).

Crangon crangon (L.) afkomstig uit de Baltische Zee groeit, in gelijkaardige omstandigheden, trager dan zijn soortgenoten uit de Noordzee (DORNHEIM, 1969a en 1969b en MEIXNER, 1970).

3.2.2.2. Groeikurven.

Groeikurven voor Crangon crangon (L.) werden door middel van volgende methoden verkregen : methode van Petersen (HAVINGA, 1930 ; MEYER, 1935b ; LAFUSTE, 1953 ; TIEWS, 1954 ; SCHOCKAERT, 1964, 1968a en 1968b ; REDANT, 1972 en DE CLERCK en REDANT, 1972), methode van Tiews (TIEWS, 1954 en SCHOCKAERT, 1964, 1968a en 1968b), akwarium-eksperimenten (MEIXNER, 1966a, 1966b, 1967a en 1969a) en 'cross-correlation' tussen de densiteit van eidragende wijfjes en de aanvoer van kommerciële Crangon crangon (L.) (BODDEKE en BECKER, 1976) (tabel 3.2 en figuren 3.4, 3.5 en 3.6).

De resultaten van deze onderzoekingen vertonen sterke onderlinge verschillen. Zo wordt de ouderdom van een wijfje van Crangon crangon (L.) van 60 tot 65 mm door verschillende auteurs geschat op : 3.5 jaar (LLOYD en YONGE, 1947), 2.5 jaar (HAVINGA, 1930), 2.0 jaar (LAFUSTE, 1953), 1.5 jaar (EHRENBAUM, 1890 ; MEYER, 1935b ; NOUVEL - VAN RYSSELBERGE, 1937 en TIEWS, 1954), 1.0 jaar (SCHOCKAERT, 1964, 1968a en 1968b ; MEIXNER, 1967a en 1969a en REDANT, 1972) en 0.5 jaar (BODDEKE en BECKER, 1976). Voor de mannetjes bestaan eveneens dergelijke verschillen (tabel 3.2).

3.2.2.3. Geslachtsverandering.

Uit de resultaten van geslachtsbepalingen op Crangon crangon (L.) uit de Duitse Bocht, uitgevoerd aan de hand van sekundaire geslachtskenmerken (cf. par. 2.2.2.), volgde dat 60 % van de individuen van 30 tot 50 mm mannetjes zijn en dat ongeveer 97 % van de individuen groter dan 55 mm wijfjes zijn (TIEWS, 1954 en 1967). Slechts 5 % van de mannetjes zou tot een kommerciële lengte uitgroeien (TIEWS, 1954).

In het begin van de 60-er jaren werd in Nederland een uitgebreide studie omtrent de seksuele cyclus van Crangon crangon (L.) ondernomen. Hieruit bleek dat deze species een geslachtsverandering van het hermafrodiet protandrische type ondergaat (BODDEKE, 1961, 1962a, 1962b, 1963a, 1965a en 1966a). Uitgepaaide mannetjes ondergaan een geslachtsverandering tot sekundaire wijfjes in augustus en in februari/maart (BODDEKE, 1962a, 1962b en 1965a).

Samen met een ingrijpende wijziging in de struktuur en de funktie van de gonaden (de testes ontwikkelen tot ovaria) doet zich ook een verandering in de sekundaire geslachtskenmerken voor, met name de endopodieten van het eerste pleopodenpaar groeien tot een eidragende lengte

uit (BODDEKE, 1961, 1962a, 1962b en 1965a). Als gevolg hiervan zijn de sekundaire wijfjes niet meer van de primaire wijfjes te onderscheiden. Mannetjes van Crangon crangon (L.) groeien dan als sekundaire wijfjes tot een kommerciële lengte uit (BODDEKE, 1961, 1962b, 1965a en 1966b). Het ontbreken van eidragende wijfjes in de populatie in september/oktober wordt toegeschreven aan het ontbreken van paairijpe mannetjes in deze periode (BODDEKE, 1962a, 1962b, 1963a, 1965a en 1966a). Normaal veranderen de mannetjes van geslacht bij een lengte van 42 tot 46 mm (BODDEKE, 1961). De geslachtsverandering kan ook later geschieden vermits paairijpe mannetjes met een lengte tot 60 mm in de populatie werden aangetroffen (BODDEKE, 1966a). Er zijn ook aanwijzingen dat de geslachtsverandering een reversibel proces zou zijn (BODDEKE, 1961).

Protandrisch hermafroditisme werd reeds vastgesteld bij verschillende Caridea. Op dit ogenblik is met zekerheid geweten dat geslachtsverandering optreedt bij Pandalopsis dispar Rathbun, Pandalus borealis Krøyer, Pandalus goniurus Stimpson, Pandalus hypsinotus Brandt, Pandalus jordani Rathbun, Pandalus montagui Leach, Pandalus platyceros Brandt, Pandalus danae Stimpson, Pandalus stenolepis Rathbun, Lysmata seticaudata (Risso) en Argis dentata Rathbun (BERKELEY, 1929 en 1930 ; LELOUP, 1936 ; ALLEN, 1959 ; CARLISLE en KNOWLES, 1959 ; BUTLER, 1964 ; ANONIEM, 1967 ; RASMUSSEN, 1967 ; SQUIRES, 1967 ; LOCKWOOD, 1968 ; COUTURE en TRUDEL, 1969 ; FRECHETTE, CORRIVAULT en COUTURE, 1970 ; WARREN, 1971 en BARR, 1973).

Van enkele species is daarentegen met zekerheid bekend dat ze gonochorisch zijn, met name van Pandalus bonnieri Caullery en Pandalus propinquus Sars (CARLISLE en KNOWLES, 1959 ; MASON en HOWARD, 1969 en FRECHETTE, CORRIVAULT en COUTURE, 1970).

Het geslachtsveranderingsproces wordt hormonaal gekontroleerd. Gedurende de mannelijke fase is het ovarium in latente toestand aanwezig, maar de ontwikkeling ervan wordt verhinderd door een ovarium-inhiberend hormoon dat in de sinusklier en de pars digitalis van de X-klier wordt geproduceerd.

Zodra dit hormoon niet meer wordt gevormd gaat het individu als wijfje funktioneren (CARLISLE en KNOWLES, 1959 en LOCKWOOD, 1968).

Hoewel protandrisch hermafroditisme bij zeer veel Caridea voorkomt, bestaat er nog steeds twijfel omtrent de geslachtsverandering bij Crangon crangon (L.). Noch in de resultaten van waarnemingen over de seksuele cyclus van Crangon crangon (L.) langsheen de Belgische kust (SCHOCKAERT, 1964 en 1968b), noch in de loop van akwarium-eksperimenten (MEIXNER, 1969a) werden aanwijzingen gevonden die de geslachtsverandering bevestigen. De geslachtsverandering van Crangon crangon (L.) is trouwens, samen met de groei, één van de belangrijkse twistpunten in de biologie van deze species (REDANT, 1972). Beide problemen zijn bovendien zeer nauw aan elkaar verbonden.

3.2.3. Konsumptie, faeces, excretie en respiratie.

Groei en produktie van eieren zijn het gevolg van een ganse reeks komplekse metabolische processen in de individuen van de populatie. Deze processen vergen energie en deze energie wordt uit de voeding betrokken. Het is dan ook verantwoord aandacht te besteden aan de voeding, excretie en respiratie van Crangon crangon (L.), niettegenstaande het feit dat deze processen geen rechtstreekse invloed op de biomassa en abondantie van Crangon crangon (L.) hebben.

3.2.3.1. Voeding.

In de larvale en eerste post-larvale stadia voedt Crangon crangon (L.) zich met phytoplankton (ondermeer Diatomeae) en zooplankton (ondermeer Copepoda) (EHRENBAUM, 1890 en PLAGMANN, 1939).

De voeding van post-larvale en adulte Crangon crangon (L.) omvat Polychaeta (Nereis, Arenicola, Terebellidae, Sabellidae), Lamellibrachia (juveniele Mytilus, Macoma, Cardium, Mya en Scrobicularia), Gastropoda (Hydrobia en Littorina), Copepoda (Herpacticidae, Cyclopidae en Centropagidae), Cirripedia (cypris-larven van Balanus), Amphipoda (Corophium, Gammarus, Bathyporeius), Schizopoda (Praunus, Neomysis, Schiztomysis, Podopsis) en Euphausiacea (EHRENBAUM, 1890 ; BLEGVAD, 1915 ; HAVINGA, 1930 en PLAGMANN, 1939).

Daarnaast worden ook Chlorophyta (Ulva, Enteromorpha), Foraminifera, Hydrozoa, Nematoda, Ostracoda, Cumacea, Echinoidea, Pisces (juveniele Pleuronectes, Clupea, Osmerus en Pomatoschistus) en detritus in de voeding aangetroffen. Deze groepen spelen echter een minder aanzienlijke rol in de samenstelling van de voedselmassa dan de hoger geciteerde groepen (EHRENBAUM, 1890 ; BLEGVAD, 1915 ; HAVINGA, 1930 ; PLAGMANN, 1939, GERLACH, 1969 en BERGMAN et al. 1976).

Naarmate Crangon crangon (L.) groter wordt, voltrekt zich een verschuiving in de samenstelling van het dieet. Crangon crangon (L.) kleiner dan 30 mm voeden zich in hoofdzaak met Corophium en in mindere mate eveneens met Polychaeta, larven van Lamellibranchia, cypris-larven van Cirripedia en Copepoda. Individuen van 30 tot 45 mm eten in hoofdzaak Polychaeta en Amphipoda en in mindere mate tevens Lamellibranchia, Copepoda en Schizopoda. Individuen groter dan 45 mm verkiezen Polychaeta, Schizopoda en Amphipoda. In dieren groter dan 75 mm worden ook vaak juveniele Crangon aangetroffen (PLAGMANN, 1939).

De samenstelling van de voeding vertoont ook sterke seizoenale variaties. In januari/april bestaat het dieet hoofdzakelijk uit Polychaeta, Amphipoda en Schizopoda, in mei/augustus uit Copepoda, Lamellibranchia en Gastropoda en in september/december uit Polychaeta, Lamellibranchia, Gastropoda, cypris-larven van Cirripedia, Amphipoda en Schizopoda (figuur 3.7) (PLAGMANN, 1939).

Crangon crangon (L.) is een omnivore species die zich met bathypelagisch plankton, meio-, makro-, epi- en hyperbenthos en detritus voedt.

Crangon crangon (L.) voedt zich in hoofdzaak 's nachts. Overdag liggen de dieren in het zand ingegraven. 's Nachts verlaten ze hun schuilplaats en zwemmen zij aktief rond. De lichtintensiteit fungeert als 'Zeitgeber' voor het dag/nacht aktiviteitsritme (HAGERMAN, 1970a ; HESTHAGEN, 1973 ; AL ADHUB en NAYLOR, 1975). De doeltreffendheid waarmee prooien worden gevonden is afhankelijk van de chemische stimuli die van de prooi uitgaan. Visuele stimuli spelen hierbij geen rol (DAHM, 1975 en WIENBERG, 1975 en 1976).

3.2.3.2. Faeces, excretie en respiratie.

Over de voedselvertering en de daaruit voortvloeiende produktie van faeces en over de excretie en respiratie van Crangon crangon (L.) zijn nagenoeg geen gegevens bekend.

De weinige eco-fysiologische onderzoekingen die op deze species werden uitgevoerd, behandelen veruit allemaal de osmoregulatie onder verschillende milieu-omstandigheden (CAUDRI, 1937 ; MATHIAS, 1938 ; BROEKEMA, 1942 ; WEBER en SPAARGAREN, 1970 en HAGERMAN, 1971). De enige studie die over de respiratie werd ondernomen, behandelt het zuurstofverbruik van juveniele Crangon crangon (L.) uit de Baltische Zee (HAGERMAN, 1970b). De resultaten van dit onderzoek zijn echter, om ecologische redenen, niet tot Crangon crangon (L.) uit de Noordzee ekstrapoleerbaar (HAGERMAN, pers. mededeling).

3.2.4. Mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.).

3.2.4.1. Predatie-mortaliteit : demersale predatoren.

De populatie van Crangon crangon (L.) is één van de belangrijkste voedsel-

bronnen voor een hele gamma demersale predatoren, zowel invertebraten als vertebraten. Crangon crangon (L.) wordt frekwent aangetroffen in de maaginhouden van (in systematische volgorde) : Macropipus holsatus (Fabricius), Raja clavata L., Osmerus eperlanus (L.), Gadus morhua L., Trisopterus luscus (L.), Odontogadus merlangus (L.), Ciliata mustela (L.) Pomatoschistus minutus (Pallas), Zoarces viviparus (L.), Pholis gunellus (L.), Trigla gurnardus L., Trigla lucerna L., Myxocephalus scorpius (L.), Agonus cataphractus (L.), Liparis liparis (L.) en Arnoglossus laterna (Walbaum) (cf. par. 6.4.) (TODD, 1907 ; BLEGVAD, 1917 ; HERTLING, 1928 en 1938 ; STEVEN, 1930 ; GILIS, 1952a ; AMROM, 1961 ; KUHL, 1961, 1964a, 1970 en 1973 en DAAN, 1973).

In sommige jaren leidde een abnormaal intensieve predatie door Gadus morhua L. of door Odontogadus merlangus (L.) tot een zodanige uitdunning van de populatie van Crangon crangon (L.) dat de garnaalvisserij er een duidelijke weerslag van ondervond (HAVINGA, 1949 ; MEYER-WAARDEN, 1961 ; TIEWS, 1961 en 1971a ; BODDEKE, 1971a en 1972a ; BODDEKE en DAAN, 1971 ; DE CLERCK, 1971 ; DE CLERCK en REDANT, 1974 en REDANT en DE CLERCK, 1975).

Daarnaast zijn er nog een groot aantal visspecies die zich minder frekwent met Crangon crangon (L.) voeden, waaronder (in systematische volgorde) : Anguilla anguilla (L.), Conger conger (L.), Trachurus trachurus (L.), Callionymus lyra L., Scophthalmus maximum (L.), Limanda limanda (L.), Platichthys flesus (L.), Pleuronectes platessa L., Microstomus kitt (Walbaum) en Solea solea (L.) (cf. par. 6.4.) (REDEKE, 1906 ; TODD, 1907 ; BLEGVAD, 1917 ; STEVEN, 1930 ; LARSEN, 1936 ; GILIS, 1952a ; KUHL, 1963 en 1964b ; LELOUP en GILIS, 1964 en BRABER en DE GROOT, 1973).

Op de meeste pelagische en enkele zeldzame demersale visspecies na voeden alle visspecies uit de Europese kustwateren zich aldus min of meer intensief met Crangon crangon (L.) (cf. par. 6.4.).

In de Duitse Bocht worden sinds een 20-tal jaar onderzoekingen verricht over de kompetitieve interaktie tussen predatie- en visserijmortaliteit van Crangon crangon (L.) (TIEWS, 1965a, 1965b, 1965c, 1975a, 1975b en 1975c). Uit deze onderzoekingen volgde dat de demersale predatoren jaarlijks 1.7 tot 12.9 maal meer Crangon crangon (L.) wegvreten dan er door de garnaalvisserij worden weggevist (TIEWS, 1965a). In dit gebied is Agonus cataphractus (L.) de belangrijkste predator van Crangon crangon (L.) (gemiddeld 31632.10^6 Crangon/jaar), gevolgd door Pomatoschistus species (26511.10^6), Liparis species (22308.10^6), Odontogadus merlangus (L.) (9736.10^6), Gadus morhua L. (6759.10^6), Osmerus eperlanus (L.) (2999.10^6), Myxocephalus scorpius (L.) (2322.10^6), Ciliata mustela (L.) (1253.10^6), Zoarces viviparus (L.) (322.10^6) en Pholis gunnellos (L.) (86.10^6)(TIEWS, 1975a).

Er bestaat een duidelijke negatieve korrelatie tussen de predatie op Crangon crangon (L.) in een bepaald jaar en de aanvoer van de garnaalvisserij uit de Duitse Bocht in het volgend jaar (figuur 3.8) (TIEWS, 1965a, 1965c, 1975a, 1975b en 1975c). Vermits de predatoren zich in hoofdzaak tot de juveniele, ondermaatse Crangon crangon (L.) beperken, laten de gevolgen van de predatie zich pas gevoelen wanneer de gedecimeerde broedklassen in de vangsten van de garnaalvisserij verschijnen. Dit tijdsinterval bedraagt ongeveer één jaar (TIEWS, 1965a en 1975a). Deze thesis wordt bevestigd door de vaststelling dat geen signifikante korrelatie bestaat tussen de predatie in een bepaald jaar en de aanvoer van de garnaalvisserij in datzelfde jaar (TIEWS, 1965a).

In het begin van de 50-er jaren werd de predatie door demersale vissen op post-larvale Crangon-crangon (L.) langsheen de Belgische kust onderzocht (GILIS, 1952a). In deze studie werd echter uitsluitend aandacht besteed aan de kommerciële predatoren van Crangon crangon (L.), met uitzondering van Gadus morhua L.. Van deze predatoren was Odontogadus merlangus (L.) de belangrijkste, gevolgd door Raja clavata L., Trisopterus luscus (L.), Solea solea (L.), Limanda limanda (L.), Platichthys

flesus (L.) en Pleuronectes platessa L. (GILIS, 1952a).

3.2.4.2. Predatie-mortaliteit : visserij.

Crangon crangon (L.) is de enige hyperbenthale species die van groot belang is voor de Belgische kustvisserij. In de jaren 1967/1976 bedroeg de jaarlijkse aanvoer van Crangon crangon (L.) in de Belgische havens gemiddeld 1276 ton vers gewicht. De financiële opbrengst van de garnaalvisserij bedroeg in deze periode gemiddeld 62.4 miljoen bf/jaar. Dit vertegenwoordigt ongeveer 29.3 % van de opbrengst van de kustvisserij en ongeveer 6.1 % van de totale opbrengst van de Belgische zeevisserij. Hiermee komt Crangon crangon (L.) op de derde plaats in de rangorde van de aangevoerde species volgens geldelijke opbrengst, na Solea solea (L.) (30.8 % van de totale geldelijke opbrengst) en Gadus morhua L. (20.8 %) maar vóór Pleuronectes platessa L. (5.9 %), Sebastes marinus (L.) (3.6 %), Raja species (3.6 %), Odontogadus merlangus (L.)(3.4 %) en Melanogrammus aeglefinus (L.) (2.9 %) (naar originele gegevens van N.I.S.).

De aanvoer van Crangon crangon (L.) schommelt sterk van jaar tot jaar (figuur 3.9). In de periode 1947/1956 werd gemiddeld 2048 ton/jaar aangevoerd. Na deze periode volgde een drastische daling (figuur 3.9). Sedertdien vertoont de aanvoer een lichte stijgende tendens : 853 ton/jaar in 1957/1961, 844 ton/jaar in 1962/1966, 1169 ton/jaar in 1967/1971 en 1383 ton/jaar in 1972/1976 (naar originele gegevens van N.I.S.).

De maandelijkse aanvoer (figuur 3.10) en de rendabiliteit van de garnaalvisserij (figuur 3.11) vertonen een minimum in februari/mei en een maksimum in september/november (naar originele gegevens van N.I.S.).

In België bestaat de aanvoer uitsluitend uit Crangon crangon (L.) bestemd voor menselijke konsumptie (groter dan 50 mm). Slechts 9.2 % van de aanvoer bestaat uit individuen kleiner dan 50 mm (CLOET, pers. mededeling). In Duitsland worden ook enorme hoeveelheden juveniele,

ondermaatse Crangon crangon (L.) aangevoerd voor verwerking tot vismeel (ongeveer 80.4 % van de totale aanvoer) (MEYER-WAARDEN en TIEWS, 1965a en TIEWS, 1971b). In Nederland tenslotte werd de visserij op ondermaatse Crangon crangon (L.) (zgn. pufgarnalen) in 1971 volledig gestaakt (BODDEKE, 1972a en 1972b).

Aanvoer-prognosen voor de garnaalvisserij zijn moeilijk te formuleren gezien de beperkte levensduur van Crangon crangon (L.) en de vaak niet te voorziene invloed van predatie. De enige methode die tot nu toe enigzins suksesvol is gebleken steunt op de negatieve korrelatie tussen de watertemperatuur in februari en de aanvoer van Crangon crangon (L.) in het najaar (BODDEKE, 1966c, 1966d, 1967, 1968a en 1974).

Hoewel de Belgische garnaalvisserij zich in hoofdzaak op de grote, voor konsumptie bestemde. Crangon crangon (L.) koncentreert, veroorzaakt de visserij-aktiviteit een zekere mortaliteit van de juveniele, ondermaatse Crangon crangon (L.). Een gedeelte van de vangsten, namelijk de niet-kommerciële species en de ondermaatse individuen van de kommerciële species, wordt, na de verwerking van de vangsten aan boord van de vissersvaartuigen, terug overboord geworpen. Deze fraktie wordt gewoonlijk als bijvangst betiteld. De manipulatie van vangst en bijvangst heeft bepaalde gevolgen op de overlevingskansen van de ondermaatse Crangon crangon (L.). Uit eksperimenten aan boord van vissersvaartuigen is gebleken dat 15 tot 25 % van de juveniele Crangon crangon (L.) een verblijf van 30 minuten buiten zeewater niet overleven (MISTAKIDIS, 1958). De dood treedt in als gevolg van de uitdroging van de kieuwen. Deze uitdroging wordt nog versneld wanneer de vangst op de klassieke schudzeef wordt getrieerd (BODDEKE, 1969 en 1970). Een gedeelte van de ondermaatse Crangon crangon (L.) keert dientengevolge onder de vorm van dood organisch materiaal in het ecosysteem terug.

Een deel van de bijvangst wordt, zodra deze overboord is geworpen, door de Laridae opgevreten. Dit wordt bevestigd door de aanwezigheid van Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van Larus marinus L. (KOCK, 1974). De talrijkst voorkomende vertegenwoordigers van de Laridae zijn Larus marinus L., Larus argentatus Pontopiddan, Larus ridibundus L. en Rissa tridactyla (L.) (JOIRIS, 1972). Vooral gedurende de trekperiode (maart/mei en juli/november) komen daar nog vrij grote aantallen Larus fuscus L., Larus canus L. en Sterna hirundo L. bij (JOIRIS, 1972 en eigen waarnemingen).

Het resterende deel van de ondermaatse Crangon crangon (L.), met name de individuen die de behandeling aan boord van de vissersvaartuigen overleven en die aan de predatie door de Laridae ontsnappen, keert in ongewijzigde vorm in het ecosysteem terug.

3.2.4.3. Natuurlijke mortaliteit.

Over de natuurlijke mortaliteit van Crangon crangon (L.) zijn slechts fragmentarische gegevens bekend.

Vervellingsmortaliteit werd gedurende akwarium-eksperimenten met een frekwentie van ongeveer 1/1000 vervellingen waargenomen (MEIXNER, 1969a). Vrij veel mortaliteit is het gevolg van kannibalisme op pas vervelde soortgenoten (TIEWS, 1954 en MEIXNER, 1969a). Ecdysaal kannibalisme werd gedurende de zopas geciteerde akwarium-eksperimenten met een frekwentie van ongeveer 1/85 vervellingen waargenomen (MEIXNER, 1969a).

In de populatie Crangon crangon (L.) uit de Duitse Bocht vertonen 16.4 % van de individuen 1 tot 2 dagen oude verwondingen die het gevolg zijn van ectomie van één of meerdere appendices (antennen, subchelae, vierde en vijfde pereiopoden). Bij 13.6 % van de individuen werden regenererende appendices waargenomen (MEIXNER, 1967b en 1968). Deze verwondingen

zijn waarschijnlijk het gevolg van intraspecifieke kompetitie of van mislukte predatiepogingen (MEIXNER, 1968). Op zichzelf veroorzaken deze verwondingen niet de dood van de betrokken individuen. Op de plaats van de wonde doen zich echter vaak infektueuze aandoeningen voor, bekend als 'black spot disease', waarop Fungi en Nematoda worden aangetroffen (MEIXNER, 1969b en SCHLOTFELDT, 1972).

In een ver gevorderd stadium van de 'black spot disease' treden perforaties van het exoskelet op. Aangetaste dieren vertonen een hogere mortaliteit dan gezonde individuen (MEIXNER, 1969b). Deze 'black spot disease' is de enige tot nu toe beschreven ziekte bij Crangon crangon (L.) (SINDERMANN, 1970).

Crangon crangon (L.) is eurytherm en euryhalien en kan sterke schommelingen in temperatuur en saliniteit overleven (TIEWS, 1967). Temperaturen tot -1.8° C zijn niet lethaal voor post-larvale Crangon crangon (L.) (BODDEKE, 1963b en 1963c).

3.2.4.4. Invloed van polluanten.

De invloed van de meeste polluanten op post-larvale Crangon crangon (L.) is slechts bekend uit akwarium-eksperimenten. Dergelijke onderzoekingen verschaffen informatie over de akute toxiciteit van de polluanten, maar belichten slechts zelden de akkumulatie van de toxische stoffen in de weefsels van Crangon crangon (L.) en de invloed van deze akkumulatie op de overlevingskansen van de individuen.

Crangon crangon (L.) is zeer resistent tegen de meeste petroleumderivaten en oliedisperserende middelen (PORTMANN, 1969 ; BOCK en MANN, 1972 en CONNOR, 1972). Oliedisperserende middelen met een alkylfenoloxethylaat-komponent blijken het meest toxisch te zijn (BOCK en MANN, 1972). Van de tot nu toe geteste oliedisperserende produkten zijn BP 1100X (LD_{50}

na 48 uur : 4800 ppm), Dispersol OS (LD_{50} na 48 uur : 3300 tot 10000 ppm) en Correxit (LD_{50} na 48 uur : 7500 tot 10000 ppm) de minst toxische (PORTMANN, 1969 en CONNOR, 1972). Kombinaties van olie en disperserend middel zijn veel toxischer dan de geïsoleerde komponenten. Er gaat aldus een duidelijk synergistisch effekt van de kombinatie uit (CONNOR, 1972). Crangon crangon (L.) eet verzonken ruwe olie wanneer er een tekort is aan zijn normaal voedsel. De opname van ruwe olie in de oesofagus reduceert de voedselopname, maar heeft geen invloed op de vervellingsfrekwentie (BLACKMANN, 1972).

Crangon crangon (L.) is resistenter tegen anionische detergenten (LD_{50} na 48 uur : meer dan 100 ppm) dan tegen niet-ionogene detergenten (LD_{50} na 48 uur : 50 tot 100 ppm)(PORTMANN, 1968 ; SCHLOTFELDT, 1970 ; MAGGI en COSSA, 1973 en MANN, 1973). Uit toxiciteitstesten met het anionisch detergent TBS (tetrapropyleenbenzolsulfonaat) is gebleken dat de ecdysis het kritieke moment is in de resistentie van Crangon crangon (L.). Vervellende individuen zijn ongeveer 80 maal gevoeliger voor TBS (LD_{50} na 48 uur : 20 ppm) dan niet-vervellende individuen (LD_{50} na 48 uur : 1600 ppm) (SCHLOTFELDT, 1970).

De akute toxiciteit van zware metalen voor Crangon crangon (L.) verschilt van element tot element. Hg is het meest toxisch (LD_{50} na 48 uur : 5 tot 10 ppm) en Ni is het minst toxisch (LD_{50} na 48 uur : ongeveer 200 ppm). Cu, Zn en Cd nemen een intermediaire plaats in (PORTMANN, 1968 ; WILSON en CONNOR. 1971). Larven van Crangon crangon (L.) zijn ongeveer 570 maal gevoeliger voor Hg en ongeveer 90 maal gevoeliger voor Cu dan adulten (CONNOR, 1971). De akute toxiciteit van Hg en Cu neemt toe als de temperatuur stijgt en is groter voor juvenielen dan voor adulten (PORTMANN, 1968 en WILSON en CONNOR, 1971). Hg wordt in het lichaam gekoncentreerd tot een drempelwaarde overschreden wordt (10 tot 100 ppm in het individu) waarbij de dood intreedt (WILSON en CONNOR, 1971 en 1973).

Op enkele zeldzame uitzonderingen na hebben alle pesticiden een zeer grote akute toxiciteit voor Crangon crangon (L.). Tot de meest toxische pesticiden behoren ondermeer DDT, BHC en Parathion (LD_{50} na 48 uur : 0.0033 tot 0.01 ppm) en Azinphos-methyl (LD_{50} na 48 uur : 0.00033 tot 0.001 ppm). Minder toxische pesticiden zijn ondermeer Tetradifon, Paraquat en Diquat (LD_{50} na 48 uur : meer dan 10 ppm) (CONNOR en PORTMANN, 1968 en PORTMANN, 1970). Van Dieldrin (LD_{50} na 48 uur : 0.01 tot 0.033 ppm) is bekend dat het in de weefsels van Crangon crangon (L.) wordt geakkumuleerd, maar ook dat het aktief uit het lichaam wordt geëlimineerd (WILSON, et al. 1975).

De resultaten van de onderzoekingen naar de akute toxiciteit van al deze polluanten mogen niet zonder restrikties naar de toestand in situ worden geëkstrapoleerd. De koncentraties van deze polluanten in zeewater zijn veel lager dan in de toxiciteitstesten. De toxiciteit zal zich dan pas op lange termijn uiten, als gevolg van een eventuele akkumulatie van de polluanten, ondermeer langs de voedselketen om. Daarenboven kunnen zich in het mariene milieu synergistische effekten voordoen die in akwariumeksperimenten onmogelijk te simuleren zijn.

In situ onderzoekingen in open zee over de invloed van industriële lozingen van organische afval van de produktie van proteolytische enzymen en van afvalstoffen van de produktie van TiO_2 op de demersale en hyperbenthale fauna brachten geen nadelige gevolgen voor de populatie van Crangon crangon (L.) aan het licht (DE CLERCK, VAN DE VELDE en VYNCKE, 1972 ; DE CLERCK en VAN DE VELDE, 1973 en REDANT, 1977a). Verontreiniging door pesticiden werd wel naar voor gebracht als mogelijke oorzaak van de teleurstellende garnaalvangsten in de Oosterschelde in 1968 (BODDEKE, 1968b).

3.2.5. Migraties.

De eerste waarnemingen over de migraties van Crangon crangon (L.) zijn afkomstig uit de Westerschelde en de toenmalige Zuiderzee, beiden gebieden met een duidelijke seliniteitsgradiënt (HAVINGA, 1930). Naast lokale verschuivingen in de populatie, betiteld als voedselmigraties, werd een seizoenale migratie waargenomen die als volgt kan worden samengevat. In mei/oktober is de populatie van Crangon crangon (L.) homogeen over de gebieden met verschillend zoutgehalte verdeeld. Gedurende de periode oktober/november trekken de dieren zich terug in dieper water, waarbij de adulten en de eidragende wijfjes het verst wegtrekken. De jonge dieren blijven dichter tegen de kust. Dit beeld blijft in december/februari bewaard. In maart/april is er een algemene verplaatsing naar de kust toe. De brakke kustzones worden eerst door de juvenielen bevolkt terwijl de adulten zich nog in zouter water ophouden. Daarna wordt de verspreiding van de verschillende ouderdomsklassen homogeen (HAVINGA, 1930).

De verklaring van dit migratiepatroon werd gezocht in de optimale waarden van de temperatuur-saliniteits-kombinatie voor de verschillende ouderdoms- en maturiteitsklassen van Crangon crangon (L.) (BROEKEMA, 1942 en LLOYD en YONGE, 1947). Deze verklaring geeft echter geen volledige voldoening, vermits Crangon crangon (L.) reeds uit bepaalde gebieden begint weg te trekken vooraleer de temperatuur-saliniteit-kombinatie er niet-optimale waarden aanneemt (BROEKEMA, 1942).

Gedurende de laatste 20 jaar werden in Duitsland en Nederland uitvoerige onderzoekingen over de migraties van Crangon crangon (L.) ondernomen. Hierbij werd gebruik gemaakt van verschillende merk-methoden : kleuringen met Gentiaan-violet (MUNZING, 1960 en 1962), 'plastic-tags' (TIEWS, 1963, 1964a, 1964b, 1968 en 1969) en biologische merken (BODDEKE, 1975a, 1975b en 1976).

De resultaten van deze onderzoekingen bevestigen het algemeen migratiepatroon van Crangon crangon (L.): in de herfst van de kust weg en in de lente naar de kust toe (MUNZING, 1962 ; TIEWS, 1964a, 1964b, 1968 en 1969 en BODDEKE, 1975b en 1976). Herfst- en lente-migratie zijn fleksibele processen voor wat betreft tijdstip van aanvang, duur, afgelegde afstand en numerieke omvang. In strenge winters trekt Crangon crangon (L.) tot 90 km uit de kust ; in zacht winters is de migratieafstand veel kleiner (BODDEKE, 1963b, 1963e en 1976). De herfstmigratie van de mature individuen naar de open zee vormt een tegengewicht voor het passief kustwaarts transport van de larven (BODDEKE, 1975b en 1976). De lente-migratie brengt de dieren van de relatief arme voedselkwartieren terug naar de voedselrijke kustzones en estuaria (BODDEKE, 1976). Herfst- en lente-migratie (figuur 3.12) zijn aldus respektievelijk als voortplantings- en voedselmigratie te interpreteren. De kritische faktor die de migraties op gang brengt is niet zozeer de absolute temperatuur, maar wel de temperatuursverandering in herfst en lente (BODDEKE, 1976).

3.2.6. Synthese.

De faktoren die de biomassa en abondantie van de populatie Crangon crangon (L.) beïnvloeden (nataliteit, rekrutering, groei, konsumptie, predatie, natuurlijke mortaliteit en migratie) werden in een schema samengevat (figuur 3.13). Dit schema is louter kwalitatief. De kwantitatieve benadering van biomassa, abondantie en fluksen komt pas aan bod wanneer de aandacht op de post-larvale populatie Crangon crangon (L.) uit de kustzone wordt gekoncentreerd.

3.3. Seizoenale fluktuaties in de densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren.

3.3.1. Staalname en analyses.

3.3.1.1. Technische gegevens.

De kwalitatieve en kwantitatieve studie van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) gebeurde aan de hand van de resultaten van maandelijkse bemonsteringen op 10 vaste staalname-stations in het Westdiep en de Vlakte van de Raan en van halfjaarlijkse bemonsteringen op een 35-tal vaste staalname-stations, verspreid langsheen de Belgische kust (figuren 3.14, 3.15 en 3.16).

De maandelijkse bemonsteringen startten in juli 1973. Het Westdiep en de Vlakte van de Raan werden tot en met juni 1976 bemonsterd (tabel 3.3). In juni 1975 werd het Westdiep-station 25 door station 91 vervangen daar het gebied waarin station 25 lag ondertussen tot gevaarlijk anker- en visgebied was uitgeroepen (Bericht aan Zeevarenden, 16 januari 1975).

De halfjaarlijkse bestandsopnamen hadden plaats in oktober 1973, april en oktober 1974, april en oktober 1975 en mei 1976. Deze bemonsteringen werden in het kader van de 'Demersal young fish survey' uitgevoerd, in koördinatie met het Rijksinstituut voor Visserijonderzoek (IJmuiden), de Bündesforschungsanstalt für Küsten- und Binnenfischerei (Hamburg) en het Institut für Meereskunde (Kiel).

Alle bemonsteringen gebeurden met het onderzoekingsvaartuig 'Hinders' (78 Bt, 225 pk). Voor de maandelijkse bemonsteringen werd een ottertrawl of plankennet gebruikt (figuur 3.17). De halfjaarlijkse bestandsopnamen werden met een boomtrawl of bokkennet uitgevoerd (figuur 3.17). De maaswijdte van een trawl neemt stapsgewijs af van de net-opening tot de

kuil. De grootste en kleinste maaswijdte van het net bedroeg respektievelijk 36 mm en 18 mm (figuur 3.17). Om visserij-technische redenen is het onmogelijk met veel kleinere maaswijdten, bijvoorbeeld 4 of 6 mm, te vissen.

De proefslepen duurden steeds 15 minuten. De afstand die gedurende deze tijdsspanne werd afgelegd, werd aan de hand van de Decca-koördinaten bij het begin en einde van de sleep berekend. De totale oppervlakte die gedurende de proefslepen werd bemonsterd varieerde, naargelang de bodemgesteldheid en de sterkte en richting van de getijstroom van 3750 tot 31250 m^2. De bemonsteringen gebeurden steeds overdag.

3.3.1.2. Staalname - procedure.

Zodra de vangst aan dek was gebracht, werden de kommerciële visspecies uitgesorteerd. De studie van deze visfraktie, in hoofdzaak bestaande uit vertegenwoordigers van de Rajidae, Clupeidae, Anguillidae, Gadidae, Carangidae, Scombridae, Triglidae, Bothidae, Pleuronectidae en Soleidae, berust bij de werkgroep Biologie (I.W.O.N.L.) van het Rijksstation voor Zeevisserij (Oostende).

Het resterende deel van de vangst werd van onzuiverheden ontdaan en door middel van een grootmazige schudzeef in twee frakties verdeeld : de fraktie die op de zeef achterbleef (B-fraktie), bestaande uit grote bijvangst-organismen, en de fraktie die door de zeef viel (G-fraktie), bestaande uit Crangon crangon (L.) en kleine bijvangst-organismen (figuur 3.18).

Vervolgens werd het volume van beide frakties gemeten. Uit elke fraktie werd een willekeurig monster, telkens met gekend volume, voor analyse weerhouden. De volumetrische verhouding van monster en fraktie, in het vervolg staalname-faktor (F) genoemd, varieerde, naargelang de omvang

en de heterogeniteit van de volledige fraktie, van 1/1 tot 1/40 voor de G-stalen en van 1/1 tot 1/80 voor de B-stalen. Het minimum volume van deze monsters bedroeg respektievelijk 1000 en 3000 cc. De G-stalen werden in een 20 % formoloplossing bewaard, terwijl de B-stalen de avond na de bemonsteringen werden geanalyseerd.

3.3.1.3. Laboratorium-analyses.

De laboratorium-analyses van de monsters omvatten determinaties van de verschillende species, tellingen van het aantal individuen per species en metingen van het gezamelijk vers gewicht per species. De G-stalen werden eerst gedurende ongeveer twee uur in vers stromend water gespoeld om de formol te verwijderen.

De totale lengte van alle Crangon crangon (L.) werd tot op 1 mm nauwkeurig gemeten. Deze gegevens werden in lengte-klassen van 5 mm ingedeeld. De lengte werd van de top van het scaphoceriet tot de punt van de gestrekte uropoden gemeten. Tevens werd per lengte-klasse het aantal eidragende wijfjes geteld. Vanaf juli 1974 werd ook het ontwikkelingsstadium van de abdominaal-eieren volgens de kleurschaal van Meyer genoteerd (cf. par. 3.1.2.3.).

3.3.2. Berekening van de maandelijkse gemiddelde densiteit van Crangon crangon (L.).

Voor elk station (s) en voor elke maandelijkse staalname (t) kan de waargenomen plaatselijke en momentele densiteit ($d_{i,s,t}$) van een willekeurige species of van een willekeurige grootte- of maturiteitsklasse van deze species (i) worden berekend als :

$$d_{i,s,t} = (N_G \cdot F_G + N_B \cdot F_B) / S \qquad (3.3.1)$$

of

$$d_{i,s,t} = (a \cdot W_G \cdot F_G + W_B \cdot F_B) / S \qquad (3.3.2)$$

Hierin is :

- $d_{i,s,t}$: waargenomen densiteit van species of klasse i, op tijdstip t en op station s (in aantal individuen of in gram per oppervlakte-eenheid)
- N_G : aantal individuen in G-staal
- N_B : aantal individuen in B-staal
- a : korrektie-faktor voor de omzetting van het gewicht na bewaring in 20 % formol tot vers gewicht
- W_G : aantal gram in G-staal
- W_B : aantal gram in B-staal
- F_G : staalname-faktor van G-staal (cf. par. 3.3.1.2.)
- F_B : staalname-faktor van B-staal (cf. par. 3.3.1.2.)
- S : effektief beviste oppervlakte

Met uitzondering van de species-konstante a, dienen in principe aan alle parameters uit bovenstaande formules de indices i, s en t te worden toegevoegd. Om de schrijfwijze van deze formules zo eenvoudig mogelijk te houden, werden deze aanduidingen echter weggelaten.

De effektief beviste oppervlakte (S) is gelijk aan het produkt van de afstand tussen begin- en eindpunt van de sleep met de horizontale opening van het net. Bij een boomkor is de horizontale opening van het net konstant en gelijk aan de lengte van de boom of korrestok, namelijk 6 meter. Bij een plankennet daarentegen is de horizontale opening afhankelijk van de afstand tussen de scheerborden (figuur 3.17). Deze afstand wordt beïnvloed door de oppervlakte van de borden, de lengte van de sleepkabels, de weerstand van de bodem, de stroomsterkte en het gewicht van de vangst in de kuil (MATON en VERHOEST, 1963). Bij een net met een bovenpees van 40 voet (= 12.2 meter) bedraagt de gemiddelde

afstand tussen de scheerborden 12.4 meter (FONTEYNE, pers. mededeling). Deze waarde werd als horizontale opening van het plankennet beschouwd.

Voor Crangon crangon (L.), die enkel in de G-fraktie voorkwam, gelden de formules :

$$d_{i,s,t} = (N_G \cdot F_G) / S \qquad (3.4.1)$$

of $$d_{i,s,t} = (a.W_G \cdot F_G) / S \qquad (3.4.2)$$

Per gebied (g) werd vervolgens de gemiddelde waargenomen maandelijkse densiteit ($d_{i,g,t}$) van post-larvale Crangon crangon (L.) berekend :

$$d_{i,g,t} = \frac{1}{n_{t,g}} \sum_i d_{i,s,t} \qquad (3.5)$$

Hierin is : $d_{i,g,t}$: gemiddelde waargenomen densiteit van Crangon crangon (L.) of van een willekeurige klasse i van deze species op tijdstip t en in gebied g (in aantal individuen of in gram per oppervlakte-eenheid)

$d_{i,s,t}$: waargenomen plaatselijke en momentele densiteit (cf. formules 3.4.1 en 3.4.2.)

$n_{t,g}$: aantal bemonsterde stations op tijdstip t en in gebied g

In deze formules is nog geen korrektie voor de efficiëntie van de staalname-techniek vervat (cf. par. 4.2.1.).

3.3.3. Seizoenale fluktuaties.

3.3.3.1. Bespreking van de seizoenale fluktuaties in de periode juli 1973/juni 1976.

De densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) in het Westdiep en de Vlakte van de Raan vertoont regelmatige seizoenale fluktuaties

(figuren 3.19 tot en met 3.22).

Zowel de abondantie (in aantal individuen/m^2) als de biomassa (in gram/m^2) zijn maksimaal in september/november en minimaal in mei/juli. De seizoenale evolutie van de abondantie en biomassa van juveniele (kleiner dan 50 mm) en adulte (groter dan 50 mm) Crangon crangon (L.) vertonen grosso modo hetzelfde verloop.

De seizoenale evolutie van de densiteit van adulte, marktwaardige Crangon crangon (L.) is volledig in overeenstemming met de seizoenale fluktuaties in het rendement van de garnaalvisserij, dat eveneens in september/november een maksimum vertoont (cf. par. 3.2.4.2. en figuur 3.11).

Van jaar tot jaar manifesteren zich grote verschillen in de maksimum abondantie en biomassa van zowel juveniele als adulte Crangon crangon (L.). In het najaar van 1973 was de densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) zeer hoog in vergelijking met de daaropvolgende jaren. Het najaar van 1974 vertoonde daarentegen de laagste maksimum abondantie en biomassa (figuren 3.19 tot en met 3.22).

De verklaring van deze onderlinge verschillen ligt in de relatieve predatie-intensiteit gedurende de drie beschouwde jaarcycli. In de zomer en het najaar van 1973 was geen enkele van de belangrijke predatoren van Crangon crangon (L.) in uitzonderlijk grote aantallen in de Belgische kustzone aanwezig (cf. par. 7.2.3.).

In de loop van 1974 echter deed zich een onvoorziene, sterke immigratie van juveniele Odontogadus merlangus (L.) voor (REDANT en DE CLERCK, 1975 en REDANT, 1976). Gedurende de eerste helft van 1974 bevolkten in hoofdzaak 2-jarige Odontogadus merlangus (L.) de kustwateren. De predatie door deze vissen veroorzaakte een eerste vermindering van de

populatie ondermaatse Crangon crangon (L.). Als gevolg hiervan was de abondantie van adulte Crangon crangon (L.) in het najaar van 1974 lager dan normaal hetgeen op zijn beurt een weerslag op de aanvoer en het rendement van de garnaalvisserij had (REDANT en DE CLERCK, 1975 ; REDANT, 1976 en figuren 3.10 en 3.11). In juli 1974 volgde de immigratie van 0- en 1-jarige Odontogadus merlangus (L.). Deze immigratie had een hernieuwde uitdunning van de populatie juveniele Crangon crangon (L.) voor gevolg. Deze uitdunning had op haar beurt als resultaat dat de stock adulte Crangon crangon (L.) in het voorjaar van 1975 kleiner was dan gewoonlijk, zodat ook de vangsten en het rendement van de garnaalvisserij laag waren in vergelijking met de vorige jaren (REDANT en DE CLERCK, 1975 en figuren 3.10 en 3.11).

De gevolgen van de immigratie, en de daarmee gepaard gaande predatie, door juveniele Odontogadus merlangus (L.) in 1974 werden ook waargenomen bij Pomatoschistus minutus (Pallas) en, zij het dan in mindere mate, bij Macropipus holsatus(Fabricius) (REDANT, 1977b en 1977c). Pomatoschistus minutus (Pallas) en juveniele Macropipus holsatus (Fabricius) zijn immers, samen met Crangon crangon (L.), de belangrijkste prooien van Odontogadus merlangus (L.) (GILIS, 1952 ; JONES, 1954 en KUHL, 1973).

Gedurende de zomer en het najaar van 1975 werden grote aantallen Odontogadus merlangus (L.) en Trisopterus luscus (L.) in het Westdiep en de Vlakte van de Raan waargenomen (cf. par. 7.2.3.). De aanwezigheid van Odontogadus merlangus (L.) had echter niet hetzelfde permanente karakter als in 1974. Net zoals Odontogadus merlangus (L.) voedt ook Trisopterus luscus (L.) zich zeer intensief met Crangon crangon (L.) en Pomatoschistus minutus (Pallas) (STEVEN, 1930 ; GILIS, 1952 en KUHL, 1973). De predatie door deze beide species is waarschijnlijk de voornaamste oorzaak van de relatief geringe densiteiten van zowel juveniele als adulte Crangon crangon (L.) in het najaar van 1975. Deze predatie was echter niet zo katastrofaal als de predatie door Odonto-

gadus merlangus (L.) in 1974. Dit blijkt zowel uit het verloop van de abondantie en biomassa van Crangon crangon (L.) en van Pomatoschistus minutus (Pallas) in 1975 als uit de goede opbrengst van de garnaalvisserij in dat jaar (cf. par. 72.3. en figuren 3.10 en 3.11).

3.3.3.2. Oorzaken van de seizoenale fluktuaties.

Uit de bibliografische gegevens (cf. par. 3.2.1. tot en met 3.2.5.) en uit de waarnemingen in de Belgische kustwateren in de periode juli 1973/juni 1976 werd volgende algemene verklaring van de seizoenale fluktuaties in de abondantie en biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) afgeleid.

Zowel in de winter als in de zomer worden eieren en larven geproduceerd (cf. par. 3.2.1.2). Eidragende wijfjes met abdominaaleieren in alle ontwikkelingsstadia worden het ganse jaar door in de populatie van Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren waargenomen. Uit de resultaten van zooplankton-analyses blijkt echter zeer duidelijk dat de meerderheid van de larven in april/augustus uitsluipt (cf. par. 3.1.2.3.). In deze periode is de watertemperatuur optimaal voor de ontwikkeling van de larven. Temperaturen beneden 7 °C, waarbij de uitsluipende larven minder dan 50 % overlevingskans hebben, of beneden 9 °C, waarbij vervellende en metamorfoserende larven minder dan 50 % overlevingskans hebben (cf. par. 3.1.2.4.), worden vanaf april/mei slechts zelden genoteerd (figuur 3.23). Vanaf maart/april neemt ook de biomassa van het voedsel van larvale Crangon crangon (L.), namelijk phytoplankton en Copepoda (cf. par. 3.2.3.1.), zeer sterk toe (POLK, BOSSICART en DARO, 1975).

De larven die in de late winter en vroege lente tot de benthale levenswijze overgaan (zgn. 'voorjaarsgarnalen'), bereiken in de loop van de zomer de lengte van juveniele, ondermaatse Crangon crangon (L.) (30 tot

40 mm) (cf. par. 3.2.2.2.). Gedurende deze levensfase zoeken zij ondiep water op, dicht tegen de kust (cf. par. 3.2.5.). Deze zone vervult de rol van kweekgebied. De meerderheid van de larven neemt in de zomer en vroege herfst de benthale vorm aan (zgn. 'zomergarnalen') en groeit tegen de herfst tot ondermaatse Crangon crangon (L.) uit (20 tot 30 mm). Ondertussen hebben de vrouwelijke individuen, geboren in het voorjaar, reeds een kommerciële lengte bereikt (50 tot 60 mm) (cf. par. 3.2.2.2.). Hun mannelijke soortgenoten zijn inmiddels geslachtsrijp geworden en blijven voorlopig nog als ondermaatse individuen in de populatie (35 tot 40 mm) (cf. par. 3.2.1.1. en 3.2.2.2.).

In september/oktober vangt, onder invloed van de temperatuursdaling, de herfstmigratie aan. De adulte Crangon crangon (L.), later gevolgd door hun juveniele soortgenoten, verlaten de ondiepe kustzone en zoeken dieper water op (cf. par. 3.2.5.).

Op de winterkwartieren gaat de groei van Crangon crangon (L.) voort. Gezien de lage watertemperatuur is de groeisnelheid aanzienlijk trager dan in de zomer (cf. par. 3.2.2.1.). Op het einde van de winter bereiken de vrouwelijke en mannelijke 'voorjaarsgarnalen' een lengte van respektievelijk 55 tot 60 mm en 40 tot 45 mm. Voor de 'zomergarnalen' zijn deze waarden respektievelijk 40 tot 50 mm en 30 tot 40 mm (cf. par. 3.2.2.2.).

In de lente keren alle Crangon crangon (L.) naar de kustzone terug. De kleinste individuen zoeken de kweekzone op en de grotere individuen blijven in iets dieper water (cf. par. 3.2.5.). Onder invloed van de stijgende temperatuur versnelt de groei. De mannelijke 'voorjaarsgarnalen', die ondertussen een geslachtsverandering tot sekundaire wijfjes ondergingen (cf. par. 3.2.2.3.), en de vrouwelijke 'zomergarnalen' groeien in de loop van de zomer tot een kommerciële lengte uit (50

tot 60 mm) (cf. par. 3.2.2.2.). In de herfst verschijnen deze dieren massaal in de vangsten van de garnaalvisserij (cf. par. 3.2.4.2.). De mannelijke 'zomergarnalen' worden in de lente of vroege zomer geslachtsrijp (cf. par. 3.2.1.1.) en veranderen in de late zomer van geslacht (cf. par. 3.2.2.3.).

Samen met de individuen die ondertussen in het voorbije jaar geboren zijn, nemen deze dieren in de herfst aan de najaarsmigratie deel (cf. par. 3.2.5.). Op de winterkwartieren groeien tenslotte ook de mannelijke 'zomergarnalen', als sekundaire wijfjes, langzaam tot een kommerciële lengte uit (45 tot 55 mm) (cf. par. 3.2.2.2.) zodat ze in de loop van de lente in de garnaalvangsten verschijnen.

Deze reeks gebeurtenissen herhaalt zich voor iedere jaar- of broedklasse van Crangon crangon (L.). Het begrip jaarklasse mag hier niet in zijn gebruikelijke betekenis, als een duidelijk te identificeren verzameling individuen, geboren in hetzelfde jaar, worden opgevat. Crangon crangon (L.) geboren in hetzelfde jaar behoren weliswaar tot dezelfde jaarklasse, maar deze groep is na verloop van enkele maanden nog zeer moeilijk als een entiteit te identificeren. De redenen hiervoor zijn de lange duur en de onscherpe begrenzing in de tijd van de voortplantingsperiode (cf. par. 3.2.1.2.) en de differentiële groei van beide seksen (cf. par. 3.2.2.1. en 3.2.2.2.). Als gevolg hiervan worden gedurende het ganse jaar zowel zeer kleine als volledig volgroeide Crangon crangon (L.) in de populatie aangetroffen. Individuen die in het voorjaar in het hyperbenthos verschijnen, zijn immers op het einde van het jaar 40 tot 55 mm lang, terwijl individuen die in de zomer geboren zijn, en die dus in principe tot dezelfde jaarklasse behoren, op het einde van het jaar slechts 30 tot 40 mm lang zijn (cf. par. 3.2.2.2.).

Natuurlijke mortaliteit, visserij- en predatie-mortaliteit interferreren voortdurend met de ontwikkeling van de jaarklassen van Crangon crangon (L.).

Het relatieve belang van natuurlijke mortaliteit in de totale mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.) is onbekend (cf. par. 3.1.4.3.). Visserij- en predatie-mortaliteit doen zich het ganse jaar door voor. Sommige predatoren, zoals Trigla species, komen in hoofdzaak gedurende de zomer in de kustwateren voor. Macropipus holsatus (Fabricius), Trisopterus luscus (L.), Odontogadus merlangus (L.) en Pomatoschistus minutus (Pallas) worden vooral in de herfst in grote aantallen waargenomen. Gadus morhua L. en Liparis liparis (L.) tenslotte, worden bijna uitsluitend gedurende de herfst en de winter in de kustwateren aangetroffen (cf. par. 7.2.3. en REDANT, 1977b en 1977c). Het zwaartepunt van de predatie-mortaliteit ligt dus duidelijk in het tweede halfjaar.

Wanneer deze gegevens op de waarnemingen in het Westdiep en de Vlakte van de Raan worden geprojekteerd wordt volgend beeld bekomen. Gedurende de zomermaanden is in beide gebieden een kleine stock Crangon crangon (L.) aanwezig. In september/oktober neemt de densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) toe (cf. par. 3.3.3.1. en figuren 3.19 tot en met 3.22). Deze toename is het gevolg van de nataliteit en rekrutering in de late zomer, de immigratie van in hoofdzaak juveniele individuen uit de kweekzone in de ondiepe kustwateren, als onderdeel van de herfstmigratie naar dieper water, en de groei van zowel de juveniele als de adulte individuen gedurende de herfst. Vanaf dat ogenblik is de verdere evolutie in beide gebieden verschillend.

In het Westdiep neemt de densiteit van de post-larvale Crangon crangon (L.) in november/december zeer sterk af, deels als gevolg van de intensieve bevissing en predatie in het najaar en deels als gevolg van de voortzetting van de herfstmigratie naar de open zee. Rond de jaarwisseling bereikt de abondantie en biomassa een duidelijk minimum (figuren 3.19 en 3.20).

In februari/maart vertoont de densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) in het Westdiep een geringe toename. Vanaf april/mei neemt de densiteit weer af om in juni/juli een nieuw dieptepunt te bereiken. Deze geringe en kortstondige toename van de abondantie en biomassa is waarschijnlijk het gevolg van de lentemigratie van Crangon crangon (L.). Deze migratie voert de, ondertussen door predatie en bevissing uitgedunde stock juveniele en, in mindere mate, adulte Crangon crangon (L.) van de winterkwartieren, doorheen het Westdiep, terug naar de ondiepe kustzone (figuren 3.19 en 3.20).

Op de Vlakte van de Raan neemt de densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) eveneens in november/december af. Deze daling, als gevolg van de bevissing en predatie in het najaar, leidt echter niet tot een duidelijk minimum in januari/februari. Vanaf januari neemt de densiteit geleidelijk af tot juni/juli. In tegenstelling tot het Westdiep is er dus op de Vlakte van de Raan geen toename van de abondantie en biomassa in maart/april (figuren 3.21 en 3.22). Dit wijst erop dat de Vlakte van de Raan eerder een winterkwartier van post-larvale Crangon crangon (L.) dan een transit-zone, in de aard van het Westdiep, is.

Het feit dat Crangon crangon (L.), zowel gedurende de najaarsbestandsopnamen als gedurende de voorjaarsbestandsopnamen, op staalname-stations, die verder van de kust verwijderd zijn dan de Vlakte van de Raan, wordt waargenomen (DE CLERCK, CLOET en REDANT, 1973, 1974a, 1974b en 1975) toont duidelijk aan dat de Vlakte van de Raan niet op de buitenste, zeewaartse grens van de winterkwartieren ligt.

De geografische situering van het Westdiep en de Vlakte van de Raan in het schema van de levenscyclus van Crangon crangon (L.) (figuur 3.13) kan dan ook als volgt worden omschreven : het Westdiep ligt aan de rand van de ondiepe kweekzone, dicht tegen de kust en de Vlakte van de Raan ligt binnen de winterkwartieren maar duidelijk niet op de buitenste rand van deze zone.

3.4. Kwalitatief konsumptie-produktie model van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren.

De populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren kan als een zogenaamde 'black box' beschouwd worden. Onder Belgische kustwateren wordt verstaan : een gebied dat in het zuid-oosten begrensd wordt door de buitenste, zeewaartse grens van de kweekzone van Crangon crangon (L.), in het zuid-westen en in het noord-oosten door respektievelijk de Belgisch-Franse en de Belgisch-Nederlandse grens en in het noord-westen door een parallel met de kustlijn, op een gemiddelde afstand van 10 zeemijl (= 18.5 km) van de kust (figuur 3.14). De landwaartse grens van dit gebied komt, rekening houdend met de geografische en bathymetrische situering van het Westdiep in het migratie-schema van post-larvale Crangon crangon (L.) (cf. par. 3.3.3.2.), ongeveer met de isobath van 4 meter overeen. De totale oppervlakte van de aldus omschreven zone bedraagt ongeveer 1150 km^2.

De intraspecifieke relaties tussen de individuen, behorende tot dezelfde 'black box', worden volledig buiten beschouwing gelaten. Enkel de ecologische relaties tussen de 'black box' ingenomen door post-larvale Crangon crangon (L.), en de andere kompartimenten van het ecosysteem vormen het onderwerp van het verder onderzoek.

Deze ecologische relaties kunnen als volgt geresumeerd worden. De populatie post-larvale Crangon crangon (L.) betrekt organisch materiaal en energie uit het ecosysteem door konsumptie (C). Deze materie en energie is afkomstig van het meiobenthos (C_{me}), het makrobenthos (C_{ma}), het epi- en hyperbenthos (C_{eh}), het bathypelagisch plankton (C_{bp}) en het detritus (C_{om}).

Een gedeelte van de opgenomen materie en energie wordt in het ecosysteem gerecycleerd als gevolg van de produktie van faeces (F), de respiratie (R) en de excretie (U).

Het resterend gedeelte wordt tot eigen,soortspecifieke bestanddelen omgezet (P). Een deel van de produktie wordt onder de vorm van exuvae (P_{ex}) in het ecosysteem gerecycleerd. Een ander deel van de produktie wordt voor de produktie van eieren (P_e) aangewend. Hiervan gaat een fraktie verloren door mortaliteit van de eidragende wijfjes (P_{em}). Het restant ontwikkelt tot planktonische larven (P_{el}). Het resterende gedeelte van de produktie wordt voor de groei en gewichtstoename van de individuen uit de populatie gebruikt (P_g). Deze fraktie wordt over de natuurlijke mortaliteit (P_{om}), de visserij-mortaliteit (P_{vi}), de predatie-mortaliteit door Laridae (P_{la}) en door demersale predatoren (P_{dp}) verdeeld. Een deel van deze produktie verlaat de populatie door emigratie (M_e).

De input en output van energie en materie in de populatie door immigratie (M_i) en emigratie (M_e) staan gedeeltelijk los van het fysiologisch konsumptie-produktie-proces. In het beschouwde systeem verlopen zowel immigratie als emigratie in twee richtingen : immigratie in het najaar vanuit de kweekzone en in de vroege lente vanuit de verre winterkwartieren en emigratie in de winter naar de winterkwartieren en in de late lente naar de kweekzone.

Al deze interakties vormen samen het kwalitatief konsumptie-produktie-model van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren (figuur 3.24). De term 'model' is in deze kontekst verantwoord vermits zelfs een vereenvoudigde, schematische voorstelling van ecologische interakties als 'model' mag worden betiteld (HEDGPETH, 1977). Dit model vormt de basis voor het verdere kwantitatieve onderzoek.

Hoofdstuk 4

BIOMASSA EN ABONDANTIE VAN POST-LARVALE CRANGON CRANGON (L.) IN DE BELGISCHE KUSTWATEREN.

4.1. Inleiding.

De omvang van de populatie vormt het uitgangspunt in de kwantitatieve benadering van het konsumptie-produktie-model van post-larvale Crangon crangon (L.). Twee maten geven een beeld van deze omvang, namelijk de abondantie of numerieke grootte en de biomassa van de populatie.

De selektiviteit van de staalname-apparatuur en de representativiteit van de bemonsterde stations ten opzichte van de werkelijke samenstelling en de ruimtelijke verspreiding van de populatie spelen een belangrijke rol in de kwantitatieve benadering van de abondantie en de biomassa. De analyse van deze problematiek mondt uit in de formulering van een aantal korrektiefaktoren voor de representativiteit van de onderzochte monsters ten opzichte van de reële samenstelling van de populatie (par. 4.2.). Aan de hand van de resultaten van de maandelijkse bemonsteringen worden dan, rekening houdend met de zopas geciteerde korrektiefaktoren, schattingen van de abondantie en biomassa van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) gemaakt (par. 4.3.).

4.2. Representativiteit van de geanalyseerde monsters.

De problematiek rond de representativiteit van de geanalyseerde monsters omvat twee aspekten, namelijk de representativiteit van de geanalyseerde monsters ten opzichte van de reële samenstelling van de populatie op het ogenblik en op de plaats van de staalname enerzijds en de representativiteit van de bemonsterde stations ten opzichte van het beschouwde gebied, in dit geval de Belgische kustwateren, anderzijds. Beide aspekten worden afzonderlijk behandeld.

4.2.1. Representativiteit van de monsters ten opzichte van de reële samenstelling van de populatie op de staalname-stations.

In theorie kan de vraag omtrent de representativiteit van de geanalyseerde monsters ten opzichte van de werkelijke samenstelling van de populatie in twee facetten worden opgesplitst. Welk gedeelte van de epi- en hyperbenthale fauna in het algemeen en van Crangon crangon (L.) in het bijzonder wordt door de trawl opgenomen en welk gedeelte zal daarvan op het einde van de sleep nog in het net overblijven.

4.2.1.1. Opname-efficiëntie van de trawl.

De efficiëntie waarmee een trawl epi- en hyperbenthale organismen opneemt hangt af van de mate waarin deze organismen door het vistuig worden opgeschrikt of uit de bodem worden losgewoeld zodat zij in het net belanden. Voor organismen die zich in de bodem ingraven, zoals Crangon crangon (L.) overdag doet (cf. par. 3.2.3.1.),is het verstoringseffekt afhankelijk van de diepte waarop de onderpees van het net in de zeebodem dringt en van de permanentie van deze penetratie (REYS en SALVAT, 1971). De diepte waarop en de intensiteit waarmee de bodem wordt omgewoeld, kan door het gebruik van wekker-kettingen worden vergroot (BRIDGER, 1972 ; DE GROOT, 1972a en DE WIT, 1973). Vergelijkende eksperimenten toonden aan dat, wanneer een trawl met vier dergelijke kettingen wordt verzwaard, 300 tot 500 % meer Macropipus species, Asteroidea en Echinoidea, 150 tot 300 % meer Bryozoa en Pagurus bernhardus (L.) en 100 tot 150 % meer Ophiuroidea worden opgevist dan wanneer geen kettingen worden aangewend. Voor Crangon crangon (L.) werd daarentegen geen toename van de vangsten genoteerd ingeval wekkerkettingen werden gebruikt (DE GROOT, 1973).

Ingegraven organismen, zoals Crangon crangon (L.) kunnen ook met elektrische stroompulsen uit hun schuilplaats worden verjaagd. Deze pulsen veroorzaken onvrijwillige kontrakties van de spieren in het abdomen, zodat de dieren uit de bodem komen en 10 tot 20 cm in de waterkolom om-

hoog zwemmen (BOONSTRA en DE GROOT, 1970). Met een elektrisch net worden ongeveer 2.00 maal zoveel Crangon crangon (L.) gevangen als met een gewoon net. Deze faktor verschilt niet wezenlijk voor de verschillende grootteklassen van Crangon crangon (L.) (BOONSTRA en DE GROOT, 1970, 1974a en 1974b ; VAN DEN BROUCKE, 1973 en DE GROOT en BOONSTRA, 1974). Hieruit werd afgeleid dat een normale trawl, zoals gebruikt gedurende de onderzoekingen in het Westdiep en de Vlakte van de Raan, gemiddeld ongeveer 50 % van de werkelijke aanwezige aantallen en biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) opneemt.

4.2.1.2. Selektiviteit van het net.

De mate waarin een trawl de opgenomen Crangon crangon (L.) zal bewaren hangt in hoofdzaak af van de maaswijdte van het net. De kans dat Crangon crangon (L.) weer langs de opening van het net zou ontsnappen valt te verwaarlozen. Crangon crangon (L.) is een typische 'sprinter', die over korte afstanden zeer snel kan zwemmen, maar die ook zeer vlug uitgeput is (BODDEKE, 1965a). Deze eigenschap stelt Crangon crangon (L.) wel in staat om eventueel aan het naderende vistuig te ontkomen, maar niet om terug langs de net-opening te ontsnappen wanneer zij reeds in het net zijn opgenomen.

De eenvoudigste methode om de selektiviteit van een bepaald net na te gaan is door de lengte-verdeling van de vangst in deze trawl te vergelijken met de lengte-verdeling van de vangst in een fijnmazige trawl waaruit geen enkel van de bestudeerde organismen nog kan ontsnappen. Uit deze vergelijking kan dan, per lengteklasse, een koëfficiënt worden afgeleid, die aangeeft welke fraktie van de initiële vangst in de normale, grootmazige trawl achterblijft. Om er zeker van te zijn dat zelfs de kleinste Crangon crangon (L.) in de fijnmazige trawl zouden achterblijven, moet deze een maaswijdte van maximum 3 mm hebben. Om visserijtechnische redenen is het echter onmogelijk met dergelijke fijnmazige netten te werken.

Een direkte benadering van de invloed van de selektiviteit op de samenstelling van de vangst aan post-larvale Crangon crangon (L.) is aldus niet mogelijk. Daarom werd getracht, deels op basis van de bibliografie over de selektiviteit van kommerciële garnaaltrawls en deels op basis van enkele hypothesen, de grootte-orde van de selektiviteitsfaktoren voor post-larvale Crangon crangon (L.), zo nauwkeurig mogelijk te bepalen.

De invloed van de maaswijdte en van de snit van het net op de samenstelling van de kommerciële garnaalvangsten werd reeds door meerdere onderzoekers bestudeerd (GILIS, 1951a ; MISTAKIDIS, 1958 ; LELOUP en GILIS, 1962 en 1965b ; BODDEKE, 1965b en 1973 ; KURC en FAURE, 1965 ; KURC, FAURE en LAURENT, 1965 ; TIEWS, 1966 ; BESANCON, 1975 ; BRABANT, 1973 en 1974 en VANDEN BROUCKE en VAN MIDDELEM, 1973). Het doel van deze bijdragen was na te gaan in hoeverre grotere maaswijdten of een gewijzigd snit van het net het rendement van de garnaalvisserij kunnen verbeteren. De resultaten van deze onderzoekingen laten echter niet toe een schatting te maken van de verhouding tussen de in situ aanwezige aantallen of biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) en de fraktie die daarvan in de vangsten achterblijft.

De selektiviteit van een garnaaltrawl uit zich zowel in het voorste grootmazig netgedeelte als in het achterste kleinmazig netgedeelte (BOHL en KOURA, 1962a en 1962b ; BOHL, 1963a en 1963b en TIEWS, 1967).

Vergelijkende eksperimenten toonden aan dat een volledig kleinmazig net 1.27 maal meer ondermaatse en 1.11 maal meer kommerciële Crangon crangon (L.) (groter dan 50 mm) vangt dan een normaal net met een groot- én een kleinmazig netgedeelte (BOHL, 1963a en 1963b). Deze faktoren (m_i) geven de invloed van de selektiviteit ter hoogte van het grootmazig netgedeelte (maaswijdte 30 tot 36 mm, cf. figuur 3.17) weer.

Voor de omschrijving van de selektiviteit van het kleinmazig netgedeelte (maaswijdte 18 tot 20 mm, cf. figuur 3.17) werd van een hypothetische selektiviteitskurve uitgegaan (figuur 4.1). Deze kurve heeft een sigmoïede vorm en bereikt haar 100 % retentie-maksimum voor Crangon crangon (L.) met een lengte vanaf 60 mm. Deze laatste veronderstelling is gebaseerd op de vaststelling dat een net met een maaswijdte van 21.5 mm alle Crangon crangon (L.) groter dan 60 mm weerhoudt (BOHL en KOURA, 1962a en 1962b). Tevens werd verondersteld dat gemiddeld slechts 0.5 % van de individuen kleiner dan 20 mm in het net achterblijven.

Uit deze kurve werd voor iedere lengteklasse van 5 mm, de retentiefaktor (r_i) afgeleid. De waarde van r_i . 100 % geeft aan welk percentage van een bepaalde lengteklasse i in het net achterblijft.

Het kwotiënt m_i/r_i is de korrektiefaktor (s_i) voor de lengteklasse i van post-larvale Crangon crangon (L.). De waargenomen abondantie van de beschouwde lengteklasse moet met deze korrektiefaktor worden vermenigvuldigd om het totaal aantal individuen, behorende tot deze lengteklasse, te kennen, dat oorspronkelijk in het net is terechtgekomen.

Aan de hand van de maandelijkse lengte-frekwentie-verdelingen van Crangon crangon (L.) voor de periode januari 1975/december 1975 op twee representatieve staalname-stations, namelijk de stations 23 en 35, werd vervolgens de waargenomen jaarlijkse gemiddelde densiteit van de verschillende lengteklassen (d_i) berekend. De berekening van deze gemiddelde densiteiten is analoog met de berekening van de gemiddelde jaarlijkse abondantie van de populatie in haar geheel ($d_{i,b,y}$) (cf. par. 4.3.1. formules 4.2 en 4.3).

Uit de waarden van de korrektiefaktoren per lengteklasse (s_i), de waargenomen gemiddelde densiteit per lengteklasse (d_i) en het gemiddeld

gewicht van de Crangon crangon (L.) van elke lengteklasse (W_i) (cf. formule 5.1 in par. 5.2.2.) werden tenslotte globale korrektiefaktoren voor de selektiviteit van het net voor alle post-larvale Crangon crangon (L.) samen afgeleid (S_N en S_W) (tabel 4.1) :

$$S_N = \sum_i s_i \cdot d_i / \sum_i d_i \qquad (4.1.1)$$

en

$$S_W = \sum_i W_i \cdot s_i \cdot d_i / \sum_i W_i \cdot d_i \qquad (4.1.2)$$

Hier is S_N = korrektiefaktor voor de selektiviteit van het net voor de abondantie van post-larvale Crangon crangon (L.)

S_W = korrektiefaktor voor de biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.)

s_i = korrektiefaktor voor de lengteklasse i van Crangon crangon (L.)

W_i = gemiddeld gewicht van de individuen van lengteklasse i

d_i = waargenomen gemiddelde densiteit van lengteklasse i van Crangon crangon (L.) (in aantal individuen per oppervlakte-eenheid)

De waarde van S_N bedraagt 6.44, de waarde van S_W is 2.11 (tabel 4.1). Deze waarden zijn als maksimale schattingen van de korrektiefaktoren S_N en S_W te beschouwen. Onder invloed van de ophoping van de vangst in de kuil raken de mazen van het achterste netgedeelte verstopt en vermindert de selektiviteit van het net. De selektiviteit is dan ook slechts optimaal bij de aanvang van de sleep en daalt naarmate de sleep vordert. De korrektiefaktoren werden echter berekend in de veronderstelling dat het net gedurende de ganse sleep optimaal selekteert.

4.2.1.3. Globale korrektiefaktoren voor de efficiëntie van de trawl.

De globale korrektiefaktoren voor de efficiëntie van de trawl worden verkregen als het produkt van de korrektiefaktor voor de opname-efficiëntie en de korrektiefaktor voor de selektiviteit.

De waargenomen abondantie en biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) moeten respektievelijk met een faktor 12.88 en 4.22 worden vermenigvuldigd om een schatting van de reële abondantie en biomassa op te leveren. Deze faktoren zijn globale gemiddelden voor de ganse populatie en voor het ganse jaar.

4.2.2. Representativiteit van de maandelijks bemonsterde stations ten opzichte van de Belgische kustwateren.

De representativiteit van de maandelijks bemonsterde stations in het Westdiep en de Vlakte van de Raan ten opzichte van de Belgische kustwateren (definitie cf. par. 3.4) werd door middel van statistische testen onderzocht.

Aan de hand van Students t-testen werd nagegaan of er al dan niet een signifikant verschil bestaat tussen de gemiddelde densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) op de maandelijkse staalname-stations enerzijds en de gemiddelde densiteit van deze species op de staalname-stations van de halfjaarlijkse bestandsopnamen anderzijds. Hierbij werd van de veronderstelling uitgegaan dat de halfjaarlijkse bemonsterde stations (figuur 3.14) representatief zijn voor de Belgische kustwateren. De groep halfjaarlijkse stations omvat alle stations binnen de 10 mijls-zone met uitzondering van de stations 35 en 38. Deze werkwijze was noodzakelijk om te voorkomen dat de Vlakte van de Raan zou worden overgewaardeerd in verhouding tot de rest van de Belgische kustwateren. De groep maandelijkse stations omvat alle stations van het Westdiep en de Vlakte van de Raan.

In totaal werden twaalf t-testen uitgevoerd, namelijk zes voor de abondantie (in aantal individuen/oppervlakte-eenheid) en zes voor de biomassa (in gram/oppervlakte-eenheid). In geen enkel geval werd een statistisch signifikant verschil tussen beide groepen staalname-stations vastgesteld. Dit was te voorzien vermits Crangon crangon (L.)

in het algemeen zeer homogeen over de Belgische kustwateren verspreid is (figuren 4.2 en 4.3).

De schattingen van de gemiddelde abondantie en biomassa van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren kunnen dan ook, met voldoende nauwkeurigheid, op de resultaten van de maandelijkse bemonsteringen in het Westdiep en de Vlakte van de Raan worden gebaseerd.

4.3. Gemiddelde abondantie en biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren.

4.3.1. Berekening van de jaarlijkse gemiddelde abondantie en biomassa.

De waargenomen gemiddelde densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) ($d_{i,s,y}$) werd, per station (s), aan de hand van de waargenomen plaatselijke en momentele densiteiten ($d_{i,s,t}$) (cf. formules 3.3.1 en 3.3.2 in par. 3.3.2.) berekend. Hierbij werd elke bemonstering op tijdstip t representatief verondersteld voor een periode P_t, beginnende halverwege het tijdsinterval, in dagen, tussen de bemonsteringen op tijdstip t en t-1 en eindigend halverwege het tijdsinterval, in dagen, tussen de bemonsteringen op tijdstip t en t+1. De waargenomen jaarlijkse gemiddelde densiteit ($d_{i,s,y}$) wordt dan, voor ieder station, verkregen als het gewogen gemiddelde (tabel 4.2) :

$$d_{i,s,y} = \frac{1}{365} \sum_{t} P_t \cdot d_{i,s,t} \qquad (4.2)$$

Hierin is : $d_{i,s,y}$: waargenomen jaarlijkse gemiddelde densiteit van Crangon crangon (L.) of van een willekeurige klasse i op station s en in jaar y (in aantal individuen of in gram per oppervlakte-eenheid)

$d_{i,s,t}$: waargenomen plaatselijke en momentele densiteit van Crangon crangon (L.) of van een willekeurige klasse i op tijdstip t en op station s (cf. formules 3.3.1 en 3.3.2)

P_t : representativiteitsperiode zoals hoger gedefinieerd. Som $P_t = 365$

Dit gewogen gemiddelde werd boven het rekenkundig gemiddelde van de waarden $d_{i,s,t}$ verkozen, omdat de spreiding van de staalnamen over het jaar niet altijd homogeen was (tabel 3.3). Bij het gebruik van het rekenkundig gemiddelde leidt een akkumulatie van de bemonsteringen in een periode met hoge of lage densiteit van Crangon crangon (L.) respektievelijk tot een overschatting of onderschatting van de jaarlijkse gemiddelde densiteit. Dergelijke fouten worden bij het gebruik van het gewogen gemiddelde geminimaliseerd.

De waargenomen jaarlijkse gemiddelde densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren ($d_{i,b,y}$) (tabel 4.2) volgt uit :

$$d_{i,b,y} = \frac{1}{n_s} \cdot \sum_s d_{i,s,y} \qquad (4.3)$$

Hierin is : $d_{i,b,y}$: waargenomen jaarlijkse gemiddelde densiteit van Crangon crangon (L.) of van een willekeurige klasse i in de Belgische kustwateren en in jaar y (in aantal individuen of in gram per oppervlakte-eenheid)

$d_{i,s,y}$: waargenomen jaarlijkse gemiddelde densiteit op station s (cf. formules 4.2)

n_s : aantal maandelijks bemonsterde stations in het Westdiep en de Vlakte van de Raan samen (cf. par. 3.3.1.1.)

De geschatte jaarlijkse gemiddelde densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren ($\hat{d}_{i,b,y}$) wordt bekomen als het produkt van de zopas berekende waargenomen densiteit met de korrektiefaktor voor de staalname-efficiëntie van de trawl (tabel 4.2) :

$$\hat{d}_{i,b,y} = k_i \cdot d_{i,b,y} \qquad (4.4)$$

Hierin is : $\hat{d}_{i,b,y}$: geschatte jaarlijkse gemiddelde densiteit van Crangon crangon (L.) of van een willekeurige klasse i in de Belgische kustwateren b en in jaar y (in aantal individuen of in gram per oppervlakte-eenheid)

$d_{i,b,y}$: waargenomen jaarlijkse gemiddelde densiteit (cf. formule 4.3)

k_i : korrektiefaktor van de trawl voor Crangon crangon (L.) of voor de beschouwde klasse (cf. par. 4.2.1.3.)

Per jaarcyclus wordt een waarde van $\hat{d}_{i,b,y}$ gevonden. De geschatte gemiddelde densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren ($\hat{d}_{i,b}$) volgt dan uit het gemiddelde van de waarden voor het totaal aantal beschouwde jaarcycli (tabel 4.2) :

$$\hat{d}_{i,b} = \frac{1}{n_y} \cdot \sum_y \hat{d}_{i,b,y} \qquad (4.5)$$

Hierin is : $\hat{d}_{i,b}$: geschatte gemiddelde densiteit van Crangon crangon (L.) of van een willekeurige klasse i in de Belgische kustwateren b gedurende de periode juli 1973/juni 1976 (in aantal individuen of in gram per oppervlakte-eenheid)

$\hat{d}_{i,b,y}$: geschatte jaarlijkse gemiddelde densiteit (cf. formule 4.4)

n_y : aantal beschouwde jaarcycli

De aldus verkregen waarden zijn de uiteindelijke schattingen van de abondantie en biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren.

4.3.2. Gemiddelde abondantie en biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.).

De gemiddelde abondantie van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren bedraagt 7.11 ± 3.78 individuen/m^2 (tabel 4.2). Hiervan zijn 0.20 ± 0.13 individuen/m^2 groter dan 50 mm.

De gemiddelde biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) bedraagt 1830 ± 1088 mg vers gewicht/m^2 (tabel 4.2). Het droog gewicht vertegenwoordigt gemiddeld 29 % van het vers gewicht en het koolstofgewicht vertegenwoordigt gemiddeld 20 % van het drooggewicht (HERMAN, pers. mededeling). De gemiddelde biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) kan dus ook als 529 ± 316 mg drooggewicht/m^2 of 106 ± 63 mg C/m^2 worden uitgedrukt.

De biomassa van Crangon crangon (L.) vertegenwoordigt gemiddeld ongeveer 19.5 % van de totale biomassa van de epi- en hyperbenthale fauna in de Belgische kustwateren (REDANT, 1977c).

De volledige populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren omvat gemiddeld 8126.10^6 ± 4328.10^6 individuen met een totale biomassa van 2093 ± 1244 ton vers gewicht of 607 ± 361 ton drooggewicht of 121 ± 72 ton C.

Alle in deze paragraaf geciteerde getallen hebben betrekking op de periode juli 1973/juni 1976.

Hoofdstuk 5

SCHATTINGEN VAN DE FLUKSEN DIE DE POPULATIE POST-LARVALE CRANGON CRANGON (L.) MET DE OVERIGE KOMPARTIMENTEN VAN HET ECOSYSTEEM VERBINDEN

5.1. Inleiding.

Op basis van de schattingen van de abondantie en biomassa uit het vorige hoofdstuk enerzijds en de bibliografische gegevens over de voedselopname door post-larvale Crangon crangon (L.) anderzijds kunnen schattingen van de konsumptie (par. 5.2.) en de produktie (par. 5.3.) van de populatie in de Belgische kustwateren worden geformuleerd.

Deze schattingen, samen met de schatting van de produktie van eieren en larven (par. 5.3.2.), leiden tot de kwantitatieve interpretatie van het konsumptie-produktie-model van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren (par. 5.4.). Deze kwantitatieve benadering blijft onvolledig vermits geen schattingen van het belang van de migraties of van de eco-metabolische fluksen (respiratie, faeces, excretie) konden worden gemaakt. Dergelijke schattingen waren onmogelijk omdat de fundamentele kennis van deze processen ontoereikend is. Enkel de kwalitatieve aspekten van deze processen zijn immers bekend en deze kennis laat geen kwantitatieve benadering toe.

Alhoewel nog onvolledig,vormt het kwantitatief model het sluitstuk van het eerste deel van het onderzoek. In de volgende hoofdstukken wordt de aandacht op de produktie en op het verbruik van de produktie door de predatoren (visserij en demersale predatoren) gekoncentreerd.

5.2. Konsumptie van de populatie.

5.2.1. Kumulatieve voedselopname door Crangon crangon (L.).

De kwalitatieve samenstelling van de voeding van post-larvale Crangon crangon (L.) is zeer goed bekend (cf. par. 3.2.3.1.). De kwantitatieve aspekten van de voedselopname door Crangon crangon (L.) werden enkel in akwarium-eksperimenten onderzocht (MEIXNER, 1966a en DAHM, 1975).

Aan de hand van dergelijke eksperimenten werd ondermeer nagegaan hoeveel voedsel mannelijke en vrouwelijke Crangon crangon (L.) bij een temperatuur van 14 °C en een saliniteit van 30 ‰, opnemen om van de eerste post-larvale stadia (lengte 10.5 mm) tot hun sexuele maturiteit (lengte 55.0 mm) uit te groeien (MEIXNER, 1966a). Mannetjes eten gedurende deze periode in het totaal ongeveer 700 mg droog gewicht Artemia salina (L.). In deze tijdsspanne neemt hun lichaamsgewicht met 248 mg droog gewicht toe. Wijfjes eten gedurende dezelfde levensfase 600 mg droog gewicht Artemia salina (L.) en vertonen een gewichtstoename van 279 mg droog gewicht (MEIXNER, 1966a). Waarnemingen bij intermediaire lengten leidden tot het opstellen van een kurve die de kumulatieve voedselopname van post-larvale Crangon crangon (L.) in funktie van de lengte weergeeft (figuur 5.1) (MEIXNER, 1966a).

De konversie-faktor (hoeveelheid opgenomen voedsel/gewichtstoename) bedraagt 3.10 voor de mannetjes en 2.15 voor de wijfjes (MEIXNER, 1966a).

De bruto groei-efficiëntie ('gross growth efficiency' of K_1), gedefinieerd als de efficiëntie waarmee het opgenomen voedsel (C) voor groei en gewichtstoename (P) wordt aangewend (*) (IVLEV, 1938 in SUSCHENYA, 1970 en

---

(*) In de oorspronkelijke formulering van K_1 wordt het opgenomen voedsel, of de konsumptie, door het symbool R_1 (ratio) voorgesteld (SUSCHENYA, 1970 en WINBERG, 1970). In deze studie worden voor alle ecologische relaties de door I.B.P. voorgestelde symbolen gebruikt, te weten C voor konsumptie of ingestie, P voor productie, R voor respiratie, F voor faeces en U voor excretie (cf. par. 3.4.).

in WINBERG, 1970) bedraagt 32.2 % voor de mannetjes en 46.5 % voor de wijfjes van Crangon crangon (L.) (MEIXNER, 1966a). Deze waarden gelden voor de levenscyclus van afzonderlijke individuen. Het zijn dus geen gemiddelden voor de populatie. Het is moeilijk deze waarden met de gegevens uit de bibliografie (SUSCHENYA, 1970 en KINNE, 1970) te vergelijken omdat de bibliografische gegevens bijna uitsluitend planktonische organismen betreffen. In vergelijking met de weinige geciteerde benthale organismen zijn de waarden van K_1 voor Crangon crangon (L.) echter tamelijk hoog. De reden hiervan zou in de aard van het verstrekte voedsel kunnen liggen. Artemia salina (L.) is immers een hoogwaardige, kalorierijke prooi (SLOBODKIN en RICHMAN, 1961). Het is goed mogelijk dat, voor een zelfde gewichtstoename (P), de waarde van K_1 in vivo lager is dan in de akwarium-eksperimenten. Dit zou dan ook betekenen dat de konsumptie (C), voor een zelfde gewichtstoename of produktie (P), in vivo hoger is dan in vitro.

5.2.2. Dagelijkse voedselopname van post-larvale Crangon crangon (L.).

Aan de hand van de kurven voor de kumulatieve voedselopname (figuur 5.1, MEIXNER, 1966a) werd de dagelijkse voedselopname (C_d) van post-larvale Crangon crangon (L.) berekend (tabel 5.1). Hierbij werd als volgt te werk gegaan.

Uit de oorspronkelijke kumulatieve kurve (figuur 5.1) werd, per geslacht, voor een aantal diskrete waarden van de lengte (L_2) van Crangon crangon (L.), namelijk 20.0, 30.0, 40.0, 50.0 en 55.0 mm, de totale konsumptie (C_{0-2}) afgeleid. Deze waarde van de konsumptie geeft aan hoeveel voedsel wordt opgenomen in de periode waarin het beschouwde geslacht van lengte L_o (10.5 mm) tot lengte L_2 uitgroeit. De specifieke konsumptie (C_{1-2}) voor een bepaalde fase van de groei, met name van de ene diskrete lengte (L_1) tot de volgende (L_2), geeft dan aan hoe groot de konsumptie is in de periode waarin het beschouwde geslacht van L_1 tot L_2 uitgroeit. De

som van alle C_{1-2} is uiteraard gelijk aan de totale konsumptie, nodig om van 10.5 tot 55.0 mm uit te groeien, te weten ongeveer 600 mg droog gewicht Artemia salina (L.) voor de wijfjes en ongeveer 770 mg droog gewicht Artemia salina (L.) voor de mannetjes van Crangon crangon (L.) (tabel 5.1).

Op basis van de groeikurven die onder gelijkaardige akwariumkondities werden opgesteld (MEIXNER, 1967a en 1969a) werd vervolgens, per geslacht en per groeifase (van L_1 tot L_2), de ouderdom in vitro bij L_1 (A_1) en bij L_2 (A_2) bepaald. Het verschil $dA = A_2 - A_1$ geeft aan in hoeveel dagen tijd het organisme van L_1 tot L_2 groeit (tabel 5.1).

Het kwotiënt C_{1-2}/dA geeft de dagelijkse voedselopname per individu ($C_{d,I}$), uitgedrukt in mg droog gewicht/dag/individu (tabel 5.1).

Uit de biometrische relatie tussen gewicht en lengte van Crangon crangon (L.) werd dan het gewicht bij L_1 (W_1), het gewicht bij L_2 (W_2) en het gemiddeld gewicht ($\bar{W}$) van de individuen uit elke groeifase berekend (tabel 5.1). De regressiekurve die deze biometrische relatie weergeeft werd berekend aan de hand van metingen op 1200 Crangon crangon (L.) van 26 tot 70 mm, verzameld in de loop van 1971. De gemeten eksemplaren waren afkomstig van 10 staalname-stations, homogeen verspreid over de Belgische kustwateren. De relatie tussen gewicht ($W_{crangon}$ in gram vers gewicht) en de totale lengte (L in mm) van Crangon crangon (L.) vertoont een duidelijk eksponentieel verloop (figuur 5.2) :

$$W_{crangon} = 3.212 \cdot 10^{-6} \, (L_{crangon})^{3.178} \qquad (5.1)$$

$$r = 0.999$$

Het kwotiënt $C_{d,I}/\bar{W}$ resulteert in de dagelijkse voedselopname per gewichtseenheid ($C_{d,W}$), uitgedrukt in mg droog gewicht/dag/g droog gewicht (tabel 5.1).

Rekening houdend met de relatieve frekwentie van de biomassa van de beschouwde lengte-groepen (f_W) in de geschatte samenstelling van de populatie (naar kolom $s_i.d_i.W_i$ in tabel 4.1) werd vervolgens, per geslacht, de gemiddelde dagelijkse voedselopname van alle individuen behorende tot dat geslacht ($\bar{C}_{d,s}$) berekend (tabel 5.1).

Bij deze berekeningen werd de waarde van $C_{d,W}$ voor individuen van 10.5 tot 20.0 mm voor alle individuen kleiner dan 20 mm en de waarde van $C_{d,W}$ voor individuen van 50.5 tot 55.0 mm voor alle individuen groter dan 50 mm gebruikt. De gemiddelde dagelijkse voedselopname van mannetjes en wijfjes van Crangon crangon (L.) bedraagt respektievelijk 31.92 en 31.99 mg droog gewicht/dag/gram droog gewicht (tabel 5.1).

Ongeveer 80 % van de juveniele Crangon crangon (L.) (kleiner dan 50 mm) zijn wijfjes (BODDEKE, 1962a). Indien de mannetjes van geslacht veranderen en als sekundaire wijfjes verder leven én groeien (cf. par. 3.2.2.3.), dan is het logisch te veronderstellen dat 80 % van de adulte Crangon crangon (L.) primaire wijfjes zijn en 20 % sekundaire wijfjes of niet van geslacht veranderde mannetjes. Rekening houdend met een globale seks-ratio voor alle lengteklassen van 80 % wijfjes/20 % mannetjes werd dan de gemiddelde dagelijkse voedselopname van de populatie berekend ($C_{d,p}$) (tabel 5.1). Deze bedraagt 31.98 mg droog gewicht/dag/g droog gewicht of 0.032 mg C/dag/mg C. Indien geen geslachtsverandering optreedt en indien de mannetjes afsterven vooraleer zij een lengte van 50 mm bereiken (cf. par. 3.2.2.3.), dan wordt de waarde van de gemiddelde dagelijkse voedselopname van de populatie, rekening houdend met een seks-ratio 80 % wijfjes/20 % mannetjes voor Crangon crangon (L.) kleiner dan 50 mm en een seks-ratio 100 % wijfjes/0 % mannetjes voor Crangon crangon (L.) groter dan 50 mm, 32.13 mg droog gewicht/dag/g droog gewicht of 0.032 mg C/dag/mg C. Beide waarden van $C_{d,p}$ verschillen duidelijk slechts in zeer geringe mate van elkaar.

Deze gemiddelde dagelijkse voedselopname van de populatie ($C_{d,p}$) zal voor de schatting van de in vivo konsumptie van de populatie worden gebruikt. Er dient nogmaals de nadruk gelegd op het feit dat de reële waarde van de in vivo dagelijkse voedselopname waarschijnlijk hoger is dan 0.032 mg C/dag/mg C (cf. par. 5.2.1.).

Op analoge wijze werden de gemiddelde waarden van K_1 berekend. De gemiddelde K_1 voor de mannetjes en wijfjes uit de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) bedraagt respektievelijk 43.7 % en 53.0 %. De gemiddelde waarde van K_1 voor de populatie in haar geheel ($\bar{K}_1$) is 51.2 %, indien geslachtsverandering optreedt en 51.8 %, indien zich geen geslachtsverandering voordoet.

5.2.3. Schatting van de konsumptie.

De jaarlijkse konsumptie ($\hat{C}$) (figuur 3.24) van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) werd berekend volgens de formule :

$$\hat{C} = C_{d,p} \cdot 365 \cdot \hat{d}_{i,b} \qquad (5.2)$$

Hierin is : $\hat{C}$: schatting van de jaarlijkse konsumptie van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren (in gram/jaar/oppervlakte-eenheid)

$\bar{C}_{d,p}$: gemiddelde dagelijkse voedselopname van de populatie van de populatie (cf. par. 5.2.3.)

$\hat{d}_{i,b}$: geschatte gemiddelde densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) (cf. par. 4.3.1. en 4.3.2.)

De jaarlijkse konsumptie ($\hat{C}$) bedraagt 1238 $\pm$ 736 mg C/m^2/jaar. De totale konsumptie van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren is dan 1416 $\pm$ 841 ton C/jaar. De werkelijke waarde van de totale konsumptie is echter waarschijnlijk hoger dan deze schattingen (cf. par. 5.2.2.).

Daar kwantitatieve gegevens over de voedselsamenstelling van post-larvale Crangon crangon (L.) ontbreken, is het onmogelijk een schatting van de fluksen C_{om}, C_{me}, C_{ma}, C_{eh} en C_{bp} (cf. par. 3.4. en figuur 3.24) te maken. Levende prooien zijn attraktiever dan dood organisch materiaal (DAHM, 1975). Hieruit volgt dat detritus niet de hoofdvoedselbron van Crangon crangon (L.) is (DAHM, 1975). Dit blijkt trouwens ook uit de geringe relatieve frekwentie waarmee detritus in de maaginhouden van Crangon crangon (L.) werd aangetroffen (PLAGMANN, 1939). De rol van de meiofauna in de voeding van post-larvale Crangon crangon (L.) is zeer beperkt (GERLACH, 1969). Deze onderzoeker besluit trouwens dat de meiofauna enkel een aanvullende voedselbron voor Crangon crangon (L.) vormt, net voldoende om de populatie voor verhongering te behoeden, maar onvoldoende om de groei van de organismen te bestendigen (GERLACH, 1969). Uit deze enkele semi-kwantitatieve vaststellingen volgt dat de voeding voornamelijk van makrobenthale (C_{ma}), epi- en hyperbenthale (C_{eh}) en planktonische (C_{bp}) aard is.

5.3. Produktie van de populatie.

5.3.1. Produktie door groei.

Met behulp van de gemiddelde waarde van de bruto groei efficiëntie ($\bar{K}_1$) kan de produktie door groei ($\bar{P}_g$) uit de gemiddelde jaarlijkse konsumptie ($\hat{C}$) worden afgeleid :

$$\bar{P}_g = \bar{K}_1 \cdot \hat{C} \qquad (5.3)$$

Hierin is : $\hat{P}_g$: schatting van de jaarlijkse produktie door groei van de populatie post-larvale Crangon-crangon (L.) in de Belgische kustwateren (in gram/jaar/oppervlakte-eenheid)

$\bar{K}_1$: gemiddelde bruto groei efficiëntie van de populatie (cf. par. 5.2.2.)

$\hat{C}$: schatting van de jaarlijkse konsumptie (cf. par. 5.2.3.)

De jaarlijkse produktie door groei ($\hat{P}_g$) is 633 $\pm$ 376 mg C/m^2/jaar. De totale produktie door groei van Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren is dan 724 $\pm$ 430 ton C/jaar.

Deze produktie is slechts een gedeelte van de totale produktie (P) van de populatie die, naast de produktie door groei, ook de produktie van exuvae (P_{ex}) en de produktie van eieren (P_e) omvat (cf. par. 3.4. en figuur 3.24). De produktie van exuvae (P_{ex}) kan niet worden berekend daar in de bibliografie geen gegevens over het gewicht of de biochemische samenstelling van de exuvae werden gevonden. De produktie van eieren (P_e) komt in de volgende paragraaf aan de orde (cf. par. 5.3.2.).

De 'turn-over' van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) (produktie door groei/biomassa) is 6.0 jaar^{-1}. Net zoals voor de waarden van K_1 zijn de gegevens uit de bibliografie, waarmee de 'turn-over' van Crangon crangon (L.) kan worden vergeleken, zeer schaars. De waarden van de 'turn-over' van benthale organismen variëren van 0.5 tot 20.0 jaar^{-1}, voor respektievelijk Didacna species en benthale Gastropoda (SHORYGIN, 1952 in WINBERG, 1970). De gemiddelde 'turn-over' van benthale Crustacea is 13.0 jaar^{-1} in de Zee van Azov en 17.0 jaar^{-1} in het noordelijk gedeelte van de Kaspische Zee. Voor beide gebieden bedraagt de gemiddelde 'turn-over' van het zoobenthos 4.0 jaar^{-1} (VOROBEV, 1949 en SHORYGIN, 1952 in WINBERG, 1970). Uit de vergelijking van deze gegevens met de waarde voor Crangon crangon (L.) blijkt dat de 'turn-over' van deze laatste species een middelmatige waarde heeft.

5.3.2. Produktie van eieren.

De schatting van de jaarlijkse produktie van eieren ($\hat{P}_e$) (figuur 3.24) werd als volgt berekend :

$$\hat{P}_e = \tilde{N}_{eieren} \cdot n_{ovipos} \cdot \hat{d}_{i,b} \qquad (5.4)$$

Hierin is : $\hat{P}_e$: geschatte jaarlijkse produktie van eieren door post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren (in aantal eieren/jaar/oppervlakte-eenheid)

$\bar{N}_{eieren}$: gemiddeld aantal eieren per ovipositie

n_{ovipos} : aantal oviposities per jaar

$\hat{d}_{i,b}$: geschatte gemiddelde jaarlijkse densiteit van fertiele wijfjes van Crangon crangon (L.)

Hoewel eidragende wijfjes kleiner dan 50 mm in de populatie voorkomen (cf. par. 3.2.1.1.) werd bij deze schatting van $\hat{P}_e$ aangenomen dat alle wijfjes pas geslachtsrijp worden vanaf 50 mm. Deze vereenvoudiging werd doorgevoerd omdat het percentage geslachtsrijpe wijfjes ten opzichte van de individuen kleiner dan 50 mm onbekend is. Dit percentage daalt naarmate de individuen jonger zijn zodat voor elke lengteklasse kleiner dan 50 mm een andere verhouding tussen het aantal fertiele wijfjes en het totaal aantal individuen van de klasse zou moeten worden gebruikt. Zoals reeds eerder werd vermeld zijn deze verhoudingen echter onbekend. Vermits nagenoeg alle individuen groter dan 50 mm geslachtsrijpe wijfjes zijn (TIEWS, 1967) werd de gemiddelde jaarlijkse densiteit van Crangon crangon (L.) groter dan 50 mm, namelijk 0.20 $\pm$ 0.13 individuen/m^2 (cf. par. 4.3.2.), als waarde voor $\hat{d}_{i,b}$ in de bovenstaande formule gebruikt.

Het gemiddeld aantal eieren per eidragend wijfje ($\bar{N}_{eieren}$) werd berekend aan de hand van de biometrische relatie tussen het aantal abdominaal-eieren en de lengte van de eidragende wijfjes enerzijds (cf. formule 3.1 in par. 3.2.1.1. en figuur 3.1) en de relatieve frekwentie van de grootte-klassen groter dan 50 mm in de geschatte reële samenstelling van de populatie anderzijds (naar kolom $s_i \cdot d_i$ uit tabel 4.1). De aldus berekende waarde van $\bar{N}_{eieren}$ bedraagt 3275 eieren/ovipositie.

Het aantal oviposities per jaar (n_{ovipos}) werd bepaald als zijnde 3 (cf. par. 3.2.1.2.).

Het aantal eieren dat per jaar wordt geproduceerd ($\hat{P}_e$) werd dan geschat op 2015 $\pm$ 1275 eieren/m^2/jaar. Pas afgelegde eieren hebben een gemiddeld droog gewicht van 0.01663 mg (PANDIAN, 1967a). De produktie van eieren komt dus overeen met 33.5 $\pm$ 21.2 mg droog gewicht/m^2/jaar of 6.7 $\pm$ 4.2 mg C/m^2/jaar.

Gedurende de periode juli 1973/juni 1976 werden gemiddeld 0.61 eidragende wijfjes/m^2/jaar geteld. Dit is het totaal aantal eidragende wijfjes van alle lengteklassen, dus ook kleiner dan 50 mm, met abdominaal-eieren in alle ontwikkelingsstadia, dat in de loop van het jaar in de populatie werd aangetroffen. Op basis van de analyses van de ontwikkelingsstadia van de eieren (cf. par. 3.3.1.3.) werd berekend dat 72.22 % hiervan of 0.44 individuen/m^2/jaar, pas afgelegde eieren (stadium I en begin stadium II) droeg en dat 27.78 % hiervan of 0.17 individuen/m^2/jaar eieren meedroeg waarvan mocht worden verwacht dat zij binnen de maand zouden uitsluipen (einde stadium II en stadium III). De gemiddelde waargenomen produktie van eieren volgt dan uit het produkt van het totaal aantal wijfjes met niet- of weinig-ontwikkelde eieren met het gemiddeld aantal eieren per wijfje en bedraagt 1455 eieren/m^2/jaar of 4.8 mg C/m^2/jaar. Deze waarde is iets lager dan de zopas geschatte produktie ($\hat{P}_e$). Hierbij dient echter opgemerkt te worden dat een gedeelte van de oviposities aan de aandacht ontsnapt, met name deze van de wijfjes die tussen twee bemonsteringen in eieren afleggen en wier eieren tegen de tweede bemonstering reeds ver ontwikkeld zijn (stadium II of III). Deze situatie doet zich vooral gedurende de zomer voor, wanneer de ontwikkelingsduur van de eieren vrij kort is (cf. par. 3.2.1.3.). In dergelijke gevallen worden de eieren enkel in stadium II of III waargenomen maar niet in stadium I hetgeen in een onderschatting van het totaal aantal geproduceerde eieren resulteert. Een analoge opmerking geldt uiteraard ook voor het aantal wijfjes met ontwikkelde abdominaal-eieren en voor de produktie van larven (P_{el}).

Het totaal aantal geproduceerde larven ($\hat{P}_{el}$) (figuur 3.24) volgt uit het produkt van het totaal aantal wijfjes met volledig ontwikkelde eieren (einde stadium II en stadium III) met het gemiddeld aantal eieren per wijfje en bedraagt 560 larven/m^2/jaar. Het initieel gewicht van de eieren die tot larven ontwikkelen is 1.9 mg C/m^2/jaar.

Het verschil $\hat{P}_e - \hat{P}_{el}$ geeft aan hoeveel eieren verloren gaan door mortaliteit in de embryonale fase ($\hat{P}_{em}$) (cf. par. 3.2.1.4., par. 3.4. en figuur 3.24). Dit verschil is 1455 eieren/m^2/jaar of 4.8 mg C/m^2/jaar. Jaarlijks gaat aldus gemiddeld ongeveer 72.21 % van de geproduceerde eieren ($\hat{P}_e$) verloren, nog vooraleer zij tot larven zijn ontwikkeld.

5.3.3. Schatting van de totale produktie.

De totale jaarlijkse produktie van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren ($\hat{P}$) is gelijk aan de som van de produktie door groei ($\bar{P}_g$), de produktie van exuvae ($\bar{P}_{ex}$) en de produktie van eieren ($\hat{P}_e$). De produktie door groei ($\hat{P}_g$) is 633 $\pm$ 376 mg C/m^2/jaar (cf. par. 5.3.1.). De waarde van de produktie van exuvae ($\hat{P}_{ex}$) is onbekend (cf. par. 5.3.1.). De produktie van eieren ($\hat{P}_e$) bedraagt 6.7 $\pm$ 4.2 mg C/m^2/jaar (cf. par. 5.3.2.).

De totale produktie van de populatie is dan minimum 640 $\pm$ 376 mg C/m^2/jaar. Hiervan gaat ongeveer 2 mg C/m^2/jaar onder de vorm van larven naar het plankton (cf. par. 5.3.2.). Het resterende gedeelte ($P_g + P_{em}$), namelijk 638 $\pm$ 376 mg C/m^2/jaar is dan beschikbaar voor emigratie (M_e), predatie door demersale predatoren (P_{dp}), predatie door de visserij (P_{vi}), predatie door de Laridae (P_{la}) en natuurlijke mortaliteit (P_{om}) (cf. par. 3.4. en figuur 3.24).

5.4. Synthese.

Schattingen van de fluksen respiratie (R), faeces (F) en excretie (U) (figuur 3.24) zijn vooralsnog niet mogelijk omdat kwantitatieve gegevens omtrent deze fysiologische processen ontbreken (cf. par. 3.2.3.2.). Ook over de immigratie (M_i) en emigratie (M_e) van post-larvale Crangon crangon (L.) zijn geen kwantitatieve gegevens bekend. Het bestaan van deze migraties is wel aangetoond (cf. par. 3.2.5.), maar in welke mate deze een invloed op de biomassa van de populatie uitoefenen is niet bekend.

De kwantitatieve interpretatie van het konsumptie-produktie-model van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren (figuur 5.3) blijft dan ook tot de biomassa en de konsumptie- en produktie-fluksen beperkt. Dit weliswaar in omvang beperkt kwantitatief model vormt het sluitstuk van het eerste deel van het onderzoek. Dit model is een uitgebreide en verbeterde versie van het konsumptie-produktie-model van post-larvale Crangon crangon (L.) dat reeds eerder verscheen (REDANT, 1977d). In deze eerste versie werd immers geen rekening gehouden met bepaalde korrektiefaktoren voor de efficiëntie van de staalnameapparatuur (cf. par. 4.2.1.) en met de fluksen die het gevolg zijn van de produktie van eieren en van de migraties. In de volgende hoofdstukken zal worden nagegaan in hoeverre de schatting van de produktie ($\hat{P}$) uit het model aan de realiteit beantwoordt.

Hoofdstuk 6

EVALUATIE VAN HET BELANG VAN DE SPECIES UIT DE KUSTWATER-ICHTHYOFAUNA ALS PREDATOREN VAN CRANGON CRANGON (L.)

6.1. Inleiding.

In het tweede deel van het onderzoek wordt de produktie-fluks van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) vanuit de andere richting benaderd, met name vanuit het standpunt van haar predatoren. Het doel hiervan is na te gaan in hoeverre de geschatte produktie van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) (cf. par. 5.3.) met de konsumptie van de predatoren overeenstemt. Onder 'predatoren' worden hier zowel de visserij als de natuurlijke predatoren van Crangon crangon (L.) verstaan.

Vooraleer de kwantitatieve analyse van de invloed van deze predatoren kan worden aangevat moet vooreerst worden nagegaan van welke predatoren mag worden verwacht dat zij een noemenswaardige predatiedruk op de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) zullen uitoefenen. Enkel de predatoren die vrij talrijk tot zeer talrijk in de Belgische kustwateren voorkomen en die zich daarenboven regelmatig met post-larvale Crangon crangon (L.) voeden komen hiervoor in aanmerking. Predatoren die zich niet of slechts sporadisch met post-larvale Crangon crangon (L.) voeden of die zo zelden in de kustwateren voorkomen dat zij, zelfs al voeden zij zich zeer frekwent met Crangon crangon (L.), geen noemenswaardige predatie-mortaliteit veroorzaken, kunnen bij de kwantitatieve analyse van de predatie buiten beschouwing worden gelaten.

Bij deze preliminaire evaluatie van het belang van de predatoren werd van de inventaris van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren vertrokken (par. 6.2.). Vervolgens werden de species behorende tot deze ichthyofauna volgens abondantie ingedeeld (par. 6.3.). Parallel hiermee werd van alle species nagegaan in hoeverre ze zich met post-larvale Crangon crangon (L.) voeden (par. 6.4.). Tot nu toe werden enkel de

vertebraten in dit gedeelte van het onderzoek opgenomen omdat de literatuur omtrent het belang van post-larvale Crangon crangon (L.) in de voeding van karnivore invertebraten zeer beperkt is. Deze analyse, gesteund op gegevens uit de bibliografie, leidt tot een indeling van de kustwater-ichthyofauna volgens voedselvoorkeur voor post-larvale Crangon crangon (L.) (par. 6.5.). Uit de kombinatie van de gegevens over de abondantie en de voedselvoorkeur van de verschillende species werd dan afgeleid van welke species mag worden verwacht dat ze een betekenisvolle impakt op de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) zullen uitoefenen (par. 6.6.). Deze species vormen dan het onderwerp van het verdere kwantitatieve predatie-onderzoek.

6.2. Inventaris van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren.

Gedurende de periode juli 1973/juni 1976 werden in de Belgische kustwateren een 60-tal verschillende visspecies waargenomen (tabel 6.1.). De faunistische lijst omvat vertegenwoordigers van de Petromyzones, Elasmobranchii en Teleostomi.

In deze faunistische lijst ontbreken enkele species waarvan bekend is dat zij, ondermeer in de Duitse Bocht, een belangrijke rol als predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.) spelen, namelijk Osmerus eperlanus (L.), Pholis gunellus (L.) en Zoarces viviparus (L.) (cf. par. 3.2.4.1.). Gedurende analoge onderzoekingen over de samenstelling van de bijvangst van de eksperimentele visserij op Crangon crangon (L.) in de periode 1949/1964 werden deze drie species wél in de Belgische kustwateren aangetroffen, zij het dan in kleine tot zeer kleine aantallen (LELOUP, 1951, 1952b en 1953 en LELOUP en GILIS, 1965a). Osmerus eperlanus (L.), Pholis gunellus (L.) en Zoarces viviparus (L.) vertonen een duidelijke voorkeur voor ondiep water (POLL, 1947 en NIJSSEN, 1966) zodat het niet onwaarschijnlijk is dat deze species in de ondiepe zone, dicht tegen het strand, voorkomen. De waarnemingen van Pholis gunellus

(L.) en Zoarces viviparus (L.) in de Oostendse haven (LEFEVERE, LELOUP en VAN MEEL, 1956) en de recente waarnemingen van Zoarces viviparus (L.) in de spuikom van Oostende (REDANT, 1975) wijzen alleszins in deze richting.

6.3. Indeling van de kustwater-ichthyofauna volgens abondantie.

De gemiddelde densiteiten van de verschillende species gedurende de bestandsopnamen van oktober 1973, april en oktober, 1974, april en oktober 1975 en mei 1976 werden als indeks voor hun abondantie in de Belgische kustwateren gebruikt. Voor iedere species werd, per bestandsopname, de gemiddelde waargenomen densiteit, uitgedrukt in aantal individuen per 10^5 m^2, berekend. Per species werden dus zes waarden bekomen (tabel 6.2). Het gemiddelde van deze waarden vormt dan de indeks van de abondantie van de beschouwde species in de Belgische kustwateren (tabel 6.2). In deze fase van de berekeningen werden nog geen korrekties voor de efficiëntie van de staalname-apparatuur doorgevoerd (cf. par. 7.3.1.1.) omdat voor de meerderheid van de visspecies zelfs de grootte-orde van deze korrektie-faktoren onbekend is.

Pomatoschistus species (gemiddeld 6934 individuen/10^5 m^2) is de meest abondante visspecies in de Belgische kustwateren (tabel 6.2), gevolgd door Limanda limanda (L.) (415 ind./10^5 m^2). Sprattus sprattus (L.) (346 ind./10^5 m^2), Agonus cataphractus (L.) (334 ind./10^5 m^2), Solea solea (L.) (288 ind./10^5 m^2), Trisopterus luscus (L.) (268 ind./10^5 m^2), Callionymus species (194 ind./10^5 m^2), Odontogadus merlangus (L.) (128 ind./10^5 m^2), Pleuronectes platessa L. (84 ind./10^5 m^2) en Clupea harengus L. (77 ind./10^5 m^2). De gemiddelde abondantie van de overige species was lager dan 50 individuen/10^5 m^2 (tabel 6.2).

Op basis van deze resultaten werden de visspecies in vijf semi-kwantitatieve abondantie-kategoriën ingedeeld, namelijk zeldzaam (minder dan 1 ind./10^5 m^2), tamelijk zeldzaam (1 tot 10 ind./10^5 m^2), tamelijk talrijk

(10 tot 100 ind./10^5 m^2), talrijk (100 tot 1000 ind./10^5 m^2) en zeer talrijk (meer dan 1000 ind./10^5 m^2).

6.4. Voeding van de species behorende tot de kustwater-ichthyofauna.

In deze paragraaf wordt een overzicht van de bibliografie over de voeding van de species behorende tot de kustwater-ichthyofauna (cf. par. 6.2.) gegeven. Hierbij gaat de aandacht vooral uit naar het belang van post-larvale Crangon crangon (L.) in de voeding van deze visspecies.

De literatuur over de voeding van vissen is zeer omvangrijk. Opvallend is echter hoe weinig kwantitatieve onderzoekingen over de voedselsamenstelling van deze organismen werden uitgevoerd. In vele gevallen blijven de analyses tot een inventarisatie van de prooi-species beperkt (kwalitatieve resultaten).

Sommige auteurs vermelden de zogenaamde 'incidence frequency' van de prooi-species. Deze waarde geeft aan in welk percentage van de maaginhouden een bepaalde prooi-species werd waargenomen (semi-kwantitatieve resultaten). De interpretatie van deze frekwenties moet met de nodige omzichtigheid gebeuren. Een species met een hoge relatieve frekwentie is immers niet noodzakelijk belangrijker als voedselkomponent dan een species met een lage relatieve frekwentie. Dit werd duidelijk aangetoond door een aantal eksperimenten waarbij de 'incidence frequencies' van verschillende prooien met hun relatieve kwantitatieve bijdrage tot de samenstelling van de voeding werden vergeleken (VOGELENZANG, 1971 in DAAN, 1973).

Slechts enkele onderzoekers berekenden het gemiddeld aantal eksemplaren per maaginhoud van iedere prooi-species (numerieke kwantitatieve gegevens) of bepaalden het gewicht van de verschillende komponenten van het voedsel (kwantitatieve gegevens op gewichtsbasis). Dergelijke gegevens zijn echter zeer schaars, zodat het belang van post-larvale

Crangon crangon (L.) in de voeding van de verschillende visspecies in de meeste gevallen uit de 'incidence frequencies' moest worden afgeleid.

Wanneer zulks als relevant werd beschouwd, werden, in de volgende paragrafen, het totaal aantal onderzochte vissen, de 'incidence frequency' van post-larvale Crangon crangon (L.) of Crangon species en het gemiddeld aantal Crangon crangon (L.) of Crangon species per maaginhoud vermeld. Deze cijfers hebben steeds betrekking op het totaal aantal geanalyseerde vissen en niet enkel op het aantal vissen met herkenbare maaginhoud. Voor sommige species is de bibliografie over de voeding echter zo omvangrijk, dat het onmogelijk was alle resultaten te vermelden of te bespreken. In deze gevallen werd de bibliografie onder de vorm van een tabel samengevat.

6.4.1. Petromyzonidae.

Adulte Petromyzonidae, waaronder Lampetra fluviatilis (L.), zijn parasitaire organismen die zich op andere vissen vasthechten en die van het bloed en de weefsels van hun gastheren leven (POLL, 1947 en NIKOLSKI, 1957). Crangon crangon (L.) komt uiteraard niet in de voeding van deze species voor.

6.4.2. Carcharhinidae, Triakidae en Scyliorhinidae.

Galeorhinus galeus (L.), Mustelus mustelus (L.) en Scyliorhinus canicula (L.) voeden zich met Lamellibranchia, Gastropoda, Cephalopoda, Decapoda en Pisces (SCOTT, 1903 ; TODD, 1905 ; STEVEN, 1930 en POLL, 1947). Crangon species werd in 21.2 % van de maaginhouden van 33 Galeorhinus galeus (L.) uit de Noordzee aangetroffen (TODD, 1905). Scyliorhinus canicula (L.) en waarschijnlijk ook Mustelus mustelus (L.) voeden zich niet met post-larvale Crangon crangon (L.) (SCOTT, 1903 ; STEVEN, 1930 en POLL, 1947).

6.4.3. Rajidae.

De noord-Europese Rajidae eten Polychaeta, Cephalopoda, Amphipoda, Decapoda en Pisces en in mindere mate ook Lamellibranchia, Gastropoda, Schizopoda en Isopoda (SCOTT, 1902,; TODD, 1905 en 1907 ; BLEGVAD, 1917 ; STEVEN, 1930 ; GILIS, 1952a en HOLDEN en TUCKER, 1974). Raja clavata L. voedt zich, net zoals Raja batis L., Raja naevus Müller en Henle, Raja radiata Donovan, Raja brachyura Lafont en Raja montagui Fowler, zeer intensief met post-larvale Crangon crangon (L.) of Crangon species (tabel 6.3).

6.4.4. Dasyatidae.

De voeding van Dasyatis pastinaca (L.) omvat Lamellibranchia, Gastropoda, Decapoda en Pisces (POLL, 1947). Informatie over het belang van post-larvale Crangon crangon (L.) in de voeding van deze visspecies werd niet gevonden.

6.4.5. Clupeidae.

De pelagische species Clupea harengus L. en Sprattus sprattus (L.) voeden zich in hoofdzaak met Pteropoda, Chaetognata, Cladocera, Ostracoda, Copepoda, Amphipoda, Schizopoda, Cumacea en Appendicularia en larven van Annelida, Lamellibranchia,Gastropoda, Decapoda en Pisces (tabellen 6.4 en 6.5). In sommige gebieden worden ook phytoplankton en Euphausiacea in de voeding van deze species waargenomen. Crangon crangon (L.) wordt enkel uitdrukkelijk vermeld als zijnde aangetroffen in de maaginhouden van Clupea harengus L. uit de Baltische zee (tabel 6.4) (ZALACHOWSKI, SZYPULA, KRZYKAWSKI en KRZYKAWSKA, 1976).

Clupea harengus L. en Sprattus sprattus (L.) worden in hoofdzaak gedurende de herfst en de winter langs de Belgische kust aangetroffen

(POLL, 1947 en DE CLERCK, 1975). De individuen die in deze periode worden gevangen, nemen deel aan de jaarlijkse voortplantingsmigratie. Gedurende de trek- en paaiperiode nemen noch Clupea harengus L., noch Sprattus sprattus (L.) voedsel op (GILIS, 1951 t.e.m. 1965b en LELOUP, 1954). Hieruit volgt dat enkel de eksemplaren die gedurende de lente en de zomer in de Belgische kustwateren vertoeven een rol als predatoren van larvale Crangon crangon (L.) zouden kunnen spelen.

Over de voeding van Alosa alosa (L.) en Alosa fallax (Lacépède) zijn slechts fragmentarische gegevens bekend. Deze species zouden zich met Copepoda, Amphipoda en Pisces voeden (SCOTT, 1902). De aanverwante Noord-Amerikaanse species Alosa sapidissima (Wilson) voedt zich met Copepoda, Amphipoda, Euphausiacea en larven van Pisces (BIGELOW en SCHROEDER, 1953). Decapoda werden niet in de maaginhouden van deze species teruggevonden.

6.4.6. Engraulidae en Salmonidae.

Engraulis encrasicholus (L.) voedt zich met Polychaeta, Copepoda, Amphipoda, Euphausiacea, Decapoda en Pisces (KRØYER, 1838 ; HOFFMANN, 1886 ; WEBER, 1887 en EHRENBAUM, 1892 in ANONIEM, 1903 en ARRIGNON, 1966). Larvale of post-larvale Crangon species werden enkel in de maaginhouden van eksemplaren uit de Zuiderzee, de Waddenzee en de Duitse Bocht aangetroffen (HOFFMAN, 1886 ; WEBER, 1887 en EHRENBAUM, 1892 in ANONIEM, 1903). Kwantitatieve gegevens over dit voorkomen zijn niet bekend.

Salmo trutta L. en de aanverwante species Salmo salar L. afkomstig uit de Baltische Zee, voeden zich met Amphipoda, Schizopoda, Isopoda, Decapoda en Pisces (CHRZAN, 1960). In deze eksemplaren werden geen post-larvale Crangon crangon (L.) gevonden (CHRZAN, 1960).

6.4.7. Anguillidae.

De voeding van Anguilla anguilla (L.) omvat Anthozoa, Polychaeta, Lamellibranchia, Gastropoda, Amphipoda, Schizopoda, Isopoda, Decapoda en Pisces (tabel 6.6). Post-larvale Crangon crangon (L.) werden in de maaginhouden van eksemplaren van de Deense en de Belgische kust aangetroffen (BLEGVAD, 1917 ; LARSEN, 1936 en GILIS, 1952a). In de Noordzee en de Baltische Zee schijnt deze species zich niet intensief met Crangon crangon (L.) te voeden (tabel 6.6) (SCOTT, 1902 en FILUK en ZMUDZINSKI, 1965).

6.4.8. Belonidae.

Belone belone (L.) voedt zich ondermeer met Amphipoda, Schizopoda, Isopoda, Decapoda en Pisces (SCOTT, 1911 en KOMPOWSKI, 1965). Noch in eksemplaren uit de Noordzee (SCOTT, 1911), noch in eksemplaren uit de Baltische Zee (KOMPOWSKI, 1965) werden post-larvale Crangon crangon (L.) waargenomen.

6.4.9. Gadidae.

De voeding van Pollachius pollachius (L.) omvat Cephalopoda, Amphipoda, Schizopoda, Isopoda, Decapoda en Pisces (SMITH, 1890 en SCOTT, 1902). Crangon crangon (L.) werd enkel in de maaginhouden van eksemplaren uit de noordelijke Noordzee waargenomen (SCOTT, 1902). Kwantitatieve gegevens hierover zijn echter niet bekend.

Odontogadus merlangus (L.) voedt zich in hoofdzaak met Polychaeta, Amphipoda, Schizopoda, Decapoda en Pisces. Plaatselijk worden ook Anthozoa, Lamellibranchia, Gastropoda, Cephalopoda, Ophiuroidea, Cumacea en Isopoda in de voeding van deze species aangetroffen (tabel 6.7). Post-larvale Crangon crangon (L.) of Crangon species worden nagenoeg overal in de voeding van Odontogadus merlangus (L.) waargenomen. Uit vergelijkende onderzoekingen waarbij de voeding van ver-

schillende lengteklassen van deze species werd onderzocht blijkt dat zowel juveniele als adulte individuen zich intensief met post-larvale Crangon crangon (L.) of Crangon species voeden (tabel 6.7) (TODD, 1907 ; JONES, 1954 en DE CLERCK, 1975).

Trisopterus luscus (L.) voedt zich ondermeer met Polychaeta, Lamellibranchia, Gastropoda, Cephalopoda, Amphipoda, Schizopoda, Isopoda, Decapoda en Pisces. Post-larvale Crangon crangon (L.) of Crangon species worden steeds in vrij grote aantallen in de voeding van deze species aangetroffen (tabel 6.8). De voeding van Trisopterus luscus (L.) vertoont hoegenaamd geen overeenkomst met de voeding van de nochtans aanverwante species Trisopterus esmarkii (Nilsson). Deze laatste eet namelijk bijna uitsluitend pelagische organismen (SCOTT, 1902 en 1903 ; RAITT, 1961 en RAITT en ADAMS, 1962 en 1965).

De samenstelling van de voeding van Gadus morhua L. is zeer goed gekend. Deze species voedt zich voornamelijk met Polychaeta, Lamellibranchia, Gastropoda, Cephalopoda, Ophiuroidea, Amphipoda, Schizopoda, Cumacea, Isopoda, Decapoda en Pisces. In sommige gebieden worden daarnaast ook Anthozoa, Asteroidea, Echinoidea en Euphausiacea in de voeding van deze aangetroffen (tabel 6.9). Larven van Gadus morhua L. voeden zich met Copepoda, Amphipoda, Euphausiacea en larven van Gastopoda en Decapoda (tabel 6.9) (JESPERSEN, 1940 ; WIBORG, 1948a ; SYSOEVA, 1960 en WOSNITZA, 1975).

Post-larvale Crangon crangon (L.) of Crangon species worden in veruit alle gebieden in de magen van Gadus morhua L. teruggevonden. Enkel in gebieden waar Crangon crangon (L.) zelden of niet voorkomt, ontbreekt deze species in het dieet van Gadus morhua L.. Dit is ondermeer het geval voor de Barentz Zee, de Vestmann eilanden, Bear Island, de kusten van Noord-Noorwegen, IJsland, Groenland, Newfoundland en de Canadese archipel (tabel 6.9) (WHITELEY, LINDSAY en THOMPSON, 1931 ; MESCHKAT, 1936 ; THOMPSON, 1943 ; TREMBLAY, 1948 ; HANSEN, 1949 ; HART, 1949 ;

WIBORG, 1949 ; CORBEIL, 1954 ; GRAHAM et al., 1954 ; TRAVIN, 1957 ; MARAK, 1960 ; POPOVA, 1962 ; SIDORENKO, 1962 ; BARANENKOVA, DROBYSHEVA en PONOMARENKO, 1963 ; PONOMARENKO, 1963 ; PATRIQUIN, 1967 en PALSSON, 1973). In de overige gebieden worden Crangon crangon (L.) of Crangon species in wisselende frekwenties en aantallen in de voeding van Gadus morhua L. aangetroffen (tabel 6.9).

Uit de onderzoekingen waarbij een onderscheid tussen de verschillende grootteklassen van Gadus morhua L. werd gemaakt blijkt duidelijk dat juveniele eksemplaren zich veel intensiever met post-larvale Crangon crangon (L.) voeden dan hun adulte soortgenoten (tabel 6.9) (HERTLING, 1928 ; POULSEN, 1931 ; CHRZAN, 1962 ;RAE, 1967a en 1967b ; ARNTZ, 1971a, 1973, 1974a en 1974b ; VOGELENZANG, 1971 in DAAN, 1973 ; DAAN, 1973 ; DE CLERCK, 1975 en KUHL, 1973). In het algemeen volgt uit dit bibliografie-overzicht dat Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van juveniele en meestal ook van adulte Gadus morhua L. wordt aangetroffen in alle gebieden waar beide species samen voorkomen.

De voeding van Merluccius merluccius (L.) bestaat uit Cephalopoda, Decapoda en Pisces (SMITH, 1889 ; STEVEN, 1930 en JUKIC, 1972). Crangon species werd in 33.3 % van de maaginhouden van 3 Merluccius merluccius (L.) uit de noordelijke Noordzee aangetroffen (SMITH, 1889). Noch in 37 eksemplaren uit het Kanaal (STEVEN, 1930), noch in 363 eksemplaren uit de Adriatische Zee (JUKIC, 1972) werden post-larvale Crangonidae genoteerd.

Ciliata mustela (L.) voedt zich met Polychaeta, Amphipoda, Schizopoda, Cumacea,Isopoda, Decapoda en Pisces (SCOTT, 1902 ; MEYER-WAARDEN, 1952 en KUHL, 1961 en 1964a). Crangon crangon (L.) en Crangon species werden zeer frekwent in de maaginhouden van deze species aangetroffen, namelijk in 66.7 % van de magen van 12 eksemplaren uit de noordelijke Noordzee en de Schotse kustwateren (SCOTT, 1902) en in 82.0 % van de magen van 128 eksemplaren uit de Duitse Bocht (KUHL, 1961 en 1964a). In dit laatste

gebied werden gemiddeld 3.62 Crangon crangon (L.) per maaginhoud genoteerd (KUHL, 1964a).

De voeding van Enchelyopus cimbrius(L.) omvat nagenoeg dezelfde komponenten als deze van Ciliata mustela (L.) (SCOTT, 1903 en BIGELOW en SCHROEDER, 1953). De aanwezigheid van Crangon crangon (L.) in de voeding is echter twijfelachtig.

6.4.10. Gasterosteidae.

De Gasterosteidae uit de Noordzee en omgeving, waaronder Gasterosteus aculeatus L., voeden zich met Polychaeta, Lamellibranchia, Gastropoda, Ostracoda, Copepoda, Amphipoda, Schizopoda, Isopoda, Euphausiacea en eieren en larven van Pisces (SCOTT, 1902 ; BLEGVAD, 1917 ; FULIK en ZMUDZINSKI, 1965 en DAAN, 1976). Geen enkele van de ongeveer 900 geanalyseerde vissen had larvale of post-larvale Crangon crangon (L.) gegeten.

6.4.11. Syngnathidae.

De voeding van de Noord-Europese en Noord-Amerikaanse Syngnathidae omvat Lamellibranchia, Gastropoda, Ostracoda, Copepoda, Amphipoda, Schizopoda, Isopoda, Euphausiacea en Pisces (SCOTT, 1902 ; BLEGVAD, 1917 ; POLL, 1947 en BIGELOW en SCHROEDER, 1953). Noch larvale, noch post-larvale Crangonidae worden door deze groep gegeten.

6.4.12. Zeidae.

Zeus faber L. voedt zich met Lamellibranchia, Schizopoda, Decapoda en Pisces (STEVEN, 1930). In 69 eksemplaren uit het Kanaal werden geen post-larvale Crangon crangon (L.) gevonden (STEVEN, 1930).

6.4.13. Mugilidae en Atherinidae.

Zowel Mugil labrosus Risso als Atherina presbyter Cuvier voeden zich met pelagische organismen, zoals ondermeer Copepoda. Larvale of post-larvale Crangon crangon (L.) komen niet in de voeding van deze species voor (SCOTT, 1902 en 1903).

6.4.14. Serranidae, Carangidae, Sparidae, Mullidae, Trachinidae en Blennidae.

De meeste onderzoekingen over de voeding van Trachurus trachurus (L.) werden in zuidelijke gebieden uitgevoerd, met name langs de kusten van Marokko, West- en Zuid-Afrika (GAIL, 1951 ; KOMAROV, 1963 ; LIPSKAYA, 1972 en OVERKO, 1974). Slechts enkele studies handelen over de voeding van deze species in meer noordelijke wateren (SCOTT, 1902 ; LETACONNOUX, 1951 en LELOUP en GILIS, 1964). Deze species voedt zich in hoofdzaak met Copepoda, Schizopoda, Euphausiacea, Decapoda en Pisces. Daarnaast worden ook phytoplankton, Lamellibranchia en Cephalopoda in de voeding gevonden. De enige melding van post-larvale Crangon crangon (L.) in de magen van Trachurus trachurus (L.) is uit de zuidelijke noordzee afkomstig (LELOUP en GILIS, 1964). In eksemplaren van de Franse en West-Afrikaanse kust werden Caridea, zonder specifikatie, gesignaleerd (LETACONNOUX, 1951 en OVERKO, 1974).

Over de voeding van Morone labrax (L.), Spondyliosoma cantharus (L.) en Blennius gattorugine Brünnich is nagenoeg niets bekend (POLL, 1947). Ook de voeding van Mullus surmulletus L. is slecht gekend. De aanverwante species Mullus barbatus (L.) uit de Middellandse Zee voedt zich met Polychaeta, Lamellibranchia, Gastropoda, Cephalopoda, Ophiroidea, Copepoda, Amphipoda, Schizopoda, Cumacea, Isopoda, Decapoda en Pisces (HAIDAR, 1970 en JUKIC, 1972). Crangon species werd in 1.4 % van de maaginhouden van 282 Mullus barbatus (L.) uit de Adriatische Zee waargenomen (JUKIC, 1972).

De voeding van Trachirus vipera Cuvier omvat Polychaeta, Copepoda, Amphipoda, Schizopoda, Decapoda en Pisces. Post-larvale Crangon crangon (L.) behoort niet tot het dieet van deze species (SCOTT, 1902 en TODD, 1907).

6.4.15. Ammodytidae.

De Ammodytidae uit de Noordzee en omgeving voeden zich met Polychaeta, Chaetognata, Copepoda, Cladocera, Schizopoda, Cumacea, Euphausiacea, Decapoda en Pisces. Ook phytoplankton en Lamellibranchia worden in sommige maaginhouden teruggevonden (SCOTT, 1902 en 1903 ; BOGOROV, MANTEUFEL en PAVLOVA, 1939 ; KUHL en LUHMANN, 1965 en MACER, 1966). Noch larvale, noch post-larvale Crangon crangon (L.) werden in de voeding van deze diergroep aangetroffen.

6.4.16. Callionymidae.

De voeding van Callionymus lyra L. bestaat uit Polychaeta, Lamellibranchia, Gastropoda, Amphipoda, Schizopoda en Decapoda (SCOTT, 1902 en STEVEN, 1930). Enkel in de maaginhouden van Callionymus lyra L. uit de Aberdeen Bay wordt melding gemaakt van Crangon species (SCOTT, 1902). Eksemplaren uit het Kanaal hadden daarentegen geen Crangon crangon (L.) gegeten (STEVEN, 1930).

De voeding van Callionymus reticulatus Cuvier en Valenciennes zou analoog zijn met de voeding van Callionymus lyra L. (DE GROOT, 1972b).

6.4.17. Scombridae.

De voeding van Scomber scombrus L. bestaat hoofdzakelijk uit pelagische organismen, zoals phytoplankton, Chaetognata, Cladocera, Ostracoda, Copepoda, Amphipoda, Schizopoda, Euphausiacea, Decapoda, Appendicularia,

Pisces en larven van Polychaeta, Lamellibranchia, Decapoda en Pisces (MÖBIUS en HEINCKE, 1883 ; DAY, 1884 ; HOLT, 1892 en CUNNINGHAM, 1896 in ANONIEM, 1903 ; SCOTT, 1902 ; NILSSON, 1914 ; BLEGVAD, 1917 ; EHRENBAUM, 1923 ; LE GALL, 1939 ; STEVEN en CORBIN, 1939 ; NEDELEC, 1958 ; KARLOVAC, 1962 en WOSNITZA, 1975). Post-larvale Crangon crangon (L.) werd bij geen enkel onderzoek in de maaginhouden van Scomber scombrus L. aangetroffen.

6.4.18. Gobiidae.

De voeding van Aphya minuta (Risso) bestaat uit phytoplankton, Copepoda en Schizopoda (HESTHAGEN, 1971). Larvale of post-larvale Crangon crangon (L.) komen niet in de magen van deze species voor.

Pomatoschistus minutus (Pallas) en de aanverwante species Pomatoschistus microps Krøyer, Gobius niger (L.) en Gobius flavescens Fabricius betrekken hun voeding uit het benthos. Deze species eten ondermeer Polychaeta, Lamellibranchia, Copepoda, Amphipoda, Schizopoda, Cumacea, Isopoda en Decapoda (SCOTT, 1902 ; BLEGVAD, 1917 ; LARSEN, 1936 ; MEYER-WAARDEN, 1952 ; KUHL, 1961 en 1964a ; HESTHAGEN, 1971 en WOSNITZA, 1975). Post-larvale Crangon crangon (L.) werden in 8.8 % van de maaginhouden van 34 Gobius niger (L.) uit de Limfjord (LARSEN, 1936) en in 19.3 % van de maaginhouden van 119 Pomatoschistus minutus (Pallas) uit de Elbe-monding genoteerd (KUHL, 1961 en 1964a). In dit laatste gebied werden gemiddeld 0.20 Crangon crangon (L.) per maaginhoud geteld (KUHL, 1964a). Daarnaast zijn er meldingen van Crangon crangon (L.) of Crangon species in de maaginhouden van Pomatoschistus minutus (Pallas) uit de Schotse en Deense kustwateren (SCOTT, 1902 en BLEGVAD, 1917). De Gobiidae uit de Baltische zee schijnen zich niet met Crangon crangon (L.) te voeden (HESTHAGEN, 1971).

6.4.19. Triglidae.

De Noord-Europese Triglidae voeden zich voornamelijk met Polychaeta, Lamellibranchia, Cephalopoda, Amphipoda, Schizopoda, Cumacea, Decapoda en Pisces (tabel 6.10 en FULTON, 1889 en GILIS, 1952a).

Post-larvale Crangon crangon (L.) worden zeer frekwent in de maaginhouden van Trigla gurnardus L., afkomstig uit de Noordzee en omgeving, aangetroffen (tabel 6.10). Ook in de maaginhouden van Trigla lucerna L. en Trigla cuculus L. werden herhaaldelijk post-larvale Crangon crangon (L.) of Crangon species waargenomen. Dit was ondermeer het geval in 3.0 % van de maaginhouden van 67 Trigla lucerna L. uit de Noordzee (TODD, 1905), in 53.3 % van de maaginhouden van 15 eksemplaren uit het Kanaal (STEVEN, 1930) en in 100 % van de maaginhouden van 12 eksemplaren uit de Belgische kustwateren (GILIS, 1952a). Op deze laatste plaats werden gemiddeld 12.75 Crangon crangon (L.) per maaginhoud genoteerd (GILIS, 1952a). Crangon crangon (L.) werd tevens in 81.8 % van de magen van 11 Trigla cuculus L. uit de Noordzee (TODD, 1907) en in 23.7 % van de magen van 135 eksemplaren uit het Kanaal aangetroffen (STEVEN, 1930). Hieruit volgt dat post-larvale Crangon crangon (L.) één van de belangrijkste prooien is van de Triglidae.

6.4.20. Cottidae.

De voeding van Myxocephalus scorpius (L.) omvat Polychaeta, Lamellibranchia, Amphipoda, Schizopoda, Isopoda, Decapoda en Pisces. Crangon crangon (L.) speelt een aanzienlijke rol in de voeding van deze species (tabel 6.11).

Over het dieet van Taurulus bubalis (Euphrasen)zijn slechts fragmentarische gegevens bekend. De voeding van deze species is grotendeels analoog met deze van Myxocephalus scorpius (L.) (BLEGVAD, 1917).

6.4.21. Agonidae.

Agonus cataphractus (L.) voedt zich onder andere met Polychaeta, Copepoda, Amphipoda, Schizopoda, Cumacea, Decapoda en Pisces (SCOTT, 1902 ; MEYER-WAARDEN, 1952 ; KUHL, 1961 en 1964a). Post-larvale Crangon crangon (L.) werden door alle onderzoekers in de maaginhouden van deze visspecies waargenomen. Enkel voor de Elbe-monding zijn kwantitatieve gegevens over het belang van Crangon crangon (L.) in de voeding van Agonus cataphractus (L.) gekend. Hier werden post-larvale Crangon crangon (L.) in 63.2 % van de magen van 136 Agonus cataphractus (L.) aangetroffen (KUHL, 1961 en 1964a). Gemiddeld werden 3.79 Crangon crangon (L.) per maaginhoud geteld (KUHL, 1964a).

6.4.22. Cyclopteridae.

Liparis liparis (L.) eet hoofdzakelijk Amphipoda, Schizopoda, Decapoda en Pisces (MEYER-WAARDEN, 1952 ; BIGELOW en SCHROEDER, 1953 en KUHL, 1961 en 1964a). Post-larvale Crangon crangon (L.) werden in 84.3 % van de maaginhouden van 153 Liparis liparis (L.) uit de Elbe-monding aangetroffen (KUHL, 1961 en 1964a). Het gemiddeld aantal Crangon crangon (L.) per maaginhoud bedroeg hier 7.46 (KUHL, 1964a).

De voeding van Liparis montagui Cuvier is onbekend, maar is waarschijnlijk analoog met de voeding van Liparis liparis (L.).

De voeding van Cyclopterus lumpus L. bestaat in hoofdzaak uit Scyphozoa, Ctenophora, Amphipoda, Schizopoda, Isopoda, Decapoda en Pisces. Post-larvale Crangon crangon (L.) worden slechts uiterst zelden in de voeding van deze species aangetroffen (SCOTT, 1902 ; TODD, 1907 ; MEYER-WAARDEN, 1952 en KUHL, 1956).

6.4.23. Bothidae.

De Bothidae zijn in het algemeen predatoren van Crustacea en Pisces (DE GROOT, 1969a en 1971). Het zijn typische 'visuele' jagers die zich met snelle prooien voeden. Juveniele Bothidae eten zowel Crustacea als Pisces ; adulte Bothidae eten bijna uitsluitend Pisces (DE GROOT, 1971).

De voeding van Arnoglossus laterna(Walbaum) omvat Amphipoda, Schizopoda, Cumacea, Isopoda, Decapoda en Pisces (SCOTT, 1902 ; STEVEN, 1930 en DE GROOT, 1971). Post-larvale Crangon species werden in 65.5 % van de maaginhouden van 110 Arnoglossus laterna (Walbaum) uit het Kanaal aangetroffen (STEVEN, 1930).

Scophthalmus maximus (L.) voedt zich hoofdzakelijk met Decapoda en Pisces. Daarnaast worden eerder sporadisch ook Polychaeta, Lamellibranchia, Cephalopoda en Schizopoda in de voeding aangetroffen (tabel 6.12). Post-larvale Crangon crangon (L.) spelen slechts een geringe rol in de samenstelling van de voeding van deze species. Enkel in de maaginhouden van juveniele Scophthalmus maximus (L.) worden soms Crangon crangon (L.) of Crangon species waargenomen (tabel 6.12) (DE GROOT, 1969b ; RAE en DEVLIN, 1972 en BRABER en DE GROOT, 1973).

Scophthalmus rhombus (L.) voedt zich uitsluitend met Pisces (REDEKE, 1906 ; TODD, 1907 ; BLEGVAD, 1917 ; STEVEN, 1930 ; GILIS, 1952a ; DE GROOT, 1969b en BRABER en DE GROOT, 1973). Enkel in de Deense kustwateren werden uiterst sporadisch Decapoda, waaronder Crangon species, in de voeding van deze species aangetroffen (BLEGVAD, 1917).

6.4.24. Pleuronectidae.

Naargelang de samenstelling van hun voeding worden de Pleuronectidae in drie groepen ingedeeld. Groep I omvat de piscivore species. Groep II omvat de Pleuronectidae die zich in hoofdzaak met Crustacea en daar-

naast ook met Polychaeta en Mollusca voeden. De Pleuronectidae die in de Belgische kustwateren voorkomen horen in deze groep thuis. Groep III omvat de species waarvan de voeding in hoofdzaak uit Polychaeta en Mollusca bestaat. De meeste Pleuronectidae voeden zich enkel overdag. De prooien worden vooral met behulp van de ogen opgespoord, alhoewel ook olfactorische stimuli worden gebruikt om de prooien te vinden (DE GROOT, 1969a en 1971).

De voeding van Limanda limanda (L.) bestaat uit Polychaeta, Lamellibranchia, Gastropoda, Ophiuroidea, Amphipoda, Schizopoda, Cumacea, Isopoda, Decapoda en Pisces. Soms worden ook Anthozoa, Echinoidea en Copepoda in de maaginhouden aangetroffen (tabel 6.13). Post-larvale Crangon crangon (L.) worden, vooral bij grotere Limanda limanda (L.), tamelijk regelmatig in de voeding aangetroffen (tabel 6.13) (GILIS, 1966 ; BRABER en DE GROOT, 1973). Voor juveniele Limanda limanda (L.) zijn post-larvale Crangon crangon (L.) onbelangrijk als voedselbron.

Platichthys flesus (L.) voedt zich eveneens met Polychaeta, Lamellibranchia, Gastropoda, Amphipoda, Schizopoda, Cumacea, Isopoda, Decapoda en Pisces. Post-larvale Crangon crangon (L.) of Crangon species worden sporadisch in de maaginhouden van deze species aangetroffen (tabel 6.14). Noch voor juveniele, noch voor adulte Platichthys flesus (L.) is Crangon crangon (L.) belangrijk als voedselkomponent.

Pleuronectes platessa L. voedt zich voornamelijk met Polychaeta, Lamellibranchia, Gastropoda, Ophiuroidea, Amphipoda, Cumacea en Decapoda. Daarnaast worden soms Anthozoa, Schizopoda, Isopoda en Pisces genoteerd. Net zoals bij Platichthys flesus (L.) spelen post-larvale Crangon crangon (L.) slechts een minieme rol in de samenstelling van de voeding van Pleuronectes platessa L. (tabel 6.15).

Larvale en juveniele Platichthys flesus (L.) en Pleuronectes platessa L. voeden zich met phytoplankton, Foraminifera, Polychaeta, Lamellibranchia,

Nematoda, Ostracoda, Copepoda, Amphipoda, Schizopoda en Cumacea (tabellen 6.14 en 6.15) (REDEKE, 1906 ; BLEGVAD, 1930 en 1932 ; HASS, 1939 ; BREGNBALLE, 1961 ; MULLER, 1968 ; THYSSEN, LEVER en LEVER, 1974 en WOSNITZA, 1975).

De voeding van Microstomus kitt (Walbaum) bestaat uit Anthozoa, Polychaeta, Lamellibranchia, Gastropoda, Ophiuroidea, Amphipoda en Decapoda. De overige diergroepen worden slechts zelden in de maaginhouden van deze species teruggevonden (SMITH, 1889, 1890, 1891 en 1892 ; SCOTT, 1902 ; TODD, 1905 en 1907 ; STEVEN, 1930 en RAE, 1956). Postlarvale Crangon crangon (L.) of Crangon species worden sporadisch in de magen van Microstomus kitt (Walbaum) waargenomen. In de enkele gevallen waarin Crangon species werden gerapporteerd, werden zij in minder dan 0.5 % van de onderzochte maaginhouden aangetroffen (SMITH, 1890 en 1892 en RAE, 1956).

6.4.25. Soleidae.

De meeste Soleidae voeden zich enkel met Polychaeta en Mollusca. Soms worden ook kleine Crustacea in de magen gevonden. De voedselopname van de Soleidae vangt na zonsondergang aan en duurt tot zonsopgang. Het opsporen van de prooien gebeurt voornamelijk langs olfactorische weg (DE GROOT, 1969a en 1971).

Solea solea (L.) voedt zich ondermeer met Polychaeta, Lamellibranchia en Amphipoda. Soms worden ook Anthozoa, Ophiuroidea, Schizopoda, Cumacea, Isopoda, Decapoda en Pisces in de maaginhouden gevonden (SCOTT, 1902 ; TODD, 1905 en 1907 ; REDEKE, 1906 ; STEVEN, 1930 ; GILIS, 1952a ; BRABER en DE GROOT, 1973 en DE CLERCK, 1975). Vooral adulte Solea solea (L.) eten soms post-larvale Crangon crangon (L.) (GILIS, 1952a en BRABER en DE GROOT, 1973). In het algemeen is Crangon crangon (L.) echter van weinig belang voor de voeding van Solea solea (L.).

De voeding van Buglossidium luteum (Risso) tenslotte, is grotendeels analoog met deze van Solea solea (L.). Post-larvale Crangon crangon (L.) werden echter niet in de maaginhouden van deze species aangetroffen (STEVEN, 1930).

6.5. Indeling van de kustwater-ichthyofauna volgens het belang van post-larvale Crangon crangon (L.) in de voeding.

Op basis van de bibliografische gegevens over de voeding van de species behorende tot de kustwater-ichthyofauna werden deze species, naargelang het voorkomen van post-larvale Crangon crangon (L.) in de voeding, in vier kategorieën ingedeeld. Bij de evaluatie van de bibliografie werd ondermeer rekening gehouden met de herkomst en de lengte van de onderzochte vissen, het aantal eksemplaren dat door de verschillende auteurs werd onderzocht en de aard van de uitgevoerde analyses (kwalitatieve, semi-kwantitatieve, numerieke kwantitatieve analyses of kwantitatieve analyses op gewichtsbasis).

De eerste groep omvat de species die zich zeer frekwent met post-larvale Crangon crangon (L.) voeden. Tot deze groep behoren : Raja clavata L., Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.), juveniele Gadus morhua L., Ciliata mustela (L.), Trigla gurnardus L., Trigla lucerna L., Trigla cuculus L., Myxocephalus scorpius (L.), Agonus cataphractus (L.), Liparis liparis (L.), Arnoglossus laterna (Walbaum) en waarschijnlijk ook Taurulus bubalis (Euphrasen) en Liparis montagui Cuvier.

De tweede groep behelst de species die zich geregeld met post-larvale Crangon crangon (L.) voeden, zonder dat deze prooi-species een duidelijke overheersende rol in de voeding speelt. Deze groep omvat, Galeorhinus galeus (L.), Anguilla anguilla (L.), adulte Gadus morhua L., Pomatoschistus species en adulte Limanda limanda (L.).

De derde groep omvat de species die zich soms met post-larvale Crangon crangon (L.) voeden. Voor deze species is Crangon crangon (L.) duidelijk een aanvullende, okkasionele voedselbron. Tot deze groep behoren : Engraulis encrasicholus (L.), Pollachius pollachius (L.), Trachurus trachurus (L.), Callionymus lyra L., Scophthalmus maximus (L.), Platichthys flesus (L.), Pleuronectes platessa L., Microstomus kitt (Walbaum), Solea solea (L.) en waarschijnlijk ook Enchelyopus cimbrius (L.), Mullus surmulletus L. en Callionymus reticulatus Cuvier en Valenciennes.

De vierde en laatste groep wordt door de species die zich niet of slechts zeer sporadisch met post-larvale Crangon crangon (L.) voeden. De predatie door deze species op Crangon crangon (L.) kan als toevallig worden aanzien. Deze groep omvat alle overige species.

De voeding van Mustelus mustelus (L.), Dasyatis pastinaca (L.), Morone labrax (L.), Spondyliosoma cantharus (L.) en Blennius gattorugine Brünnich is niet gekend. Vermits het hier om zeer zeldzame species gaat, wordt de uiteindelijke besluitvorming omtrent het belang van de verschillende visspecies als predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.) (cf. par. 6.6.) niet door dit gebrek aan kennis verstoord.

6.6. Belangrijkste predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren.

Aan de hand van de indeling van de kustwater-ichthyofauna in abondantiekategoriën (cf. par. 6.3.) en aan de hand van de indeling van de species behorende tot deze fauna volgens hun voorkeur voor post-larvale Crangon crangon (L.) (cf. par. 6.5.), werd een diagram opgesteld waaruit de te verwachten predatorische invloed van de verschillende visspecies op de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) kan worden afgeleid (tabel 6.16).

De kolommen in dit diagram groeperen de visspecies met een vergelijkbare abondantie, de rijen groeperen de species met een vergelijkbare voorkeur voor post-larvale Crangon crangon (L.).Van de species in de rechterbenedenhoek in dit diagram mag worden verwacht dat zij zeer belangrijk zijn als predatoren van Crangon crangon (L.) omdat zij (1) zeer talrijk in de Belgische kustwateren voorkomen en (2) zich intensief met post-larvale Crangon crangon (L.) voeden. Van de species in de linkerbovenhoek van het diagram mag worden verwacht dat zij geen enkele predatorische invloed op de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) uitoefenen gezien zij (1) slechts zeer zelden in de kustwateren voorkomen en (2) zich niet of slechts okkasioneel met post-larvale Crangon crangon (L.) voeden. Hoe dichter een bepaalde species bij de rechterbenedenhoek van het diagram staat, hoe groter zijn belang als predator van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.). Het is dan ook logisch dat de kwantitatieve studie van de predatie op post-larvale Crangon crangon (L.) bij deze species begint.

Volgende species werden dan ook voor de verdere kwantitatieve analyses weerhouden : Pomatoschistus species, Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.), Agonus cataphractus (L.), Trigla lucerna L., Ciliata mustela (L.), Liparis liparis (L.) en Gadus morhua L.. Deze laatste species werd in de te onderzoeken groep opgenomen vermits zij in bepaalde jaren een ernstige predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.) kan veroorzaken (cf. par. 3.2.4.1.), Trigla gurnardus L. en Trigla cuculus L. werden samen met Trigla lucerna L. als Trigla species aan de verdere kwantitatieve analyses onderworpen. De voedselvoorkeur van deze drie species verschilt zo weinig (cf. par. 6.4.19.) dat een dergelijke vereenvoudiging aanvaardbaar is.

Hoofdstuk 7

ABONDANTIE EN BIOMASSA VAN DE BELANGRIJKSTE PREDATOREN VAN CRANGON CRANGON (L.) IN DE BELGISCHE KUSTWATEREN

7.1. Inleiding.

De predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), veroorzaakt door de verschillende demersale predatoren, wordt berekend aan de hand van de grootte van de populaties van deze predatoren enerzijds en de hoeveelheid Crangon crangon (L.) die de individuen uit deze populaties per tijdseenheid konsumeren anderzijds.

Twee parameters geven een beeld van de omvang van deze populaties, namelijk de numerieke grootte of abondantie en de biomassa. Na een bondige bespreking van de seizoenale fluktuaties in de densiteit van de voornaamste predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.) in het Westdiep en de Vlakte van de Raan (par. 7.2.), worden schattingen van de abondantie en de biomassa van deze predatoren in de Belgische kustwateren gemaakt (par. 7.3.). Vooraleer deze schattingen worden geformuleerd (par. 7.3.2.), worden vooreerst de problemen in verband met de representativiteit van de geanalyseerde monsters ten opzichte van de reële samenstelling en de ruimtelijk verspreiding van de populaties van de demersale predatoren behandeld (par. 7.3.1.).

7.2. Seizoenale fluktuaties in de densiteit van de belangrijkste predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.).

7.2.1. Staalname en analyses.

De staalname-techniek en -procedure en de laboratorium-analyses voor de demersale predatoren waren volledig analoog met deze voor post-larvale

Crangon crangon (L.) (cf. par. 3.3.1.). Enkel voor de kommerciële visspecies werd van de algemene staalname-procedure afgeweken. In dit geval werd namelijk geen scheiding van de vangst in een garnaal- of G-fraktie en een bijvangst- of B-fraktie doorgevoerd (cf. par. 3.3.1.2.). De kommerciële visfraktie werd steeds integraal geanalyseerd. De staalname-faktor (F) voor deze fraktie was dus steeds gelijk aan 1.

7.2.2. Berekening van de maandelijkse gemiddelde densiteit van de demersale predatoren.

De berekening van de maandelijkse gemiddelde densiteit van de predatoren in het Westdiep en de Vlakte van de Raan ($d_{i,g,t}$) doorloopt dezelfde stappen als de berekening van de maandelijkse gemiddelde densiteit van post-larvale Crangon crangon (L.) (cf. par. 3.3.2.). Bij de berekening van deze gemiddelden werd echter nog geen rekening gehouden met de korrektiefaktoren voor de efficiëntie van de staalname-apparatuur (cf. par. 7.3.1.1.).

7.2.3. Seizoenale fluktuaties in de densiteit van de demersale predatoren in de periode juli 1973/juni 1976.

Odontogadus merlangus (L.) komt gedurende het ganse jaar in de Belgische kustwateren voor (figuren 7.1 en 7.2). De populatie bestaat in hoofdzaak uit 0- en 1-jarige individuen. Dieren van 2 of meer jaar oud worden bijna uitsluitend gedurende het najaar en de winter in de kustwateren aangetroffen (DE CLERCK, 1975 en REDANT en DE CLERCK, 1975). De densiteit van Odontogadus merlangus (L.) varieert soms sterk van maand tot maand. In de regel neemt de densiteit in de loop van de zomer toe en bereikt zij in de late herfst en gedurende de winter een maksimum. Een dergelijke evolutie werd reeds eerder door andere onderzoekers in de Belgische kustzone waargenomen (LELOUP, 1952b en DE CLERCK, 1975). In sommige jaren wijkt de evolutie van de densiteit echter sterk van dit patroon af (figuur 7.2.).

Trisopterus luscus (L.) wordt vooral gedurende de zomer en het najaar in de kustwateren aangetroffen (figuren 7.3 en 7.4). Een gelijkaardige seizoenale distributie werd reeds eerder voor deze species gerapporteerd (LELOUP, 1951 en 1952b). De seizoenale evolutie van de biomassa van Trisopterus luscus (L.) staat waarschijnlijk in verband met de voortplantingsperiode van deze species. Gedurende de late winter en de lente verzamelen de adulte Trisopterus luscus (L.) in het Kanaal om te paaien (POLL, 1947). Dit is wellicht de reden waarom deze species in het eerste halfjaar meestal minder talrijk in de vangsten voorkomt.

De aanwezigheid van Gadus morhua L. in de Belgische kustwateren is zeer duidelijk seizoengebonden (figuren 7.5 en 7.6). Gedurende de zomermaanden ontbreekt deze species nagenoeg volledig in de vangsten. Vanaf september/oktober neemt haar densiteit toe. De densiteit blijft dan, op enkele lokale fluktuaties na, gedurende de ganse winter en vroege lente vrij hoog. In maart/april daalt de densiteit en vanaf april/mei is zij opnieuw minimaal. Deze regelmatige seizoenale fluktuaties zijn het gevolg van de migraties van beide populaties van Gadus morhua L. die de Belgische kustzone bevolken, namelijk de populatie van de Southern Bight en deze van de Pas de Calais (DE CLERCK, 1973 en 1975). De meeste Gadus morhua L. die in de kustwateren worden gevangen zijn 0- of 1-jarige individuen. Oudere of geslachtsrijpe eksemplaren komen veel minder talrijk in de kustzone voor (DE CLERCK, 1975 en DE CLERCK en REDANT, 1974).

Ciliata mustela (L.) wordt het ganse jaar door in kleine aantallen in de Belgische kustwateren aangetroffen (figuur 7.7). De onregelmatige schommelingen in de densiteit van deze species laten geen konklusies over een eventueel seizoengebonden voorkomen toe.

De densiteit van Pomatoschistus species vertoont een zeer regelmatig verloop met een duidelijk maksimum in september/november en een minimum in de late lente en zomer (figuren 7.8 en 7.9). Een gelijkaardige evolutie van de biomassa en/of abonddntie werd reeds eerder voor deze

species in de Belgische kustwateren (LELOUP, 1951 en DE CLERCK, 1975) en in de Duitse Bocht waargenomen (MEYER-WAARDEN en TIEWS, 1965a en TIEWS, 1971b en 1975d). De verschillen in de waarden van de maksimum densiteit die zich van jaar tot jaar voordoen, zijn het gevolg van de predatie op deze species. Pomatoschistus species is, net zoals Crangon crangon (L.), een belangrijke prooi voor ondermeer Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.) en Gadus morhua L. (cf. par. 6.4.9.). In perioden waarin één of meerdere van deze predatoren zeer talrijk in de kustwateren voorkomen, zijn de gevolgen van deze aanwezigheid en van de daarmee gepaard gaande predatie, zeer duidelijk merkbaar aan de evolutie en de maksimum waarde van de abondantie en de biomassa van zowel Pomatoschistus species, als Crangon crangon (L.) (cf. par. 3.3.3.1.).

Trigla species wordt enkel gedurende de zomer in de kustzone waargenomen. (figuren 7.10 en 7.11). De seizoenale evolutie van de densiteit is zeer regelmatig. Vanaf maart/april neemt de densiteit geleidelijk toe. In mei/juli is zij maksimaal. Daarna vermindert de densiteit weer geleidelijk om in de winter een minimum te bereiken. Analoge waarnemingen werden reeds eerder in de Belgische kustwateren verricht (LELOUP, 1951, 1952b en 1953 en DE CLERCK, 1975). De aanwezigheid van Trigla species in de Belgische kustwateren is waarschijnlijk temperatuurgebonden (LELOUP, 1952b).

Agonus cataphractus (L.) wordt het ganse jaar door in de vangsten aangetroffen (figuren 7.12 en 7.13). De densiteit van deze species is het laagst in de lente en de vroege zomer en het hoogst in de herfst en de vroege winter. In de Duitse Bocht vertoont de densiteit een gelijkaardig verloop (MEYER-WAARDEN en TIEWS, 1965a en TIEWS, 1971b). Deze min of meer regelmatige fluktuaties zijn het gevolg van de voortplantingsmigratie van Agonus cataphractus (L.). Van januari tot april trekt deze species zich in zeer ondiep water, met name in de Laminaria-zone, terug om te

paaien. In de herfst en winter zoekt zij opnieuw dieper water op (POLL, 1947).

Liparis liparis (L.) tenslotte is ook een species met een wintergebonden seizoenale verspreiding in de Belgische kustwateren (figuur 7.14). Van oktober tot en met maart komt deze species vrij talrijk in de kustzone voor. Gedurende de overige maanden wordt zij slechts zelden in de vangsten aangetroffen.

In het algemeen kan de seizoenale aanwezigheid van de demersale predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren als volgt worden samengevat. Gadus morhua L., Pomatoschistus species, Agonus cataphractus (L.) en Liparis liparis (L.) worden in hoofdzaak gedurende de herfst en de winter in de kustzone aangetroffen. Odontogadus merlangus (L.) komt weliswaar het ganse jaar door in de kustzone voor, maar de biomassa van deze species neigt in de herfst en de winter eveneens naar een maksimum. Trigla species wordt vooral gedurende de zomer in de vangsten aangetroffen. Dit geldt ook gedeeltelijk voor Trisopterus luscus (L.), maar deze laatste species komt ook in de herfst nog tamelijk talrijk in de kustzone voor. Ciliata mustela (L.) wordt gedurende het ganse jaar in kleine aantallen waargenomen. Het voorkomen van deze species in de kustzone vertoont geen duidelijk seizoengebonden verloop. Het zwaartepunt van de predatie op post-larvale Crangon crangon (L.) ligt dan ook duidelijk in het tweede halfjaar. De predatie is het meest intensief op het ogenblik dat de abondantie en biomassa van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) maksimaal zijn (cf. 3.3.3.1.).

7.3. Schattingen van de abondantie en biomassa van de belangrijkste predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.).

7.3.1. Representativiteit van de geanalyseerde monsters.

7.3.1.1. Representativiteit van de geanalyseerde monsters ten opzichte van de reële samenstelling van de populaties op de staalnamestations.

De problemen in verband met de representativiteit van de geanalyseerde monsters ten opzichte van de werkelijke samenstelling van de populaties van de demersale predatoren op het ogenblik en de plaats van de staalname zijn analoog met deze voor post-larvale Crangon crangon (L.) (cf. par. 4.2.1.). Ook hier omvat deze problematiek twee facetten. Welk gedeelte van de populatie komt in het net terecht en welk gedeelte blijft daarvan op het einde van de sleep in het net achter. Het eerste aspekt houdt verband met de opname-efficiëntie van de trawl, het tweede met haar selektiviteit.

Met een trawl, die met wekkerkettingen is verzwaard, wordt 1.30 maal meer Gadus morhua L. gevangen dan met een normale garnaaltrawl. De vangsten van Odontogadus merlangus (L.) nemen niet signifikant toe ingeval wekkerkettingen worden gebruikt. De vangsten van Trisopterus luscus (L.) met een net met wekkerkettingen bedragen daarentegen slechts 75 % van deze met een normaal net (DE GROOT, 1973). De wijze waarop deze drie Gadidae op de kettingen reageren verschilt dus van species tot species.

Uit vergelijkende proeven met een normaal garnaalnet enerzijds en een dubbelboomnet anderzijds is gebleken dat een aanzienlijk gedeelte van de Gadus morhua L. en Odontogadus merlangus (L.) over het normale net heen zwemmen (VAN DEN BROUCKE, 1975). Met een dergelijk dubbelboomnet

worden ongeveer 4.00 maal meer Gadidae gevangen dan met een standaard-garnaalnet. In analogie met deze Gadidae werd ook voor de Triglidae dezelfde korrektiefaktor voor de opname-efficiëntie van het net verondersteld.

In de vangsten van een net met wekkerkettingen worden ongeveer 1.80 maal meer individuen van een typische bodemgebonden species als Callionymus lyra (L.) genoteerd dan in een net zonder dergelijke kettingen (DE GROOT, 1973). In analogie hiermee werd verondersteld dat de korrektiefaktor voor de opname-efficiëntie van het net voor de overige hyperbenthale species zoals Ciliata mustela (L.), Pomatoschistus species, Agonus cataphractus (L.) en Liparis liparis (L.) dezelfde waarde heeft.

Over de selektiviteit van een garnaalnet voor andere organismen dan post-larvale Crangon crangon (L.) bestaan bijna geen gegevens. In het algemeen mag worden aangenomen dat de Gadidae en de Triglidae, gezien hun afmetingen, zeer weinig kans hebben om doorheen de mazen van het net te ontsnappen. In principe bestaat de mogelijkheid dat deze species langs de netopening terug uit het net zouden zwemmen. Juveniele 1-jarige Gadus morhua L. kunnen op deze wijze ontkomen als de sleepsnelheid van de trawl beneden 0.5 m/sekonde (ongeveer 1 knoop) ligt (JOHANNESSEN, 1976). Gedurende de bemonsteringen in de Belgische kustwateren was de sleepsnelheid van het net steeds minstens 2 knopen. Hieruit werd besloten dat alle Gadidae en Triglidae die in het net worden opgenomen ook in het net zullen achterblijven op het einde van de sleep. De globale korrektiefaktor voor deze species bedraagt dus 4.00, zowel voor de aantallen als voor de biomassa.

Ciliata mustela (L.), Agonus cataphractus (L.) en Liparis liparis (L.) zijn kleiner dan de zopas vermelde Gadidae en Triglidae, maar duidelijk groter dan Crangon crangon (L.). Omwille van de intermediaire af-

metingen van deze species mag worden aangenomen dat de selektiviteit van het net voor deze dieren zich enkel in het grootmazig netgedeelte zal uiten. De korrektiefaktor voor dit gedeelte voor bijvangst-organismen in het algemeen is 1.15 (BOHL, 1963a en 1963b). De globale korrektiefaktor voor de efficiëntie van het net wordt dan als het produkt van de korrektiefaktor voor de opname-efficiëntie met deze voor de selektiviteit van het grootmazig netgedeelte bekomen. Deze globale faktor bedraagt 2.07. Deze waarde geldt zowel voor de aantallen als voor de biomassa van de zopas geciteerde species.

De afmetingen van Pomatoschistus species zijn van dezelfde grootteorde als deze van post-larvale Crangon crangon (L.). Daarom werden voor deze visspecies dezelfde korrektiefaktoren voor de selektiviteit van het net gebruikt als voor post-larvale Crangon crangon (L.) (cf. 4.2.1.2.). De waarden van de globale korrektiefaktor voor de aantallen Pomatoschistus species is dan 11.59. De waarde van deze faktor voor de biomassa van Pomatoschistus species bedraagt 3.80.

7.3.1.2. Representativiteit van de maandelijks bemonsterde stations ten opzichte van de Belgische kustwateren.

Bij het onderzoek naar de representativiteit van de maandelijks bemonsterde stations ten opzichte van de Belgische kustwateren voor de demersale predatoren werd op dezelfde manier te werk gegaan als voor post-larvale Crangon crangon (L.) (cf. par. 4.2.2.).

Per species werden twaalf Students t-testen uitgevoerd, namelijk zes voor de abondantie (in aantallen/oppervlakte-eenheid) en zes voor de biomassa (in gram/oppervlakte-eenheid). Bij elk van deze testen werd nagegaan of er al dan niet een signifikant verschil bestaat tussen de gemiddelde densiteit van de beschouwde species op de stations van ieder van de zes halfjaarlijkse bestandsopnamen enerzijds en op de maandelijkse

stations die in dezelfde periode werden bemonsterd anderzijds.

Voor Trisopterus luscus (L.), Gadus morhua L., Ciliata mustela (L.), Pomatoschistus species, Trigla species en Agonus cataphractus (L.) werd in geen enkel geval een signifikant verschil vastgesteld. Voor Odontogadus merlangus (L.) kon in drie van de twaalf testen niet worden aangetoond dat er geen signifikant verschil bestond. Bij Liparis liparis (L.) was dit in één van de twaalf testen het geval. In de overige testen echter werd noch bij Odontogadus merlangus (L.), noch bij Liparis liparis (L.) een signifikant verschil genoteerd. Gezien slechts in een duidelijke minderheid van de testen twijfel over de representativiteit van de maandelijks bemonsterde stations bestond werd aangenomen dat deze stations in het algemeen als representatief voor de Belgische kustwateren mogen worden beschouwd.

7.3.2. Abondantie en biomassa van de demersale predatoren.

De berekening van de waargenomen jaarlijkse gemiddelde densiteit per station ($d_{i,s,y}$), de waargenomen jaarlijkse gemiddelde densiteit per jaar ($d_{i,b,y}$), de geschatte jaarlijkse gemiddelde densiteit ($\hat{d}_{i,b,y}$) en de geschatte gemiddelde densiteit ($\hat{d}_{i,b}$) van de demersale predatoren werd op dezelfde manier uitgevoerd als de berekening van de analoge waarden voor post-larvale Crangon crangon (L.) (cf. par. 4.3.1.). De resultaten van deze berekeningen werden, per species, in een tabel samengevat (tabellen 7.1 tot en met 7.8).

Van de beschouwde demersale predatoren komt Pomatoschistus species het talrijkst in de Belgische kustwateren voor, gevolgd door Odontogadus merlangus (L.), Agonus cataphractus (L.), Trisopterus luscus (L.), Trigla species, Liparis liparis (L.), Gadus morhua L. en Ciliata mustela (L.) (tabellen 7.1 tot en met 7.8).

De biomassa van deze species werd zowel in vers gewicht (tabellen 7.1 tot en met 7.8), als in koolstofgewicht uitgedrukt. Het drooggewicht van Pisces vertegenwoordigt gemiddeld 50.0 % van het vers gewicht. Het koolstofgewicht is ongeveer 20.0 % van het drooggewicht (HERMAN, pers. mededeling).

Van de beschouwde species heeft Odontogadus merlangus (L.) de grootste biomassa (gemiddeld 73.9 ± 32.1 mg C/m^2), gevolgd door Trisopterus luscus (L.) (28.9 ± 17.5 mg C/m^2), Pomatoschistus species (14.9 ± 7.8 mg C/m^2), Gadus morhua L. (4.4 ± 1.2 mg C/m^2), Trigla species (4.2 ± 0.7 mg C/m^2), Agonus cataphractus (L.) (1.5 ± 0.8 mg C/m^2), Liparis liparis (L.) (0.9 ± 0.7 mg C/m^2) en Ciliata mustela (L.) (0.4 ± 0.2 mg C/m^2).

Alle hier geciteerde cijfers hebben enkel betrekking op de periode juli 1973/juni 1976.

Hoofdstuk 8

KWANTITATIEVE MAAGANALYSES VAN DE BELANGRIJKSTE PREDATOREN VAN POST-LARVALE CRANGON CRANGON (L.)

8.1. Inleiding.

De predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), veroorzaakt door een willekeurige predator-species (M_i), kan worden afgeleid uit de formule :

$$M_i = C_{cc,d,i} \cdot 365 \cdot d_i \qquad (8.1)$$

Hierin is $C_{cc,d,i}$: de hoeveelheid Crangon crangon (L.) die per dag door de bewuste predator wordt opgenomen (in aantal individuen of in gram Crangon crangon (L.) per dag)

d_i : de densiteit van de predator (in aantal individuen of in gram per oppervlakte-eenheid).

De waarde van $C_{cc,dag}$ wordt bekomen uit de gegevens over de samenstelling van de maaginhouden (gemiddeld aantal individuen of gram Crangon crangon (L.) per maaginhoud) enerzijds en uit de gegevens over de verteringsduur anderzijds. In een vorig hoofdstuk werd reeds aangestipt dat kwantitatieve gegevens over de gewichtssamenstelling van de voeding van de meeste demersale predatoren nagenoeg volledig ontbreken (cf. par. 6.4). Daarom waren dergelijke kwantitatieve maaganalyses dan ook noodzakelijk.

De maaganalyses werden uitgevoerd op zeven van de acht demersale visspecies die als de belangrijkste predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren werden aangezien (cf. par. 6.6.), met name

Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.), Gadus morhua L., Ciliata mustela (L.), Trigla species, Agonus cataphractus (L.) en Liparis liparis (L.). In totaal werden ongeveer 6200 vissen, behorende tot deze zeven species, in dit onderzoek betrokken. De voeding van Pomatoschistus species werd niet onderzocht omdat de bibliografische gegevens over deze species (KUHL, 1961 en 1964a) genoeg informatie verstrekken om een voldoende nauwkeurige schatting van de predatiemortaliteit, veroorzaakt door deze species, mogelijk te maken.

Na de beschrijving van de methodiek en van de manier waarop de resultaten van de maaganalyses werden verwerkt (par. 8.2. en 8.3.), volgt een bespreking van de belangrijkste resultaten van deze onderzoekingen. Hierbij wordt aandacht besteed aan de numerieke en de gewichtssamenstelling van de maaginhouden (par. 8.4. en 8.5.) en aan de relatie tussen de lengte van de Crangon crangon (L.) in de maaginhouden en de lengte van de predatoren (par. 8.6.). Op basis van deze resultaten worden dan, in het volgende hoofdstuk, schattingen gemaakt van de hoeveelheid Crangon crangon (L.) die dagelijks door de verschillende predatoren worden gekonsumeerd.

8.2. Methodiek.

8.2.1. Herkomst van de geanalyseerde vissen.

De maaganalyses van Odontogadus merlangus (L.) en Trisopterus luscus (L.) werden in de periode april 1974/maart 1975 uitgevoerd. De voeding van Ciliata mustela (L.) en Liparis liparis (L.) werd gedurende de periode april 1975/maart 1977 onderzocht. Gadus morhua L. kwam in de periode juli 1975/juni 1977 aan de beurt. De maaganalyses van Trigla species werden in de periode januari 1976/september 1977 onderzocht. De voeding van Agonus cataphractus (L.) tenslotte werd in de periode

oktober 1976/maart 1977 geanalyseerd. Het belang van de Caridea in de voeding van deze laatste visspecies werd door I. Gabriels bestudeerd (GABRIELS, 1977). Het aantal eksemplaren van deze zeven species dat per maand werd geanalyseerd is in een tabel samengevat (tabel 8.1).

De vissen werden zowel gedurende de maandelijkse, als gedurende de halfjaarlijkse bemonsteringen verzameld. De herkomst van de onderzochte eksemplaren volgens staalname-station werd eveneens in een tabel geresumeerd (tabel 8.2).

Gedurende de onderzoekingen werd ernaar gestreefd een zo groot mogelijk aantal vissen te analyseren. De analyses werden zo representatief mogelijk over het jaar gespreid, rekening houdend met de perioden waarin de verschillende species het talrijkst in de kustwateren voorkomen.

8.2.2. Maaganalyses.

Vermits nauwkeurige gewichtsbepalingen aan boord van het onderzoekingsvaartuig niet mogelijk waren, werden de maaganalyses op het laboratorium verricht. De analyses geschiedden in twee fasen.

Gedurende de eerste fase werden de vis-specifieke parameters bepaald en werden de maaginhouden geïsoleerd en gepreserveerd. Van iedere vis werden de individuele lengte, gemeten van de punt van de snuit tot de punt van de gestrekte caudale vinnen, en het totaal gewicht genoteerd. De lengte en het gewicht werden respektievelijk tot op 1 cm en 0.5 gram nauwkeurig gemeten. Vervolgens werd de buikholte van de anus tot de keel opengesneden. De maag werd losgeprepareerd en het voedsel dat nog in de pharynx en de oesofagus was achtergebleven werd, met behulp van een pincet, in de maag geduwd. Daarna werd de maag losgesneden en werd het totaal gewicht van de maaginhoud tot op 0.01 gram

gewogen. De magen die resten van of intakte Caridea bevatten werden afzonderlijk in een 5 % formol-oplossing bewaard. Ieder van de aldus gepreserveerde maaginhouden kreeg een volgnummer dat met het volgnummer van de vis overeenstemde.

In principe werden deze analyses de avond na de zeereizen uitgevoerd. Indien dit niet mogelijk was, meestal omdat het aantal te analyseren vissen te omvangrijk was, werden de vissen in de diepvriezer (- 25 °C) bewaard tot wanneer de analyses konden worden uitgevoerd.

De vissen met lege magen werden bij deze onderzoekingen niet buiten beschouwing gelaten. Sommige auteurs melden dat vissen in het net of op het dek soms hun voedsel uitbraken omdat zij op dat moment in een stress-toestand verkeren of omdat de druk op hun lichaam door de massa van de vangst te hoog is (HERTLING, 1938 ; KUHL, 1961 ; DAAN, 1973 en AGGER en URSIN, 1976). De lege magen worden dan aan dit braak-gedrag toegeschreven. Een dergelijk gedrag werd ondermeer bij sommige Gadidae (HERTLING, 1938 ; DAAN, 1973 en eigen waarnemingen), Triglidae (AGGER en URSIN, 1976) en Cottidae (KUHL, 1961) waargenomen.

Andere auteurs gebruiken het percentage lege magen daarentegen als indeks voor het seizoenaal of dagelijks voedingsritme van de vissen (RAE, 1956 en 1967a ; WAGNER, 1959 ; KRUUK, 1963 ; DE GROOT, 1964 ; HEMPEL, 1964 ; KEAST en WELSH, 1968 ; ARNTZ, 1971b en 1974b ; RAE en DEVLIN, 1972 en THIJSSEN, LEVER en LEVER, 1974).

Vissen met halfverteerde, uitgebraakte voedselresten in de mondholte werden bij de onderzoekingen in de Belgische kustwateren geweerd. Van deze eksemplaren kon immers niet met zekerheid worden aangenomen dat zij niet reeds eerder een gedeelte van het voedsel hadden uitgebraakt. De overige vissen met lege magen werden echter wél in het onderzoek betrokken. In deze gevallen werden de lege magen als een

normale uiting van het voedingsritme beschouwd. Doorgaans was het aantal dieren met lege magen zeer klein (cf. par. 8.5.2.).

Na een wachttijd van minstens twee weken werden de maaginhouden geanalyseerd. In de loop van deze periode kregen de Caridea een rose kleur. Hierdoor waren zij, in het algemeen, gemakkelijk van de Portunidae, Paguridae en Schizopoda te onderscheiden, die, na bewaring in een 5 % formol-oplossing, respektievelijk oranje-bruin, vermiljoenrood en parelmoerwit werden. Mede hierdoor was het mogelijk zelfs zeer kleine stukken carapax, toebehorende aan één van de Caridea, van de andere species of groepen te onderscheiden.

Gedurende de tweede fase van het kwantitatief maagonderzoek werden de maag-specifieke parameters genoteerd. Uit elke maaginhoud werden de intakte of reeds gedeeltelijk verteerde Caridea geïsoleerd. De verschillende species werden, voor zover mogelijk, gedetermineerd en geteld. In het totaal werden acht verschillende Caridea in de maaginhouden van de onderzochte predatoren gevonden, namelijk Crangon crangon (L.), Crangon allmanni Kinahan, Pontophilus trispinosus Hailstone, Pandalus species, Pandalina brevirostris (Rathke), Hippolyte varians Leach, Thoralus cranchii (Leach) en Processa species. Niet herkenbare Crangonidae werden als Crangon species opgetekend. Van de Caridea die in het geheel niet meer te determineren waren, werd het aantal aan de hand van het talrijkst voorkomende fragment bepaald. Deze organismen werden als 'onherkenbaar' genoteerd.

Per maaginhoud werd tevens het gewicht van alle Caridea en van alle Crangon crangon (L.) gemeten . Deze metingen werden tot op 0.01 gram nauwkeurig uitgevoerd.

De eksemplaren van Crangon crangon (L.) die nog ongeschonden waren, werden op een meetplank gemeten. De totale lengte werd van de punt van het scaphoceriet tot de punt van de gestrekte uropoden gemeten (cf. par. 3.2.1.1.). Van eksemplaren waarvan nog enkel de cephalothorax

intakt was, werd de carapax-breedte of -lengte, al naargelang de mogelijkheid, met een schuifpasser gemeten. De carapax-breedte werd steeds op het breedste punt van de cephalothorax gemeten. De carapax-lengte werd van de punt van het rostrum tot het voorste punt van de inbochting aan de achterzijde van de carapax gerekend. De totale lengte ($L_{crangon}$ in mm) kan, door middel van de volgende formules, uit de carapax-breedte (CB in mm) of -lengte (CL in mm) worden afgeleid (figuur 8.1) :

$$L_{crangon} = 6.267\ CB + 4.372 \qquad (8.2)$$

en

$$L_{crangon} = 4.394\ CL + 2.755 \qquad (8.3)$$

Deze beide biometrische relaties werden opgesteld aan de hand van metingen op 1200 Crangon crangon (L.) van 26 tot 70 mm, afkomstig uit de Belgische kustwateren (cf. par. 5.2.2.). Analoge isometrische relaties werden reeds eerder voor verschillende Crangonidae, Pandalidae, Hippolytidae en Palaemonidae berekend (COLE, 1950 ; ALLEN, 1960 en 1962 ; BUTLER, 1964 ; MASON, 1968 ; SCHOCKAERT, 1968a en 1968b ; COUTURE en TRUDEL, 1969 ; MASON en HOWARD, 1969 en BODDEKE, 1971b).

8.3. Verwerking van de waarnemingen.

Van iedere vis werden volgende parameters bepaald (cf. par. 8.2.2.) : totale lengte (L_{vis}), totaal gewicht (W_{vis}), gewicht totale maaginhoud (W_m), gewicht Caridea (W_c), gewicht Crangon crangon (L.) (w_{cc}), aantal Crangon crangon (L.) (n_{cc}), aantal Crangon allmanni Kinahan (n_{ca}), aantal Crangon species (n_{cs}), aantal Pontophilus trispinosus Hailstone (n_{po}), aantal Pandalus species (n_{ps}), aantal Pandalina brevirostris (Rathke)(n_{pb}), aantal Hippolyte varians Leach (n_{hv}), aantal Thoralus cranchii (Leach) (n_{tc}), aantal Processa species (n_{pr}), aantal onherkenbare Caridea (n_{oh}) en de lengte van de meetbare Crangon crangon (L.) ($L_{crangon}$).

Voor ieder van de onderzochte predator-species werden de waarnemingen als volgt verwerkt. Eerst werden de vissen in lengteklassen van één centimeter gegroepeerd (tabel 8.3). De minimum, maksimum en gemiddelde lengte en gewicht van de geanalyseerde vissen werden, per species, in een tabel samengevat (tabel 8.4).

Per lengteklasse en per predator-species werd nagegaan in welk percentage van de maaginhouden Caridea aanwezig waren (IF_c) en in welk percentage van de magen elk van de verschillende vertegenwoordigers van deze groep voorkwam (IF_{cc}, IF_{ca}, IF_{cs}, ...). Dit zijn de zogenaamde 'incidence frequencies' waarover reeds eerder werd geschreven (cf. par. 6.4.).

Voor iedere lengteklasse en voor iedere predator-species in haar geheel werd vervolgens het gemiddeld aantal individuen van de verschillende Caridea per maaginhoud berekend ($\bar{n}_{cc}$, $\bar{n}_{ca}$, $\bar{n}_{cs}$, ...). De som van deze waarden geeft het gemiddeld aantal Caridea per maaginhoud ($\bar{N}_c$). Vermits een gedeelte van de onherkenbare Caridea en van de niet-gedetermineerde Crangonidae (= Crangon species) oorspronkelijk als individuen behorende tot één welbepaalde species in de magen is terechtgekomen, werden de zopas geciteerde gemiddelden geëkstrapoleerd. De Crangon species werden in dezelfde verhouding als de gedetermineerde Crangonidae over Crangon crangon (L.) en Crangon allmanni Kinahan verdeeld. De onherkenbare Caridea werden op analoge wijze over de gedetermineerde Caridea verdeeld. Dergelijke ekstropolaties gaan uiteraard slechts op in de veronderstelling dat de numerieke verhouding tussen de species onderling binnen de niet-gedetermineerde Caridea dezelfde is als binnen de gedetermineerde Caridea. Met uitzondering van Agonus cataphractus (L.) waarbij slechts 42.2 % van de waargenomen Caridea twijfelloos konden worden gedetermineerd (GABRIELS, 1977), was het aantal herkenbare Caridea bij de meeste species zeer groot, met name groter dan 75.0 %. Bij Gadus morhua L. en Trigla species konden zelfs ongeveer 89.0 % van de Caridea gedetermineerd worden. In de meeste gevallen behelzen de ekstropolaties maksimum 25.0 % van de waargenomen Caridea. Enkel bij Agonus cata-

phractus (L.) in deze waarde beduidend hoger.

Voor Crangon crangon (L.) en voor Crangon allmanni Kinahan gebeurde deze aanpassing volgens de formule :

$$\bar{N}_x = \left[1 + \frac{\bar{n}_{oh}}{\bar{N}_c - \bar{n}_{oh}} \right] \cdot \left[\bar{n}_x + \bar{n}_{cs} \cdot \frac{\bar{n}_x}{\bar{n}_{cc} + \bar{n}_{ca}} \right] \qquad (8.4)$$

Hierin is :

- $\bar{N}_x$: geëkstrapoleerd gemiddeld aantal Crangon crangon (L.) (resp. Crangon allmanni Kinahan) per maaginhoud
- $\bar{N}_c$: gemiddeld aantal Caridea per maaginhoud
- $\bar{n}_{cc}$: gemiddeld aantal gedetermineerde Crangon crangon (L.) per maaginhoud
- $\bar{n}_{ca}$: gemiddeld aantal gedetermineerde Crangon allmanni Kinahan per maaginhoud
- $\bar{n}_x$: gemiddeld aantal gedetermineerde Crangon crangon (L.) (resp. Crangon allmanni Kinahan) per maaginhoud (= $\bar{n}_{cc}$ of $\bar{n}_{ca}$ naargelang het geval)
- $\bar{n}_{cs}$: gemiddeld aantal Crangon species per maaginhoud
- $\bar{n}_{oh}$: gemiddeld aantal onherkenbare Caridea per maaginhoud

Voor de overige niet-Crangonide Caridea geldt de formule :

$$\bar{N}_x = \bar{n}_x \cdot \left[1 + \frac{\bar{n}_{oh}}{\bar{N}_c - \bar{n}_{oh}} \right] \qquad (8.5)$$

Hierin is :

- $\bar{N}_x$: geëkstrapoleerd gemiddeld aantal individuen van de niet-Crangonide species per maaginhoud
- n_x : gemiddeld aantal gedetermineerde individuen van de beschouwde species per maaginhoud
- $\bar{N}_c$: gemiddeld aantal Caridea per maaginhoud
- $\bar{n}_{oh}$: gemiddeld aantal onherkenbare Caridea per maaginhoud

De 'incidence frequencies' (IF_c, IF_{cc}, IF_{ca}, ...) en de geëktrapoleerde gemiddelde aantallen Caridea per maaginhoud ($\bar{N}_c$, $\bar{N}_{cc}$, $\bar{N}_{ca}$, ...) vormen samen de numerieke kwantitatieve resultaten van het maagonderzoek.

Voor iedere geanalyseerde vis werd vervolgens de verhouding tussen het gewicht van de maag (W_m) en het totaal gewicht van de vis (W_{vis}) berekend en als een percentage uitgedrukt ($W_m/W_{vis}.100\ \%$). Deze gegevens werden, per species, in klassen ingedeeld en in een relatieve-frekwentie-histogram uitgezet. Gelijkaardige procentuele verhoudingen werden ook voor iedere lengteklasse en voor iedere predator-species berekend.

Voor elke lengteklasse en voor elke visspecies werd het gemiddeld gewicht van de vissen ($\bar{W}_{vis}$), het gemiddeld gewicht van de totale maaginhoud ($\bar{W}_m$), het gemiddeld gewicht van de Caridea per maaginhoud ($\bar{W}_c$) en het gemiddeld gewicht van Crangon crangon (L.) per maaginhoud ($\bar{w}_{cc}$) berekend. Gezien een gedeelte van de individuen die als Crangon crangon (L.) in de magen terecht kwamen, slechts als Crangon species of als onherkenbare Caridea in de maaginhouden werd teruggevonden, was ook hier een ekstrapolatie noodzakelijk. Deze korrektie gebeurde volgens de formule :

$$\bar{W}_{cc} = \bar{w}_{cc} + (\bar{W}_c - \bar{w}_{cc}) \cdot \frac{(\bar{N}_{cc} - \bar{n}_{cc})}{(\bar{N}_c - \bar{n}_{cc})} \qquad (8.6)$$

Hierin is :

- $\bar{W}_{cc}$: geëkstrapoleerd gemiddeld gewicht van Crangon crangon (L.) in de maaginhouden
- $\bar{w}_{cc}$: gemeten gemiddeld gewicht van Crangon crangon (L.) in de maaginhouden
- $\bar{N}_{cc}$, $\bar{n}_{cc}$, $\bar{N}_c$: cf. formule 8.4

Per lengteklasse en voor alle vissen van dezelfde species samen werden het percentage Caridea en Crangon crangon (L.) ten opzichte van de totale maaginhoud (respektievelijk $\bar{W}_c/\bar{W}_m$. 100 % en $\bar{W}_{cc}/\bar{W}_m$. 100 %) en het percentage Crangon crangon (L.) ten opzichte van de Caridea ($\bar{W}_{cc}/\bar{W}_c$. 100 %) berekend

De gemiddelde gewichten van de maaginhoud ($\bar{W}_m$) en van de Caridea en Crangon crangon (L.) in de maaginhouden (respektievelijk $\bar{W}_c$ en $\bar{W}_{cc}$), alsmede de zopas beschreven verhoudingen tussen deze gemiddelden vormen samen de kwantitatieve resultaten op gewichtsbasis.

Tenslotte werd voor iedere species de relatie tussen de lengte van de predator (L_{vis}) en de lengte van de Crangon crangon (L.) in de voeding ($L_{crangon}$) nagegaan. De interpretatie van deze resultaten moet met de nodige omzichtigheid gebeuren daar slechts een deel van de Crangon crangon (L.) uit de maaginhouden konden worden gemeten (cf. par. 8.6.1.). In hoeverre deze metingen representatief zijn voor het geheel van de predatie op de verschillende lengteklassen van Crangon crangon (L.) is echter onmogelijk te kontroleren.

8.4. Numerieke kwantitatieve resultaten.

8.4.1. Relatieve frekwentie waarmee de Caridea in de maaginhouden voorkomen.

Caridea worden zeer frekwent in de maaginhouden van Trigla species (86.6 % van de maaginhouden met Caridea), Gadus morhua L. (85.9 %) en Liparis liparis (L.) (84.4 %) aangetroffen. Bij Trisopterus luscus (L.) (58.0 %), Ciliata mustela (L.) (58.0 %) en Odontogadus merlangus (L.) (53.7 %) worden de Caridea in iets meer dan de helft van de magen teruggevonden. Enkel bij Agonus cataphractus (L.) (32.9 %)

werden de Caridea slechts in een beperkt gedeelte van de maaginhouden waargenomen (tabel 8.5).

De relatieve frekwentie waarmee post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van de verschillende predatoren werden genoteerd (IF_{cc}) is, naargelang de species, 10 tot 20 % lager dan de frekwentie waarmee Caridea werden genoteerd (IF_{c}) (tabel 8.5). In de rangorde van de predatoren volgens de zogenaamde 'incidence frequency' van Crangon crangon (L.) (IF_{cc}) komt Gadus morhua L. vooraan (74.8 % van de maaginhouden met Crangon crangon (L.), gevolgd door Trigla species (67.8 %), Liparis liparis (L.) (63.0 %), Ciliata mustela (47.6), Trisopterus luscus (L.) (45.8 %), Odontogadus merlangus (L.) (44.3 %) en Agonus cataphractus (L.) (10.4 %).

De 'incidence frequencies' van Crangon crangon (L.) voor Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.), Gadus morhua L. en Trigla species komen vrij goed met de waarden uit de bibliografie voor vergelijkbare lengteklassen en gebieden overeen (cf. par. 6.4.9. en 6.4.19.) (TODD, 1905 en 1907 ; GILIS, 1952a en 1967 ; HOVART en DE CLERCK, 1970 ; LEFRANC, 1970 ; KUHL, 1973 en DE CLERCK, 1975). Voor de overige species is een dergelijke vergelijking niet mogelijk omdat hun voeding tot nu toe enkel in de Duitse Bocht, een typisch waddengebied, werd onderzocht (cf. par. 6.4.9., 6.4.21. en 6.4.22.).

Crangon crangon (L.) wordt minder regelmatig in de maaginhouden van vissen uit de Belgische kustwateren dan in vissen uit de Duitse Bocht en de Elbe-monding aangetroffen (KUHL, 1961, 1964a en 1973). Voor Odontogadus merlangus (L.) uit de Belgische kustwateren en uit de Duitse Bocht bedraagt de 'incidence frequency' van Crangon crangon (L.) respektievelijk 44.3 en 63.7 %, voor Trisopterus luscus (L.) 45.8 en 70.0 %, voor juveniele Gadus morhua L. 74.8 en 80.0 %, voor Ciliata mustela (L.) 47.6 en 82.0 %, voor Agonus cataphractus (L.) 10.4 en 63.2 % en voor Liparis liparis (L.) 63.0 en 84.3 %. Op deze syste-

matische verschillen wordt later nog teruggekomen (cf. par. 8.4.2.).

De meeste overige Caridea werden slechts in een gering percentage van de maaginhouden teruggevonden. Enkel Pontophilus trispinosus Hailstone en Hippolyte varians Leach werden bij sommige predatoren tamelijk frekwent in de maaginhouden genoteerd (tabel 8.5).

Bij Gadus morhua L. daalt de relatieve frekwentie waarmee Caridea in de maaginhouden voorkomen in funktie van de lengte van de vissen. Bij Odontogadus merlangus (L.), Trigla species en Liparis liparis (L.) van verschillende lengte is de 'incidence frequency' van de Caridea nagenoeg konstant. De kurve die het verband tussen deze frekwentie en de lengte van de vissen weergeeft, vertoont een licht dalende tendens bij Trigla species en een zwakke stijging bij de twee andere species. Bij Trisopterus luscus (L.), Ciliata mustela (L.) en Agonus cataphractus (L.) tenslotte neemt de relatieve frekwentie van de Caridea duidelijk toe naarmate de lengte van de vissen toeneemt (figuren 8.2 tot en met 8.8).

Enkel bij Gadus morhua L. daalt de 'incidence frequency' van Crangon crangon (L.) met de toename van de lengte van de vissen. Bij de overige species stijgt deze relatieve frekwentie in funktie van de lengte van de vissen (figuren 8.2 tot en met 8.8).

De relaties tussen de relatieve frekwentie van de Caridea (IF_c) of van Crangon crangon (L.) (IF_{cc}) en de lengte van de vissen (L_{vis}) zijn logaritmisch voor Trisopterus luscus (L.) en lineair voor de overige species (figuren 8.2 tot en met 8.8). De vorm van de logaritmische kurve voor Trisopterus luscus (L.) wijkt echter slechts zeer weinig van een lineaire relatie af (figuur 8.3).

8.4.2. Gemiddeld aantal Caridea per maaginhoud.

Het gemiddeld aantal Caridea ($\bar{N}_c$) en post-larvale Crangon crangon (L.) ($\bar{N}_{cc}$) per maaginhoud is het grootst bij Trigla species (respektievelijk 3.89 en 3.82 individuen per maaginhoud), gevolgd door Gadus morhua L. (3.38 en 3.33). Liparis liparis (L.) (3.19 en 2.94), Ciliata mustela (L.) (1.70 en 1.65), Trisopterus luscus (L.) (1.64 en 1.54), Odontogadus merlangus (L.) (1.26 en 1.24) en Agonus cataphractus (L.) (0.77 en 0.43) (tabel 8.6).

Hippolyte varians Leach komt gemiddeld tamelijk talrijk in de maaginhouden van Agonus cataphractus (L.) (0.34) en Liparis liparis (L.) (0.23) voor (tabel 8.6). De overige Caridea worden veel minder talrijk talrijk in de maaginhouden van de demersale predatoren aangetroffen.

Het gemiddeld aantal Crangon crangon (L.) per maaginhoud is lager in vissen uit de Belgische kustwateren dan in vissen uit de Duitse Bocht (KUHL, 1961, 1964a en 1973). De gemiddelde waarden voor Odontogadus merlangus (L.) uit deze beide gebieden bedragen respektievelijk 1.24 en 2.29 individuen per maaginhoud. Voor juveniele Gadus morhua L. zijn deze waarden respektievelijk 3.33 en 4.56, voor Ciliata mustela (L.) 1.65 en 3.62, voor Agonus cataphractus (L.) 0.43 en 3.79 en voor Liparis liparis (L.) 2.94 en 7.46. In de Duitse Bocht werden dus, naargelang de species, gemiddeld 1.4 tot 8.8 maal zoveel post-larvale Crangon crangon (L.) per maaginhoud geteld dan in de Belgische kustwateren. Verschillende faktoren liggen aan de basis van deze systematische verschillen.

De Duitse Bocht en de Elbe-monding vormen een typisch waddengebied. De diepte overschrijdt er zelden 5 meter en zelfs op relatief grote afstand van de kust zijn diepten van meer dan 20 meter zeldzaam. In de Belgische kustwateren is de situatie echter anders. Dicht bij de kust worden plaatselijk reeds diepten tot 15 meter geregistreerd (figuur 3.15). Deze verschillen in diepte en de daaruit voortvloeiende ver-

schillen in hydrografische en fysico-chemische kondities, oefenen waarschijnlijk een grote invloed uit op de samenstelling en de densiteit van de epi- en hyperbenthale fauna. De resultaten van de internationale halfjaarlijkse bestandsopnamen (cf. par. 3.3.1.1.) tonen duidelijk aan dat de densiteit van juveniele, post-larvale Crangon crangon (L.) in de Duitse Bocht en Nederlandse waddengebieden groter is dan in de Belgische kustwateren (ANONIEM, 1971a, 1971b, 1972a, 1972b, 1973a en 1973b). Deze verschillen in de densiteit van de juveniele Crangon crangon (L.) kunnen de verschillen in de waarden van de 'incidence frequency' van Crangon crangon (L.) (cf. par. 8.4.1.) en de verschillen in het gemiddeld aantal Crangon crangon (L.) per maaginhoud verklaren.

De manier waarop de analyses werden uitgevoerd is een faktor die eveneens tot de waargenomen verschillen bijdraagt. Gedurende de onderzoekingen in de Duitse Bocht werd zowel de maag- als de darminhoud van de vissen geanalyseerd (KUHL, 1961 en 1973). De analyses op de vissen uit de Belgische kustwateren behelsden enkel de maaginhoud (cf. par. 8.2.2.). Vissen die geen Crangon crangon (L.) in de maag hadden maar die nog wel resten van deze species in de darmtraktus vertoonden, werden in het eerste geval wèl en in het tweede geval niet als Crangon-bevattend beschouwd. Als gevolg hiervan is het relatief aantal vissen met Crangon crangon (L.) in het eerste geval hoger dan in het tweede. Wanneer ook de Crangon crangon (L.) uit het darmkanaal in rekening worden gebracht, zal het gemiddeld aantal individuen per vis hierdoor stijgen. Op deze wijze kan een verschillende analysemethodiek tot verschillen in de uiteindelijke resultaten leiden.

Het gemiddeld aantal Caridea of Crangon crangon (L.) per maaginhoud neemt bij de meeste species toe in funktie van de lengte van de vissen (figuren 8.9 tot en met 8.15). Bij Gadus morhua L., Trigla species en

Agonus cataphractus (L.) is de relatie tussen het gemiddeld aantal Caridea of Crangon crangon (L.) per maaginhoud ($\bar{N}_c$ of $\bar{N}_{cc}$) en de lengte van de vissen (L_{vis}) lineair (figuren 8.11, 8.13 en 8.14). Bij Trisopterus luscus (L.) en bij Ciliata mustela (L.) wordt de relatie tussen deze parameters het best door respektievelijk een logaritmische en een eksponentiële vergelijking weergegeven. Geen van deze beide kurven wijkt sterk van een rechte af (figuren 8.10 en 8.12). De kurven voor Odontogadus merlangus (L.) en Liparis liparis (L.) wijken blijkbaar van de algemene regel af. In beide gevallen vertoont het eerste gedeelte van de kurve, dus het gedeelte voor de kleinste vissen, een dalend verloop. Nadien stijgt de kurve weer in funktie van de toenemende lengte van de vissen. Het algemeen opzicht van de kurven vertoont een paraboloïede vorm (figuren 8.9 en 8.15).

8.5. Kwantitatieve resultaten op gewichtsbasis.

8.5.1. Relatie tussen het totaal gewicht en de lengte van de geanalyseerde vissen.

De vergelijkingen die de relatie tussen het totaal gewicht (W_{vis}) en de lengte (L_{vis}) van de vissen weergeven werden in een tabel samengevat (tabel 8.7). Alle kurven hebben een eksponentieel verloop.

8.5.1. Relatief gewicht van de maaginhouden ten opzichte van het totaal gewicht van de vissen.

Het gemiddeld gewicht van de maaginhouden per lengteklasse ($\bar{W}_m$) neemt bij alle species eksponentieel toe in funktie van de lengte van de vissen (L_{vis}) (figuren 8.16 tot en met 8.22). De waarde van de eksponent varieert van 2.18 voor Agonus cataphractus (L.) tot 3.88 voor Ciliata mustela (L.).

Het gemiddeld procentueel of relatief gewicht van de maaginhouden ten opzichte van het gemiddeld totaal gewicht van de vissen ($\bar{W}_m/\bar{W}_{vis}$. 100 %) is het kleinst bij Agonus cataphractus (L.) (1.6 %) en het grootst bij Liparis liparis (L.) (5.9 %). Bij Odontogadus merlangus (L.) (2.0 %), Trisopterus luscus (L.) (2.0 %), Gadus morhua (2.8 %), Trigla species (2.8 %) en Ciliata mustela (L.) (4.0 %) vertoont deze parameter intermediaire waarden. Deze waarden komen zeer goed met de waarden uit de bibliografie overeen (tabel 8.8).

Uit de relatieve-frekwentie-histogrammen van de waarden W_m/W_{vis} . 100 % (cf. par. 8.3.) blijkt dat bij alle species de maaginhoud in het merendeel van de gevallen 0.1 tot 4.0 % van het totaal gewicht van de vissen vertegenwoordigt (figuur 8.23). Het percentage vissen met lege magen (gewicht maaginhoud kleiner dan 0.1 % van het totaal gewicht) is bij de meeste species zeer klein. Enkel bij Agonus cataphractus (L.) en Trigla species (respektievelijk 5.3 en 4.1 % lege magen) werden relatief hoge waarden genoteerd. Bij Gadus morhua L. en Ciliata mustela (L.) daarentegen werd geen enkel eksemplaar met een volledig lege maag waargenomen.

De maksimale waarde van het relatief gewicht van de maaginhoud ten opzichte van het totaal gewicht van de vissen (W_m/W_{vis} . 100 %) kan zeer hoog oplopen (tabel 8.8). In het bijzonder bij Liparis liparis (L.) werd uit 9.7 % van de vissen een maaginhoud geïsoleerd die meer dan 10.0 % van het totaal lichaamsgewicht vertegenwoordigde (figuur 8.23).

De kurven die het verloop van het gemiddeld relatief gewicht van de maaginhoud per lengteklasse ($\bar{W}_m/\bar{W}_{vis}$. 100 %) in funktie van de lengte van de vissen (L_{vis}) weergeven, verschillen sterk van species tot species (figuren 8.24 tot en met 8.30). Op louter theoretische basis wordt een daling van deze parameter in funktie van de toenemende lengte verwacht. Juveniele vissen, die een snelle groei vertonen, hebben, per eenheid van lichaamsgewicht, een grotere energie- en voedselbehoefte dan

adulte, volgroeide vissen, die nog slechts een trage groei vertonen (cf. par. 9.3.2.1.). In de veronderstelling dat de samenstelling, en dus ook de verteerbaarheid, van het voedsel niet drastisch wijzigt als de vissen in lengte toenemen, en dat de verteringssnelheid van juveniele vissen gelijk is aan de verteringssnelheid van de adulten, wordt een kontinue daling van het relatief gewicht van de maaginhoud in funktie van de lengte van de vissen verwacht. Een dergelijk verloop werd bij Odontogadus merlangus (L.), Gadus morhua L. en Agonus cataphractus (L.) waargenomen (figuren 8.24, 8.26 en 8.29). De kurven voor Trisopterus luscus (L.) en Trigla species hebben echter de vorm van een omgekeerde asymmetrische parabool. Het relatief gewicht van de maaginhoud neemt, naarmate de vissen groeien, eerst toe tot het een maksimum bereikt en daalt vervolgens (figuren 8.25 en 8.28). Bij Ciliata mustela (L.) en Liparis liparis (L.) vertoont de kurve een stijgend verloop. Het relatief gewicht van de maaginhoud van de adulte individuen is bij deze species aldus groter dan dat van hun juveniele soortgenoten (figuur 8.27 en 8.30). De reden van dit a priori onvoorziene verloop van de kurven voor Trisopterus luscus (L.), Ciliata mustela (L.), Trigla species en Liparis liparis (L.) is onbekend.

8.5.3. Gewichtssamenstelling van de maaginhouden.

De gewichtssamenstelling van de voeding van de verschillende lengteklassen werd per species in een histogram weergegeven (figuren 8.31 tot en met 8.37). In deze diagrammen wordt een onderscheid tussen Crangon crangon (L.), overige Caridea en overige organismen gemaakt. Uit deze histogrammen blijkt duidelijk het belang van post-larvale Crangon crangon (L.) in de voeding van de onderzochte species. De overige Caridea spelen bij alle species, met uitzondering van Agonus cataphractus (L.), slechts een zeer geringe rol in de samenstelling van het voedsel.

Het gemiddeld gewicht van de Caridea ($\bar{W}_c$) en van Crangon crangon (L.) ($\bar{W}_{cc}$) per lengteklasse, neemt bij alle species eksponentieel toe in funktie van de lengte van de vissen (L_{vis}) (figuren 8.38 tot en met 8.44). De waarde van de eksponent voor de kurven van de Caridea varieert van 2.14 voor Odontogadus merlangus (L.) tot 4.01 voor Liparis liparis (L.). Voor de kurven van Crangon crangon (L.) varieert de eksponent van 2.13 voor Odontogadus merlangus (L.) tot 3.91 voor Trisopterus luscus (L.). Bij de meeste species vertonen de kurven voor de Caridea en voor Crangon crangon (L.) nagenoeg hetzelfde verloop. Enkel bij Agonus cataphractus (L.) ligt de kurve voor de Caridea duidelijk hoger dan deze voor Crangon crangon (L.) (figuur 8.43). Hieruit volgt nogmaals dat deze species zich, behalve met Crangon crangon (L.), ook intensief met andere Caridea voedt.

Het relatief gewichtsaandeel van de Caridea en van Crangon crangon (L.) in de samenstelling van de maaginhouden (respektievelijk $\bar{W}_c/\bar{W}_m$ .100 % en $\bar{W}_{cc}/\bar{W}_m$. 100 %) is het hoogst bij Trigla species (respektievelijk 72.9 en 72.4 %), gevolgd door Liparis liparis (L.) (56.1 en 54.3 %), Gadus morhua L. (41.6 en 41.3 %), Trisopterus luscus (L.) (41.6 en 40.1 %), Ciliata mustela (L.) (28.8 en 28.4 %), Odontogadus merlangus (L.) (27.3 en 27.0 %) en Agonus cataphractus (L.) (22.8 en 15.5 %) (tabel 8.9). Bij alle species, Agonus cataphractus (L.) uitgezonderd, vertegenwoordigen post-larvale Crangon crangon (L.) meer dan 95.0 % van het gewicht van de Caridea in de maaginhouden. Bij Agonus cataphractus (L.) is dit slechts 67.9 % (tabel 8.9). Het resterende gedeelte omvat bijna uitsluitend Hippolyte varians Leach

Het relatieve belang van de Caridea en van post-larvale Crangon crangon (L.) in de samenstelling van de maaginhouden is bij Trigla species en Liparis liparis (L.) van verschillende lengte nagenoeg konstant (figuren 8.49 en 8.51). Bij Trisopterus luscus (L.) en Agonus cataphractus (L.) neemt het belang van de Caridea en van Crangon crangon (L.) in de voeding toe naarmate de vissen groeien (figuren 8.46 en 8.50). Bij Odontogadus

merlangus (L.), Gadus morhua L. en Ciliata mustela (L.) tenslotte daalt het gewichtspercentage van de Caridea en van Crangon crangon (L.) in de maaginhouden, in funktie van de lengte van de vissen. Deze daling is bij Ciliata mustela (L.) het meest uitgesproken (figuren 8.45, 8.47 en 8.48). De waarnemingen voor Gadus morhua L. stemmen volledig met de resultaten van analoge onderzoekingen in de zuidelijke Noordzee overeen (DAAN, 1973 en VOGELENZANG, 1971 in DAAN, 1973).

Uit deze onderzoekingen bleek namelijk dat Gadus morhua L., naarmate hij groeit, stelselmatig minder Pandalidae en Crangonidae opneemt en meer en meer naar andere, grotere prooien overschakelt (DAAN, 1973). De waarnemingen in de Belgische kustwateren bevestigen deze verschuiving in de voedselvoorkeur van Gadus morhua L. Een vergelijking van de resultaten voor de overige species met bibliografische gegevens is niet mogelijk omdat tot nu toe nog geen dergelijke analyses op deze species werden uitgevoerd.

8.6. Lengte van de post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden.

8.6.1. Relatieve frekwentie van de lengteklassen van Crangon crangon (L.) in de maaginhouden.

Het percentage Crangon crangon (L.) waarvan de lengte ($L_{crangon}$) kon worden gemeten of berekend (langs de meting van de carapax-breedte of -lengte om) ten opzichte van alle Crangon crangon (L.) in de maaginhouden (N_{cc}) was het grootst bij Trigla species (45.7 %), gevolgd door Gadus morhua L. (42.9 %), Ciliata mustela (L.) (40.3 %), Liparis liparis (L.) (35.7 %), Trisopterus luscus (L.) (34.8 %), Odontogadus merlangus (L.) (32.7 %) en Agonus cataphractus (L.) (29.9 %).

De relatieve frekwenties waarmee de verschillende lengteklassen van Crangon crangon (L.) (kleiner dan 15 mm, 16 tot 30 mm, 31 tot 45 mm, 46 tot 60 mm en groter dan 60 mm) in de maaginhouden van de predatoren voorkwamen, werden onder de vorm van een kumulatief blokdiagram uitgezet (figuur 8.52).

De meerderheid van de post-larvale Crangon crangon (L.) die in de maaginhouden werden aangetroffen, is kleiner dan 45 mm. Grotere eksemplaren werden tamelijk frekwent in de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.), Gadus morhua L. en Trigla species genoteerd (figuur 8.52). Vermits Crangon crangon (L.) groter dan 45 mm ook voor kommerciële bevissing in aanmerking komen, volgt hieruit dat deze vier predatoren een rechtstreekse konkurrentiële positie ten opzichte van de garnaalvisserij kunnen innemen. De grootste invloed van de predatie op de visserij zal zich echter langs de predatie-mortaliteit van de kleine, juveniele Crangon crangon (L.) om manifesteren.

8.6.2. Relatie tussen de lengte van Crangon crangon (L.) en de lengte van de predatoren.

De lengteklassen van Crangon crangon (L.), gegroepeerd per 3 mm, die in de verschillende lengteklassen van de predatoren werden aangetroffen werden, per species, in een grafiek weergegeven (figuren 8.53 tot en met 8.59). Een punt ($L_{crangon}$, L_{vis}) en deze figuren betekent dat één of meerdere Crangon crangon (L.) van lengteklasse $L_{crangon}$ in vissen met lengte L_{vis} werden waargenomen. De figuren hebben aldus geen kwantitatief karakter. Een kwantitatieve benadering van de relatie tussen de lengte van Crangon crangon (L.) en de lengte van de predatoren, bijvoorbeeld onder de vorm van een gemiddelde lengte van de Crangon

crangon (L.) in de maaginhouden in funktie van de lengte van de vissen, werd achterwege gelaten omdat niet alle Crangon crangon (L.) uit de maaginhouden konden worden gemeten (cf. par. 8.3. en 8.6.1.).

Uit deze figuren volgt dat de lengte van de grootste Crangon crangon (L.) die in de maaginhouden voorkwamen (L_{max}), toeneemt in funktie van de lengte van de vissen (L_{vis}) (figuren 8.53 tot en met 8.59). Bij Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.), Gadus morhua L. en Trigla species bereikt de rechte die de relatie tussen de maksimum lengte van Crangon crangon (L.) (L_{max}) in funktie van de lengte van de vissen (L_{vis}) weergeeft, een plateau (figuren 8.53, 8.54, 8.55 en 8.57). Dit plateau komt overeen met de grootste lengte van Crangon crangon (L.) die nog tamelijk frekwent in de populatie voorkomt (cf. par. 4.2.1.2. en tabel 4.1). Grotere Crangon crangon (L.) zijn dermate zeldzaam in de populatie dat de kans dat ze door een predator worden opgegeten, zeer klein wordt. Bij Ciliata mustela (L.), Agonus cataphractus (L.) en Liparis liparis (L.) wordt geen dergelijk plateau waargenomen (figuren 8.56, 8.58 en 8.59). Deze vissen worden blijkbaar niet groot genoeg om ook op de grootste lengteklassen van Crangon crangon (L.) te prederen.

Uit deze figuren volgt ook dat zelfs de grootste lengteklassen van de predatoren die in de Belgische kustwateren voorkomen zich nog met zeer kleine, onvolwassen Crangon crangon (L.) voeden. Deze vaststelling geldt voor alle species.

Vermits de prooien, in casu post-larvale Crangon crangon (L.), doorheen de mondopening worden opgenomen, is het logisch te veronderstellen dat er een verband tussen de maksimum doormeter van de verorberde Crangon crangon (L.) en de doormeter van de mondopening bestaat. De lengte (L_{max}) kan als indeks voor de doormeter van Crangon crangon (L.) worden gebruikt daar de carapax-breedte en de totale lengte van deze species zeer nauw gekorreleerd zijn (figuur 8.1). De wortel uit het produkt muilbreedte x muilhoogte ($\sqrt{M}$) werd als indeks voor de doormeter van

de muilopening van de vissen aangewend. Aan de hand van bibliografische gegevens (KUHL, 1961 en 1973) werden de regressierechten van $\sqrt{M}$ op L_{vis} voor Odontogadus merlangus (L.), Gadus morhua L., Ciliata mustela (L.), Agonus cataphractus (L.) en Liparis liparis (L.) berekend (figuur 8.60). Met behulp van deze regressierechten kan de waarde $\sqrt{M}$ voor een willekeurige L_{vis} worden bepaald. De puntenparen (L_{max}, $\sqrt{M}$) voor de vijf zopas geciteerde predator-species werden vervolgens, in funktie van $\sqrt{M}$, in een grafiek uitgezet (figuur 8.61). Hierbij werden de punten op de plateaus in de grafieken voor Odontogadus merlangus (L.) en Gadus morhua L. (figuren 8.53 en 8.55) buiten beschouwing gelaten. Enkel de punten in het hellend gedeelte van deze kurven werden verwerkt.

Er bestaat een algemeen lineair verband tussen de maksimum lengte van de Crangon crangon (L.) in de maaginhouden (L_{max}) en de doormeter van de mondopening van de vissen ($\sqrt{M}$)(figuur 8.61). Deze relatie geldt voor alle lengteklassen van alle beschouwde species. Dit betekent dat geen enkele lengteklasse van deze species zich uitsluitend en systematisch met kleinere prooien voedt dan er door de mondopening kunnen worden opgenomen. Het is voorbarig om, op basis van de resultaten voor Odontogadus merlangus (L.), Gadus morhua L., Ciliata mustela (L.), Agonus cataphractus (L.) en Liparis liparis (L.), te besluiten dat deze lineaire relatie opgaat voor om het even welke predator van post-larvale Crangon crangon (L.). Indien deze wetmatigheid inderdaad universeel is voor alle Crangon-predatoren dan kan, uit een eenvoudige meting van de mondoppervlakte van een willekeurige species, worden afgeleid met welke maksimum-grootte van Crangon crangon (L.) deze species zich kan voeden.

8.7. Algemene besluiten.

Post-larvale Crangon crangon (L.) komt talrijk tot zeer talrijk voor in de voeding van Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.),

Gadus morhua L., Ciliata mustela (L.), Trigla species, Agonus cataphractus (L.) en Liparis liparis (L.).

Het gemiddeld aantal Crangon crangon (L.) per maaginhoud is het grootst bij Trigla species, gevolgd door Gadus morhua L., Liparis liparis (L.), Ciliata mustela (L.), Trisopterus luscus (L.), Odontogadus merlangus (L.) en Agonus cataphractus (L.). De post-larvale Crangon crangon (L.) die in de voeding van deze species werden aangetroffen zijn over het algemeen kleiner dan 45 mm. Enkel grote Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.), Gadus morhua L. en Trigla species voeden zich daarnaast ook met adulte Crangon crangon (L.) en treden daardoor rechtstreeks in kompetitie met de garnaalvisserij. De maksimum lengte van de Crangon crangon (L.) in de voeding neemt toe in funktie van de lengte van de vissen. Dit belet echter niet dat ook grote vissen zich nog intensief met zeer kleine, onvolwassen Crangon crangon (L.) voeden.

Het gewichtsaandeel van post-larvale Crangon crangon (L.) in de voeding is het grootst bij Trigla species, gevolgd door Liparis liparis (L.), Gadus morhua L., Trisopterus luscus (L.), Ciliata mustela (L.), Odontogadus merlangus (L.) en Agonus cataphractus (L.). Bij alle species, Agonus cataphractus (L.) uitgezonderd, bestaan de maaginhouden gemiddeld voor minstens 25.0 % uit post-larvale Crangon crangon (L.).

Hoofdstuk 9

HOEVEELHEDEN POST-LARVALE CRANGON CRANGON (L.) DIE DAGELIJKS DOOR DE DEMERSALE PREDATOREN WORDEN GEKONSUMEERD

9.1. Inleiding.

De resultaten van de kwantitatieve maaganalyses belichten enkel de statische karakteristieken van de voedselopname, met name de samenstelling van de voeding. De invloed van de predatie door de demersale predatoren op de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) kan pas worden omschreven wanneer de hoeveelheid Crangon crangon (L.), die per tijdseenheid door haar predatoren wordt gekonsumeerd, gekend is. Deze konsumptie per tijdseenheid vormt het dynamisch aspekt van de voedselopname.

De hoeveelheid post-larvale Crangon crangon (L.) die per dag door een willekeurige predator wordt verbruikt, kan in aantal individuen of in aantal gewichtseenheden worden uitgedrukt. Bij de berekening van de konsumptie in aantal individuen (par. 9.2.) of in gewichtspercenten ten opzichte van de biomassa van de predatoren (par. 9.3.) worden, naast de resultaten van de kwantitatieve maaganalyses, ook gegevens over respektievelijk de verteringsduur en de totale dagelijkse voedselopname van de vissen gebruikt. Deze gegevens werden uit de bibliografie afgeleid.

9.2. Dagelijkse konsumptie van post-larvale Crangon crangon (L.) door de demersale predatoren in aantal individuen.

9.2.1. Methode.

Het aantal individuen post-larvale Crangon crangon (L.) dat per dag door een individu van een willekeurige visspecies wordt gekonsumeerd ($C_{cc,d}$), kan aan de hand van volgende formule worden berekend :

$$C_{cc,d} = \bar{N}_{cc} / D \qquad (9.1)$$

Hierin is : $C_{cc,d}$: aantal individuen post-larvale Crangon crangon (L.) dat per dag wordt gekonsumeerd door één enkele vis

$\bar{N}_{cc}$: gemiddeld aantal post-larvale Crangon crangon (L.) per maaginhoud (cf. par. 8.4.2.)

D : residentie-tijd van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden (in dagen)

De residentie-tijd of verteringsduur van het voedsel in de magen van de Noord-Europese mariene visspecies werd, tot nu toe, enkel bij een aantal Gadidae en Pleuronectidae onderzocht. Voor de niet-kommerciële species, zoals Trisopterus luscus (L.), Ciliata mustela (L.), Pomatoschistus species, Agonus cataphractus (L.) en Liparis liparis (L.) bestaan hierover echter geen gegevens. Vermits het niet mogelijk was de verteringsduur van het voedsel bij deze species eksperimenteel te bepalen, werd uit de bibliografie een gemiddelde verteringsduur afgeleid, die bruikbaar is voor alle beschouwde predatoren.

9.2.2. Verteringsduur van het voedsel bij vissen.

9.2.2.1. Gastrische evakuatie.

De verteringsduur wordt door de meeste onderzoekers gedefinieerd als de tijd nodig voor 100 % gastrische evakuatie. Deze tijd wordt meestal onder eksperimentele voorwaarden bepaald. Hierbij krijgen de proefdieren, al dan niet na afloop van een vastenperiode, een gekende hoeveelheid voedsel toegediend. Op verschillende tijdstippen, na het toedienen van dit voedsel, wordt een gedeelte van de proefdieren geautopseerd en wordt nagegaan hoeveel voedsel er nog in de magen overblijft. Uit deze gegevens wordt dan een kurve afgeleid die het verloop van de gastrische evakuatie in funktie van de tijd weergeeft.

De gastrische evakuatie verloopt lineair bij Odontogadus merlangus (L.), Gadus morhua L., Melanogrammus aeglefinus (L.) en Stizostedion vitreum (Mitchell) (DAAN, 1973 ; SWENSON en SMITH, 1973 en JONES, 1974). Bij deze species blijft de verteringssnelheid dus konstant in funktie van de tijd.

De verteringskurve voor Oncorhynchus nerka (Walbaum), Gadus morhua L., Lepomis gibbosus (L.), Lepomis macrochirus (Rafinesque) en Scomber japonicus Houttuyn vertoont een logaritmische vorm (WINDELL, 1967 in KAPOOR et all., 1975, KITCHELL en WINDELL, 1968 ; KARIYA en TAKAHASHI, 1969 ; BRETT en HIGGS, 1970 in TYLER, 1970). In deze gevallen neemt de verteringssnelheid af naarmate de gastrische evakuatie vordert.

Bij Amia calva L. en Megalops cyprinoides Broussonet tenslotte, wordt het verloop van de vertering door een eksponentiële kurve weergegeven (PANDIAN, 1967b en HERTING en WITT, 1968). Bij deze species neemt de verteringssnelheid toe in funktie van de tijd.

Het verloop van de gastrische evakuatie is dus niet bij alle species identiek. Blijkbaar spelen de eksperimentele omstandigheden hierin

ook een rol, vermits voor een zelfde species, in dit geval Gadus morhua L., verschillende verteringskurven werden gevonden (TYLER, 1970 ; DAAN, 1973 en JONES, 1974). De oorzaak van deze variabiliteit ligt in de kompleksiteit van het gastrische evakuatie-proces. Dit proces is immers afhankelijk van de kwantiteit en de kwaliteit van het voedsel, de sekretie van maagsappen, de gastrische motiliteit en het vermogen van de darm om het gedeeltelijk verteerde voedsel, ook chyme genoemd, van de maag te ontvangen (KAPOOR, SMIT en VERIGHINA, 1975).

9.2.2.2. Overzicht van de faktoren die de verteringsduur beïnvloeden.

Uit de literatuur blijkt dat de verteringsduur afhankelijk is van de grootte van de vissen, de grootte (kwantiteit) en de samenstelling (kwaliteit) van het maal, de temperatuur en de eksperimentele kondities. Dit sluit niet uit dat nog andere biotische of abiotische faktoren de verteringsduur kunnen beïnvloeden. De zopas geciteerde faktoren zijn echter de enige die tot nu toe reeds werden bestudeerd.

Slechts enkele auteurs voerden simultane verteringseksperimenten op verschillende species uit (SWENSON en SMITH, 1973 en JONES, 1974). Uit deze proeven volgde dat verschillende Gadidae (JONES, 1974) of Percidae (SWENSON en SMITH, 1973), onder dezelfde eksperimentele kondities, geen signifikant verschillende verteringsduur vertonen. Deze bevindingen mogen echter niet veralgemeend worden, vermits beide onderzoekingen op zeer nauw aan elkaar verwante species gebeurden.

Uit de relaties tussen de verteringsduur en de grootte van de vissen (lengte of gewicht) kunnen geen algemeen geldende besluiten worden getrokken. De verteringssnelheid van het voedsel is bij juveniele Megalops cyprinoides Broussonet, Stizostedion vitreum (Mitchell) en

Lepomis macrochirus (Rafinesque) groter dan bij hun adulte soortgenoten (SEABURG en MOYLE, 1964 ; PANDIAN, 1967b en SWENSON en SMITH, 1973). Bij Melanogrammus aeglefinus (L.) daarentegen is de toestand net andersom (JONES, 1974).

De relatie tussen de verteringsduur en de grootte van het maal verschilt van species tot species. Bij Salmo trutta L. en Mullus barbatus (L.) is de verteringssnelheid onafhankelijk van de hoeveelheid te verteren voedsel (LIPSKAYA, 1959 in KAPOOR et all., 1975 en ELLIOT, 1972). De verteringsduur neemt dus recht evenredig toe met de grootte van het maal. Bij Salmo gairdneri Richarson, Gadus morhua L., Stizostedion vitreum (Mitchell) en Lepomis gibbosus (L.) neemt de verteringssnelheid toe in funktie van de grootte van het maal (KITCHELL en WINDELL, 1968 ; WINDELL en NORRIS, 1969 ; WINDELL et all., 1969 ; TYLER, 1970 ; SWENSON en SMITH, 1973 en JONES, 1974). Bij deze species worden grote malen dus relatief sneller uit de magen geëvakueerd dan kleine.

De invloed van de samenstelling van de voeding op de verteringsduur werd door verschillende auteurs bestudeerd. Bij Megalops cyprinoides Broussonet en Gadus morhua L., is de verteringsduur van Caridea langer dan deze van Pisces (PANDIAN, 1967c en JONES, 1974). Grote Crustacea verteren trager dan kleine (JONES, 1974). Waarnemingen bij Mullus barbatus (L.) toonden aan dat de verteringsduur van Caridea langer is dan deze van Polychaeta of Gammaridae (LIPSKAYA, 1959 in KAPOOR et all., 1975). Bij Pollachius virens (L.) en Psettichthys melanostictus Girard daarentegen is de verteringsduur van Pisces korter dan deze van Crustacea (respektievelijk Euphausiacea en Schizopoda) (WAGNER, 1959 en MILLER, 1967). Bij Misgurnus fossilis (L.) tenslotte werd geen verschil in de verteringsduur van Oligochaeta (Lumbricus) enerzijds, en Gammaridae anderzijds genoteerd (SCHEURING, 1928 in KAPOOR et all. 1975).

Meerdere faktoren dragen bij tot de verschillen in de verteerbaarheid van de voedselpartikels, zoals de grootte van de prooien, hun vetgehalte en kalorische waarde en de eventuele aanwezigheid van een chitineus exoskelet. Grote voedselpartikels verteren trager dan kleine (SWENSON en SMITH, 1973 en JONES, 1974). De verteerbaarheid van een voedselpartikel wordt echter niet zozeer door zijn volume dan wel door zijn oppervlakte bepaald (TYLER, 1970). Lipiden vertragen de vertering. Prooien met een hoog vetgehalte blijven langer in de maag dan prooien met een laag vetgehalte (KARPEVITCH en BOKOVA, 1937 in KAPOOR et all., 1975; KITCHELL en WINDELL, 1968 ; WINDELL en NORRIS, 1969 ; WINDELL et all., 1969 en WINDELL, HUBBARD en HORAK, 1972). De vertering van post-larvale Crangon crangon (L.) schijnt op dit punt geen problemen te scheppen. Het lipidengehalte van post-larvale Crangon crangon (L.) bedraagt 0.40 tot 1.30 % (SOUDAN, 1965 en SOUCI, FACHMANN en KRAUT, 1969). Deze waarde verschilt niet van de waarden voor andere belangrijke prooien, zoals Lamellibranchia, Gastropoda, Copepoda, Mysidacea, Euphausiacea en Pisces, met uitzondering dan van de pelagische Clupeidae en Scombridae die een zeer hoog vetgehalte vertonen (SOUDAN, 1965 ; SOUCI, FACHMANN en KRAUT, 1969 ; MORRIS, 1972 ; SIDWELL, BONNET en ZOOK, 1973 en ANSELL, 1974a en 1974b). Voedsel met een hoge kalorische waarde verteert sneller dan voedsel met een lage kalorische waarde (KARPEVITCH, 1936 in HOLDEN, 1966). De vertering van prooien met een chitineus exoskelet, zoals Crangon crangon (L.), verloopt trager dan de vertering van prooien die niet over een dergelijk pantser beschikken (MANN, 1948 ; KIONKA en WINDELL, 1972 en JONES, 1974). Tot nu toe werden chitinolytische enzymen enkel aangetoond bij visspecies die zich min of meer regelmatig met Crustacea voeden. Species met een phytoplanktonisch dieet vertonen nagenoeg geen chitinolytische aktiviteit (YOSHIDA en SERA, 1970).

De verteringssnelheid en -duur zijn temperatuurgebonden. Bij alle species, waarbij deze afhankelijkheid reeds werd onderzocht, daalt de verteringsduur wanneer de temperatuur toeneemt. De verteringssnelheid wordt gemiddeld 3 tot 4 maal groter wanneer de temperatuur met 10 °C stijgt (SCHEURING, 1928 en LIPSKAYA, 1959 in KAPOOR et all., 1975 ; MOLNAR en TOLG, 1962 ; KARIYA, 1969 ; BRETT en HIGGS, 1970 ; TYLER, 1970 ; JONES, 1974 en RESHETNIKOV, CLARO en SILVA, 1974). Veranderingen in de omgevingstemperatuur kunnen, langs minstens vijf temperatuurgebonden fysiologische processen om, de verteringsduur beïnvloeden. Deze processen zijn de voedselopname (cf. par. 9.3.2.1.), de afscheiding van de verteringssappen, de hydrolytische aktiviteit van de digestieve enzymen, de gastrische en intestinale motiliteit en de intestinale absorptie (KAPOOR, SMIT en VERIGHINA, 1975).

Uit sommige proefnemingen is duidelijk gebleken dat de verteringsduur door de eksperimentele omstandigheden kan worden beïnvloed. In sommige onderzoekingen werden de vissen doorlopend gevoed (zogenaamde 'multiple meal' of 'continuous feeding' techniek) (TYLER, 1970 ; DAAN, 1973 en JONES, 1974). Gedurende de meeste eksperimenten werden de vissen echter éénmalig gevoed (zogenaamde 'single meal' techniek), meestal nadat zij een vastenperiode hadden doorgemaakt (PANDIAN, 1967b en 1967c ; KITCHELL en WINDELL, 1968 ; KARIYA en TAKAHASHI, 1969 ; WINDELL en NORRIS, 1969 ; WINDELL et all., 1969 ; TYLER, 1970 ; KIONKA en WINDELL, 1972 en WINDELL, HUBBARD en HORAK, 1972). De invloed van de vastenperiode op de daaropvolgende voedselopname en -vertering is een omstreden probleem. Bij Pleuronectes platessa L. werd vastgesteld dat na de vastenperiode vaak zeer grote hoeveelheden voedsel worden opgenomen, die dan abnormaal lang in de maag worden vastgehouden (HEMPEL, 1956). Uit waarnemingen bij Oncorhynchus kisutch (Walbaum) bleek dat de duur van de vastenperiode bij deze species geen invloed op de daaropvolgende voedselopname heeft (SYLVESTER, 1972). De verteringssnelheid van Gadidae, die doorlopend werden gevoed, was

gemiddeld 1.6 maal hoger dan deze van vissen die eerst gedurende meerdere dagen hadden gevast (JONES, 1974). Analoge onderzoekingen op Gadus morhua L. wijzen in dezelfde richting (TYLER, 1970). Uit deze laatste studies volgt duidelijk dat de vertering na de vastenperiode trager op gang komt dan normaal. Hieruit volgt dat de verteringsduur die, na een vastenperiode, in vitro wordt bepaald in de meeste gevallen langer zal zijn dan de verteringsduur in vivo.

9.2.2.3. Gemiddelde verteringsduur van post-larvale Crangon crangon (L.).

De bibliografische gegevens over de verteringsduur van het voedsel bij vissen zijn in een tabel samengevat (tabel 9.1). In deze tabel zijn, naast de visspecies en de waarde van de verteringsduur, ook de belangrijkste eksperimentele kondities opgenomen, namelijk de grootte van de vissen (lengte of gewicht), de omgevingstemperatuur, het type voedsel en de verstrekte hoeveelheid voedsel.

De minimum en maksimum waarde van de verteringsduur liggen zeer ver uit elkaar (tabel 9.1). De kortste verteringsduur, namelijk 1.25 uur, werd waargenomen bij juveniele Pleuronectes platessa L., gevoed met Oligochaeta, bij een temperatuur van 11.0 tot 17.2 °C (BREGNBALLE, 1961). De maksimum waarde van de verteringsduur bedroeg 168 uren en werd waargenomen bij Pollachius virens (L.), gevoed met vissen, bij een temperatuur van 4.0 tot 6.0 °C (WAGNER, 1939).

Uit deze bibliografische gegevens werd een gemiddelde verteringsduur voor post-larvale Crangon crangon (L.) afgeleid. Hierbij werd rekening gehouden met de gemiddelde watertemperatuur in de Belgische kustzone, namelijk 10.0 tot 12.0 °C (figuur 3.23), en met het feit dat Crangon crangon (L.) een moeilijk verteerbaar exoskelet bezit. De gemiddelde residentie-tijd van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van de demersale predatoren werd aldus op 3.0 dagen bepaald (minimum 2.0 en maksimum 4.0 dagen). Deze waarde geldt voor alle

species en voor de volledige periode waarin de onderzoekingen werden uitgevoerd. In het kader van analoge onderzoekingen naar de predatiemortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Duitse Bocht (cf. par. 3.2.4.1.), werd dezelfde waarde als een realistische benadering van de gemiddelde verteringsduur van deze species naar voor gebracht (TIEWS, 1965a en 1975a).

9.2.3. Gemiddeld aantal individuen post-larvale Crangon crangon (L.) dat dagelijks door de predatoren in de Belgische kustwateren wordt gekonsumeerd.

Aan de hand van het gemiddeld aantal post-larvale Crangon crangon (L.) per maaginhoud ($\bar{N}_{cc}$) en de gemiddelde residentie-tijd van Crangon crangon (L.) in de maaginhouden (D), werd het gemiddeld aantal post-larvale Crangon crangon (L.), dat dagelijks door de demersale predatoren uit de Belgische kustwateren wordt gekonsumeerd, berekend (cf. par. 9.2.1., formule 9.1).

Het gemiddeld aantal post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.), Gadus morhua L., Ciliata mustela (L.), Trigla species, Agonus cataphractus (L.) en Liparis liparis (L.) volgt uit de resultaten van de kwantitatieve maaganalyses (cf. par. 8.4.2. en tabel 8.6). Voor Pomatoschistus species werd de waarde uit de literatuur, namelijk 0.20 Crangon crangon (L.) per maaginhoud (KUHL, 1961 en 1964a), gebruikt (cf. par. 6.4.18.). De gemiddelde verteringsduur van post-larvale Crangon crangon (L.) werd zopas bepaald als zijnde 3.0 dagen (cf. par. 9.2.2.3.).

De resultaten van deze berekeningen werden in een tabel samengevat (tabel 9.3).

9.3. Dagelijkse konsumptie van post-larvale Crangon crangon (L.) door de demersale predatoren in gewichtseenheden.

9.3.1. Methode.

De eenvoudigste manier om de totale dagelijkse voedselopname van een individu van een willekeurige lengteklasse L van een visspecies (C_L) te berekenen is de methode beschreven door Daan (DAAN, 1973) :

$$C_L = 2.\bar{W}'_L / D_L \qquad (9.2)$$

Hierin is : C_L : dagelijkse voedselopname door een vis van lengteklasse L

$\bar{W}'_L$: gemiddeld in vivo gewicht van de maaginhouden van de vissen behorende tot deze lengteklasse

D_L : verteringsduur van het voedsel bij vissen behorende tot lengteklasse L

Deze formule geldt niet alleen voor de voedselopname in haar geheel, maar ook voor om het even welke voedselkomponent.

De methode van Daan is slechts bruikbaar op voorwaarde dat (1) de gastrische evakuatie lineair verloopt in funktie van de tijd, (2) geen nieuw voedsel wordt opgenomen zolang de vertering duurt en (3) de analyses van de maaginhouden, nodig om de waarde van $\bar{W}'_L$ te bepalen, gedurende de ganse verteringscyclus worden uitgevoerd. Deze laatste voorwaarde komt in praktijk neer op een homogene spreiding van de maaganalyses over 24 uur-cycli.

Uit het overzicht van de bibliografie over degastrische evakuatie (cf. par. 9.2.2.1.) volgt dat de vertering niet bij alle visspecies en onder alle omstandigheden lineair verloopt in funktie van de tijd. Bij meerdere species heeft de verteringskurve immers een logaritmische of een eksponentiële vorm (WINDELL, 1967 in KAPOOR et all., 1975 ;

PANDIAN, 1967b ; HERTING en WITT, 1968 ; KITCHELL en WINDELL, 1968 ; KARIYA en TAKAHASHI, 1969 ; BRETT en HIGGS, 1970 en TYLER, 1970). De konstante faktor '2' uit de vergelijking van Daan (cf. formule 9.2) hoort in feite een variabele te zijn, waarvan de waarde door de vorm van de verteringskurve wordt bepaald.

Over het feit of vissen gedurende de vertering al dan niet voedsel opnemen zijn de bibliografische gegevens nogal tegenstrijdig. Gadus morhua L., Pleuronectes platessa L. en Lophius piscatorius L. zouden, gedurende de vertering, geen voedsel meer opnemen (WILSON, 1937 ; HEMPEL, 1964 en KUHL, 1973). De bevindingen voor Gadus morhua L. worden echter tegengesproken door zowel in vivo als in vitro waarnemingen, waaruit blijkt dat deze species wel degelijk voedsel opneemt nog vooraleer de maag volledig leeg is (TYLER, 1970 ; ARNTZ, 1974a en JONES, 1974). Gelijkaardige waarnemingen werden voor Odontogadus merlangus (L.), Melanogrammus aeglefinus (L.) en Scomber japonicus Houttuyn opgetekend (KARIYA en TAKAHASHI, 1969 en JONES, 1974). Bij Scomber japonicus Houttuyn is de opgenomen hoeveelheid voedsel omgekeerd evenredig met de hoeveelheid voedsel die nog in de maag overblijft (KARIYA en TAKAHASHI, 1969). Gedurende de kwantitatieve maaganalyses op de demersale predatoren uit de Belgische kustwateren, werden regelmatig maaginhouden waargenomen die zowel verse, als gedeeltelijk verteerde prooien bevatten. De bewering dat vissen geen voedsel opnemen vooraleer de maaginhoud volledig verteerd is, geldt dan ook niet voor alle species.

Ook aan de derde voorwaarde, waaronder het voedingsmodel van Daan (cf. formule 9.2) mag worden gebruikt, is niet voldaan. De maaganalyses, op basis waarvan het gemiddeld gewicht van de maaginhouden ($\bar{W}_L$) werd berekend, werden immers enkel uitgevoerd op vissen die overdag werden gevangen (cf. par. 7.2.1. en 8.2.1.).

De juiste bepaling van het gemiddeld gewicht van de maaginhouden van de vissen in de populatie ($\bar{W}_L'$) stelt trouwens een aantal bijkomende problemen. Zodra de vissen in het net terechtkomen, stopt de voedselopname. De gastrische evakuatie gaat ondertussen echter voort. Zelfs na de dood van de vissen gaat de vertering door. Deze post-mortem-vertering is trager dan normaal vermits de gastrische sekretie en de maagperistaltiek ophouden. De nog aanwezige enzymen zorgen echter voor de verdere afbraak van het voedsel in de maaginhouden (EGGERS, 1977). Hieruit volgt dat het berekende gemiddeld gewicht van de maaginhouden ($\bar{W}_L$) lager zal zijn dan het gemiddeld gewicht van de maaginhouden van de individuen in de populatie ($\bar{W}_L'$).

Omwille van deze redenen werd dan ook afgezien van een rechtstreekse berekening, aan de hand van de formule van Daan (cf. formule 9.2), van de hoeveelheid Crangon crangon (L.) die per dag en per individu door de demersale predatoren wordt gekonsumeerd. Deze hoeveelheden werden onrechtstreeks berekend, volgens de formule :

$$\frac{C_{cc,d}}{\bar{W}_{vis}} = \frac{C_d}{\bar{W}_{vis}} \cdot \frac{\bar{W}_{cc}}{\bar{W}_m} \qquad (9.3)$$

Hierin is :

- $C_{cc,d}$: dagelijkse konsumptie aan post-larvale Crangon crangon (L.) door de verschillende predatoren
- C_d : totale dagelijkse voedselopname van de predatoren
- $\bar{W}_{cc}$: gemiddeld gewicht van post-larvale Crangon crangon in de maaginhouden (cf. par. 8.5.2.)
- $\bar{W}_m$: gemiddeld gewicht van de maaginhouden (cf. par. 8.5.1.)
- $\bar{W}_{vis}$: gemiddeld gewicht van de vissen

Hierbij werd verondersteld dat het relatief gewicht van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden ($\bar{W}_{cc}/\bar{W}_{m}$) identiek is aan het relatief gewicht van post-larvale Crangon crangon (L.) in de gewichtssamenstelling van het opgenomen voedsel ($C_{cc,d}/C_{d}$).

De faktor $C_{d}/\bar{W}_{vis}$. 100 % is de dagelijkse konsumptie van de vissen, uitgedrukt als een percentage van het lichaamsgewicht. De waarde van deze faktor werd, voor de verschillende species, uit de literatuur afgeleid (cf. par. 9.3.2.). In analogie hiermee wordt de faktor $C_{cc,d}/\bar{W}_{vis}$. 100 % gedefinieerd als de hoeveelheid Crangon crangon (L.) die per dag wordt gekonsumeerd, uitgedrukt als een percentage van het lichaamsgewicht.

9.3.2. Dagelijkse voedselopname door vissen.

9.3.2.1. Overzicht van de faktoren die de voedselopname beïnvloeden.

De voedselopname van vissen is afhankelijk van hun energiebehoeften (PHILLIPS, 1972). Verschillende faktoren, waaronder de grootte, de ouderdom en de fysiologische aktiviteit van de vissen, de samenstelling van de voeding en de fysico-chemische omgevingsfaktoren, beïnvloeden de voedselopname.

De energiebehoeften variëren van species tot species (SCHAEPERCLAUS, 1933 in PHILLIPS, 1972). In de meeste gevallen zijn deze verschillen echter terug te brengen tot verschillen in de fysiologische, ecologische en ethologische karakteristieken van de beschouwde species. Onder gelijkaardige omstandigheden verschillen de energiebehoeften, en dus ook de voedselopname, van aktieve species van deze van weinigaktieve species (PHILLIPS, 1972 en KAPOOR, SMIT en VERIGHINA, 1975).

Zo bedraagt de dagelijkse konsumptie van Lepidosteus platyrhyncus slechts 60 % van de voedselopname van Chaenobryttus gulosus (Cuvier en Valenciennes) en slechts 40 % van deze van Micropterus salmoides (Lacépède) (HUNT, 1960). Van deze drie species is Micropterus salmoides (Lacépède) de meest aktieve en Lepidosteus platyrhyncus de minst aktieve (HUNT, 1960).

Naarmate de vissen groeien vermindert hun relatieve energiebehoefte. Juveniele, snelgroeiende individuen nemen dagelijks een relatief grotere hoeveelheid voedsel op dan hun adulte soortgenoten (PHILLIPS, 1972 en KAPOOR, SMIT en VERIGHINA, 1975). De daling van de energiebehoeften heeft ook een thermodynamische achtergrond. Grote vissen hebben, proportioneel, een kleinere lichaamsoppervlakte dan kleine vissen. Daardoor is het warmteverlies, en dus ook de energiebehoefte, van deze grote individuen relatief geringer dan dat van hun kleinere soortgenoten (SCHAEPERCLAUS, 1933 in PHILLIPS, 1972). Een daling van de voedselopname, uitgedrukt als een percentage van het totale lichaamsgewicht dat per dag wordt gekonsumeerd, in funktie van de toenemende grootte en ouderdom van de vissen, werd waargenomen bij Megalops cyprinoides Broussonet, Clupea harengus L., Sprattus sprattus (L.), Salvelinus fontinalis (Mitchell), Ictalurus punctatus (Rafinesque), Gadus morhua L., Lepidosteus species, Epinephelus guttatus, Limanda limanda (L.), Pleuronectes platessa L. en Ophiocephalus striatus Bloch (DAWES, 1931a en 1931b ; HEMPEL, 1956 ; BALDWIN, 1956 ; HUNT, 1960 ; MENZEL, 1960 ; PANDIAN, 1967a en 1967b ; LIPSKAYA et all., 1972 ; DAAN, 1973 ; ARNTZ, 1974a ; UZARS, 1975 ; MURAI en ANDREWS, 1976 en ZALACHOWSKI et all., 1976). Bij geen enkele species werden waarnemingen verricht die van de algemene regel afwijken.

De fysiologische toestand waarin de vissen verkeren kan eveneens de voedselopname beïnvloeden. Bij sommige species werd waargenomen dat de geslachtsrijpe individuen gedurende de voortplantingsperiode minder of helemaal geen voedsel opnemen. Dit is ondermeer het geval bij Clupea harengus L., Sprattus sprattus (L.), Gadus morhua L., Melanogrammus aeglefinus (L.), Labeo calbasu (Hamilton), Roccus saxatilis Walbaum, Pleuronectes platessa L. en Solea solea (L.) (SEHGAL, 1966 en TRENT en HASSLER, 1966 in KAPOOR et all., 1975 ; REDEKE, 1906 ; TODD, 1907 ; GILIS, 1951 tot en met 1965 ; LELOUP, 1954 en RAE, 1967a).

Over de invloed van de samenstelling van het voedsel op de konsumptie zijn slechts weinig gegevens bekend. Karnivore vissen worden verondersteld een hoge metabolische aktiviteit te hebben. Deze vissen nemen grote hoeveelheden proteïnen op, waarvan een gedeelte als energiebron wordt aangewend. Het proteïne-katabolisme verhoogt de energiebehoefte vermits het lichaam dan vrij veel toxische nitrogene afvalstoffen moet verwijderen (PHILLIPS, 1972). Herbivore vissen vertonen daarentegen een geringere metabolische aktiviteit. Hun voeding bevat grote gehalten carbohydraten en lipiden die direkt als energiebron kunnen worden aangewend. Hierbij worden geen grote hoeveelheden toxische metabolieten geproduceerd. Op deze wijze wordt een aanzienlijke hoeveelheid energie bespaard die anders aan de eliminatie van deze afvalstoffen zou worden besteed (PHILLIPS, 1972).

De temperatuur is de belangrijkste omgevingsfaktor die de voedselopname beïnvloedt. Naarmate de temperatuur stijgt neemt ook de konsumptie toe. Deze vaststelling wordt bevestigd door waarnemingen op Oncorhynchus nerka (Walbaum), Salvelinus fontinalis (Mitchell), Rutilus rutilus (L.), Gadus morhua L., Lepomis macrochirus (Rafinesque), Lepomis species, Epinephelus guttatus en Trinectes maculatus (Bloch en Schneider) (HATHAWAY, 1927 en BOKOVA, 1938 in KAPOOR et all., 1975 ; Mc KENZIE, 1934 en 1938 ; BALDWIN, 1956 ; MENZEL, 1960 ; BRETT, SHELBOURN en en SHOOP, 1969 ; PETERS en BOYD, 1972 en KOLEHMAINEN, 1974). Bij ab-

normaal lage of hoge omgevingstemperaturen gaat deze algemene regel niet meer op. Gadus morhua L. neemt geen voedsel meer op bij temperaturen beneden 2.0 °C. De optimale temperatuur voor de voedselopname van deze species bedraagt 8.0 °C (Mc KENZIE, 1938). De voedselopname van Oncorhynchus nerka (Walbaum) is maksimaal bij 20.0 °C. Bij hogere temperaturen daalt de voedselopname. Temperaturen vanaf 25.0 °C zijn lethaal voor deze species (BRETT, SHELBOURN en SHOOP, 1969). Analoge bevindingen werden voor Salvelinus fontinalis (Mitchell) genoteerd (BALDWIN, 1956).

Naast de temperatuur blijken ook de lichtintensiteit en -periodiciteit en de hardheid, de saliniteit en het zuurstofgehalte van het water de voedselopname te beïnvloeden (PETERS en BOYD, 1972 ; PHILLIPS, 1972 en KAPOOR, SMIT en VERIGHINA, 1975).

9.3.2.2. Gemiddelde dagelijkse voedselopname van vissen.

De bibliografische gegevens over de dagelijkse voedselopname van vissen werden in een tabel samengevat (tabel 9.2). In deze tabel werden, benevens de visspecies en de dagelijkse konsumptie (uitgedrukt in gewichtsprocenten ten opzichte van het lichaamsgewicht), ook de lengte of het gewicht van de vissen en de omgevingstemperatuur vermeld.

Uit dit overzicht kunnen volgende algemeen geldende waarden voor de dagelijkse voedselopname worden afgeleid. De larvale en eerste postlarvale stadia konsumeren per dag een hoeveelheid voedsel die met 10.0 tot 40.0 % van hun lichaamsgewicht overeenstemt. Voor juveniele en adulte vissen varieert de dagelijkse voedselopname respektievelijk van 2.0 tot 10.0 % en van 0.5 tot 2.0 % van het eigen lichaamsgewicht (tabel 9.2). In deze spreidingen zijn telkens de invloed van de aktiviteit, de fysiologische toestand en de omgevingstemperatuur vervat.

Deze waarden gelden voor alle species en voor de volledige periode waarin de onderzoekingen in de Belgische kustwateren werden uitgevoerd.

9.3.3. Gemiddelde hoeveelheid post-larvale Crangon crangon (L.) die dagelijks door de predatoren in de Belgische kustwateren wordt gekonsumeerd.

Aan de hand van het gemiddeld gewicht van de post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden ($\bar{W}_{cc}$), het gemiddeld gewicht van de volledige maaginhouden ($\bar{W}_m$) en de procentuele dagelijkse voedselopname van de vissen ($C_d / \bar{W}_{vis} . 100\ \%$) werd de procentuele dagelijkse konsumptie van post-larvale Crangon crangon (L.) ($C_{cc,d} / \bar{W}_{vis} . 100\ \%$) door de verschillende demersale predatoren uit de Belgische kustzone berekend (cf. par. 9.3.1., formule 9.3).

Voor elke species werd een minimum en een maksimum waarde voor $C_{cc,d} / \bar{W}_{vis} . 100\ \%$ berekend, overeenkomend met respektievelijk de minimum en maksimum waarde van $C_d / \bar{W}_{vis} . 100\ \%$. Voor de species waarvan enkel juvenielen in de Belgische kustwateren voorkomen, namelijk Odontogadus merlangus (L.) en Gadus morhua L. (cf. par. 7.2.3.), werd voor de waarde van $C_d / \bar{W}_{vis} . 100\ \%$ een spreiding van 2.0 tot 10.0 % beschouwd. Voor de overige species, waarvan zowel juveniele als adulte eksemplaren in de kustzone voorkomen, werd een spreiding van 1.0 tot 10.0 % in acht genomen.

De waarden van het gemiddeld gewicht van de maaginhouden ($\bar{W}_m$) en van het gemiddeld gewicht van de post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden ($\bar{W}_{cc}$) werden uit de resultaten van de kwantitatieve maaganalyses afgeleid (cf. par. 8.5.1., 8.5.2. en tabel 8.9). De resultaten van deze berekeningen werden in een tabel samengevat (tabel 9.3).

Voor Pomatoschistus species, waarop geen kwantitatieve maaganalyses werden uitgevoerd (cf. par. 8.1.), werd op een andere manier te werk gegaan. Deze species konsumeert minimum 0.05 en maksimum 0.10 postlarvale Crangon crangon (L.) per dag (tabel 9.3). De Crangon crangon (L.) die in de maaginhouden van Pomatoschistus species werden aangetroffen, zijn maksimum 10.0 mm lang (KUHL, 1961 en 1964a). Het gewicht van dergelijke individuen bedraagt gemiddeld ongeveer 4.50 mg (figuur 5.2). Pomatoschistus species neemt aldus dagelijks minimum 0.22 en maksimum 0.45 mg Crangon crangon (L.) op. Deze konsumptie vertegenwoordigt minimum 0.07 en maksimum 0.14 % van het lichaamsgewicht van Pomatoschistus species (tabel 9.3).

Hoofdstuk 10

VISSERIJ- EN PREDATIE-MORTALITEIT VAN POST-LARVALE CRANGON CRANGON (L.)

10.1. Inleiding.

De schattingen van de konsumptie en de produktie van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) gebaseerd op de biomassa van de populatie enerzijds en op bibliografische gegevens over de dagelijkse voedsel-opname en de bruto groei efficiëntie anderzijds, vormden de basis van een kwantitatief konsumptie-produktie-model (cf. par. 5.4. en figuur 5.3). Dit model wordt nu met de schattingen van de visserij- en predatie-mortaliteit van Crangon crangon (L.) aangevuld.

De visserij- en de predatie-mortaliteit werden zowel in aantallen Crangon crangon (L.) (par. 10.2.) als in gewichtseenheden (par. 10.3.) uitgedrukt. De resultaten van deze berekeningen worden telkens met de schattingen van de produktie van de populatie vergeleken.

De vervolledigde versie van het konsumptie-produktie-model vormt het sluitstuk van het onderzoek (par. 10.4.). De fluksen konsumptie (C) en produktie (P) worden door dit model beschreven. Schattingen van de fluksen respiratie (R), faeces (F) en excretie (U) zullen pas mogelijk worden nadat eerst een aantal fundamentele problemen in verband met de fysiologie en het metabolisme van Crangon crangon (L.) zijn bestudeerd. Een analoge opmerking geldt voor de kwantitatieve benadering van immigratie (Mi) en emigratie (Me).

10.2. Schatting van de jaarlijkse visserij- en predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), uitgedrukt in aantal individuen.

10.2.1. Visserij-mortaliteit.

De visserij-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.) kan zeer gemakkelijk uit de aanvoerstatistieken van de kommerciële garnaalvisserij worden afgeleid. Gedurende de periode juli 1973/juni 1976 werd jaarlijks gemiddeld 1702 $\pm$ 455 ton gekookte Crangon crangon (L.) uit de Belgische kustzone aangevoerd. In deze waarde is een korrektie van + 15 % voor de niet-geregistreerde aanvoer inbegrepen. Het gemiddeld gewicht van de gekookte eksemplaren bedraagt 1.31 gram (CLOET, pers. mededeling). Hieruit volgt dat jaarlijks gemiddeld 1299 ± 347.10^6 individuen Crangon crangon (L.) door de garnaalvloot worden weggevist.

In de veronderstelling dat de volledige aanvoer van Crangon crangon (L.) uit de 10-mijlszone afkomstig is, volgt hieruit dat de rechtstreekse visserij-mortaliteit (P_{vi}) 1.14 ± 0.30 individuen/m^2/jaar bedraagt. De totale produktie van larven (P_{el}) beloopt 560 larven/m^2/jaar (cf. par. 5.3.2.). Jaarlijks komt dus ongeveer 0.20 % van de geproduceerde larven in de vangsten van de garnaalvisserij terecht. Deze verhouding heeft dezelfde grootte-orde als de waarde die voor de populatie van Crangon crangon (L.) in de Nederlandse kustwateren werd berekend. In dit gebied groeit namelijk 0.17 % van de geproduceerde larven tot een kommerciële lengte uit (BODDEKE en BECKER, 1976).

De visserij-aktiviteit veroorzaakt ook een zekere mortaliteit van de ondermaatse juveniele Crangon crangon (L.). Een gedeelte van deze individuen overleeft de manipulatie van de vangsten aan boord van de

vissersvaartuigen niet of valt aan de predatie door de Laridae ten prooi (cf. par. 3.2.4.2.). Deze laatste vorm van predatie is zeer nauw aan de visserij-aktiviteit gebonden. Zonder de 'medewerking' van de visserij zijn de Laridae immers niet in staat om de hyperbenthale Crangon crangon (L.) te bemachtigen.

Uit de lengteverdeling van de post-larvale Crangon crangon (L.) in de niet-getrieerde vangsten van de eksperimentele garnaalvisserij (tabel 4.1, kolom d_i), blijkt dat de vangsten gemiddeld voor 70.7 % uit ondermaatse (kleiner dan 50 mm) en voor 29.3 % uit kommerciële Crangon crangon (L.) (groter dan 50 mm) bestaan. Hieruit volgt dat voor iedere aangevoerde, kommerciële Crangon crangon (L.), 2.41 ondermaatse individuen de behandeling van de vangsten doormaakten. Uit eksperimenten aan boord van vissersvaartuigen is gebleken dat maksimum 25 % hiervan de manipulatie van de vangsten niet overleven (MISTAKIDIS, 1958) (cf. par. 3.2.4.2.). De maksimale mortaliteit van de ondermaatse, juveniele Crangon crangon (L.), tengevolge van de visserij-aktiviteit, bedraagt dan ook 0.69 $\pm$ 0.18 individuen/m^2/jaar.

Een fraktie van de zowel levende als dode ondermaatse Crangon crangon (L.) die, na de behandeling van de vangsten, overboord worden geworpen, komt in de magen van de Laridae terecht (cf. par. 3.2.4.2.). De grootte-orde van deze fluks (P_{la}) is echter onbekend.

Het resterende gedeelte van deze ondermaatse Crangon crangon (L.) keert aktief of passief in de benthale levensgemeenschap terug. Sommige van de dode, bezonken individuen worden door de demersale predatoren opgegeten. Een bewijs hiervan werd gevonden in het feit dat de maaginhouden van sommige predatoren, in het bijzonder van Gadidae, ondermaatse, gekookte Crangon crangon (L.) bevatten. Deze gekookte eksemplaren zijn, door hun karakteristieke kleur, zeer gemakkelijk in de

verse maaginhouden terug te vinden. Deze waarnemingen tonen alleszins aan dat sommige predatoren ook dode prooien, in casu Crangon crangon (L.), opnemen. Dit betekent eveneens dat een fraktie van de berekende predatie-mortaliteit (cf. par. 10.2.2.) in feite bestaat uit Crangon crangon (L.) die reeds eerder, met name tengevolge van de visserij-aktiviteit, gestorven waren. Deze fraktie bedraagt maksimum 0.69 ± 0.18 individuen/m^2/jaar. In hoeverre beide vormen van mortaliteit (onrechtstreekse visserij-mortaliteit en predatie-mortaliteit) juist overlappen is niet na te gaan.

10.2.2. Predatie-mortaliteit.

De gemiddelde jaarlijkse predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), veroorzaakt door een willekeurige predator-sprecies ($\bar{M}_i$), volgt uit de formule :

$$\bar{M}_i = \bar{C}_{cc,d,i} \cdot 365 \cdot \hat{d}_{b,i} \qquad (10.1)$$

Hierin is : $\bar{M}_i$: gemiddelde jaarlijkse predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), veroorzaakt door predator-species i (in aantal individuen Crangon/m^2/jaar)

$\bar{C}_{cc,d,i}$: gemiddeld aantal Crangon crangon (L.) dat dagelijks door één individu, behorende tot species i, wordt gekonsumeerd (cf. par. 9.2.3. en tabel 9.3)

$\hat{d}_{b,i}$: geschatte gemiddelde densiteit van species i in de Belgische kustwateren (in aantal individuen) (cf. par. 7.3.2. en tabellen 7.1 tot en met 7.8)

Behalve de gemiddelde waarde van M_i werd voor elke predator-species ook de minimum en de maksimum predatie-mortaliteit ($M_{i,min}$ en $M_{i,max}$), overeenkomend met respektievelijk de minimum en de maksimum waarde van $C_{cc,d,i}$ (cf. par. 9.2.3. en tabel 9.3), bepaald. De resultaten van deze berekeningen werden in een tabel samengevat (tabel 10.1).

De grootste predatie-mortaliteit wordt veroorzaakt door Pomatoschistus species. Deze species staat in voor ongeveer 77.0 % van de totale predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren. Daarna komen, volgens grootte van de predatie, Odontogadus merlangus (L.), Trisopterus luscus (L.), Trigla species, Agonus cataphractus (L.), Liparis liparis (L.), Gadus morhua L. en Ciliata mustela (L.) (tabel 10.1).

De totale predatie-mortaliteit, veroorzaakt door deze acht demersale visspecies samen ($\hat{P}_{dp}$), bedraagt gemiddeld 14.12 ± 5.66 Crangon/m^2/jaar (tabel 10.1). Deze waarde is de schatting van de grootte van de fluks P_{dp} uit het konsumptie-produktie-model van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren (cf. par. 3.4. en figuur 3.24). De werkelijke waarde van de fluks P_{dp} is meer dan waarschijnlijk hoger dan deze schatting. Bij de berekeningen werd immers enkel rekening gehouden met de belangrijkste vertebrate predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.) (cf. par. 6.6.). De minder belangrijke vertebrate predatoren, zoals Raja clavata L., Callionymus species, Limanda limanda (L.) en Solea solea (L.) en de invertebrate predatoren, zoals Macropipus holsatus (Fabricius), werden hierbij buiten beschouwing gelaten. De geschatte waarde van de totale predatie-mortaliteit ($\hat{P}_{dp}$), ten bedrage van 14.12 ± 5.66 Crangon/m^2/jaar, dient dus als een minimale schatting van de effektieve, gemiddelde jaarlijkse predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.) (P_{dp}) te worden aangezien.

Er wordt nogmaals aan herinnerd dat alle hierboven geciteerde cijfers enkel betrekking hebben op de periode juli 1973/juni 1976.

De predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.) ($\hat{P}_{dp}$) is gemiddeld 12.4 maal groter dan de visserij-mortaliteit (P_{vi}). Deze verhouding is beduidend hoger dan de verhouding die als het resultaat

van analoge onderzoekingen in de Duitse Bocht werd genoteerd. In dit gebied is de predatie-mortaliteit namelijk minimum 1.7 en maksimum 12.9 maal zo groot als de visserij-mortaliteit (TIEWS, 1965a). Hierbij dient echter opgemerkt dat de berekeningen voor de populatie in de Duitse Bocht op een jaarlijkse predatie-periode van 240 in plaats van 365 dagen zijn gebaseerd. De predatie gedurende de wintermaanden werd in de Duitse onderzoekingen buiten beschouwing gelaten omdat voor dit seizoen geen gegevens over de talrijkheid van de demersale predatoren beschikbaar waren (TIEWS, 1965a en 1975a). De reden hiervan is dat de garnaalvisserij in de Duitse Bocht niet wordt uitgeoefend gedurende de wintermaanden (TIEWS, 1967). Vermits de gegevens over de abondantie van de demersale predatoren uit analyses van de kommerciële garnaalvangsten werden verkregen (MEYER-WAARDEN en TIEWS, 1965 en TIEWS, 1971b), was het voor de Duitse onderzoekers dan ook niet mogelijk om de winterdensiteiten van de demersale predatoren te schatten. Dit alles belet echter niet dat de predatie door de demersale predatoren op post-larvale Crangon crangon (L.) gedurende de wintermaanden ongestoord verder gaat. De werkelijke omvang van de predatie-mortaliteit van Crangon crangon (L.) in de Duitse Bocht, en aldus ook de waarde van de verhouding tussen predatie- en visserij-mortaliteit, zijn dan ook groter dan de gepubliceerde schattingen. Het verschil tussen de waarden van deze laatste verhouding voor de populaties van de Belgische en de Duitse kustwateren is in realiteit dan ook kleiner dan uit de schattingen van deze verhoudingen naar voor komt.

De som van de visserij- en predatie-mortaliteit ($P_{vi} + \hat{P}_{dp}$) bedraagt 15.26 $\pm$ 5.67 Crangon/m^2/jaar. Deze mortaliteit vertegenwoordigt gemiddeld slechts 2.73 % van de totale jaarlijkse larvenproduktie ($\hat{P}_{el}$). De overige 97.27 % van de geproduceerde larven sterven door andere oorzaken dan door de visserij of de predatie in de post-larvale fase. Van deze oorzaken is de mortaliteit in de larvale fase waarschijnlijk veruit de belangrijkste.

10.3. Schatting van de jaarlijkse visserij- en predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), uitgedrukt in gewichtseenheden.

10.3.1. Visserij-mortaliteit.

Gedurende de periode juli 1973/juni 1976 bedroeg de jaarlijkse aanvoer van gekookte Crangon crangon (L.) gemiddeld 1702 ± 455 ton (cf. par. 10.2.1.). Bij het koken van de vangst aan boord van de vissersvaartuigen doet zich een gewichtsverlies van ongeveer 13.8 % ten opzichte van het levend gewicht van Crangon crangon (L.) voor (CLOET, pers. mededeling). De aanvoer komt dan ook met een jaarlijkse visserij-mortaliteit van 1975 ± 527 ton levend gewicht overeen.

In de veronderstelling dat de aanvoer integraal uit de 10-mijlszone wordt betrokken, volgt hieruit dat de rechtstreekse visserij-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.) (P_{vi}) gemiddeld 1727 ± 461 mg vers gewicht/m^2/jaar of 100 ± 27 mg C/m^2/jaar bedraagt. De waarden van de omrekeningsfaktoren voor de omzetting van vers gewicht naar koolstofgewicht werden reeds in een vorige paragraaf vermeld (cf. par. 4.3.2.).

De onrechtstreekse visserij-mortaliteit van de ondermaatse, juveniele Crangon crangon (L.), uitgedrukt in gewichtseenheden, werd op dezelfde manier berekend als de onrechtstreekse visserij-mortaliteit, uitgedrukt in aantal individuen. Uit de gewichtsverdeling van Crangon crangon (L.) in de vangsten van de eksperimentele visserij (tabel 4.1, kolom $W_i \cdot d_i$) volgt dat de vangsten gemiddeld voor 43.5 % uit ondermaatse en voor 56.5 % uit kommerciële Crangon crangon (L.) bestaan. Voor iedere gewichtseenheid aangevoerde, kommerciële Crangon crangon (L.) hebben 0.77 gewichtseenheden ondermaatse Crangon crangon (L.) de manipulatie van de vangsten doorgemaakt. De onrechtstreekse visserij-mortaliteit van de

ondermaatse individuen beloopt dan, nogmaals rekening houdend met een maksimum mortaliteit van 25 % aan boord van de vaartuigen (MISTAKIDIS, 1958) (cf. par. 3.2.4.2.), 333 ± 89 mg vers gewicht/m^2/jaar of 19 ± 5 mg C/m^2/jaar.

Bij deze resultaten gelden dezelfde opmerkingen als voor de schattingen van de onrechtstreekse visserij-mortaliteit, uitgedrukt in aantal individuen (cf. par. 10.2.1.).

10.3.2. Predatie-mortaliteit.

De predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), veroorzaakt door een willekeurige predator-species (M_i), werd berekend aan de hand van de formule :

$$M_i = \frac{C_{cc,d,i}}{\bar{W}_{vis,i}} \cdot 365 \cdot \hat{d}_{b,i} \qquad (10.2)$$

Hierin is : M_i : jaarlijkse predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), veroorzaakt door predator-species i (in gewichtseenheden/m^2/jaar)

$C_{cc,d,i}/\bar{W}_{vis,i}$: relatieve hoeveelheid post-larvale Crangon crangon (L.) die dagelijks door species i wordt gekonsumeerd, uitgedrukt in verhouding tot het gemiddeld gewicht van de vissen van deze species (cf. par. 9.3.3. en tabel 9.3.)

$\hat{d}_{b,i}$: geschatte gemiddelde densiteit van species i in de Belgische kustwateren (in gewichtseenheden) (cf. par. 7.3.2. en tabellen 7.1 tot en met 7.8)

Voor iedere predator-species werd de minimum en maksimum waarde van M_i ($M_{i,min}$ en $M_{i,max}$) berekend, overeenkomend met respektievelijk de minimum en maksimum waarde van $C_{cc,d,i}/\bar{W}_{vis,i}$ (cf. par. 9.3.3. en tabel 9.3). De resultaten van deze berekensngen werden onder de vorm van een tabel weergegeven (tabel 10.1).

De grootste predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.) wordt veroorzaakt door Odontogadus merlangus (L.), gevolgd door Trisopterus luscus (L.), Trigla species, Gadus morhua L., Liparis liparis (L.), Pomatoschistus species, Agonus cataphractus (L.) en Ciliata mustela (L.) (tabel 10.1).

De totale predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), veroorzaakt door deze acht demersale species samen ($\hat{P}_{dp}$), bedraagt minimum 126 $\pm$ 40 en maksimum 789 $\pm$ 236 mg C/m^2/jaar. De effektieve waarde van de predatie-mortaliteit (P_{dp}) ligt tussen deze beide uitersten in.

De predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.) ($\hat{P}_{dp}$) is minimum 1.3 en maksimum 7.9 maal zo groot als de visserij-mortaliteit (P_{vi}). Deze waarden zijn duidelijk lager dan de waarde van de verhouding tussen beide typen mortaliteit, uitgedrukt in aantal individuen (cf. par. 10.2.2.). De reden hiervan is terug te vinden in de selektiviteit van zowel de predatie als de visserij. De demersale predatoren voeden zich in hoofdzaak met kleine, juveniele Crangon crangon (L.) (cf. par. 8.6.2.), terwijl de Belgische garnaalvisserij zich op de grote, marktwaardige individuen koncentreert (cf. par. 3.2.4.2.). De relatief grote predatie-mortaliteit (in aantal individuen) van, in hoofdzaak juveniele, Crangon crangon (L.) komt hierdoor dan ook met een relatief kleiner aantal gewichtseenheden overeen dan de relatief kleine visserij-mortaliteit (in aantal individuen) van de kommerciële Crangon crangon (L.).

10.3.3. Vervollediging van het konsumptie-produktie-model van post-larvale Crangon crangon (L.).

De resultaten uit de vorige paragrafen maken een vervollediging van het kwantitatief konsumptie-produktie-model van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren mogelijk (cf. par. 5.4. en figuur 5.3). De waarden van de fluksen P_{vi} (gemiddeld 100 $\pm$ 27 mg C/m^2/jaar) en $\hat{P}_{dp}$ (minimum 126 $\pm$ 40 en maksimum 789 $\pm$ 236 mg C/m^2/jaar) kunnen aan het model worden toegevoegd (figuur 10.1).

De onrechtstreekse visserij-mortaliteit van de ondermaatse, juveniele Crangon crangon (L.) werd niet in dit kwantitatief model opgenomen omdat deze fluks zich in verschillende frakties opsplitst. Een gedeelte gaat naar de Laridae en vormt daardoor een onderdeel van de fluks P_{la}. Een ander gedeelte gaat naar de demersale predatoren (cf. par. 10.2.1.) en wordt daardoor in de fluks P_{dp} opgenomen. Het resterende gedeelte vindt zijn weg naar het detritus en vormt daardoor een onderdeel van de fluks P_{om} (figuur 10.1).

De som van de visserij- en predatie-mortaliteit ($P_{vi} + \hat{P}_{dp}$) bedraagt minimum 226 $\pm$ 48 en maksimum 889 $\pm$ 238 mg C/m^2/jaar. Het gedeelte van de totale produktie van de populatie dat, in principe, ter beschikking van de hogere trofische niveaus komt ($\hat{P}_{em} + \hat{P}_{g}$), beloopt 638 $\pm$ 376 mg C/m^2/jaar (cf. par. 5.4. en figuur 5.3). Deze waarde ligt binnen de spreiding van de waarden voor de som van de predatie- en visserij-mortaliteit. De benadering van de produktie van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) vanuit het standpunt van deze populatie (cf. hoofdstukken 4 en 5) leidt tot een analoog resultaat als de benadering van deze fluks vanuit het standpunt van de hogere trofische niveaus (visserij en demersale predatoren) (cf. hoofdstukken 6 tot en met 10).

Uit de verhouding tussen de som van het verbruik ($P_{vi} + \hat{P}_{dp}$) en de som van de totale produktie ($\hat{P}_{em} + \hat{P}_{g}$) volgt dat minimum 35.4 en maksimum 100.0 % van de produktie aan de hogere trofische niveaus wordt doorge-

geven. Het resterende gedeelte wordt dan verdeeld over de predatie door Laridae (P_{la}), de natuurlijke mortaliteit (P_{om}) en de emigratie (M_e) (figuur 10.1). De omvang van deze fluksen is vooralsnog onbekend.

10.4. Slotbeschouwingen bij het konsumptie-produktie-model van post-larvale Crangon crangon (L.).

De vervolledigde versie van het konsumptie-produktie-model van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren (figuur 10.1) vormt het sluitstuk van het onderzoek. In dit model worden de fluksen die verband houden met de konsumptie en de produktie van de populatie beschreven. Het feit dat de twee totaal verschillende manieren waarop de produktie-fluks werd benaderd tot vergelijkbare resultaten leidde (cf. par. 10.3.3.), sterkt de overtuiging dat dit gedeelte van het model een goede weergave van de werkelijke toestand is. Met de formulering van dit model en met de schattingen van de konsumptie- en produktie-fluksen uit het model wordt aan de doelstellingen van het onderzoek voldaan.

De resultaten van het onderzoek over de produktie van de populatie bevestigen de konkurrentiële relatie tussen de demersale predatoren enerzijds en de garnaalvisserij anderzijds. Verder onderzoek op dit terrein zal uitmonden in een gedetailleerde omschrijving van de seizoenale impakt van de demersale predatoren (zowel invertebraten als vertebraten) op de populatie van Crangon crangon (L.) en dus ook op de aanvoer en het rendement van de garnaalvisserij.

De resultaten van dit onderzoek roepen tevens een aantal vragen op waarvan de oplossing, ook vanuit visserij-biologisch oogpunt, niet van belang ontbloot is. Van de larven die jaarlijks door Crangon crangon (L.) worden geproduceerd, komt uiteindelijk slechts 2.7 % in

de vangsten van de garnaalvisserij of in de voeding van de demersale predatoren terecht. Ongeveer 97.3 % van de geproduceerde individuen sterft door andere oorzaken dan door de visserij of de predatie in de post-larvale fase. De mortaliteit in de larvale en vroegste post-larvale stadia speelt hierin een aanzienlijke rol. Deze mortaliteit kan zowel door pelagische karnivoren als door lethale fysico-chemische faktoren worden veroorzaakt. De oplossing van dit probleem zal, samen met de reeds verkregen kennis over de invloed van de demersale predatoren, leiden tot een verklaring van de vaak aanzienlijke jaarlijkse schommelingen in de aanvoer van de Belgische garnaalvisserij.

BIBLIOGRAFIE

AGGER, P. en URSIN, E. (1976) : Food and food size preference of the grey gurnard.
ICES, Demersal Fish (N) Comm., CM 1976/F : 41 (mimeo).

AL-ADHUB, A. en NAYLOR, E. (1975) : Emergence rhythms and tidal migrations in the brown shrimp Crangon crangon (L.).
J. Mar. Biol. Ass. UK, 55 (3).

ALLEN, J. (1959) : On the biology of Pandalus borealis with reference to a population off the Northhumberland coast.
J. Mar. Biol. Ass. UK, 38 (1).

ALLEN, J. (1960) : On the biology of Crangon allmanni Kinahan in Northumberland waters.
J. Mar. Biol. Ass. UK, 39 (2).

ALLEN, J. (1962) : Observations on Spirontocaris from Northumberland waters.
Crustaceana, 3 (3).

AMANIEU, M. (1969) : Recherches écologiques sur les faunes des plages arbitrés de la région d'Arcachon.
Helgoländer Wiss. Meeresunters., 19 (4).

AMROM, A. (1961) : Verslag over de voeding van Portunus holsatus langs de Belgische kust.
Minis. Landbouw, Comm. TWOZ, Intern rapport.

ANONIEM (1903) : The literature of the ten principal food fishes of the North Sea.
ICES, Publ. de Circonstance, n° 3.

ANONIEM (1967) : Shrimp fishing in British Columbia.
Fisheries Fact Sheet, Informer and Consumer Service, Dept. Fish. Canada.

ANONIEM (1971a) : Demersal young fish survey : August 1971.
Uitgave RIVO (IJmuiden), RvZ (Oostende) en IKBF (Hamburg).

ANONIEM (1971b) : Demersal young fish survey : September-October 1971.
Uitgave RIVO (IJmuiden), RvZ (Oostende) en IKBF (Hamburg).

ANONIEM (1972a) : Demersal young fish survey : April-May 1972.
Uitgave RIVO (IJmuiden), RvZ (Oostende) en IKBF (Hamburg).

ANONIEM (1972b) : Demersal young fish survey : September-October 1972.
Uitgave RIVO (IJmuiden), RvZ (Oostende) en IKBF (Hamburg).

ANONIEM (1973a) : Demersal young fish survey : April-May 1973.
Uitgave RIVO (IJmuiden), RvZ (Oostende) en IKBF (Hamburg).

ANONIEM (1973b) : Demersal young fish survey : September-October 1973.
Uitgave RIVO (IJmuiden), RvZ (Oostende) en IBKF (Hamburg).

ANSELL, A. (1974a) : Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve Abra alba from the Clyde area.
Marine Biology, 25 (1).

ANSELL, A. (1974b) : Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve Nucula sulcata from the Clyde area.
Marine Biology, 25 (2).

ARNDT, E. en NEHLS, H. (1964) : Nahrungsuntersuchungen an postlarvalstadien und Jungtieren von Pleuronectes flesus L. und P. platessa L. in der äusseren Wismarer Bucht.
Z. Fischerei, NF 12.

ARNTZ, W. (1971a) : A contribution to the feeding biology of the cod (Gadus morhua L.)in the Western Baltic.
ICES, Special Meeting Cod and Herring in the Baltic, paper Cod n° 13 (mimeo).

ARNTZ, W. (1971b) : Die Nahrung der Kliesche (Limanda limanda L.) in der Kieler Bucht.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 22 (2).

ARNTZ, W. (1973) : The food of adult cod (Gadus morhua) in the Western Baltic.
ICES, Demersal Fish (N) Comm., CM 1973/F : 20 (mimeo).

ARNTZ, W. (1974a) : A contribution to the feeding ecology of juvenile cod (Gadus morhua L.) in the Western Baltic.
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 166.

ARNTZ, W. (1974b) : Die Nahrung juveniler Dorsche (Gadus morhua L.) in der Kieler Bucht.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 23 (2).

ARRIGNON, J. (1966) : L'anchois (Engraulis encrasicholus L.) des côtes d'Oranie.
Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 30 (4).

BALDWIN, N. (1956) : Food consumption and growth of brook trout at different temperatures.
Trans. Amer. Fish. Soc., 86 (3).

BARANENKOVA, A., DROBYSHEVA, S. en PONOMARENKO, I. (1963) : Vertical migrations and feeding of O-group cod in the Barentz Sea in September-October.
ICES, Gadoid Fish Comm., paper n° 84 (mimeo).

BARNES, R. (1968) : Invertebrate zoology.
Uitgave W.B. Saunders C°, Londen.

BARR, L. (1973) : Studies of the spot shrimp, Pandalus platyceros, at Little Port Walter, Alaska.
Mar. Fish. Review, US Dept. Commerce, 35 (3/4).

BECKER, H. en POSTUMA, K. (1974) : Enige voorlopige resultaten van vijf jaar 'Waddenzeeprojekt'.
Visserij, 27 (2).

BERGMAN, M., KUIPERS, B., SPLIETHOFF, P. en VAN DER VEER, H. (1976) : Garnalen en krabben als mogelijke predatoren van O-jarige schol op het Balgzand.
Visserij, 29 (7).

BERKELEY, A. (1929) : Sex reversal in Pandalus danae.
The American Naturalist, 63.

BERKELEY, A. (1930) : The post-embryonic development of the common Pandalids of British Columbia.
Contr. Can. Biol. and Fish., NS 6 (6).

BESANCON, H. (1973) : Etude de la mise au point du chalut sélectif pour la pêche de la crevette aux Pays-Bas.
Rapp. FAO sur les Pêches, FIIG/R 139.

BIGELOW, H. en SCHROEDER, W. (1953) : Fishes of the Gulf of Maine.
Fish. Bull., US Dept. Interior, Fish and Wildlife Service, 74.

BLACKMANN, R. (1972) : Effects of sunken crude oil on the feeding and survival of brown shrimp Crangon crangon.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1972/K : 13 (mimeo).

BLEGVAD, H. (1915) : Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found in or on the sea bottom in Danish waters.
Rep. Dan. Biol. Stat., 22.

BLEGVAD, H. (1917) : On the food of fish in the Danish waters within the Skaw.
Rep. Dan. Biol. Stat., 24.

BLEGVAD, H. (1930) : Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Kattegat with special reference to the plaice food.
Rep. Dan. Biol. Stat., 36.

BLEGVAD, H. (1932) : On the flounder (Pleuronectes flesus) and the Danish flounder fishery in the Baltic.
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 78.

BOCK, K. en MANN, H. (1972)..: Toxikologische Untersuchung von Emulgatoren für die Bekämpfung von Olverschmutzungen.
Arch. Fischereiwiss., 23 (1).

BODDEKE, R. (1961) : Sex in the brown shrimp (Crangon crangon).
ICES, Shellfish Comm., paper n° 50 (mimeo).

BODDEKE, R. (1962a) : Resultaten van drie jaar garnalenonderzoek.
Visserij-nieuws, 15 (5).

BODDEKE, R. (1962b) : Methods to improve the yield of the Dutch shrimp fishery.
ICES, Special Meeting on Crustacea, paper n° 33 (mimeo).

BODDEKE, R. (1963a) : Donkere wolken boven de kustvisserij.
Visserij-nieuws, 16 (8).

BODDEKE, R. (1963b) : De invloed van de strenge winter 1962-1963 op de garnalenstand.
Visserij-nieuws, 16 (5).

BODDEKE, R. (1963c) : Influence of the severe winter 1962-1963 in Dutch coastal waters.
ICES, Near Northern Seas Comm., paper n° 119 (mimeo).

BODDEKE, R. (1965a) : Methods to improve the yield of the Dutch shrimp fishery.
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 156.

BODDEKE, R. (1965b) : Een beter garnalennet.
Visserij-nieuws, 18 (1).

BODDEKE, R. (1966a) : Sexual cycle and growth of brown shrimp (Crangon crangon).
ICES, Shellfish Comm., CM 1966/M : 6 (mimeo).

BODDEKE, R. (1966b) : Op de kleintjes passen ! Situatie in de garnaal-visserij.
Visserij-nieuws, 19 (6).

BODDEKE, R. (1966c) : Vangstverwachtingen voor de garnalenvisserij.
Visserij-nieuws, 19 (9).

BODDEKE, R. (1966d) : Is it possible to forecast the landings of brown shrimp ?
ICES, Shellfish Comm., CM 1966/M : 7 (mimeo).

BODDEKE, R. (1967) : 1967 een schraal garnalenjaar.
Visserij, 20 (7/8).

BODDEKE, R. (1968a) : Vangstverwachtingen voor de garnalenvisserij 1968.
Visserij, 21 (6).

BODDEKE, R. (1969) : De crisis in de garnalenvisserij.
Visserij, 22 (7).

BODDEKE, R. (1970) : The crisis in the Dutch shrimp-fisheries in 1969.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1970/K : 15 (mimeo).

BODDEKE, R. (1971a) : The influence of the strong 1969 and 1970 year-classes of cod on the stock of brown shrimp along the Netherlands coast in 1970 and 1971.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1971/K : 32 (mimeo).

BODDEKE, R. (1971b) : De rode steurgarnalenvisserij op de Fladen Grounds.
Visserij, 24 (4).

BODDEKE, R. (1972a) : De garnalenstand langs de Nederlandse kust van 1947 tot 1972.
Visserij, 25 (3).

BODDEKE, R. (1972b) : Fluctuations of the brown shrimp stock along the Dutch coast during the period 1959-1972.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1972/K : 4 (mimeo).

BODDEKE, R. (1972c) : De garnalenvisserij langs de Franse westkust.
Visserij, 25 (2).

BODDEKE, R. (1973) : Développements dans la pêche de la crevette grise (Crangon crangon).
Rapp. FAO sur les Pêches, FIIG/R 139.

BODDEKE, R. (1974) : 1974 en 1975, twee gunstige jaren voor de garnalen-visserij ?
Visserij, 27 (2).

BODDEKE, R. (1975a) : The use of biological tags in shrimp research.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1975/K : 45 (mimeo).

BODDEKE, R. (1975b) : Autumn migration and vertical distribution of the brown shrimp Crangon crangon L. in relation to environmental conditions.
Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp., Uitgave H. Barnes, Aberdeen University Press.

BODDEKE, R. (1976) : The seasonal migration of the brown shrimp Crangon crangon.
Neth. J. Sea Res., 10 (1).

BODDEKE, R. en BECKER, H. (1976) : A quantitative study of the fluctuations of the stock of brown shrimp (Crangon crangon) along the coast of the Netherlands.
ICES, Special Meeting Population Assessments Shellfish Stocks, paper n° 58 (mimeo).

BODDEKE, R. en DAAN, N. (1971) : Waar zijn de garnalen gebleven ?
Visserij, 24 (7).

BOGOROV, B., MANTEUFEL, B. en PAVLOVA, A. (1939) : Nutrition of the small sand-eel (Ammodytes tobianus) in Murman waters.
Trans. Inst. Mar. Fish. and Oceano. (VNIRO), 4 (Russisch met Engelse samenvatting).

BOHL, H. (1963a) : Weitere Untersuchungen über die Selektivität der Garnelenkurren vor der nordfriesischen Küste.
Protok. zur Fischereitechnik, 38 (8).

BOHL, H. (1963b) : Further investigations on the selectivity of beam trawl in the German shrimp fishery.
ICES, Comp. Fishing Comm., paper n° 55 (mimeo).

BOHL, H. en KOURA, R. (1962a) : Selektionsversuche mit Garnelenkurren vor der nordfriesischen Küste.
Protok. zur Fischereitechnik, 35 (8).

BOHL, H. en KOURA, R. (1962) : Mesh selection experiments with beam trawls on shrimps (Crangon vulgaris) off the German coast.
ICES, Comp. Fishing Comm., paper n° 43 (mimeo).

BOONSTRA, G. en DE GROOT, S. (1970) : Report on the development of an electrified shrimp trawl in the Netherlands.
ICES, Gear and Behaviour Comm., CM 1970/B : 5 (mimeo).

BOONSTRA, G. en DE GROOT, S. (1974a) : Notes on the further development of an electrified shrimp trawl in the Netherlands.
ICES, Gear and Behaviour Comm., CM 1974/B : 5 (mimeo).

BOONSTRA, G. en DE GROOT, S. (1974b) : The development of an electrified shrimp trawl in the Netherlands.
J. du Conseil, 35 (2).

BOYSEN, H. (1975) : Das Hyperbenthos in der Kieler Bucht : Zusammensetzung, Jahresgang und Verbreitung.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 24 (2/3).

BOYSEN, H. (1977) : Regionale und saisonale Unterschiede in der Besiedlungsdichte von Mysidaceen und Dekapoden-larven im Hyperbenthos der Kieler Bucht.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 25 (1/2).

BRABANT, J. (1973) : Le chalut sélectif Devismes pour la crevette grise (Crangon crangon).
Rapp. FAO sur les Pêches, FIIG/R 139.

BRABANT, J. (1974) : Le chalut sélectif Devismes pour le pêche des crevettes.
Science et Pêche, 236.

BRABER, L. en DE GROOT, S. (1973) : The food of five flatfish species (Pleuronectiformes) in the Southern North Sea.
Neth. J. Sea Res., 6 (1/2).

BREGNBALLE, F. (1961) : Plaice and flounder as consumers of microscopic bottom fauna.
Medd. fra Danm. Fisk. og Havunders., NS 3 (6).

BRETT, J. en HIGGS, D. (1970) : Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye salmon, Oncorhynchus nerka.
J. Fish. Res. Bd. Can., 27 (10).

BRETT, J., SHELBOURN, J. en SHOOP, C. (1969) : Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon Oncorhynchus nerka, in relation to temperature and ration size.
J. Fish. Res. Bd. Can., 26 (9).

BRIDGER, J. (1972) : Some observations on the penetration into the sea bed of tickler chains on a beam trawl.
ICES, Gear and Behaviour Comm., CM 1972/ B : 7 (mimeo).

BROEKEMA, M. (1942) : Seasonal movements and the osmotic behaviour of the shrimp Crangon crangon L.
Arch. Néerl. Zoologie, 6.

BROOK, G. (1886) : Preliminary report on the food of the cod.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 4.

BROOK, G. (1887) : Notes on the food of young Gadidae.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 5.

BROOK, G. en CALDERWOOD, W. (1886) : Report on the food of the herring.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 4.

BRUCE, J., COLMAN, J. en JONES, N. (1963) : Marine fauna of the Isle of Man.
Liverpool University Press, memoir n° 16.

BUCKMANN, A. (1954) : Vorlaufige Mitteilungen über Fütterung und Wachstumsversuche mit Schollen im Aquarium.
Kurze Mitt. Inst. Fisch. Biol. Univ. Hamburg, 5.

BUTLER, T. (1964) : Growth, reproduction and distribution of Pandalid shrimps in British Columbia.
J. Fish. Res. Bd. Can., 21 (6).

CARLISLE, D. en KNOWLES, F. (1959) : Endocrine control in Crustaceans.
Uitgave Cambridge University Press, Cambridge.

CASPERS, H. (1939) : Die Bodenfauna der helgoländer Tiefen Rinne.
Helgoländer Wiss. Meeresunters., 2 (1).

CASPERS, H. (1950) : Die Lebensgemeinschaft der helgoländer Austernbank.
Helgoländer Wiss. Meeresunters., 3 (2).

CAUDRI, L. (1937) : Einfluss der Temperatur und des Salzgehaltes auf der Sterblichkeit von Garnelen (Crangon crangon L.).
Arch. Néerl. Zoologie, 3.

CHEVEY, P. (1929) : Le tacaud (Gadus luscus), résumé de nos connaissances actuelles sur ce poisson.
Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 2 (1).

CHRZAN, F. (1960) : Results of investigations on the food of the salmon and the sea trout off the Polish baltic coast.
ICES, Salmon and Trout Comm., paper n° 70 (mimeo).

CHRZAN, F. (1962) : The food and feeding of cod in the Gulf of Gdansk.
Prace Morsk. Inst. Ryback. Gdynia, 11/A (Pools met Engelse samenvatting).

COLE, H. (1950) : Notes on the biology of the common prawn Palaemon serratus (Pennant).
Fish. Invest. MAFF, Serie II, 22 (5).

CONNOR, P. (1971) : The acute toxicity of heavy metals to the larvae of some marine animals.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1971/K : 16 (mimeo).

CONNOR, P. (1972) : Further investigations into the toxicity of oil dispersants.
ICES, Fish. Improvement Comm., CM 1972/E : 14 (mimeo).

CONNOR, P. en PORTMANN, J. (1968) : The toxicity of pesticides to marine animals and further data on the occurence of pesticides in oysters.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1968/K : 13 (mimeo).

CORBEIL, H. (1954) : Analyse du contenu stomachal de la morue (Gadus callarias).
Dept. Pêches Québec, Rapp. Ann. de la Station Biol. Marine pour 1953.

COUTURE, R. en TRUDEL, P. (1968) : Les crevettes des eaux côtières du Québec. Taxonomie et distribution.
Naturaliste Canadien, 95.

COUTURE, R. en TRUDEL, P. (1969) : Biologie et écologie de Pandalus montagui Leach. II. Age, croissance et reproduction.
Naturaliste Canadien, 96.

DAAN, N. (1973) : A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod, Gadus morhua.
Neth. J. Sea Res., 6 (4).

DAAN, N. (1976) : Some preliminary investigations into predation on fish eggs and larvae in the Southern North Sea.
ICES, Plankton Comm., CM 1976/L : 15 (mimeo).

DAHM, E. (1975) : Untersuchungen zum Nahrungserwerb von Crangon crangon L.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 24 (2/3).

DAWES, B. (1931a) : Growth and maintenance in the plaice (Pleuronectes platessa), part I.
J. Mar. Biol. Ass. UK, 17 (1).

DAWES, B. (1931b) : Growth and maintenance in the plaice (Pleuronectes platessa), part II.
J. Mar. Biol. Ass. UK, 17 (3).

DE CLERCK, R. (1971) : Hoeveel garnalen zitten er nog voor onze kust ?
Visserijblad, 22.

DE CLERCK, R. (1973) : Tagging experiments on cod off the Belgian coast.
ICES, Demersal Fish (N) Comm., CM 1973/F : 33 (mimeo).

DE CLERCK, R. (1975) : Studie van de vis- en garnaalpopulaties in de visgronden van het Westdiep gedurende de periode mei 1970- mei 1972.
In : Ekologische en Biologische Studie van de Kustwateren ter hoogte van Nieuwpoort
Uitgave Mededelingen van het Rijksstat. voor Zeeviss., 99.

DE CLERCK, R., CLOET, N. en REDANT, F. (1973) : Bestandsopname langsheen de Belgische kust (7).
Minis. Landbouw, Comm. TWOZ, publ. n° 81-B/10/1973.

DE CLERCK, R., CLOET, N. en REDANT, F. (1974a) : Bestandsopname langsheen de Belgische kust (8).
Minis. Landbouw, Comm. TWOZ, publ. n° 87-B/12/1974.

DE CLERCK, R., CLOET, N. en REDANT, F. (1974b) : Bestandsopname langsheen de Belgische kust (9).
Minis. Landbouw, Comm. TWOZ, publ. n° 98-B/13/1974.

DE CLERCK, R., CLOET, N. en REDANT, F. (1975) : Bestandsopname langsheen de Belgische kust (10).
Minis. Landbouw, Comm. TWOZ, publ. n° 110-B/15/1975.

DE CLERCK, R. en REDANT, F. (1972) : On the use of the floating mean method in shrimp investigations.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1972/K ; 23 (mimeo).

DE CLERCK, R. en REDANT, F. (1974) : The evolution of the shrimp stock along the Belgian coast in 1969-1973.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1974/K : 23 (mimeo).

DE CLERCK, R. en VAN DE VELDE, J. (1973) : Further results on the effects of dumped organic industrial waste deriving from the production of proteolytic enzymes on the density and distribution of fish and shrimp.
CIPS, Technical Report, 1973/Biol/Synthese RZ 02. (mimeo).

DE CLERCK, R., VAN DE VELDE, J. en VYNCKE, W. (1973) : On the effects of dumped organic industrial waste deriving from the production of proteolytic enzymes on density, distribution and quality of fish and shrimps.
CIPS, Technical Report, 1972/Biol/Synthese RZ 01. (mimeo).

DE GROOT, S. (1964) : Diurnal activity and feeding habits of plaice.
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 155.

DE GROOT, S. (1969a) : Digestive system and sensorial factors in relation to the feeding behaviour of flatfish (Pleuronectiformes).
J. du Conseil, 32 (3).

DE GROOT, S. (1969b) : The occurence of Bothriocephalus scorpii Müller (Cestoda) in Turbot and Brill from the Dutch coastal waters.
ICES, Demersal Fish (N) Comm., CM 1969/F : 4 (mimeo).

DE GROOT, S. (1971) : On the interrelationship between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces, Pleuronectiformes).
Neth. J. Sea Res., 5 (2).

DE GROOT, S. (1972a) : Some further experiments on the influence of the beam trawl on the bottom fauna.
ICES, Gear and Behaviour Comm., CM 1972/B : 6 (mimeo).

DE GROOT, S. (1972b) : Over het voorkomen van rasterpitvis, Callionymus reticulatus, in de Zuidelijke Noordzee.
Visserij, 25 (4).

DE GROOT, S. (1973) : De invloed van trawlen op de zeebodem.
Visserij, 26 (7).

DE GROOT, S.J. en BOONSTRA, G. (1974) : Kunnen we elektrisch garnaal en tong vangen ?
Visserij, 27 (3).

DESBROSSES, P. (1941) : Le merlan (Gadus merlangus) de la côte française de l'Atlantique (2° partie).
Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 14 (2).

DE WIT, J. (1973) : Effects of trawls and dredges on the sea bed.
ICES, Gear and Behaviour Comm., CM 1973/B : 2 (mimeo).

DORNHEIM, H. (1969a) : Beitrage zur Biologie der Garnele Crangon crangon (L.) in der Kieler Bucht.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 20 (3/4).

DORNHEIM, H. (1969b) : On the biology of Crangon crangon (L.) in the Western Baltic.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1969/K : 16 (mimeo).

EGGERS, D. (1977) : Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs.
J. Fish. Res. Bd. Can., 34 (1).

EHRENBAUM, E. (1890) : Zur Naturgeschichte von Crangon vulgaris Fabr.
Dtsch. Seefisch. Verein, Mittl. Sekt. Küsten- und Hochseefisch., Sonderbeilage.

EHRENBAUM, E. (1923) : The mackerel : spawning, larval and postlarval forms, age groups, food, enemies.
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 30.

EKMAN, S. (1953) : Zoogeography of the sea.
Uitgave Sidgwick & Jackson, Londen.

ELKIN, H. (1954) : Notes on the food of whiting Gadus merlangus L.
The Irish Naturalists' Journal, 11 (7).

ELKIN, H. (1955) : Whiting (Gadus merlangus L.) in Irish waters.
Scient. Proc. Royal Dublin Soc., 27 (2).

ELLIOTT, J. (1972) : Rates of gastric evacuation in brown trout Salmo trutta L.
Freshwater Biology, 2 (1).

ELSS, U. (1969) : On the seasonal distribution of Crangon larvae on the German coast.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1969/K ; 14 (mimeo).

ELSS, U. (1973) : Vorkommen und Häufigkeit der Garnelenlarven (Crangon crangon L.) vor den deutschen Küsten während der Wintermonate der Jahre 1968-1970 im Vergleich zur sommerlichen Verbreitung.
Arch. Fischereiwiss., 24 (1/3).

FARRAN, G. (1914) : Results of a biological survey of Blacksod Bay, Co. Mayo.
Scient. Invest., Dept. Agr. Ireland, Fish. Branch, vol 1914 (3).

FAURE, L. (1965) : Les crevettes et les coquilles St Jacques de la baie de Saint Brieuc. Compte rendu de la mission du 'Roselys' 20-31 mars 1965.
Science et Pêche, 137.

FILUK, J. en ZMUDZINSKI, L. (1965) : Feeding of Vistula Firth ichthyofauna.
Prace Morsk. Inst. Ryback. Gdynia, 13/A (Pools met Engelse samenvatting).

FOXON, G. (1934) : Notes on the swimming methods and habits of certain crustacean larvae.
J. Mar. Biol. Ass. UK, 19 (2).

FRASER, J. (1970) : The ecology of the ctenophore Pleurobrachia pileus in Scottish waters.
J. du Conseil, 33 (2).

FRECHETTE, J., CORRIVAULT, G. en COUTURE, R. (1970) : Hermaphroditisme protérandrique chez une crevette de la famille des Crangonidés Argis dentata Rathbun.
Naturaliste Canadien, 97.

FULLARTON, J. (1889) : Solway shrimp and flounder fishing.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 7 (3).

FULTON, T. (1889) : Inquiries into the nature of the food, the spawning and habits of marine food fishes.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 7 (3).

GABRIELS, I. (1977) : Quantitatieve studie van de predatie-mortaliteit van Crangon crangon L. door Agonus cataphractus (L.).
Licentiaatsverhandeling VUB.

GAIL, R. (1951) : Le saurel (Trachurus trachurus L.) des côtes atlantiques du Maroc.
ICES, Atlantic Comm., ongenummerd rapport (mimeo).

GERKING, S. (1954) : The food turnover of a bluegill population.
Ecology, 35.

GERLACH, S. (1969) : On the importance of marine meiofauna for benthic communities.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1969/K : 37 (mimeo).

GILIS, Ch. (1950) : Les concentrations de sprats sur la côte belge, leur exploitation et étude biologique.
Mémoires de l'Office des Pêches Marit., Série Spéciale, n° 14.

GILIS, Ch. (1951a) : L'effet de tamisage des mailles du chalut à crevettes.
Ann. Biol., 8.

GILIS, Ch. (1951b) : Voortgezette observaties over de visserij en de biologie van de jaarlijkse haringconcentraties door de Belgische haringtreilers in de Noordzee uitgebaat.
A. Volle haring 1950 en B. IJle haring 1950-51.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1952a) : De garnaalvisserij op de Belgische kust : haar evolutie in de loop van de jaren 1935-1951 en haar invloed op de garnalenstapel.
Uitgave ZWI, Oostende, verhandeling n° 8.

GILIS, Ch. (1952b) : Voortgezette observaties over de visserij en de biologie van de jaarlijkse haringconcentraties door de Belgische haringtreilers in de Noordzee uitgebaat.
A. Volle haring 1951 en B. IJle haring 1951-52.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1953) : Waarnemingen over de A. volle haring 1952 en B. ijle haring 1952-53 door de Belgische treilers uitgebaat.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1954) : Waarnemingen over de concentraties van A. volle haring 1953 en B. ijle haring 1953-54 door de Belgische treilers in de Noordzee uitgebaat.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1955) : De haringcampagne gedurende de periode juli 1954-februari 1955.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1956) : De haringcampagne gedurende de periode juli 1955-februari 1956.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1957) : De haringcampagne 1956-57.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1958) : De haringcampagne 1957-58.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1961) : De haringcampagnes 1958-59, 1959-60 en 1960-61.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1962) : De Belgische haringcampagne 1961-62 in de sektor Sandettie en de Belgische haringvisserij in de sektor Sandettie van 1930 tot 1960.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1963) : De haringcampagne 1962-63.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1965a) : De haringcampagne 1963-64.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1965b) : De haringcampagne 1964-65.
Uitgave ZWI, Oostende.

GILIS, Ch. (1966) : La limande (Limanda limanda L.) de la côte belge.
ICES, Near Northern Seas Comm., CM 1966/C : 1 (mimeo).

GILIS, Ch. (1967) : Note sur la pêche belge et la biologie du merlan (Merlangius merlangius L.)
ICES, Demersal Fish (N) Comm., CM 1967/F : 6 (mimeo).

GRAHAM, M., TROUT, G., BEVERTON, R., CORLETT, J., LEE, A. en BLACKER, R. (1954) : Report on the research from the 'Ernest Holt' into the fishery near Bear Island, 1949 and 1950.
Fish. Invest. MAFF, Serie II, 18 (3).

HAGERMAN, L. (1970a) : Locomotory activity patterns of Crangon vulgaris (Fabr.).
Ophelia, 8.

HAGERMAN, L. (1970b) : The oxygen consumption of Crangon vulgaris (Fabr.) in relation to salinity.
Ophelia, 7.

HAGERMAN, L. (1971) : Osmoregulation and sodium balance in Crangon vulgaris (Fabr.) in varying salinities.
Ophelia, 9.

HAIDAR, Z. (1970) : L'oecologie du rouget (Mullus barbatus L.) en Adriatique orientale.
Acta Adriatica, 14 (1).

HANSEN, P. (1949) : Studies on the biology of the cod in Greenland waters.
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 73.

HART, J. (1949) : Food of fish of the cod family.
Fish. Res. Bd. Canada, Prog. Rep. Pacif. Coast. Stat., n° 79.

HASS, G. (1939) : Untersuchungen an Jungflundern (Pleuronectes flesus L.) der Samlandküste.
J. du Conseil, 14 (2).

HAVINGA, B. (1930) : Der Granat (Crangon vulgaris Fabr.) in den holländischen Gewässern.
J. du Conseil, 5 (1).

HAVINGA, B. (1949) : Shellfish in the Netherlands.
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 128 (2).

HEDGPETH, J. (1977) : Models and muddles : some philosophical observations.
Helgoländer Wiss. Meeresunters., 30 (4).

HEEREBOUT, G. (1974) : Distribution and ecology of the Decapoda Natantia of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt.
Neth. J. Sea Res., 8 (1).

HEMPEL, G. (1956) : Studien zur Tagesperiodik des Aktivität von Fischen. II. Die Nahrungsaufnahme der Scholle.
Kurze Mitt. Inst. Fisch. Biol. Univ. Hamburg, 6.

HEMPEL, G. (1964) : Diurnal variations in catch, feeding and swimming activity of plaice (Pleuronectes platessa L.).
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 155.

HENKING, H. (1927) : Der Fang der Nordsee-Garnelen (Crangon vulgaris L.) in der Ostsee.
Mitt. Dt. Seefish. Verein, 43 (1).

HENTSCHEL, E. (1950) : Die Nahrung der Heringslarven.
Helgoländer Wiss. Meeresunters., 3 (1).

HERTING, G. en WITT, A. (1968) : Rate of digestion in the bowfin.
Prog. Fish Culturist, 30 (1).

HERTLING, H. (1928) : Quantitatieve Nahrungsuntersuchungen an Pleuronektiden und einigen anderen Fischen der Ostsee.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., NF 4 (2).

HERTLING, H. (1938) : Quantitatieve Nahrungsuntersuchungen an Schellfischen (Gadus aeglefinus), Wittlingen (G. merlangus) und Dorschen (G. morhua) aus der Nordsee unter besonderer Berücksichtigung des Wärmtewerter der Nahrung.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., NF 9 (2).

HESSLE, Chr. (1927) : Sprat and sprat fishery on the Baltic coast of Sweden.
Medd. från Kungl. Landbruksstyrelsen, n° 262.

HESTHAGEN, I. (1971) : The winter food of the gobies from one of the deeper channels of the Belt Sea, with particular reference to the sand goby, Pomatoschistus minutus (Pallas).
Kieler Meeresforsch., 27 (1).

HESTHAGEN, I. (1973) : Diurnal and seasonal variations in the near-bottom-fauna - the hyperbenthos - in one of the deeper channels of the Kieler Bucht (Western Baltic).
Kieler Meeresforsch., 29 (2).

HOLDEN, M. (1966) : The food of the spurdog Squalus acanthias (L.).
J. du Conseil, 30 (2).

HOLDEN, M. en TUCKER, R. (1974) : The food of Raja clavata L., Raja montagui Fowler, Raja naevus Müller and Raja brachyura Lafont in British waters.
J. du Conseil, 35 (2).

HOLTHUIS, L. (1950) : Fauna van Nederland : Decapoda en Stomatopoda.
Uitgave A.W. Sijthoff, Leiden.

HOLTHUIS, L. en HEEREBOUT, G. (1976) : De Nederlandse Decapoda.
Uitgave Kon. Ndl. Nat. Hist. Ver., Wetensch. Meded. n° 111.

HOLTHUIS, L. en ROSA, H. (1965) : List of species of shrimps and prawns of economic value.
FAO, Fish. Techn. Paper, n° 52.

HOVART, P. en DE CLERCK, R. (1970) : Biologische parameters van kabeljauw (Gadus morhua L.) op de Belgische kust.
Meded. Fakult. Landbouwwetensch. Gent, 35 (1).

HUNT, B. (1960) : Digestion rate and food consumption of Florida gar, warmouth and largemouth bass.
Trans. Amer. Fish. Soc., 89 (2).

JENSEN, J. (1958) : The relation between body size and number of eggs in marine Malacostraca.
Medd. fra Danm. Fisk. og Havunders., NS 2 (19).

JESPERSEN, P. (1928) : Investigations on the food of the herring in Danish waters.
Medd. fra Danm. Fisk. og Havunders., Serie Plankton, 2 (2).

JESPERSEN, P. (1936) : The food of the herring in the waters round Bornholm.
Medd. fra Danm. Fisk. og Havunders., Serie Plankton, 3 (2).

JESPERSEN, P. (1940) : Investigations on the quantity and distribution of zooplankton in Icelandic waters.
Medd. fra Danm. Fisk. og Havunders., Serie Plankton, 3 (5).

JOHANNESSEN, A. (1976) : Tank observations of prawns and small cod in relation to a moving model trawl.
ICES, Gear and Behaviour Comm., CM 1976/B : 29 (mimeo).

JOIRIS, C. (1972) : Observations ornithologiques réalisées dans le sud-est de la Mer du Nord, entre juin 1971 et janvier 1972.
Aves, 9 (3).

JONES, R. (1954) : The food of the whiting and a comparison with that of the haddock.
Marine Res., Scottish Home Dept., vol 1954 (2).

JONES, R. (1974) : The rate of elimination of food from the stomachs of haddock Melanogrammus aeglefinus, cod Gadus morhua and whiting Merlangius merlangus.
J, du Conseil, 35 (3).

JORGENSEN, O. (1923) : Plankton investigations. III. Marine plankton (4) Crustacea.
Dove Mar. Lab., Report for the year ending June 30th 1923, NS 12.

JORGENSEN, O. (1924) : Plankton investigations. (4) Crustacea.
Dove Mar. Lab., Report for the year ending June 30th 1924, NS 13.

JUKIC, S. (1972) : Nutrition of Merluccius merluccius, Boops boops, Mullus barbatus and Pagellus erythrinus in the Bay of Kastela.
Acta Adriatica, 14 (4) (Joegoslavisch met Engelse samenvatting).

KANDLER, R. (1950) : Jahreszeitliches vorkommen und unperiodisches auftreten von Fischbrut, Medusen und Dekapodenlarven im Fehmarenbelt in den Jahren 1934-1943.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 12 (1).

KAPOOR, B., SMIT, H. en VERIGHINA, I. (1975) : The alimentary canal and digestion in Teleosts.
Advances Marine Biology, 13.

KARIYA, T. (1969) : The relationship of food intake to the amount of stomach contents in merabu, Sebastes inermis.
Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., 35 (6) (Japans met Engelse samenvatting).

KARIYA, T. en TAKAHASHI, M. (1969) : The relationship of food intake to the stomach contents in the mackerel Scomber japonicus.
Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., 35 (4) (Japans met Engelse samenvatting).

KARLOVAC, J. (1962) : Analyse du contenu du tractus digestif du stade planctonique de maquereau (Scomber scombrus L.) en Adriatique.
Izvjesca. Inst. Oceanografiju i Ribarstvo Split, 4 (4A) (Joegoslavisch met Franse samenvatting).

KEAST, A. en WELSH, L. (1968) : Daily feeding periodicities, food uptake rates and diatary changes with hour of day in some Lake fishes.
J. Fish. Res. Bd. Can., 25 (6).

KINNE, O. (1970) : Marine Ecology, Chapter 3. Temperature, 3.3. Animals, 3.3.1. Invertebrates.
In : Marine Ecology, 1 (1) Ed. O. Kinne.
Uitgave Wiley, Interscience.

KIONKA, B. en WINDELL, J. (1972) : Differential movement of digestible and indigestible food fractions in rainbow trout Salmo gairdneri.
Trans. Amer. Fish. Soc., 101 (1).

KITCHELL, J. en WINDELL, J. (1968) : Rate of gastric digestion in pumpkinseed sunfish Lepomis gibbosus.
Trans. Amer. Fish. Soc., 97 (4).

KOBAYAKOVA, Z. (1955) : Decapoda of the Far Eastern Seas of the USSR.
In : Atlas of the invertebrates of the Far Eastern Seas of the USSR, Ed. E. Pavlovskii.
Uitgave Academy of Sciences of the USSR, Zoological Institute.

KOCK, K. (1974) : Nahrungsökologische Untersuchungen an Mantelmöwen (Larus marinus) auf Helgoland.
Helgoländer Wiss. Meeresunters., 26 (1).

KOHLER, A. en FITZGERALD, D. (1969) : Comparison of food of cod and haddock in the Gulf of St Lawrence and on the Nova Scotia Banks.
J. Fish. Res. Bd. Can., 26 (5).

KOLEHMAINEN, S. (1974) : Daily feeding rate of bluegill (Lepomis macrochirus) determined by a refined radio isotope method.
J. Fish. Res. Bd. Can., 31 (1).

KOMAROV, I. (1962) : Biological peculiarities of the South African mackerel (Trachurus trachurus).
ICES, Scombriform Fish. Comm., paper n° 114 (mimeo).

KOMPOWSKI, A. (1965) : The investigation on the garfish (Belone belone L.) from the Puck Bay.
Prace Morsk. Inst. Ryback. Gdynia, 13/A (Pools met Engelse samenvatting).

KORRINGA, P. (1969) : Serial atlas of the marine environment. Folio 17, Shellfish of the North Sea.
Uitgave American Geographical Society, New York.

KRUUK, H. (1963) : Diurnal periodicity in the activity of the common sole Solea vulgaris Quensel.
Neth. J. Sea Res., 2 (1).

KUHL, H. (1956) : Untersuchungen der Nahrung von jungen Seehasen (Cyclopterus lumpus L.) im Mündungsgebiet der Elbe.
Arch. Fischereiwiss., 7 (1).

KUHL, H. (1961) : Nahrungsuntersuchungen an einigen Fischen im Elbe-Mündungsgebiet.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 16 (2).

KUHL, H. (1963) : Über die Nahrung der Scharbe (Limanda limanda L.).
Arch. Fischereiwiss., 14 (1/2).

KUHL, H. (1964a) : Protokolle zu den Nahrungsuntersuchungen an einigen Fischen der Elbemündung.
Veröff. Inst. f. Küsten- und Binnenfisch. Hamburg, 32.

KUHL, H. (1964b) : Protokolle zu den Nahrungsuntersuchungen an Scharben (Limanda limanda L.).
Veröff. Inst. f. Küsten- und Binnenfisch. Hamburg, 33.

KUHL, H. (1970) : Nahrungsuntersuchungen am Stint (Osmerus eperlanus L.) im Elbe-Mündungsgebiet.
Arch. Fischereiwiss., 21 (3).

KUHL, H. (1973) : Nahrungsuntersuchungen an einigen Gadiden im Elbe-Mündungsgebiet.
Arch. Fischereiwiss., 24 (1/3).

KUHL, H. en LUHMANN, M. (1965) : Über Sandspierlinge und Sandspierlingsfischerei in der südlichen Nordsee.
Arch. Fischereiwiss., 16 (2).

KUHL, H. en MANN, H. (1963a) : Das Vorkommen von Garnelenlarven (Crangon crangon L.) in der Elbemündung.
Arch. Fischereiwiss., 14 (1/2).

KUHL, H. en MANN, H. (1963b) : On the distribution of shrimp larvae (Crangon crangon L.) in the estuary of the Elbe.
ICES, Shellfish Comm., paper n° 8 (mimeo).

KURC, G. en FAURE, L. (1965) : Un nouveau modèle de chalut sélectif pour la pêche des crevettes.
ICES, Comparative Fishing Comm., paper n° 56 (mimeo).

KURC, G., FAURE, L. en LAURENT, T. (1965) : Essais d'un nouveau type de chalut équipé d'un dispositif de sélectivité pour la pêche des crevettes.
Science et Pêche, 136.

LAFUSTE, J. (1953) : Observations sur la crevette grise (Crangon vulgaris Fabr.) de la Baie de l'Aiguillon.
Ann. Biol., 10.

LAGARDERE, J. (1970) : Les crevettes du Golfe de Gascogne (Région Sud).
Tethys, 1 (4).

LAGARDERE, J. (1973) : Distribution des décapodes dans le sud du Golfe de Gascogne.
Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 37 (1).

LAMEERE, A. (1895) : Manuel de la fauna de Belgique.
Uitgave Lamertin, Brussel.

LARSEN, K. (1936) : The distribution of the invertebrates in the Dybsö Fjord, their biology and their importance as fish food.
Rep. Dan. Biol. Stat., 41.

LEFEVERE, S., LELOUP, E. en VAN MEEL, L. (1956) : Observations biologiques dans le port d'Ostende.
Kon. Belg. Inst. Nat. Wetensch., Verhandeling n° 133.

LEFRANC, G. (1966a) : Note préliminaire sur la morue du sud de la Mer du Nord et de la région du Pas-de-Calais.
ICES, Gadoid Fish Comm., CM 1966/G : 3 (mimeo).

LEFRANC, G. (1966b) : Note préliminaire sur la morue du sud de la Mer du Nord et de la région du Pas-de-Calais.
Science et Pêche, 154.

LEFRANC, G. (1970) : Biologie de la morue du sud de la Mer du Nord et de la Manche.
Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 34 (3).

LE GALL, J. (1939) : Résumé des recherches entreprises en France sur la biologie du maquereau (Scomber scombrus L.).
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 111.

LELOUP, E. (1936) : Contributions à l'étude de la faune belge. VI. Les transformations des gonades et des caractères sexuels externes chez Pandalus montagui (Leach).
Meded. Kon. Belg. Inst. Nat. Wetensch., 12 (19).

LELOUP, E. (1951) : Contributions à l'étude de la faune belge. XVIII. Observations sur les poissons marins en 1949.
Meded. Kon. Belg. Inst. Nat. Wetensch., 27 (4).

LELOUP, E. (1952a) : Contributions à l'étude de la faune belge. XIX. Observations sur la crevette grise au large de la côte belge en 1949.
Meded. Kon. Belg. Inst. Nat. Wetensch., 28 (1).

LELOUP, E. (1952b) : Contributions à l'étude de la faune belge. XX. Observations sur les poissons marins en 1950.
Meded. Kon. Belg. Inst. Nat. Wetensch., 28 (40).

LELOUP, E. (1953) : Contributions à l'étude de la faune belge. XXII. Observations sur les poissons marins en 1952.
Meded. Kon. Belg. Inst. Nat. Wetensch., 29 (48).

LELOUP, E. (1954) : Contributions à l'étude de la faune belge. XXIII. Observations sur l'esprot.
Meded. Kon. Belg. Inst. Nat. Wetensch., 30 (4).

LELOUP , E. en GILIS, Ch. (1962) : La pêche belge aux crevettes.
ICES, Special Meeting Crustacea, paper n° 3 (mimeo).

LELOUP, E. en GILIS, Ch. (1963) : La crevette dans le sud-est de la Mer du Nord.
Uitgave ZWI, Oostende.

LELOUP, E. en GILIS, Ch. (1964) : Quelques caractéristiques spécifiques et statistiques des pêches du chincard (Trachurus trachurus L.) de la côte belge.
Uitgave ZWI, Oostende (mimeo).

LELOUP, E. en GILIS, Ch. (1965a) : Zeedieren waargenomen in de experimentele garnaalvangsten (1949-1964).
Uitgave ZWI, Oostende, Verhandeling 1965/2.

LELOUP, E. en GILIS, Ch. (1965b) : Onderzoek in verband met de garnalenvisserij door beroepsvissers in 1962.
Uitgave ZWI, Oostende, Verhandeling 1965/1.

LELOUP, E. en KONIETZKO, B. (1956) : Recherches biologiques sur les eaux saumâtres du Bas-Escaut.
Kon. Belg. Inst. Nat. Wetensch., Verhandeling n° 132.

LETACONNOUX, R. (1951) : Contribution à l'étude des espèces du genre Trachurus et spécialement de Trachurus trachurus.
Mémoires Off. Scient. et Techn. Pêches Marit., n° 15.

LIPSKAYA, N. (1972) : Some data on the growth and feeding behaviour of horse mackerel Trachurus trachurus L. off the Western coast of Africa.
All Union. Res. Inst. Mar. Fish. and Oceano. (VNIRO), 77 (Russisch met Engelse samenvatting).

LIPSKAYA, N., UZARS, D., CHEKUNOVA, V. en SHATUNOVSKY, M. (1972) : Some aspects of energy metabolism in Baltic cod, Gadus morhua.
All Union Res. Inst. Mar. Fish. and Oceano. (VNIRO), 85 (Russisch met Engelse samenvatting).

LISHEV, M. en UZARS, D. (1967) : Some data on the relations between the stocks of cod, sprat and herring in the Eastern Baltic.
ICES, Pelagic Fish (N) Comm., CM 1967/H : 16 (mimeo).

LLOYD, A. en YONGE, C. (1947) : The biology of Crangon crangon L. in the Bristol Channel and Severn Estuary.
J. Mar. Biol. Ass. UK, 26 (4).

LOCKWOOD, A. (1968) : Aspects of the physiology of Crustacea.
Uitgave Oliver & Boyd, Londen.

MACER, C. (1966) : Sand eels (Ammodytidae) in the south western North Sea : their biology and fishery.
Fish. Invest. MAFF, Serie 2, 24 (6).

MAGGI, P. en COSSA, D. (1973) : Nocivité relative de cinq détergents anioniques en milieu marin. I. Toxicité aïgue à l'égard de quinze organismes.
Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 37 (3).

MANN, H. (1948) : Über die Rahfaser-Verdauung des Karpfens.
Arch. Fischereiwiss., 1 (1/2).

MANN, H. (1973) : Beiträge zur Wirkung nichtionogener Tenside auf Fische und Fischnähretiere des Brackwassers.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 22 (4).

MARAK, R. (1960) : Food habits of larval cod, haddock and coalfish in the Gulf of Maine and Georges Bank area.
J. du Conseil, 25 (2).

MASON, J. (1968) : The Scottish fishery for brown shrimp Crangon crangon L. in the Solway Firth.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1968/K : 22 (mimeo).

MASON, J. en HOWARD, F. (1969) : Notes on the distribution and biology of Pandalus bonnieri Caullery off the west of Scotland.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1969/K : 34 (mimeo).

MASSY, A. (1911) : Report of a survey of trawling grounds on the coasts of counties Down, Louth, Meath and Dublin.
Scient. Invest., Dept. Agr. Ireland, Fish. Branch, volme 1911 (1).

MATHIAS, P. (1938) : Sur la résistance de Palaemon squilla L. et de Crangon vulgaris Fabr. à la diminution de salure d'eau.
Bull. Soc. Zool. de France, 63 (6).

MATON, A. en VERHOEST, J. (1963) : Vergelijkende studie van de garnaalvangsten bekomen met schepen uitgerust met bordentrawl of met boomkorren.
Minis. Landbouw, Comm. TWOZ, Techniek in de Zeevisserij.

MATTHEWS, D. (1887) : The food of the whiting (Gadus merlangus).
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 5.

Mc KENZIE, R. (1934) : Cod and water temperature.
Biol. Bd. Canada, Prog. Rep. Atlant. Biol. Stat., 12.

Mc KENZIE, R. (1938) : Cod take smaller bites in ice-cold water.
Biol. Bd. Canada, Prog. Rep. Atlant. Biol. Stat., 22.

MEIXNER, R. (1966a) : The effects of food supply on moulting, growth and spawning of the shrimp Crangon crangon (L.).
ICES, Shellfish Comm., CM 1966/M : 5 (mimeo).

MEIXNER, R. (1966b) : Eine methode zur Aufzucht von Crangon crangon (L.).
Arch. Fischereiwiss., 17 (1).

MEIXNER, R. (1967a) : Reproduction of the sand shrimp Crangon crangon (L.).
FAO World Scient. Conf. Biol. and Culture of Shrimps and Prawns, paper BCSP/67/E/5 (mimeo).

MEIXNER, R. (1967b) : Some observations on injuries and regenerates of the shrimp Crangon crangon (L.).
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1967/K : 19 (mimeo).

MEIXNER, R. (1968) : Verletzungen und Regenerate in Fangproben von Crangon crangon (L.).
Arch. Fischereiwiss., 19 (1).

MEIXNER, R. (1969a) : Wachstum, Häutung und Fortpflanzung von Crangon crangon (L.) bei Einzelaufzucht.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 20 (2).

MEIXNER, R. (1969b) : Is there a spot disease in Crangon crangon (L.) ?
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1969/K : 15 (mimeo).

MEIXNER. R. (1970) : Grössenzunahme bei der Häutung von Crangon crangon aus der Nordsee und Ostsee.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 21 (1/4).

MENZEL, D. (1960) : Utilization of food by a Bermuda reef fish Epinephelus guttatus.
J. du Conseil, 25 (2).

MESCHKAT, A. (1936) : Untersuchungen über den Aufbau der Kabeljaunahrung im Bereich der Vestmanna Inseln.
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 99.

MEYER, P. (1935a) : Ein Beitrag zur Frage der Laichperiodizität bei der Nordseekrabbe (Granat) Crangon vulgaris Fabr.
Zool. Anz., 109 (1/2).

MEYER, P. (1935b) : Wachstums- und Altersuntersuchungen an der Nordseekrabbe (Granat) Crangon vulgaris Fabr.
Zool. Anz., 111 (5/6).

MEYER, P. (1937) : Ein Beitrag zur Frage der Brutbiologie der Ostseekrabbe Leander adspersus (Rathke) var. Fabricii Rathke in der Wismarer Bucht.
Zool. Anz., 117 (7/8).

MEYER-WAARDEN, P. (1952) : Report on food investigations made with 'incidentally' caught fish species.
Ann. Biol., 9.

MEYER-WAARDEN, P. (1961) : Ertragsschwankungen in der Garnelenfischerei haben natürliche Ursachen.
Inf. f.d. Fischwirtsch., 8 (1).

MEYER-WAARDEN, P. en TIEWS, K. (1965) : Der Beifang in den Fängen der deutschen Garnelenfischerei in den Jahren 1954-1960.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 18 (1).

MICALEFF, H. en EVANS, F. (1968) : The marine fauna of Malta.
Royal University of Malta, Biol. Dept., Malta University Press.

MILLER, B. (1967) : Stomach content of adult starry flounder and sand sole in East Sound, Oreas Island, Washington.
J. Fish. Res. Bd. Can., 24 (12).

MISTAKIDIS, M. (1951) : Quantitative studies on the bottom fauna of Essex oyster grounds.
Fish. Invest. MAFF, Serie II, 17 (6).

MISTAKIDIS, M. (1958) : Comparative fishing trials with shrimp nets (1954-1956).
Fish. Invest. MAFF, Serie II, 22 (1).

MOLNAR, G. en TOLG, I. (1962) : Relation between water temperature and gastric digestion of largemouth bass Micropterus salmoides Lacépède.
J. Fish. Res. Bd. Can., 19 (6).

MORAWA, F. (1963) : Die Krabbenfischerei und ihre Bedeutung für die Küstenfischerei in Weser-Ems.
Das Fischerblatt, 11 (8).

MORRIS, R. (1972) : The occurence of wax-esters in Crustaceans from the North East Atlantic Ocean.
Marine Biology, 16 (2).

MULLER, A. (1968) : Food, feeding and growth of juvenile flatfish.
ICES, Demersal Fish (N) Comm., CM 1968/F : 15 (mimeo).

MULLER, A. (1969) : Körpergewicht und Gewichtszunahme junger Plattfische in Nord- und Ostsee.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 20 (2).

MUNZING, J. (1960) : Färbmarkierungen an Nordseegarnelen zur Markierung.
Inf. f.d. Fischwirtsch., 7 (5/6).

MUNZING, J. (1962) : Farbmarkierungen an Nordseegarnelen.
Inf. f.d. Fischwirtsch., 9 (1/2).

MURAI, T. en ANDREWS, J. (1976) : Effects of frequency of feeding on growth and food conversion of channel catfish fry.
Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., 42 (2).

MUUS, B. (1967) : The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone.
Medd. fra Danm. Fisk. og Havunders., NS 5 (1).

NAUMOV, V. (1958) : On the feeding of cod in the Baltic.
Proc. USSR Res. Inst. Mar. Fish. and Oceano. (VNIRO), 34 (Russisch met Engelse samenvatting).

NEDELEC, C. (1958) : Biologie et pêche du maquereau.
Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 22 (2).

NIHOUL, J. en POLK, P. (1977) : Jaarlijkse bilan over de funktie van het ecosysteem der Noordzee.
In : ICWB, Projekt Zee, Eindverslag, Volume 8 (Trofische ketens en cyclus der nutriënten), Ed. Nihoul, J. en Polk, P.

NIJSSEN, H. (1966) : Zeevissen.
Uitgave Kon. Ndl. Nat. Hist. Ver., Wetensch. Meded. n° 65.

NIKOLSKI, G. (1957) : Spezielle Fischkunde.
Uitgave VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlijn.

NILSSON, D. (1914) : A contribution to the biology of the mackerel. Investigations in Swedish waters.
ICES, Publ. de Circonstance, n° 69.

NOUVEL, H. en NOUVEL, L. (1937) : Recherches sur l'accouplement et la ponte chez les crustacés décapodes Natantia.
Bull. Soc. Zool. France, 57 (3).

NOUVEL, L. (1939) : Observation de l'accouplement chez une espèce de crevette Crangon crangon.
C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sciences Paris, 209.

NOUVEL-VAN RYSSELBERGE, L. (1937) : Contribution à l'étude de la mue, de la croissance et de la régénération chez les crustacés Natantia.
Rec. Inst. Zool. Torley-Rousseau, 6.

NOVIKOVA, N. (1962) : Sur les rations alimentaires de la morue et de l'églefin de la Mer de Barentz.
ICES, Gadoid Fish Comm., paper n° 104.

ODUM, E. (1971) : Fundamentals of Ecology.
Uitgave W.B. Saunders Company, Londen.

OVERKO, S. (1974) : On peculiarities in the biology of horse-mackerel (Trachurus trachurus) from the Central-East Atlantic.
ICES, Pelagic Fish (S) Comm., CM 1974/J : 13 (mimeo).

PALSSON, O. (1973) : Nahrungsuntersuchungen an den Jugendstadien (O-gruppen) einiger Fischarten in Isländischen Gawässern.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 23 (1).

PANDIAN, T. (1967a) : Preliminary report on chemical changes and caloric content of developing eggs of the shrimp Crangon crangon.
ICES, Shellfish Comm., CM 1967/K : 12 (mimeo).

PANDIAN, T. (1967b) : Intake, digestion, absorption and conversion of food in the fishes Megalops cyprinoides and Ophiocephalus striatus.
Marine Biology, 1 (1).

PANDIAN, T. (1967c) : Transformation of food in the fish Megalops cyprinoides. I. Influence of quality of food.
Marine Biology, 1 (1).

PANDIAN, T. (1970) : Intake and conversion of food in the fish Limanda limanda exposed to different temperatures.
Marine Biology, 5 (1).

PASSANO, L. (1960) : Molting and its control.
In : The Physiology of Crustacea, Ed. T. Waterman.
Uitgave Academic Press, New York.

PATRIQUIN, D. (1967) : Biology of Gadus morhua in Ogae Lake, a land-locked fjord on Baffin Island.
J. Fish. Res. Bd. Can., 24 (12).

PAVSHTIKS, E. en RUDAKOVA, V. (1962) : On the peculiarities of the plankton development and feeding conditions of herring in the Norwegian Sea in 1958-1961.
ICES, Plankton Comm., paper n° 123 (mimeo).

PERCIVAL, E. (1929) : A report on the fauna of the estuaries of the River Tamar and the River Lynher.
J. Mar. Biol. Ass. UK, 16 (1).

PETERS, D. en BOYD, M. (1972) : The effects of temperature, salinity and availability of food on the feeding rate and growth of the hogchoker Trinectes maculatus (Bloch and Schneider).
J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 9.

PHILLIPS, A. (1972) : Caloric and energy requirements.
In : Fish Nutrition, Ed. J. Halver.
Uitgave Academic Press, New York.

PLAGMANN, J. (1939) : Ernährungsbiologie der Garnele (Crangon vulgaris Fabr.).
Helgoländer Wiss. Meeresunters., 2 (1).

PLETT, A. (1964a) : Die Verteilung von Garnelenlarven in der inneren Deutschen Bucht.
Inf. f.d. Fischwirtsch., 11 (1).

PLETT, A. (1964b) : On the distribution of shrimp larvae (Crangon crangon L.) in the German Bight during 1963.
ICES, Shellfish Comm., paper n° 49 (mimeo).

PLETT, A. (1965a) : Further results on the distribution of shrimp larvae (Crangon crangon L.) on the German coast during 1964.
ICES, Shellfish Comm., CM 1965/K : 25 (mimeo).

PLETT, A. (1965b) : Uber das Vorkommen von Garnelenlarven (Crangon crangon L.) vor den deutschen Küste in den Jahren 1963 und 1964.
Arch. Fischereiwiss., 16 (1).

PODRAZHANSKAYA, S. (1967) : Feeding of Macrurus rupestris in the Icelandic area.
Ann. Biol., 24.

POLK, P., BOSSICART, M. en DARO, M. (1975) : Studie van het zooplankton te Nieuwpoort.
In : Ekologische en Biologische Studie van de Kustwateren ter hoogte van Nieuwpoort
Uitgave Mededelingen van het Rijksstat. voor Zeeviss., 99.

POLL, M. (1947) : Faune de Belgique : Poissons Marins.
Uitgave Kon. Belg. Inst. Nat. Wetensch., Brussel.

PONOMARENKO, I. (1963) : Comparative characteristics of some biological indices of the bottom stages of O-group cod belonging to the 1956, 1958, 1959, 1960 and 1961 year-classes.
ICES, Gadoid Fish Comm., paper n° 69 (mimeo).

POPOVA, O. (1962) : Some data on feeding of cod in the Newfoundland area of the NW Atlantic.
In : Soviet Fish. Invest. in NW Atlantic.
Uitgave All Union Res. Inst. Mar. Fish. and Oceano. (VNIRO) en Polar Res. Inst. Mar. Fish. and Oceano. (PINRO).

PORCHE, P. (1974) : Première contribution à l'étude biologique du sprat (Clupea sprattus L.) du Golfe de Gascogne.
ICES, Pelagic Fish (N) Comm., CM 1974/H : 37 (mimeo).

PORCHE, P. (1976) : Le sprat (Clupea sprattus L.) du Golfe de Gascogne : observations biologiques et écologiques sur les échantillons prélevés en 1975.
ICES, Pelagic Fish (N) Comm., CM 1976/H : 9 (mimeo).

PORTMANN, J. (1968) : Progress report on a programme of insecticide analysis and toxicity-testing in relation to the marine environment.
Helgoländer Wiss. Meeresunters., 17 (1/4).

PORTMANN, J. (1969) : A summary of the results of toxicity tests with 36 oil-dispersing mixtures.
ICES, Fish. Improvement Comm., CM 1969/E : 9 (mimeo).

PORTMANN, J. (1970) : Monitoring of organo-chlorine residues in fish from around England and Wales, with special reference to poly-chlorinated biphenyls (PCB's).
ICES, Fish. Improvement Comm., CM 1970/E : 9 (mimeo).

POULSEN, E. (1922) : On the frequency and distribution of Crangon vulgaris, Carcinus maenas and Portunus holsatus in the Danish coastal waters.
Medd. fra Danm. Fisk. og Havunders., Serie Fiskeri, 6 (7).

POULSEN, E. (1931) : Biological investigations upon the cod in Danish waters.
Medd. fra Danm. Fisk. og Havunders., Serie Fiskeri, 9 (1).

POWLES, P. (1958) : Studies on reproduction and feeding of Atlantic cod (Gadus callarias L.) in the SW Gulf of St Lawrence.
J. Fish. Res. Bd. Can., 15 (6).

RAE, B. (1956) : The food and feeding habits of the lemon sole, Microstomus kitt.
Marine Res., Scottish Home Dept., vol 1956 (3).

RAE, B. (1967a) : The food of cod in the North Sea and on West of Scotland Grounds.
Marine Res., Scottish Home Dept., vol 1967 (1).

RAE, B. (1967b) : The food of cod on Faroese Grounds.
Marine Res., Scottish Home Dept., vol 1967 (6).

RAE, B. en DEVLIN, S. (1972) : The turbot, its fishery and biology in the Scottish area.
Marine Res., Scottish Home Dept., vol 1972 (1).

RAITT, D. (1961) : The food and feeding of Gadus esmarkii (Nilsson) compared with O-group haddock and whiting.
ICES, Gadoid Fish Comm., paper n° 101 (mimeo).

RAITT, D. en ADAMS, J. (1962) : The food of Gadus esmarkii Nilsson and a comparison with the planktonic environment.
ICES, Gadoid Fish Comm., paper n° 80 (mimeo).

RAITT, D. en ADAMS, J. (1965) : The food and feeding of Trisopterus esmarkii (Nilsson) in the Northern North Sea.
Marine Res., Scottish Home Dept., vol 1965 (3).

RASMUSSEN, B. (1967) : Variations in protandric hermaphroditism of Pandalus borealis.
FAO World Scient. Conf. Biol. and Culture of Shrimps and Prawns, paper BCSP/67/E/65 (mimeo).

RATHBUN, M. (1929) : Canadian Atlantic fauna, 10. Arthropoda, 10m. Decapoda.
Biol. Bd. Canada, Atl. Biol. Station St Andrews.

REDANT, F. (1972) : Groei en geslachtsverandering bij Crangon crangon (L.) voor de Belgische kust.
Licentiaatsverhandeling VUB.

REDANT, F. (1975) : Seasonal abundance off the Belgian coast of some Teleostomi preying upon brown shrimp (Crangon crangon).
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1975/K : 44 (mimeo).

REDANT, F. (1976) : The Belgian shrimp (Crangon crangon) stock in 1974.
Ann. Biol., 31.

REDANT, F. (1977a) : In situ onderzoek van de invloed van industriële lozingen op de mariene fauna. II. Epibenthos.
In : ICWB, Projekt Zee, Eindverslag, Volume 5 (Dispersie modellen), Ed. Nihoul, J. en Y. Adam.

REDANT, F. (1977b) : Pelagische en demersale vissen : niet-commerciële species.
In : ICWB, Projekt Zee, Eindverslag, Volume 7 (Inventaris van de fauna en flora), Ed. Nihoul, J. en L. De Coninck.

REDANT, F. (1977c) : Epibenthos.
In : ICWB, Projekt Zee, Eindverslag, Volume 7 (Inventaris van de fauna en flora), Ed. Nihoul, J. en L. De Coninck.

REDANT, F. (1977d) : Het epibenthos en de door haar veroorzaakte fluxen.
In : ICWB, Projekt Zee, Eindverslag, Volume 8 (Trofische ketens en cyclus der nutriënten), Ed. Nihoul, J. en P. Polk.

REDANT, F. en DE CLERCK, R. (1975) : Unfavourable prospects for the Belgian shrimp fishery in 1975.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1975/K : 43 (mimeo).

REDEKE, H. (1906) : Verslag omtrent onderzoekingen over het voedsel van eenige visschen.
Jaarb. Rijksinst. Onderz. der Zee, volume 1905.

REES, C. (1952) : Continuous plankton records : the Decapod larvae in the North Sea 1947-1949.
Hull Bull. Mar. Ecol., 3 (22).

RESHETNIKOV, Y., CLARO, R. en SILVA, A. (1974) : Ritmo alimentario y velocidad de digestion de algunos peces depredadores tropicales.
Acad. Ciencias de Cuba, Serie Oceanologica, 21.

REYS, J. en SALVAT, B. (1971) : L'échantillonnage de la macrofaune des sédiments meubles marins.
In : Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques, Ed. Lamotte, M. en Bourlière, F.
Uitgave Masson et C°, Parijs.

RICE, A. (1963) : The food of the Irish Sea herring in 1961 and 1962.
J. du Conseil, 28 (2).

RITCHIE, A. (1938) : Preliminary observations on the food of the plaice (Pleuronectes platessa) in Scottish waters.
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 107 (3).

ROBERTSON, J. (1938) : The sprat and the sprat fishery of England.
Fish. Invest. MAFF, Serie II, 16 (2).

SAVAGE, R. (1937) : The food of North Sea herring.
Fish. Invest. MAFF, Serie II, 14 (5).

SCHELLENBERG, A. (1928) : Die Tierwelt Deutschlands. Krebstiere oder Crustacea, II. Decapoda.
Uitgave Gustav Fischer Verlag, Jena.

SCHLOTFELDT, H. (1970) : Preliminary results of the influence of anionic detergents and metal salts on Crangon crangon.
ICES, Fish. Improvement Comm., CM 1970/E : 5 (mimeo).

SCHLOTFELDT, H. (1972) : Jahreszeitliche Abhängigkeit der 'Schwarzfleckenkrankheit' bei den Garnele Crangon crangon L.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 22 (3).

SCHOCKAERT, E. (1964) : Bijdrage tot de kennis van de groei en de voortplanting van de garnaal (Crangon crangon L.) voor de Belgische kust.
Licentiaatsverhandeling RUG.

SCHOCKAERT, E. (1968a) : La croissance de la crevette grise (Crangon crangon L.) au large de la côte belge.
Ann. Soc. Royale Zool. Belg., 98.

SCHOCKAERT, E. (1968b) : Contribution à l'étude de la croissance et de la reproduction de la crevette grise (Crangon crangon L.) au large de la côte belge.
Biol. Jaarb., 36.

SCOTT, T. (1888a) : A revised list of the Crustacea of the Firth of Forth.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 6 (3).

SCOTT, T. (1888b) : Notes on the contents of the stomachs of herring and haddock.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 6 (3).

SCOTT, T. (1902) : Observations on the food of fishes.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 20.

SCOTT, T. (1903) : Some further observations on the food of fishes with a note on the food observed in the stomach of a common purpoise.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 21 (3).

SCOTT, T. (1907) : Some observations on the food of the herring.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 25 (3).

SCOTT, T. (1911) : On the food of the halibut with notes on the food of Scorpaena, Phycis blennoides, the garpike and Chimaera monstrosa.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland , 28 (3).

SEABURG, K. en MOYLE, J. (1964) : Feeding habits, digestive rates and growth of some Minnesota warmwater fishes.
Trans. Amer. Fish. Soc., 93 (3).

SIDORENKO, I. (1962) : Feeding of cod in Western Greenland waters.
In : Soviet Fish. Invest. in NW Atlantic.
Uitgave All Union Res. Inst. Mar. Fish. and Oceano. (VNIRO) en Polar Res. Inst. Mar. Fish. and Oceano. (PINRO).

SIDWELL, V., BONNET, J. en ZOOK, E. (1973) : Chemical and nutritive values of several fresh and canned fish, Crustaceans and Molluscs. Part I. Proximate composition, calcium and phosphorus.
Mar. Fish. Review, US Dept. Commerce, 35 (12).

SINDERMANN, C. (1970) : Principal diseases of marine fish and shellfish.
Uitgave Academic Press, Londen.

SLOBODKIN, L. en RICHMAN, S. (1961) : Calories/gm. in species of animals.
Nature, 191 (4785).

SMIDT, E. (1951) : Animal production in the Danish Waddensea.
Medd. fra Danm. Fisk. Og Havunders., Serie Fiskeri, 11 (6).

SMITH, W. (1889) : On the food of fishes.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 7 (3).

SMITH, W. (1890) : On the food of fishes.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 8 (3).

SMITH, W. (1891) : On the food of fishes.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 9 (3).

SMITH, W. (1892) : On the food of fishes.
Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 10 (3).

SOUCI, S., FACHMANN, W. en KRAUT, H. (1969) : Die zusammenzetzung der Lebensmittel. Volume I.
Uitgave : Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft MBH, Stuttgart.

SOUDAN, F. (1965) : La conservation par le froid des poissons, crustacés et mollusques.
Uitgave Baillière et Fils, Parijs.

SQUIRES, H. (1967) : Relation of temperature to growth and self-propagation of Pandalus borealis in Newfoundland.
FAO World Conf. Biol. and Culture of Shrimps and Prawns, paper BCSP/67/E/3 (mimeo).

STEVEN, G. (1930) : Bottom fauna and the food of fishes.
J. Mar. Biol. Ass. UK, 16 (3).

STEVEN, G. en CORBIN, P. (1939) : Mackerel investigations at Plymouth. Preliminary report.
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 111.

STRZYZEWSKA, K. (1959) : Feeding and food of the Southern Baltic cod.
ICES, Gadoid Fish. Comm., paper n° 26 (mimeo).

STRZYZEWSKA, K. (1962) : Nourishment and food of Southern Baltic cod.
Prace Morsk. Inst. Ryback. Gdynia, 11/A (Pools met Engelse samenvatting).

SUSCHENYA, L. (1970) : Food rations, metabolism and growth of crustaceans.
In : Marine food chains, Ed. J. Steele.
Uitgave Univ. of California Press, Los Angeles.

SWENSON, W. en SMITH, L. (1973) : Gastric digestion, food consumption, feeding periodicity and food conversion efficiency in walleye (Stizostedion vitreum vitreum).
J. Fish. Res. Bd. Can., 30 (9).

SYLVESTER, J. (1972) : Effect of starvation time on the amount of food eaten by coho salmon.
Prog. Fish. Culturist, 34 (9).

SYSOEVA, T. (1960) : Age changes in feeding of larvae and pelagic fry of the Barentz Sea cod.
ICES, Gadoid Fish Comm., paper n° 127 (mimeo).

TESCH, J. (1908) : Bijdrage tot de fauna van de Zuidelijke Noordzee. IV. Decepode Crustaceën, ten dele verzameld met de 'Wodan'.
Jaarb. Rijksinst. Onderz. der Zee, volume 1908.

THIJSSEN, R., LEVER, A. en LEVER, J. (1974) : Food composition and feeding periodicity of O-group plaice (Pleuronectes platessa) in the tidal area of a sandy beach.
Neth. J. Sea Res., 8 (4).

THOMPSON, H. (1943) : A biological and economic study of cod (Gadus callarias L.) in the Newfoundland area.
Newfoundland Government, Dept. Nat. Res., Research Bull. n° 14.

THORSON, G. (1946) : Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planctonic larvae in the Sound (Øresund).
Medd. fra Danm. Fisk. og Havunders., Serie Plankton 4 (1).

TIEWS, K. (1954) : Die biologische Grundlagen der Büsumer Garnelenfischerei.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 13 (3).

TIEWS, K. (1956) : Die Sandgarnele.
Kosmos, augustus 1956 (8).

TIEWS, K. (1961) : The role of whiting as an undesirable guest in German coastal waters.
ICES, Near Northern Seas Comm., paper n° 28 (mimeo).

TIEWS, K. (1963) : On the use of plastic tags for tagging brown shrimp (Crangon vulgaris Fabr.).
ICES, Shellfish Comm., paper n° 7 (mimeo).

TIEWS, K. (1964a) : Further results of the German shrimp tagging experiments (Crangon vulgaris Fabr.).
ICES, Shellfish Comm., paper n° 11 (mimeo).

TIEWS, K. (1964b) : Verwendung von Doppelmarken bei Garnelenmarkierungen erfolgreich.
Inf. f.d. Fischwirtsch., 11 (3).

TIEWS, K. (1965a) : Lichtung des Nordseegarnelenbestandes (Crangon crangon L.) durch Wegfrass.
Arch. Fischereiwiss., 16 (2).

TIEWS, K. (1965b) : Über die durch Wegfrass am Bestand der Nordseegarnele verurzachte Zehrung.
Inf. f.d. Fischwirtsch., 12 (2).

TIEWS, K. (1965c) : An attempt to estimate the predation of shrimps (Crangon crangon) caused by predatory fishes on the German coast.
ICES, Shellfish Comm., paper n° 24 (mimeo).

TIEWS, K. (1966) : Erprobung einer neuartigen holländischen Garnelenkurre.
Inf. f.d. Fischwirtsch., 13 (1).

TIEWS, K. (1967) : Synopsis of biological data on the common shrimp Crangon crangon (L.).
FAO Fisheries Synopsis, n° 91.

TIEWS, K. (1968) : The use of plastic tags for tagging small shrimps (Crangon vulgaris Fabr.) and on the problem of tagging experiments of this species of shrimp.
Proc. Symposium on Crustacea, part IV.

TIEWS, K. (1969) : Die Markierung von 60.000 Nordseegarnelen Crangon crangon (L.) und ihre Ergebnisse.
Arch. Fischereiwiss., 20 (1).

TIEWS, K. (1971a) : Reiche Kabeljaunachwuchsjahrgänge dezimieren Nordseegarnelenbestand.
Inf. f.d. Fischwirtsch., 18 (3).

TIEWS, K. (1971b) : Weitere Ergebnisse von Langzeitbeobachtungen über das Auftreten von Beifangfischen und -Krebsen in den Fangen der deutschen Garnelenfischerei (1961-1967).
Arch. Fischereiwiss., 22 (3).

TIEWS, K. (1975a) : Prey-predator-relationship between fish populations and the stock of brown shrimp (Crangon crangon L.) in German coastal waters.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1975/K : 4 (mimeo).

TIEWS, K. (1975b) : Prey-predator-relationship between fish populations and the stock of brown shrimp (Crangon crangon L.) in German coastal waters.
ICES, Symposium on the Changes in the North Sea Fish Stocks and their Causes, paper n° 49 (mimeo).

TIEWS, K. (1975c) : Über die Feind-Beute-Beziehung zwischen den Fischbeständen und dem Nordseegarnelenbestand an der deutschen Nordseeküste.
Inf. f.d. Fischwirtsch., 22 (3/4).

TIEWS, K. (1975d) : Non commercial fish species in the German Bight, records of by-catches of brown shrimp fishery.
ICES, Symposium on the Changes in the North Sea Fish Stocks and their Causes, paper n° 13 (mimeo).

TODD, R. (1905) : Report on the food of fishes collected during 1903.
Mar. Biol. Ass. UK, Intern. Fish. Invest., First Report on Fish. and Hydrogr. Invest. in the North Sea and Adjacent waters 1902-1903, 1 (1).

TODD, R. (1907) : Second report on the food of fishes (North Sea 1904-1905).
Mar. Biol. Ass. UK, Intern. Fish. Invest., Second Report on Fish. and Hydrogr. Invest. in the North Sea and Adjacent waters 1904-1905, 2 (1).

TODD, R. (1915) : Report on the food of the plaice.
Fish. Invest. MAFF, Serie II, 2 (3).

TRAVIN, V. (1957) : Arcto-Norwegian stock. Soviet investigations on cod and haddock.
Ann. Biol., 14.

TREMBLAY, J. (1948) : Station biologique de St Laurent. Recherches sur la morue, année 1947.
Stat. Biol. St Laurent, Univ. Laval Québec, 7ième Rapport.

TYLER, A. (1970) : Rates of gastric emptying in young cod.
J. Fish. Res. Bd. Can., 27 (7).

UTHOFF, D. (1972) : Entwicklung und gegenwärtige Probleme der Krabbenfischerei in den Küstengebieten der Nordsee - ein internationaler Vergleich.
Das Fischerblatt, 20 (8).

UZARS, D. (1969) : Feeding conditions of Baltic cod in 1967 and 1968.
Ann. Biol., 25.

UZARS, D. (1975) : Peculiarities of feeding and quantitative food consumption of Eastern Paltic cod.
ICES, Baltic Fish Comm., CM 1975/P : 4 (mimeo).

VANDEN BROUCKE; G. (1973) : Further investigations on electrical fishing.
ICES, Gear and Behaviour Comm., CM 1973/B : 14 (mimeo).

VANDEN BROUCKE, G. (1975) : Verdere proeven met dubbelboomnet voor garnalen en rondvis.
Minis. Landbouw, Meded. Rijksstat. voor Zeeviss., rapport n° 120-TZ/76.1975.

VANDEN BROUCKE, G. en VAN MIDDELEM, A. (1973) : Essais de chalut sélectif pour la pêche de la crevette.
Rapp. FAO sur les Pêches, FIIG/R 139.

VILELA, H. (1949) : Invertébrés marins comestibles du Portugal.
ICES, Rapp. et Proc. Verb. Réun., 128 (2).

WAGNER, G. (1959) : Untersuchungen über die Tagesperiodizität der Nahrungsaufnahme bei Pollachius virens L.
Kurze Mitt. Inst. Fisch. Biol. Univ. Hamburg, 9.

WARREN, P. (1971) : Shrimp landings in the Wash : a possible relationship with temperature.
ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1971/K : 22 (mimeo).

WEAR, R. (1974) : Incubation of British decapod Crustacea and the effects of temperature on the rate and succes of embryonic development.
J. Mar. Biol. Ass. UK, 54 (3).

WEBER, R. en SPAARGAREN, D. (1970) : On the influence of temperature on the osmoregulation of Crangon crangon and its significance under estuarine conditions.
Neth. J. Sea Res., 5 (1).

WHITELEY, G., LINDSAY, S. en THOMPSON, H. (1931) : Cod investigations.
Rep. Newfoundland Fish. Res. Comm., Annual Report 1931, 1 (4).

WIBORG, K. (1948a) : Investigations on cod larvae in the coastal waters of Northern Norway.
Fisk. Dir. Skrifter, Serie Havunders., 9 (3).

WIBORG, K. (1948b) : Some observations on the food of cod (Gadus callarias L.) of the O-II group from deep water and the littoral zone in Northern Norway and from deep water at Spitsbergen. Fisk. Dir. Skrifter, Serie Havunders., 9 (4).

WIBORG, K. (1949) : The food of cod (Gadus callarias L.) of the O-II group from deep water in some fjords of Northern Norway. Fisk. Dir. Skrifter, Serie Havunders., 9 (8).

WIENBERG, M. (1975) : Experiments with infrared light on the motion and efficiency of food search of the shrimp Crangon crangon. ICES, Shellfish and Benthos Comm., CM 1975/K : 14 (mimeo).

WIENBERG, M. (1976) : Experimentelle Untersuchungen im infraroten Licht zur Bewegungsaktivität und zur Effektivität der Nahrungssuche der Nordseegarnele Crangon crangon (L.). Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 24 (4).

WILSON, D. (1937) : The habits of the angler-fish (Lophius piscatorius L.) in the Plymouth aquarium. J. Mar. Biol. Ass. UK, 21 (2).

WILSON, K. en CONNOR, P. (1971) : The use of a continuous flow apparatus in the study of longer-term toxicity of heavy metals. ICES, Fish. Improvement Comm., CM 1971/E : 8 (mimeo).

WILSON, K. en CONNOR, P. (1973) : The accumulation of mercury and cadmium from water by shrimp. ICES, Fish. Improvement Comm., CM 1973/E : 16 (mimeo).

WILSON, K., THAIN, J. en YARDLEY, J. (1975) : Uptake and loss of dieldrin by marine organisms. ICES, Fish. Improvement Comm., CM 1975/E : 23 (mimeo).

WILLIAMSON, D. (1960) : Crustacea, Decapoda : larvae. VII. Caridea Family Crangonidae. ICES, Zooplankton Sheet, 90.

WILLIAMSON, H. (1901) : On the larval stages of Decapod Crustacea : the shrimp Crangon vulgaris Fabr. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 19 (3).

WILLIAMSON, H. (1927) : Nordisches Plankton III. Crustacea, Decapoda Larven. In : Nordisches Plankton, Zoologischer Teil, vol 3. Uitgave Verlag Von Lipsius & Tischer, Kiel en Leipzig.

WINBERG, G. (1970) : Methods for the estimation of production in aquatic animals.
Uitgave Academic Press, Londen (Vertaald uit het Russisch).

WINDELL, J. (1966) : Rate of digestion in the bluegill sunfish.
Invest. Indiana Lakes Streams, 7 (6).

WINDELL, J., HUBBARD, J. en HORAK, D. (1972) : Rate of gastric digestion in rainbow trout fed three pelleted diets.
Prog. Fish. Culturist, 34 (3).

WINDELL, J. en NORRIS, D. (1969) : Gastric digestion and evacuation in rainbow trout.
Prog. Fish. Culturist, 31 (1).

WINDELL, J., NORRIS, D., KITCHELL, J. en NORRIS, J. (1969) : Digestive response of rainbow trout Salmo gairdneri to pellet diets.
J. Fish. Res. Bd. Can., 26 (7).

WOSNITZA, C. (1975) : Die Nahrung von Fischbrut in der Westlichen Ostsee.
Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch., 24 (1).

YOSHIDA, Y. en SERA, H. (1970) : On chitinolytic activities in the digestive tracts of several species of fishes and the mastication and digestion of foods by them.
Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., 36 (8) (Japans met Engelse samenvatting).

ZALACHOWSKI, W., SZYPULA, J., KRZYKAWSKI, S. en KRZYKAWSKA, I. (1976) : Composition and amount of food consumed by sprat, herring and cod in the Southern Baltic in the years 1971-1974.
ICES, Baltic Fish Comm., CM 1976/P : 23 (mimeo).

ZIEGELMEIER, E. (1952) : Food of plaice.
Ann. Biol., 9.

ZIJLSTRA, J. (1968) : De betekenis van de Waddenzee voor de visserij.
Visserij, 21 (6).

ZMUDZINSKI, L. (1959) : Decapods of the Vistula mouth and adjacent waters.
ICES, Baltic Seas Comm., paper n° 22 (mimeo).

VRIJE UNIVERSITEIT BRUSSEL
Fakulteit Wetenschappen

Instituut voor Zeevisserijonderzoek
Ankerstraat 1
8400 Oostende - België - Tel. 059/80 37 15

Konsumptie en produktie van post-larvale **Crangon crangon** (L.) (Crustacea, Decapoda) in de Belgische kustwateren

DEEL II : TABELLEN EN FIGUREN

Proefschrift ingediend tot het verkrijgen van de graad van Doctor in de Dierkunde door F. REDANT

Promotor: Prof. dr. Ph. POLK
Brussel, 1978

Instituut voor Zeevisserijonderzoek
Institute for Sea Fisheries Research
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15

5817

VRIJE UNIVERSITEIT BRUSSEL
Fakulteit Wetenschappen

Konsumptie en produktie van post-larvale **Crangon crangon** (L.) (Crustacea, Decapoda) in de Belgische kustwateren

DEEL II : TABELLEN EN FIGUREN

Proefschrift ingediend tot het verkrijgen van de graad
van Doctor in de Dierkunde door F. REDANT

Promotor: Prof. dr. Ph. POLK
Brussel, 1978

INHOUDSOPGAVE

Deel II : Tabellen en Figuren

TABELLEN

HOOFDSTUK 3

3.1. Minimum lengte van eidragende wijfjes van Crangon crangon (L.) in de Noordzee en omgeving

3.2. Groei van Crangon crangon (L.) in de Noordzee en omgeving

3.3. Overzicht van de maandelijkse bemonsteringen in de Belgische kustwateren

HOOFDSTUK 4

4.1. Schatting van de korrektiefaktoren voor de selektiviteit van de trawl voor post-larvale Crangon crangon (L.)

4.2. Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van post-larvale Crangon crangon (L.)

HOOFDSTUK 5

5.1. Berekening van de dagelijkse voedselopname van post-larvale Crangon crangon (L.)

HOOFDSTUK 6

6.1. Inventaris van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren

6.2. Densiteiten van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren

6.3. Voeding van Raja clavata L.

6.4. Voeding van Clupea harengus L.

6.5. Voeding van Sprattus sprattus (L.)

6.6. Voeding van Anguilla anguilla (L.)

6.7. Voeding van Odontogadus merlangus (L.)

6.8. Voeding van Trisopterus luscus (L.)

6.9. Voeding van Gadus morhua L.

6.10. Voeding van Trigla gurnardus L.

6.11. Voeding van Myxocephalus scorpius (L.)

6.12. Voeding van Scophthalmus maximus (L.)

6.13. Voeding van Limanda limanda (L.)

6.14. Voeding van Platichthys flesus (L.)

6.15. Voeding van Pleuronectes platessa L.

6.16. Synoptisch diagram van het belang van de visspecies in de Belgische kustwateren als predatoren van post-larvale Crangon crangon (L.)

HOOFDSTUK 7

7.1. Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Ctdontogadus merlangus (L.)

7.2. Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Trisopterus luscus (L.)

7.3. Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Gadus morhua L.

7.4. Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Ciliata mustela (L.)

7.5. Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Pomatoschistus species

7.6. Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Trigla species

7.7. Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Agonus cataphractus (L.)

7.8. Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Liparis liparis (L.)

HOOFDSTUK 8

8.1. Aantal vissen per maand en per species waarvan de maaginhouden werden geanalyseerd

8.2. Aantal vissen per station en per species waarvan de maaginhouden werden geanalyseerd

8.3. Aantal vissen per lengteklasse en per species waarvan de maaginhouden werden geanalyseerd

8.4. Minimum, maksimum en gemiddelde lengte en gewicht van de vissen waarvan de maaginhouden werden geanalyseerd

8.5. Relatieve frekwentie waarmee de verschillende Caridea in de maaginhouden werden aangetroffen

8.6. Gemiddeld aantal van de verschillende Caridea per maaginhoud

8.7. Vergelijkingen van de kurven die de relatie tussen het gewicht en de lengte van de species, waarvan de maaginhouden werden geanalyseerd, weergeven

8.8. Procentuele verhouding tussen het gewicht van de maaginhouden en het totaal lichaamsgewicht bij vissen

8.9. Gemiddelde samenstelling van de maaginhouden op gewichtsbasis

HOOFDSTUK 9

9.1. Verteringsduur van het voedsel bij vissen

9.2. Dagelijkse voedselopname door vissen

9.3. Dagelijkse konsumptie van post-larvale Crangon crangon (L.) door de demersale predatoren

HOOFDSTUK 10

10.1. Predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), veroorzaakt door de belangrijkste predatoren uit de Belgische kustwateren

FIGUREN

HOOFDSTUK 1

1.1. Overzicht van de biomassa's en fluksen van het eco-systeem in de Zuidelijke Noordzee

1.2. Overzicht van de biomassa en fluksen van het epibenthos s.l. in de Belgische kustwateren

HOOFDSTUK 2

2.1. Algemeen beeld van Crangon crangon (L.)

2.2. Carapax van Crangon crangon (L.)

2.3. Eerste pereiopood van Crangon crangon (L.) met subchela

2.4. Zesde abdominaal segment en telson van Crangon allmanni Kinahan

2.5. Endopodieten van het eerste pleopodenpaar bij mannetjes en wijfjes van verschillende lengte van Crangon crangon (L.)

2.6. Endopodieten van het tweede pleopodenpaar (appendix masculina) bij mannetjes van verschillende lengte van Crangon crangon (L.)

HOOFDSTUK 3

3.1. Aantal abdominaal-eieren in funktie van de totale lengte bij eidragende wijfjes van Crangon crangon (L.)

3.2. Percentage eidragende wijfjes ten opzichte van alle wijfjes samen in de populatie van Crangon crangon (L.) in funktie van de tijd

3.3. Ontwikkelingsduur van de abdominaal-eieren van Crangon crangon (L.) in funktie van de temperatuur

3.4. Groeikurven van Crangon crangon (L.) in akwariumkondities

3.5. Groeikurven van Crangon crangon (L.) in de Duitse Bocht

3.6. Groeikurven van Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren

3.7. Samenstelling van de voeding van post-larvale Crangon crangon (L.) in funktie van de tijd

3.8. Relatie tussen de predatie-mortaliteit van Crangon crangon (L.) in een bepaald jaar en de aanvoer van de garnaalvisserij uit de Duitse Bocht in het daarop volgende jaar

3.9. Aanvoer van Crangon crangon (L.) in de Belgische havens in de periode 1947/1976

3.10. Maandelijkse aanvoer van Crangon crangon (L.) in de Belgische havens in de periode 1967/1976

3.11. Maandelijks rendement van de garnaalvisserij in de Belgische kustwateren in de periode 1967/1976

3.12. Migratie- en maturiteitscycli van post-larvale Crangon crangon (L.)

3.13. Overzicht van de faktoren die de abondantie en biomassa van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) beïnvloeden

3.14. Posities van de staalname-stations in het Westdiep en de Vlakte van de Raan en van de staalname-stations van de halfjaarlijkse bestandsopnamen

3.15. Posities van de maandelijks bemonsterde stations in het Westdiep

3.16. Posities van de maandelijks bemonsterde stations op de Vlakte van de Raan

3.17. Bokkenvisserij, plankenvisserij en plan van het plankennet dat voor de bemonsteringen werd gebruikt

3.18. Overzicht van de staalname-procedure aan boord van het onderzoekingsvaartuig 'Hinders'

3.19. Maandelijkse gemiddelde abondantie van post-larvale Crangon crangon (L.) in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/ juni 1976

3.20. Maandelijkse gemiddelde biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976

3.21. Maandelijkse gemiddelde abondantie van post-larvale Crangon crangon (L.) op de Vlakte van de Raan gedurende de periode juli 1973/ juni 1976

3.22. Maandelijkse gemiddelde biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) op de Vlakte van de Raan gedurende de periode juli 1973/ juni 1976

3.23. Minimum en maksimum waarde van de bodemtemperatuur per periode van 14 dagen ter hoogte van het lichtschip 'Westhinder' gedurende de periode juli 1973/juni 1976

3.24. Overzicht van de fluksen die de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren met de overige kompartimenten van het ecosysteem verbinden

HOOFDSTUK 4

4.1. Hypothetische selektiviteitskurve van het kleinmazig netgedeelte voor post-larvale Crangon crangon (L.)

4.2. Abondantie van post-larvale Crangon crangon (L.) gedurende de halfjaarlijkse bestandsopnamen

4.3. Biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) gedurende de halfjaarlijkse bestandsopnamen

HOOFDSTUK 5

5.1. Kumulatieve voedselopname door post-larvale Crangon crangon (L.) in akwarium-eksperimenten

5.2. Totaal gewicht in funktie van de totale lengte van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren

5.3. Kwantitatief konsumptie-produktie-model van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren

HOOFDSTUK 7

7.1. Maandelijkse gemiddelde biomassa van Odontogadus merlangus (L.) in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976

7.2. Idem voor Vlakte van de Raan

7.3. Maandelijkse gemiddelde biomassa van Trisopterus luscus (L.) in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976

7.4. Idem voor Vlakte van de Raan

7.5. Maandelijkse gemiddelde biomassa van Gadus morhua L. in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976

7.6. Idem voor Vlakte van de Raan

7.7. Maandelijkse gemiddelde biomassa van Ciliata mustela (L.) in het Westdiep en de Vlakte van de Raan gedurende de periode juli 1973/juni 1976

7.8. Maandelijkse gemiddelde biomassa van Pomatoschistus species in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976

7.9. Idem voor Vlakte van de Raan

7.10. Maandelijkse gemiddelde biomassa van Trigla species in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976

7.11. Idem voor Vlakte van de Raan

7.12. Maandelijkse gemiddelde biomassa van Agonus cataphractus (L.) in het Westdiep in de periode juli 1973/juni 1976

7.13. Idem voor Vlakte van de Raan

7.14. Maandelijkse gemiddelde biomassa van Liparis liparis (L.) in het Westdiep en de Vlakte van de Raan gedurende de periode juli 1973/juni 1976

HOOFDSTUK 8

8.1. Relatie tussen carapax-lengte of carapax-breedte en totale lengte van post-larvale Crangon crangon (L.)

8.2. Relatieve frekwentie (zgn. 'incidence frequency') waarmee post-larvale Caridea en Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.) voorkomen, in funktie van de lengte van de vissen

8.3. Idem voor Trisopterus luscus (L.)

8.4. Idem voor Gadus morhua L.

8.5. Idem voor Ciliata mustela (L.)

8.6. Idem voor Trigla species

8.7. Idem voor Agonus cataphractus (L.)

8.8. Idem voor Liparis liparis (L.)

8.9. Gemiddeld aantal post-larvale Caridea en Crangon crangon (L.) per maaginhoud van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen

8.10. Idem voor Trisopterus luscus (L.)

8.11. Idem voor Gadus morhua L.

8.12. Idem voor Ciliata mustela (L.)

8.13. Idem voor Trigla species

8.14. Idem voor Agonus cataphractus (L.)

8.15. Idem voor Liparis liparis (L.)

8.16. Gemiddeld gewicht van de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen

8.17. Idem voor Trisopterus luscus (L.)

8.18. Idem voor Gadus morhua L.

8.19. Idem voor Ciliata mustela (L.)

8.20. Idem voor Trigla species

8.21. Idem voor Agonus cataphractus (L.)

8.22. Idem voor Liparis liparis (L.)

8.23. Relatieve frekwentie van de waarden W_m/W_{vis}. 100 % voor afzonderlijke vissen

8.24. Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van de maaginhouden ten opzichte van het totaal lichaamsgewicht van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen

8.25. Idem voor Trisopterus luscus (L.)

8.26. Idem voor Gadus morhua L.

8.27. Idem voor Ciliata mustela (L.)

8.28. Idem voor Trigla species

8.29. Idem voor Agonus cataphractus (L.)

8.30. Idem voor Liparis liparis (L.)

8.31. Gewichtssamenstelling van de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen

8.32. Idem voor Trisopterus luscus (L.)

8.33. Idem voor Gadus morhua L.

8.34. Idem voor Ciliata mustela (L.)

8.35. Idem voor Trigla species

8.36. Idem voor Agonus cataphractus (L.)

8.37. Idem voor Liparis liparis (L.)

8.38. Gemiddeldgewicht van post-larvale Caridea en Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen

8.39. Idem voor Trisopterus luscus (L.)

8.40. Idem voor Gadus morhua L.

8.41. Idem voor Ciliata mustela (L.)

8.42. Idem voor Trigla species

8.43. Idem voor Agonus cataphractus (L.)

8.44. Idem voor Liparis liparis (L.)

8.45. Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van post-larvale Caridea en Crangon crangon (L.) in de samenstelling van de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen

8.46. Idem voor Trisopterus luscus (L.)

8.47. Idem voor Gadus morhua L.

8.48. Idem voor Ciliata mustela (L.)

8.49. Idem voor Trigla species

8.50. Idem voor Agonus cataphractus (L.)

8.51. Idem voor Liparis liparis (L.)

8.52. Kululatieve relatieve frekwentie van de lengteklassen van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van de demersale predatoren

8.53. Lengteklassen van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen

8.54. Idem voor Trisopterus luscus (L.)

8.55. Idem voor Gadus morhua L.

8.56. Idem voor Ciliata mustela (L.)

8.57. Idem voor Trigla species

8.58. Idem voor Agonus cataphractus (L.)

8.59. Idem voor Liparis liparis (L.)

8.60. Relatie tussen de wortel uit de mondoppervlakte en de totale lichaamslengte bij Odontogadus merlangus (L.), Gadus morhua L., Ciliata mustela (L.), Agonus cataphractus (L.) en Liparis liparis (L.)

8.61. Relatie tussen de maksimum lengte van de post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden en de wortel uit de mondoppervlakte van enkele demersale vissen

HOOFDSTUK 10

10.1. Kwantitatief konsumptie-produktie-model van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren

Tabel 3.1 - Minimum lengte van eidragende wijfjes van Crangon crangon (L.) in de Noordzee en omgeving.

Gebied	Lengte[a]	Referentie
Noorse kust	36	Wollebaek (1908) in Tiews (1967)
Zuiderzee	43	Havinga (1930)
Aussen Jade	35	Meyer (1935a)
Bristol Channel	45	Lloyd en Yonge (1947)
Severn Estuarium	47	Lloyd en Yonge (1947)
Belgische kust	40	Leloup (1952a)
Baie de l'Aiguillon	44	Lafuste (1953)
Büsum	39	Tiews (1954)
Nederlandse kust	39	Boddeke (1961 en 1962a)
Belgische kust	48	Schockaert (1964)
Solway Firth	40	Mason (1968)
Belgische kust	36	Redant (1972)

a : lengte in mm, gemeten van de top van het scaphoceriet tot de punt van de gestrekte uropoden.

Tabel 3.2 - Groei van Crangon crangon (L.) in de Noordzee en omgeving.

Gebied	Geslacht	Mnd. geb.	Lengte[b] na x jaar			Referentie
			1	2	3	
Zuiderzee	f[a]	1	40	58	74	Havinga (1930)
	f	6	33	58	(80)[c]	
Aussen Jade	f	2	47	71-77	83-90	Meyer (1935b)
Franse kust	f	6	54	70	?	Nouvel-Van Ryssel-berge (1937)
Baie de	f	?	35-53	53-65	59-77	Lafuste (1953)
l'Aiguillon	m	?	35-53	?	?	
Büsum	f	1	55	72	(88)[c]	Tiews (1954)
	f	6	55	72	(90)[c]	
	m	1	41	58	(74)[c]	
	m	6	41	56	(73)[c]	
Aquarium-	f	?	62	?	?	Meixner (1967a en
experimenten	m	?	54	?	?	1969a)
Belgische	f	1	61	75	?	Schockaert (1964,
kust	f	7	61	(71)[c]	?	1968a en 1968b)
	m	1	47	56	?	
	m	7	47	(57)[c]	?	
Belgische	f	1	61	73	?	Redant (1972)
kust	f	6	(65)[c]	(76)[c]	?	
	m	1	45	61	73	
	m	6	(44)[c]	(65)[c]	(76)[c]	

a : f = wijfje / m = mannetje
b : lengte in mm, gemeten van de top van het scaphoceriet tot de punt van de gestrekte uropoden
c : waarde verkregen door ekstrapolatie van de groeikurve

Tabel 3.3 - Overzicht van de maandelijkse bemonsteringen in de Belgische kustwateren.

Jaar	Maand	Westdiep	Vlakte van de Raan
1973	07	H	H
	08	Pl	Pl
	09	Bo	Met
	10	Bo	Bo
	11	Pl	Met
	12	Pl	Pl
1974	01	Pl	Pl
	02	Pl	Pl
	03	Pl	Pl
	04	Bo	Bo
	05	Pl	Pl
	06	Pl	Pl
	07	Pl	Pl
	08	H	H
	09	Fl	Pl
	10	Bo	Bo
	11	Fl	Fl
	12	Fl	Met
1975	01	Pl	Met
	02	Pl	Pl
	03	Met	Pl
	04	Bo	Bo
	05	Pl	Pl
	06	Pl	Pl
	07	H	H
	08	Fl	Pl
	09	H	H
	10	Bo	Bo
	11	Pl	Pl
	12	Pl	Pl
1976	01	Met	Met
	02	Pl	Pl
	03	Pl	Pl
	04	Bo	Met
	05	Bo	Bo
	06	H	H

Fl : plankenvisserij
Bo : bokkenvisserij
H : staalname niet uitgevoerd daar 'Hinders' niet beschikbaar was
Met : staalname niet uitgevoerd gezien de slechte meteorologische omstandigheden

Tabel 4.1 - Schatting van de korrektiefaktoren voor de selektiviteit van de trawl voor post-larvale Crangon crangon (L.).

Lengte-klasse	d_i	$W_i \cdot d_i$	$1/r_i$	m_i	s_i	$s_i \cdot d_i$	$s_i \cdot d_i \cdot W_i$
mm	$n/10^4 m^2$	$g/10^4 m^2$				$n/10^4 m^2$	$g/10^4 m^2$
11-15	2.00	0.02	200.00	1.27	254.00	508.00	5.08
16-20	26.94	0.84	200.00	1.27	254.00	6842.76	213.36
21-25	114.98	7.85	66.67	1.27	84.67	9735.36	664.66
26-30	292.09	37.27	16.67	1.27	21.17	6183.54	789.01
31-35	599.02	128.84	6.25	1.27	7.94	4756.22	1022.99
36-40	898.86	302.70	2.63	1.27	3.34	3002.19	1011.02
41-45	1067.14	532.30	1.49	1.27	1.89	2016.90	1006.05
46-50	995.42	704.31	1.18	1.27	1.50	1493.13	1056.46
51-55	649.92	630.06	1.06	1.11	1.18	766.91	743.47
56-60	517.95	668.71	1.02	1.11	1.13	585.28	755.64
61-65	319.67	536.76	1.00	1.11	1.11	354.83	595.80
66-70	126.94	271.70	1.00	1.11	1.11	140.90	301.59
71-75	40.00	107.27	1.00	1.11	1.11	44.40	119.07
76-80	2.91	9.63	1.00	1.11	1.11	3.23	10.69
81-85	0.05	0.20	1.00	1.11	1.11	0.06	0.22
Som	5653.88	3938.46				36433.71	8295.11

Som $s_i \cdot d_i$ / Som d_i = 6.44 = S_n

Som $s_i \cdot W_i \cdot d_i$ / Som $W_i \cdot d_i$ = 2.11 = S_g

Verklaring van de afkortingen en symbolen : cf. par. 4.2.1.2.

Tabel 4.2 - Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van post-larvale Crangon crangon (L.).

Periode	$d_{i,s,y}$ Westdiep					$d_{i,s,y}$ Vlakte van de Raan					$d_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b}$
	17	19	23	24	25/91	2	30	35	37	38			
						Abondantie in aantal individuen/10^4 m^2							
73/74	16072	10313	15384	1149	4312	2639	9181	4694	6572	4981	7530	96983	
											± 5116	± 65895	
74/75	4729	2325	2434	503	802	1389	2970	1822	1377	3098	2145	27626	
											± 1254	± 16149	
75/76	11282	11430	6594	766	7705	5507	2284	7352	7682	8164	6877	88571	
											± 3395	± 43730	
73/76													71060
													± 37849
						Biomassa in gram vers gewicht/10^4 m^2							
73/74	14894	10008	13702	1316	4586	2507	6404	3880	5073	3659	6603	27864	
											± 4690	± 19793	
74/75	2752	1695	2020	549	634	1088	2225	1537	897	1907	1530	6458	
											± 726	± 3065	
75/76	6584	7693	5465	864	6843	3808	2051	4767	4896	5821	4879	20590	
											± 2139	± 9028	
73/76													18304
													± 10885

Verklaring van de symbolen : cf. par. 4.2.1

Tabel 5.1 - Berekening van de dagelijkse voedselopname van post-larvale Crangon crangon (L.).

L_0	L_1	L_2	C_{0-2}	C_{1-2}	A_1	A_2	dA	$C_{d,I}$	W_1	W_2	$\bar{W}$	$C_{d,W}$	f_W	$\bar{C}_{d,s}$	$\bar{C}_{d,p}$	$\bar{\bar{C}}_{d,p}$
mm	mm	mm	mg dw	mg dw	dagen	dagen	dagen	mg dw/dag/individu	g ww	g ww	g ww	mg dw/dag/g dw		mg dw/dag/g dw	mg dw/dag/g dw	mgC/dag/mg C
								Wijfjes								
10.5	10.5	20.0	19.4	19.4	18	110	92	0.21	0.01	0.05	0.02	36.36	0.026			
	20.5	30.0	106.9	87.5	110	168	58	1.51	0.05	0.16	0.10	52.02	0.175			
	30.5	40.0	223.8	116.9	168	200	32	3.65	0.16	0.40	0.27	46.66	0.245	31.99		
	40.5	50.0	378.4	154.6	200	245	45	3.44	0.40	0.82	0.59	20.08	0.249			
	50.5	55.0	600.7	222.3	245	289	44	5.05	0.82	1.09	0.96	18.15	0.305			
															31.98	0.032
								Mannetjes							32.13	0.032
10.5	10.5	20.0	21.2	21.2	18	118	100	0.21	0.01	0.05	0.02	36.55	0.026			
	20.5	30.0	130.9	109.7	118	175	57	1.92	0.05	0.16	0.10	66.36	0.175			
	30.5	40.0	252.4	121.5	175	212	37	3.28	0.16	0.40	0.27	41.94	0.245	31.92		
	40.5	50.0	447.1	194.7	212	278	66	2.95	0.40	0.82	0.59	17.24	0.249			
	50.5	55.0	770.5	323.4	278	352	74	4.37	0.82	1.09	0.96	15.70	0.305			

ww : 'wet weight' = vers gewicht
dw : 'dry weight' = droog gewicht

Verklaring van de symbolen : cf. par. 5.2.2

Tabel 6.1 - Inventaris van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren. (1)

Classis PETROMYZONES

Petromyzonidae

Lampetra fluviatilis (L.) - rivierprik

Classis ELASMOBRANCHII

Carcharhinidae

Galeorhinus galeus (L.) - ruwe haai

Triakidae

Mustelus mustelus (L.) - gladde haai

Scyliorhinidae

Scyliorhinus canicula (L.) - hondshaai

Rajidae

Raja clavata L. - stekelrog

Dasyatidae

Dasyatis pastinaca (L.) - pijlstaartrog

Classis TELEOSTOMI

Clupeidae

Clupea harengus L. - haring

Sprattus sprattus (L.) - sprot

Alosa alosa (L.) - elft

Alosa fallax (Lacépède) - fint

Engraulidae

Engraulis encrasicholus (L.) - ansjovis

Salmonidae

Salmo trutta L. - zeeforel

Anguillidae

Anguilla anguilla (L.) - paling

Belonidae

Belone belone (L.) - geep

Tabel 6.1 - Inventaris van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren. (2)

Classis TELEOSTOMI (vervolg)

Gadidae

- Pollachius pollachius (L.) - pollak
- Odontogadus merlangus (L.) - wijting
- Trisopterus luscus (L.) - steenbolk
- Gadus morhua L. - kabeljauw
- Merluccius merluccius (L.) - heek
- Enchelyopus cimbrius (L.) - vierdradige meun
- Ciliata mustela (L.) - vijfdradige meun

Gasterosteidae

- Gasterosteus aculeatus L. - driedoornige stekelbaars

Syngnathidae

- Syngnathus acus L. - grote zeenaald
- Syngnathus rostellatus Nilsson - kleine zeenaald

Zeidae

- Zeus faber L. - zonnevis

Mugilidae

- Mugil labrosus Risso - diklippige harder

Atherinidae

- Atherina presbyter Cuvier - koornaarvis

Serranidae

- Morone labrax (L.) - zeebaars

Carangidae

- Trachurus trachurus (L.) - horsmakreel

Sparidae

- Spondyliosoma cantharus (L.) - zeekarper

Mullidae

- Mullus surmulletus L. - mul

Trachinidae

- Trachinus vipera Cuvier - kleine pieterman

Blennidae

- Blennius gattorugine Brünnich - gehoornde slijmvis

Tabel 6.1 - Inventaris van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren. (3)

Classis TELEOSTOMI (vervolg)

Ammodytidae

Ammodytes lanceolatus (1e Sauvage) - smelt

Ammodytes lancea Yarrell - zandspiering

Gymnammodytes semisquamatus Jourdain - naakte zandspiering

Callionymidae

Callionymus lyra L. - pitvis

Callionymus reticulatus Cuvier en Valenciennes - rasterpitvis

Scombridae

Scomber scombrus L. - makreel

Gobiidae

Aphya minuta (Risso) - glasgrondel

Pomatoschistus species - grondel

Triglidae

Trigla gurnardus L. - grauwe poon

Trigla cuculus L. - Engelse poon

Trigla lucerna L. - rode poon

Cottidae

Myxocephalus scorpius (L.) - zeedonderpad

Taurulus bubalis (Euphrasen) - groene zeedonderpad

Agonidae

Agonus cataphractus (L.) - harnasmannetje

Cyclopteridae

Liparis liparis (L.) - slakdolf

Liparis montagui Donovan - kleine slakdolf

Cyclopterus lumpus L. - snotdolf

Bothidae

Arnoglossus laterna (Walbaum) - schurftvis

Scophthalmus maximus (L.) - tarbot

Scophthalmus rhombus (L.) - griet

Tabel 6.1 - Inventaris van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren. (4 en slot)

Classis TELEOSTOMI (vervolg)

Pleuronectidae

Limanda limanda (L.) - schar

Platichthys flesus (L.) - bot

Pleuronectes platessa L. - schol

Microstomus kitt (Walbaum) - tongschar

Soleidae

Buglossidium luteum (Risso) - dwergtong

Solea solea (L.) - tong

Tabel 6.2 - Densiteiten (aantallen/10^5 m^2) van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren. (1)

	Densiteit per bestandsopname						Gemiddelde
Periode bemonsteringen	10.73	04.74	10.74	04.75	10.75	05.76	
Nummer bestandsopname	8	9	10	11	12	13	
Aantal bemonsterde stations	34	34	35	35	34	34	
Lampetra fluviatilis (L.)	Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
Galeorhinus galeus (L.)	Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
Mustelus mustelus (L.)	Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
Scyliorhinus canicula (L.)	++	++	-	++	-	++	++
° Raja clavata L.	2	++	-	2	1	2	1
Dasyatis pastinaca (L.)	Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
• Clupea harengus L.	201	39	50	7	145	20	77
° Sprattus sprattus (L.)	750	75	258	309	517	168	346
Alosa alosa (L.)	Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
Alosa fallax (Lacépède)	-	-	-	++	-	-	++
° Engraulis encrasicholus (L.)	-	-	-	-	25	++	4

Tabel 6.2 - Densiteiten (aantallen/10^5 m^2) van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren. (2)

Salmo trutta L.		Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
° Anguilla anguilla (L.)		3	-	1	-	4	++	1
° Belone belone (L.)		++	-	1	-	2	-	++
Pollachius pollachius (L.)		-	-	++	-	-	-	++
° Odontogadus merlangus (L.)	I	57	31	206	79	96	53	87
	II	9	41	51	64	24	16	34
	III	12	4	9	1	11	++	6
	Som	79	76	266	145	131	69	128
Trisopterus luscus (L.)		108	63	123	152	975	190	268
° Gadus morhua L.	I	2	-	++	1	8	-	2
	II	1	-	-	++	-	++	++
	III	3	1	++	1	++	1	1
	Som	6	1	1	3	8	1	3
Merluccius merluccius (L.)		Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
Enchelyopus cimbrius (L.)		-	-	-	1	2	-	++
Ciliata mustela (L.)		23	9	6	16	34	15	17
Gasterosteus aculeatus L.		1	++	-	3	9	6	3
Syngnathus species		2	22	24	15	16	10	15
Zeus faber L.		Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++

Tabel 6.2 - Densiteiten (aantallen/10^5 m^2) van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren. (3)

Mugil labrosus Risso	-	-	-	-	++	++	++
Atherina presbyter Cuvier	18	-	++	++	2	2	4
Morone labrax (L.)	Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
° Trachurus trachurus (L.)	2	-	2	1	31	++	6
Spondyliosoma cantharus (L.)	Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
Mullus surmulletus L.	Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
Trachinus vipera Cuvier	-	++	-	-	-	1	++
Blennius gattorugine Brünnich	Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
Ammodytes lanceolatus (le Sauvage)	-	4	1	++	-	1	1
Ammodytes lancea Yarrell	-	-	-	1	-	4	++
Gymnammodytes semisquamatus Jourdain	Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
Aphia minuta (Risso)	15	33	1	41	-	1	15
Pomatoschistus species	25729	1657	5969	2321	4996	934	6934
° Trigla gurnardus L.	-	-	-	-	-	2	++
° Trigla lucerna L.	29	4	3	5	11	82	22
Trigla cuculus L.	Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++

Tabel 6.2 - Densiteiten (aantallen/10^5 m^2) van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren. (4)

Myxocephalus scorpius (L.)		-	1	-	-	-	-	++
Taurulus bubalis (Euphrasen)		Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
Agonus cataphractus (L.)		479	16	448	32	885	144	334
Liparis liparis (L.)		103	6	51	4	28	23	36
Liparis montagui Donovan		Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
Cyclopterus lumpus L.		2	-	2	-	-	-	++
Callionymus species		341	88	204	211	278	44	194
° Scomber scombrus L.		Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
° Arnoglossus laterna (Walbaum)		-	-	-	++	2	++	++
° Scophthalmus maximus (L.)		Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
° Scophthalmus rhombus (L.)		Niet waargenomen gedurende bestandsopnamen						++
° Limanda limanda (L.)	I	335	108	648	413	446	85	339
	II	1	12	4	20	22	24	14
	III	7	74	23	48	39	94	48
	IV	1	20	12	17	5	32	14
	Som	344	214	687	498	512	235	415

Tabel 6.2 - Densiteiten (aantallen/10^5 m^2) van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren. (5)

° Platichthys flesus (L.)		5	14	2	7	3	14	8
° Pleuronectes platessa L.	I	94	31	++	3	103	25	43
	II	21	29	5	4	25	11	16
	III	2	14	20	7	2	1	8
	IV	10	37	29	14	9	6	18
	Som	126	111	55	29	140	44	84
° Microstomus kitt (Walbaum)		-	-	++	-	-	1	++
° Bugglossidium luteum (Risso)		-	-	-	-	-	4	++
° Solea solea (L.)	I	596	115	24	24	579	275	269
	II	10	13	4	6	3	50	14
	III	1	3	3	4	-	1	2
	IV	2	6	-	2	1	4	2
	Som	610	136	31	36	583	330	288

° : naar originele gegevens van DE CLERCK, CLOET en REDANT (1974a, 1974b, 1975 en niet-gepubliceerde gegevens)

\- : species niet waargenomen gedurende bedoelde bestandsopname

++ : densiteit kleiner dan 1 exemplaar per 100 000 m^2

Tabel 6.2 - Densiteiten (aantallen/10^5 m^2) van de ichthyofauna in de Belgische kustwateren. (6 en slot)

Lengteklassen :

Odontogadus merlangus (L.)	I	kleiner dan 22 cm
	II	22 tot 30 cm
	III	groter dan 30 cm
Gadus morhua L.	I	kleiner dan 22 cm
	II	22 tot 35 cm
	III	groter dan 35 cm
Limanda limanda (L.)	I	kleiner dan 11 cm
	II	11 tot 14 cm
	III	15 tot 19 cm
	IV	groter dan 19 cm
Pleuronectes platessa L.	I	kleiner dan 13 cm
	II	13 tot 19 cm
	III	20 tot 24 cm
	IV	groter dan 24 cm
Solea solea (L.)	I	kleiner dan 13 cm
	II	13 tot 19 cm
	III	20 tot 23 cm
	IV	groter dan 23 cm

Verklaringen bij de tabellen 6.3 tot en met 6.15.

1° kolom : volgnummer

2° kolom : herkomst van de geanalyseerde vissen

3° kolom : lengteklasse(n) (in cm) of ouderdomsklasse(n) van de geanalyseerde vissen

4° kolom : boven : totaal aantal geanalyseerde vissen
onder : aantal vissen met herkenbare maaginhoud

5° kolom : samenstelling van de voeding

a : phytoplankton	h : Ophiuroidea	o : Euphausiacea
b : Anthozoa	i : Echinoidea	p : Decapoda
c : Polychaeta	j : Copepoda	q : andere Crustacea
d : Lamellibrachia	k : Amphipoda	r : Pisces
e : Gastropoda	l : Schizopoda	s : andere diergroepen
f : Cephalopoda	m : Cumacea	
g : Asteroidea	n : Isopoda	

onderlijnd symbool : eieren en/of larven (bvb. <u>r</u> : eieren en/of larven van Pisces)

6° kolom : percentage van de maaginhouden waarin Crangon crangon (L.) of Crangon species werd aangetroffen
boven : ten opzichte van alle geanalyseerde vissen
onder : ten opzichte van vissen met herkenbare maaginhoud

7° kolom : gemiddeld aantal Crangon crangon (L.) of Crangon species per maaginhoud
boven : ten opzichte van alle geanalyseerde vissen
onder : ten opzichte van vissen met herkenbare maaginhoud
-- : geen Crangon crangon (L.) of Crangon species in de voeding aangetroffen
x : Crangon crangon (L.) of Crangon species in de voeding aanwezig maar geen numerieke gegevens gekend
? : aanwezigheid van Crangon crangon (L.) of Crangon species mogelijk maar niet uitdrukkelijk vermeld

8° kolom : referentie

Kleine letters 'a', 'b', ..., 'aa' verwijzen naar verklaringen aan het einde van de tabel

Tabel 6.3 - Voeding van Raja clavata L.

001 Noordzee N	?	7 7	----------k----p---	x	x	Scott (1902)
002 Noordzee	?	68 63	--c-ef----k----p-r-	70.6[a] 76.2[a]	x x	Todd (1905
003 Noordzee	?	64 58	--cd------k----p-r-	60.9[a] 67.2[a]	2.14[a] 2.36[a]	Todd (1907)
004 Deense kust	?	4	--c-------k----p---	--	--	Blegvad (1917)
005 Kanaal	5.0-65.0	167 158	--c-------kl-n-p-r-	9.6[b] 10.1[b]	x x	Steven (1930)
006 Belgische kust	13.0-26.0	46 46	---------------p---	100.0 100.0	10.37 10.37	Gilis (1952a)
007 Ierse Zee Liverpool Baai Bristol Kanaal Noordzee Z	10.0-29.0	71 71	--c-------k---op-r-	83.0	x	Holden en Tucker (1974)
	30.0-49.0	224 214	--c-------k---op-r-	27.0	x	
	50.0-69.0	121 115	--c--f----k----p-r-	37.0	x	
	70.0-89.0	104 89	--c-------------p-r-	20.0	x	
	90.0-109.0	25 19	--c-------------p-r-	5.0	x	
	10.0-109.0	545 508	--c--f----k---op-r-	35.0	x	

a : Crangon species
b : Crangonidae

Tabel 6.4 - Voeding van Clupea harengus L. (1)

001	Schotse kust	?	? 1548	--cd-----jkl----qrs	--	--	Brook en Calderwood (1886)
002	Noordzee N	?	164 72	---------jkl-----r-	--	--	Scott (1888b)
003	Noordzee N	5.0-30.0	157	---d-----j-l---pq-s	--	--	Scott (1902)
004	Noordzee N	?	516	---------jkl---p-r-	--	--	Scott (1907)
005	Noordzee	?	15 14	----------------r-	--	--	Todd (1907)
006	Deense kust	9.0-33.0	107	--cd-----jkl----qr-	--	--	Blegvad (1917)
007	Deense kust	0.5- 3.5	?	a--------j------q--	--	--	Jespersen (1928)
		4.0- 5.0	?	--cd-----j------q--	--	--	
		6.0-17.0	?	--c-e----jklm--pq-s	--	--	
		17.0-30.0	?	--cde----jklm--pqrs	--	--	
008	Deense kust Bornholm	?	4560 2976	---d-----jklmn--qrs	--	--	Jespersen (1936)
009	Noordzee N en C	?	34124	---------jkl---pqrs	--	--	Savage (1937)
010	IJsland	Larven en 0-groep	?	a---e----j----o---s	--	--	Jespersen (1940)
011	Gulf of Maine USA	?	?	a--------jk---o--rs	--	--	Bigelow en Schroeder (1953)

Tabel 6.4 - Voeding van Clupea harengus L. (2)

012 Noordzee Fladen en Dogger	22.0-30.0	1200[a] 310[a]	---------j-l-------	--	--	Gilis (1951b)
013 Noordzee Z	19.0-30.0	680[b] 3[b]	---------j---------	--	--	Gilis (1951b)
014 Noordzee Fladen en Dogger	19.0-31.0	1044[a] 81[a]	---------j-l-------	--	--	Gilis (1952b)
015 Noordzee Z	20.0-29.0	942[b] 8[b]	---------j---------	--	--	Gilis (1952b)
016 Noordzee Fladen en Dogger	20.0-31.0	1100[a] 92[a]	---------j-l-------	--	--	Gilis (1953)
017 Noordzee Z	18.0-30.0	674[b] 65[b]	---------j---------	--	--	Gilis (1953)
018 Noordzee Fladen en Dogger	21.0-31.0	1537[a] 80[a]	---------j-l-------	--	--	Gilis (1954)
019 Noordzee Z	20.0-30.0	1093[b] 109[b]	---------j---------	--	--	Gilis (1954)
020 Noordzee Fladen en Dogger	19.0-30.0	1452[a] 85[a]	---------j-l-------	--	--	Gilis (1955)
021 Noordzee Z	21.0-30.0	1156[b] 0[b]	-------------------	--	--	Gilis (1955)
022 Noordzee Fladen en Dogger	21.0-31.0	1195[a] 6[a]	---------j---------	--	--	Gilis (1956)

Tabel 6.4 - Voeding van Clupea harengus L. (3)

023 Noordzee Z	19.0-31.0	755[b] 32[b]	---------j---------	--	--	Gilis (1956)
024 Noordzee Smalls Deep	21.0-32.0	665[a] 17[a]	---------j-l-------	--	--	Gilis (1956)
025 Noordzee Z	20.0-30.0	1050[a] 18[a]	---------j---------	--	--	Gilis (1957)
026 Kanaal	20.0-30.0	170[b] 0[b]	-------------------	--	--	Gilis (1957)
027 Noordzee Fladen, Dogger en Kanaal	20.0-32.0	1859[ab] 16[ab]	---------j---------	--	--	Gilis (1958)
028 Noordzee Smalls Deep	22.0-31.0	636[a] 158[a]	------------------s	--	--	Gilis (1958)
029 Kanaal	20.0-31.0	1570 0	-------------------	--	--	Gilis (1961)
030 Noordzee Sandettie	18.0-31.0	25859[c] 259[c]	---------j-------r-	--	--	Gilis (1962)[c]
031 Noordzee Sandettie	20.0-30.0	570 4	---------j-------r-	--	--	Gilis (1963)
032 Noordzee Sandettie	22.0-30.0	447 0	-------------------	--	--	Gilis (1965a)
033 Noordzee Z	22.0-32.0	355 0	-------------------	--	--	Gilis (1965b)

Tabel 6.4 - Voeding van Clupea harengus L. (4 en slot)

034 Duitse Bocht	larven	1461	--cde----j------q-s	--	--	Hentschel (1950)
035 Noorse kust	?	?	---------j----o----	--	--	Pavshtiks en Rudakova (1962)
036 Ierse Zee	8.0-31.0	1767	a-c------jkl--opqrs	--	--	Rice (1963)
037 Baltische Zee	?	21	---------j------q--	--	--	Filuk et all. (1965)
038 Baltische Zee	0.6- 3.4 larven	278 124	---------j---------	--	--	Wosnitza (1975)
039 Noordzee Z	10.0-15.0	25	---------jk---o--rs	--	--	Daan (1976)
	15.0-20.0	144	---------jkl--op-rs	?	0.04[d]	
	20.0-30.0	142	---------jkl--op-rs	?	0.01[d]	
	10.0-30.0	311	---------jkl--op-rs	?	0.02[d]	
040 Baltische Zee	?	?	---------jklm--pqrs	0.34[e]	x	Zalachowski et all. (1976)

a : zgn. volle haring
b : zgn. ijle haring
c : samenvattende publikatie
d : Decapoda
e : gewichtspercentage van Crangon t.o.v. totale jaarlijks opgenomen hoeveelheid voedsel. Onbekend of het gaat om larvale dan wel om post-larvale individuën.

Tabel 6.5 - Voeding van Sprattus sprattus (L.)

001 Noordzee N	8.0-14.0	33	---------j--m--pq--	--	--	Scott (1902)
002 Deense kust	7.0-15.0	50	---d-----j---------	--	--	Blegvad (1917)
003 Zweedse kust	?	?	---------j---------	--	--	Hessle (1927)
004 Noordzee	?	± 6000 62	a--------j---------	--	--	Robertson (1938)
005 Belgische kust	5.0-16.0	2777 433	---------j---------	--	--	Gilis (1950)
006 Belgische kust	?	112	---------j---------	--	--	Leloup (1954)
007 Golf van Gascogne	?	?	---------j-----p---	?	?	Porché (1974)
008 Baltische Zee	0.8- 2.3 larven	102 53	---------j---------	--	--	Wosnitza (1975)
009 Noordzee Z	7.0-10.0	110	---------j-------r-	--	--	Daan (1976)
	10.0-15.0	139	---------j-------r-	--	--	
	15.0-20.0	5	---------j-l-----r-	--	--	
	7.0-20.0	254	---------j-l-----r-	--	--	
010 Golf van Gascogne	?	?	---------j----op---	?	?	Porché (1976)
011 Baltische Zee	?	?	---------j------q--	--	--	Zalachowski et all. (1976)

Tabel 6.6 - Voeding van Anguilla anguilla (L.).

001	Noordzee N en Schotse kust	35.0-60.0	19 10	--c-------k----pqr-	--	--	Scott (1902)
002	Deense kust [a]	?	457	--cde-----kl-n-p-rs	0.8	x	Blegvad (1917)
003	Deense kust [b]	?	184	-bcde-----k--n-p-rs	--	--	Blegvad (1917)
004	Deense kust [c]	7.0-93.0	641	-bcde-----kl-n-p-rs	0.5	x	Blegvad (1917)
005	Deense kust Limfjord	27.0-52.0	93 69	--cde--------n-p-rs	6.4 8.7 5.9 [d]	x	Larsen (1936)
006	Belgische kust	25.0-53.0	2 2	---------------p---	100.0 100.0	8.50 8.50	Gilis (1952a)
007	Baltische Zee	?	31	----------------qrs	--	--	Filuk et all. (1965)

a : levensgemeenschap d-type
b : levensgemeenschap Limfjord-type
c : synthese van a en b
d : gewichtspercentage van Crangon t.o.v. de totale maaginhoud

Tabel 6.7 - Voeding van Odontogadus merlangus (L.) (1)

001 G Schotland	?	± 400 268	--cd------k----p-rs	± 28.5[a] 42.5[a]	0.60[a] 0.90[a]	Matthews (1887)
002 Noordzee Firth of Forth	?	282 141	--cd----------p-r-	11.3[a] 22.7[a]	x x	Smith (1889)
003 Noordzee St Andrews Bay	?	80 34	--c--f----kl---p-r-	2.5[a] 5.9[a]	x x	Smith (1889)
004 Noordzee Firth of Forth	?	74 17	---------------p-r-	9.5[a] 41.0[a]	x x	Smith (1889)
005 Noordzee Aberdeen Bay	?	18 3	--c--f-h----------	--	--	Smith (1889)
006 Noordzee N	?	112 22	--c--f-h-------p-r-	4.5[a] 22.7[a]	x x	Smith (1889)
007 Noordzee N	?	27 14	---------------p-r-	18.5[a] 35.7[a]	x x	Smith (1889)
008 Noordzee Firth of Forth	?	286 157	--cd------k----p-r-	7.0[a] 12.7[a]	x x	Smith (1890)
009 Noordzee St Andrews Bay	?	12 5	---------------pqr-	--	--	Smith (1890)
010 Noordzee Firth of Forth	?	27 7	---------------p-r-	--	--	Smith (1890)
011 O Schotland	?	20 8	---d----------p-r-	5.0[a] 12.5[a]	x x	Smith (1890)

Tabel 6.7 - Voeding van Odontogadus merlangus (L.). (2)

012	Noordzee	?	62	--c------i-kl---p-rs	1.6[a]	x	Smith (1890)
	Moray Firth		37		2.7[a]	x	
013	Noordzee	?	247	--cd-f-h--klm--p-rs	8.5[a]	x	Smith (1891)
	Firth of Forth		112		18.8[a]	x	
014	Noordzee	?	20	--c--f----k----p-r-	10.0[a]	x	Smith (1891)
	St Andrews Bay		18		11.1[a]	x	
015	O Schotland	?	64	--cd------kl-n-p-r-	3.1[a]	x	Smith (1891)
			49		4.1[a]	x	
016	Noordzee	?	35	---------------p-r-	--	--	Smith (1891)
	Moray Firth		11				
017	Noordzee	?	29	---d-f---jk----p-rs	10.3[a]	x	Smith (1891)
	Moray Firth		19		15.8[a]	x	
018	Noordzee	?	1050[b]	-bcdef----klm--p-r-	10.2[a]	x	Smith (1892)[b]
	Firth of Forth		539[b]		19.9[a]	x	
019	Noordzee	?	235	--cd-f----k----p-r-	14.5[a]	x	Smith (1892)
	Firth of Forth		127		26.8[a]	x	
020	Noordzee	?	25	--c------------p-r-	4.0[a]	x	Smith (1892)
	St Andrews Bay		11		9.1[a]	x	
021	Noordzee N en Schotse kust	9.0-25.0	255	--c--f-h-jkl---pqrs	x	x	Scott (1902)
022	Noordzee	?	101	--cd-------l---p-r-	27.7[a]	x	Todd (1905)
			96		29.2[a]	x	

Tabel 6.7 - Voeding van Odontogadus merlangus (L.). (3)

023 Noordzee	9.0-15.0	8	----------p-r-	x	x	Redeke (1906)
Waddenzee		7				
024 Noordzee Z	5.0-49.0	154	--c---------p-r-	x	x	Redeke (1906)
		65				
025 Noordzee N	16.0-46.0	212	--cd--------p-r-	x	x	Redeke (1906)
		64				
026 Noordzee	15.0-24.0	38	--c-------l---p-r-	76.3[a]	0.82[a]	Todd (1907)
Knoll Deep		38		76.3[a]	0.82[a]	
	25.0-34.0	66	----------l---p-r-	25.8[a]	0.33[a]	
		38		44.7[a]	0.58[a]	
027 Noordzee [c]	?	293	--cdef-h---l---p-r-	23.5[a]	0.46[a]	Todd (1907)
		206		33.5[a]	0.66[a]	
028 Deense kust	4.0-32.0	125	--c----h--klmn-p-r-	x	x	Blegvad (1917)
029 Kanaal	5.0-25.0	136	--c-------kl---p-r-	2.9[d]	x	Steven (1930)
		122		3.3[d]	x	
030 Duitse Bocht	12.0-21.0	185	--cd---h--klm--p-r-	x	x	Hertling (1938)
		142				
	14.0-32.0	156	--cd---h--klm--p-r-	x	x	
		129				
	25.0-43.0	61	---d------klm--p-r-	x	x	
		48				

Tabel 6.7 - Voeding van Odontogadus merlangus (L.) (4)

031 Duitse Bocht Westel. deel	14.0-32.0	25 18	---d------klm--p-r-	x	x	Hertling (1938)
	25.0-43.0	7 4	----------------r-	--	--	
032 Nederlandse kust	14.0-32.0	25 18	--cd----------p-r-	x	x	Hertling (1938)
033 Deense kust	14.0-32.0	4 4	---d------klm--p---	x	x	Hertling (1938)
034 Baltische Zee Skagerak	14.0-32.0	54 42	--cd------klm--p-r-	x	x	Hertling (1938)
035 Noordzee en Skagerak [e]	12.0-43.0	517[e] 405[e]	--cd---h-jklm--pqrs	x	x	Herling (1938) [e]
036 Franse kust	?	?	-----f---------p-r-	?[f]	?[f]	Desbrosses (1941)
037 Belgische kust	10.0-19.0	72 61	---------------p-r-	81.9 96.7	2.07 2.44	Gilis (1952a)
038 Noordzee N	< 21.0	1844[g]	--c--f----kl---pqr-	12.7[h]	x	Jones (1954)
	21.0-25.0	697[g]	--c--f-h--kl---pqr-	22.8[h]	x	
	26.0-30.0	476[g]	--c-ef----kl---pqr-	14.1[h]	x	
	31.0-35.0	310[g]	-----f----kl---pqr-	18.1[h]	x	
	36.0-40.0	102[g]	--c--f----k----p-r-	26.5[h]	x	
	41.0-45.0	44[g]	----------k----p-r-	31.8[h]	x	

Tabel 6.7 - Voeding van Odontogadus merlangus (L.) (5)

039 Ierse kust W	?	335 218	--c--f-------n-p-r-	44.8[i] 68.8[i]	x x	Elkin (1954)
040 Ierse kust O	?	1103 686	--c--f-h-----n-p-r-	41.7[i] 67.1[i]	x x	Elkin (1954)
041 Ierse kust W	17.0-49.0	1159 620	--c--f---------pqr-	22.6[i] 42.3[i]	x x	Elkin (1955)
042 Ierse kust O	19.0-61.0	1946 1088	--c--f-h-------pqr-	36.0[i] 64.4[i]	x x	Elkin (1955)
043 Noordzee	O-groep	?	--c--------k---op-rs	?	?	Raitt (1961)
044 Duitse Bocht	?	166	--c-------jkl---p-r-	72.3	2.39	Kuhl (unpublished data) in Tiews (1961)
045 Belgische kust	?	1028 414	--c--------kl---p-r-	38.5 95.6	x x	Gilis (1967)
046 Duitse Bocht Elbe-monding	4.0-27.5	286	--c-------jkl---p-r-	70.0	x	Kuhl (1973)
047 Belgische kust	< 21.0	?	--c------------p-r-	54.4[j]	x	De Clerck (1975)
	21.0-29.0	?	--c------------p-r-	60.7[j]	x	
	> 29.0	?	--c------------p-r-	70.0[j]	x	
	totaal	?	--c------------p-r-	61.8[j]	x	
048 Duitse Bocht Elbe-monding	?	238 202	--c-------jkl---p-r-	63.7 75.0	2.29 2.70	Kuhl (1973) in Tiews (1975)

Tabel 6.7 - Voeding van Odontogadus merlangus (L.) (6 en slot)

---

a : Crangon species
b : samenvattende publikatie ; synthese van vier jaar onderzoek
c : inclusief Knoll Deep (cf. 026)
d : Crangonidae
e : samenvatting van 030 t.e.m. 034
f : Caridea ('crevettes') in magen aanwezig maar geen species vermeld
g : vissen met maaginhoud
h : bijna uitsluitend Crangon allmanni Kinahan
i : Crustacea
j : % en aantallen t.o.v. vissen met voedsel in de maag

Tabel 6.8 - Voeding van Trisopterus luscus (L.)

001	Noordzee	?	14	----------p---	28.6[a]	x	Smith (1890)
	Firth of Forth		14		28.6[a]	x	
002	Noordzee	20.0-24.0	2	----------p---	--	--	Scott (1902)
	Aberdeen Bay		1				
003	Noordzee N	19.5-29.0	?	--c--f----kl---p---	x	x	Scott (1903)
004	Noordzee	?	20	----ef---------p-r-	40.0[a]	4.00[a]	Todd (1907)
			20		40.0[a]	4.00[a]	
005	Noordzee	?	?	--c----------p-r-	?[b]	?[b]	Chevey (1929)
006	Kanaal	5.0-35.0	163	--cd---------n-p-r-	0.6[c]	x	Steven (1930)
			158		0.6[c]	x	
007	Belgische kust	10.0-16.0	37	----------kl---p---	81.1	2.54	Gilis (1952a)
			34		88.2	2.76	
008	Duitse Bocht	5.5-26.5	43	----------kl---p-r-	70.0	x	Kuhl (1973)

a : Crangon species
b : Caridea ('crevettes') in magen aanwezig maar geen species vermeld
c : Crangonidae

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (1)

001	Noordzee N en Schotse kust	?	± 300 263	--cdef-hi------pqrs	5.3[a] 6.1[a]	x x	Brook (1886)
002	Schotse kust	3.0- 7.5	37 37	---------jkl-------	--	--	Brook (1887)
		5.0- 7.5	11 11	---------jkl-n-----	--	--	
003	Noordzee Moray Firth	30.0	1 1	----------k----p---	100.0 100.0	1.00 1.00	Fulton (1889)
004	Noordzee Firth of Forth	?	251 211	--cde--h-------pqr-	14.7[a] 17.5[a]	x x	Smith (1889)
005	Noordzee St Andrews Bay	?	16 15	--c------------p-r-	50.0[a] 53.3[a]	x x	Smith (1889)
006	Noordzee Firth of Forth	?	232 198	--cde--hi--l---pqr-	40.1[a] 47.0[a]	x x	Smith (1889)
007	Noordzee N	?	71 25	----e----------p-r-	1.4[a] 4.0[a]	x x	Smith (1889)
008	Noordzee Firth of Forth	?	206 192	--cde-gh-------p-rs	18.9[a] 20.3[a]	x x	Smith (1890)
009	Noordzee St Andrews Bay	?	10 8	--c------------p-r-	10.0[a] 12.5[a]	x x	Smith (1890)
010	Noordzee Firth of Forth	?	27 26	--cd-----------p-r-	33.3[a] 34.6[a]	x x	Smith (1890)

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (2)

011	Noordzee Moray Firth	5.0- 8.0	33 32	-b--e----jk----pqr-	--	--	Smith (1890)
012	Noordzee Firth of Forth	?	139 126	--cde--h---l---pqrs	20.9[a] 23.0[a]	x x	Smith (1891)
013	Noordzee St Andrews Bay	?	21 21	--cd---h-------p-r-	61.9[a] 61.9[a]	x x	Smith (1891)
014	Noordzee Moray Firth	?	20 16	-----f-------n-p-r-	--	--	Smith (1891)
015	Noordzee Firth of Forth	?	727[b] 641[b]	--cdef-h---l-n-pqr-	16.1[a] 18.3[a]	x x	Smith (1892) [b]
016	Noordzee Firth of Forth	?	131 112	--cd-f---------p-r-	8.4[a] 9.8[a]	x x	Smith (1892)
017	Noordzee Annan	5.0- 8.0	18 18	---------jkl---p---	11.1[a] 11.1[a]	x x	Scott (1902)
018	Noordzee N	?	24 24	---de--h-jkl---pqr-	x	x	Scott (1902)
019	Noordzee	?	221 212	--cdef-h--k----p-r-	19.9[a] 20.8[a]	x x	Todd (1905)
020	Noordzee Waddenzee	12.0-30.0	28 23	---------------p-r-	x	x	Redeke (1906)
021	Noordzee Z	8.0-99.0	54 52	--cd-----------p-r-	x	x	Redeke (1906)

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (3)

022 Noordzee N	17.0-98.0	223 214	--cd----------p-r-	x	x	Redeke (1906)
023 Noordzee	?	430 390	--cde--h---l---p-r-	3.5[a] 3.8[a]	0.04[a] 0.05[a]	Todd (1907)
024 Deense kust [c]	?	435	--c-e-----kl-n-p-r-	8.6[m]	x	Blegvad (1917)
025 Deense kust [d]	?	25	--c-------k----p-r-	29.5[m]	x	Blegvad (1917)
026 Deense kust [e]	?	38	--c----h--k----p-r-	8.1[m]	x	Blegvad (1917)
027 Deense kust [f]	?	29	--c-e----------p-rs	5.8[m]	x	Blegvad (1917)
028 Deense kust [g]	?	29	--c-e-----k--n-p-r-	0.8[m]	x	Blegvad (1917)
029 Deense kust [h]	?	52	-bc-e--h--k-m--p-r-	--	--	Blegvad (1917)
030 Deense kust [i]	?	272	-bc-e--h--k----p-r-	0.9[m]	x	Blegvad (1917)
031 Deense kust [j]	?	15	--------------p---	22.0[m]	x	Blegvad (1917)
032 Deense kust [k]	?	17	--c------- ----p-r-	9.3[m]	x	Blegvad (1917)
033 Deense kust [l]	2.5-92.0	912	-bc-e--h--klmn-p-rs	3.2[m]	x	Blegvad (1917)
034 Baltische Zee	21.0-30.0	11 10	----------klmn-p-r-	27.3 30.0	1.27 1.40	Hertling (1928)
	31.0-40.0	39 34	---d------klmn-p-r-	5.1 5.9	0.31 0.35	
	41.0-50.0	30 22	----------kl-n---r-	--	--	

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (4)

	51.0-60.0	25 21	----------k--n---r-	--	--	
	61.0-70.0	26 19	------------n---r-	--	--	
	> 71.0	34 22	---d---h-----n-p-r-	--	--	
	21.0-95.0	165 128	---d---h--klmn-p-r-	3.0 3.9	0.16 0.20	
035 Noordzee Skagerak en Kattegat	< 15.0	16^n	--c-------k------r-	--	--	Poulsen (1931)
	15.0-30.0	22^n	--cde----------p-r-	31.8	x	
	31.0-50.0	4^n	--c------------p-r-	--	--	
	> 51.0	100^n	--c-ef-hi------p-r-	7.0	x	
036 Baltische Zee Kielse Bocht	< 15.0	43^n	--c----h-jklm--p---	14.0	x	Poulsen (1931)
	15.0-30.0	116^n	--cde----jklmn-pqrs	11.2	x	
	31.0-50.0	201^n	--cde--h--klmn-pqrs	14.9	x	
	> 51.0	46^n	--cde--hi--lm--p--s	10.9	x	
037 Baltische Zee	< 15.0	25^n	----------l---p---	16.0	x	Poulsen (1931)
	15.0-30.0	18^n	----------kl-n-p---	11.1	x	
	31.0-50.0	58^n	--cde-----klmn-pqr-	10.3	x	
	> 51.0	10^n	--cd------klm--p---	30.0	x	
038 Newfoundland	?	?	---d-f---------p-r-	?	?	Whiteley et all. (1931)

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (5)

039	Deense kust Limfjord	12.0-40.0	16 12	----e-----k--n-p-r-	56.2 75.0 31.1[m]	x x	Larsen (1936)
040	Vestmann Eil.	?	1245	--cdefghi--l---p-r-	11.8[o]	0.13[o]	Meschkat (1936)
041	Duitse Bocht	21.0-104.0	43 43	-bcde--hi-klm--p-r-	x	x	Hertling (1938)
042	IJsland	larven en 0-groep	?	----e----jk---opq-s	--	--	Jespersen (1940)
043	Newfoundland	?	?	---def-h---l--op-rs	?	?	Thompson (1943)
044	Canadese kust	?	1132	--cde--hi-kl--op-r-	x	1.21[p]	Tremblay (1948)
045	N Noorwegen	larven	450 178	---------j---------	--	--	Wiborg (1948a)
046	N Noorwegen en Spitsbergen	5.0-26.0	? 307	--cd-----jkl-nopqr-	x 22.5[p]	x 0.43[p]	Wiborg (1948b)
047	Groenland	> 50.0	1630 1430	-bcde-ghi--l--op-r-	2.1[q] 2.4[q]	x x	Hansen (1949)
048	Brits Columbia	?	491 416	--c-------k---op-r-	37.1[p] 43.8[p]	? ?	Hart (1949)
049	N Noorwegen	< 30.0	2310	--cd-----jklmnopqrs	--	--	Wiborg (1949)
050	Belgische kust	45.0	1 1	---------------p-r-	100.0 100.0	17.00 17.00	Gilis (1952a)

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (6)

051	Gulf of Maine USA	?	?	--cd-f-hi------p-rs	?^{r}	?^{r}	Bigelow en Schroeder (1953)
052	Canadese Archipel	< 60.0	103 93	-bcde--h--klm-op-r-	?	?	Corbeil (1954)
		60.0-80.0	120 110	-bcdef-h--klm-op-r-	?	?	
		80.0-125.0	26 23	--cd---h--kl--op-r-	?	?	
		Totaal	249 226	-bcdef-h--klm-op-r-	?	?	
053	Arctische Zee Bear Island	?	?	----------k---op-rs	?	?	Graham et all. (1954)
054	Barentz Zee	?	?	--------------op---	--	--	Travin (1957)
055	Baltische Zee	?	± 5000	--c-------klmn-p-r-	?	?	Naumov (1958)
056	Gulf of St Lawrence Canada	11.0-20.0	26	--c-------klm-op-rs	x	x	Powles (1958)
		21.0-30.0	68	--cde-----klm-op-rs	x	x	
		11.0-30.0	88	--cde-----klm-op-rs	x	x	
		31.0-50.0	84	--cde--h--kl--op-r-	x	x	
		51.0-70.0	71	--cde--h--kl--op-r-	x	x	
		71.0-100.0	37	--cde--h--kl--op-r-	x	x	
057	Baltische Zee	> 25.0	± 3600	--c-------klmn-p-rs	x	x	Strzyzewska (1959) en (1962)

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (7)

058	Gulf of Maine USA	0.5- 4.0	126[8]	a--------jk---o--r-	--	--	Marak (1960)
059	Barentz Zee	larven	?	---------j---------	--	--	Sysoeva (1960)
060	Baltische Zee Kustwateren	< 20.0	30	----------l-----r-	--	--	Chrzan (1962)
		21.0-30.0	169	--cd------klmn-p-r-	5.6	x	
		31.0-40.0	630	--cd------klmn-p-r-	10.1	x	
		41.0-50.0	532	--cd------klmn-p-r-	8.2	x	
		51.0-60.0	165	---d------klmn-p-r-	6.8	x	
		61.0-70.0	55	---d-------l-n-p-r-	7.8	x	
		71.0-80.0	10	----------l-n-p-r-	10.0	x	
061	Baltische Zee Open zee	21.0-30.0	111	--cd------klmn-p-r-	2.9	x	Chrzan (1962)
		31.0-40.0	1225	--cd------klmn-p-r-	1.3	x	
		41.0-50.0	952	--cd------klmn-p-r-	2.7	x	
		51.0-60.0	238	--cd------klmn-p-r-	3.2	x	
		61.0-70.0	74	---d------klmn-p-r-	3.0	x	
		71.0-80.0	31	----------l-n---r-	--	--	
		81.0-90.0	15	----------l-n---r-	--	--	
062	Newfoundland	20.0-90.0	?	-bcdefghi-klmnop-r-	?	?	Popova (1962)
063	Groenland	?	12347	--c-------k---op-rs	?	?	Sidorenko (1962)
064	Barentz Zee	?	?	--c------jklmnop-rs	?	?	Baranenkova et all. (1963)

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (8)

065	Barentz Zee	0-groep	?	--c------jklmnop-rs	?	?	Ponomarenko (1963)
066	Noordzee Z en Kanaal	?	214 164	--cdef-h-------p-r-	x	x	Lefranc (1966a) en (1966b)
067	Canadese Archipel Baffin Island	14.0-22.0	6	--c-------k--------	--	--	Patriquin (1967)
		30.0-49.0	59	--cde--hi-k------r-	--	--	
		> 50.0	62	--cde--hi-k------r-	--	--	
068	Noordzee	11.0-20.0	65 64	--c----------opqr-	58.5[a] 59.0[a]	x x	Rae (1967a)
		21.0-50.0	1003 863	--c--f-h-------p-r-	31.8[a] 37.0[a]	x x	
		51.0-106.0	331 306	--c-ef-h-------p-r-	21.1[a] 23.0[a]	x x	
069	Noordzee Firth of Forth	21.0-100.0	322 256	--c-e--h-------p-r-	33.5[t] 42.0[t]	x x	Rae (1967a)
070	Noordzee Firth of Forth	?	721 641	--cdef-h-------p-r-	16.0[a] 18.0[a]	x x	Rae (1967a)
071	Noordzee St Andrews Bay en Bell Rock	21.0-50.0	57 48	--c----h-------p-r-	28.1[a] 33.0[a]	x x	Rae (1967a)
		51.0-100.0	63 58	--c--f-h-------p-r-	11.1[a] 12.0[a]	x x	

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (9)

072 Noordzee Farne Islands	11.0-20.0	60 55	--c-e-----k---opqr-	23.3[a] 25.0[a]	x x		Rae (1967a)
	21.0-50.0	256 226	--cdef--------opqr-	16.8[a] 19.0[a]	x x		
	51.0-100.0	156 142	--c--f--------opqr-	17.9[a] 20.0[a]	x x		
073 Noordzee Schotse kust	21.0-50.0	191 179	--cde--h------opqr-	1.0[a] 1.0[a]	x x		Rae (1967a)
	51.0-100.0	51 49	--c--f-h-------p-r-	--	--		
074 Noordzee Schotse kust	21.0-98.0	175 126	--c-e-----k----p-r-	34.3[t] 48.0[t]	x x		Rae (1967a)
075 Noordzee Z	27.0-94.0	35 30	--c------------p-r-	42.9[t] 50.0[t]	x x		Rae (1967a)
076 Noordzee Z	18.0-50.0	156 134	--c------------p-r-	2.6[a] 3.0[a]	x x		Rae (1967a)
	51.0-110.0	22 21	---d-----------p-r-	--	--		
077 Noordzee Z	21.0-50.0	327 287	-bcde--h--k----p-r-	1.8[a] 2.0[a]	x x		Rae (1967a)
	51.0-104.0	127 112	--cde--h-------p-r-	0.8[a] 1.0[a]	x x		
078 Noordzee Aberdeen Bay	21.0-111.0	1160 889	--cd-f-h-------p-r-	10.7[t] 14.0[t]	x x		Rae (1967a)

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (10)

079 Noordzee Aberdeen Bay	21.0-50.0	383 308	-bc--f-h-------p-r-	19.3[a] 24.0[a]	x x		Rae (1967a)
	51.0-108.0	274 242	-bcdef-h-------p-r-	8.0[a] 9.0[a]	x x		
080 Noordzee Aberdeen Bay	25.0-100.0	1102 714	-bcdef-h--k----p-r-	13.0[a] 20.0[a]	x x		Rae (1967a)
081 Noordzee Buchan Deep	21.0-50.0	543 436	-bcdef--------opqr-	6.4[a] 8.0	x x		Rae (1967a)
	51.0-118.0	519 431	-bcdef---------p-r-	2.5[a] 3.0[a]	x x		
082 Noordzee Buchan Deep	21.0-95.0	228 183	-bc--f---------p-r-	25.9[t] 32.0[t]	x x		Rae (1967a)
083 Noordzee Aberdeen	21.0-50.0	222 190	-bc-ef--------opqr-	12.6[a] 15.0[a]	x x		Rae (1967a)
	51.0-110.0	92 79	-bc-ef---------p-r-	4.3[a] 5.0[a]	x x		
084 Noordzee Turbot Bank	21.0-50.0	154 132	--c--f----k---opqr-	7.1[a] 8.0	x x		Rae (1967a)
	51.0-112.0	134 97	--c-ef---------p-r-	--	--		
085 Noordzee Great Fisher Bank	21.0-50.0	117 91	--c-e-g---kl---p-r-	1.7[a] 2.0[a]	x x		Rae (1967a)
	51.0-120.0	105 80	--cde--h-------p-r-	--	--		

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (11)

086	Noordzee Fladen Ground	21.0-50.0	177 125	--c-ef----k--n-pqr-	4.5[a] 6.0[a]	x x		Rae (1967a)
		51.0-111.0	153 138	--c-e----------p-r-	0.7[a] 1.0[a]	x x		
087	Noordzee Moray Firth Inner	21.0-109.0	523 364	--c-e----------p-r-	3.4[a] 5.0[a]	x x		Rae (1967a)
088	Noordzee Inner Moray Firth	21.0-50.0	258 234	----ef----k--n-pqr-	5.4[a] 6.0[a]	x x		Rae (1967a)
		51.0-90.0	133 116	----ef-h-----n-pqr-	2.2[a] 3.0[a]	x x		
089	Noordzee NW Moray Firth	30.0-90.0	58 39	-----f---------p-r-	--	--		Rae (1967a)
090	Noordzee NW Moray Firth	21.0-50.0	96 84	--c--f-h-------p-r-	1.0[a] 1.0[a]	x x		Rae (1967a)
		51.0-110.0	57 39	--c--f-h-------p-r-	--	--		
091	Noordzee ZO Moray Firth	21.0-109.0	34 33	--c--f-h-----n-pqr-	--	--		Rae (1967a)
092	Noordzee ZO Moray Firth	21.0-50.0	135 111	--c----h-------p-r-	12.6[a] 15.0[a]	x x		Rae (1967a)
		51.0-100.0	160 143	--cdef-h-------p-r-	8.8[a] 10.0[a]	x x		

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (12)

093 Noordzee NO Moray Firth	26.0-95.0	67 53	---d----------p-r-	--	--	Rae (1967a)
094 Noordzee NO Moray Firth	21.0-50.0	259 219	-------h-------p-r-	0.8[a] 1.0[a]	x x	Rae (1967a)
	51.0-99.0	90 78	--cd--gh-------p-r-	1.0[a] 1.0[a]	x x	
095 Noordzee O Moray Firth	24.0-98.0	101 72	--c--f---------p-r-	3.0[a] 4.0[a]	x x	Rae (1967a)
096 Noordzee Ling Bank en Coral Bank	21.0-50.0	153 121	----e-----kl-n-pqr-	10.5[a] 13.0[a]	x x	Rae (1967a)
	51.0-109.0	172 118	--c--f-------nop-r-	2.9[a] 4.0[a]	x x	
097 Noordzee Orkney Eil.	21.0-50.0	233 204	---d-f---------p-r-	1.7[a] 2.0[a]	x x	Rae (1967a)
	51.0-96.0	54 52	--c------------p-r-	--	--	
098 Noordzee Foula en Scalloway Deep	21.0-50.0	222 203	--c------------p-r-	0.9[a] 1.0[a]	x x	Rae (1967a)
	51.0-65.0	21 17	--c------------p-r-	--	--	
099 Noordzee Foula en Scalloway Deep	24.0-50.0	117 96	--c-------k----p-r-	7.7[a] 9.0[a]	x x	Rae (1967a)
	51.0-115.0	114 77	--c------------p-r-	1.8[a] 3.0[a]	x x	

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (13)

100	Noordzee Shetland Grounds	21.0-50.0	251 211	--cde---------opqr-	6.8[a] 8.0[a]	x x	Rae (1967a)
		51.0-109.0	234 192	--c-ef-hi-----opqr-	1.7[a] 1.9[a]	x x	
101	Noordzee Shetland Grounds	31.0-93.0	71 60	--c-ef-h-----n-pqr-	2.8[a] 3.0[a]	x x	Rae (1967a)
102	Noordzee N	23.0-104.0	69 60	--c----h-------p-r-	--	--	Rae (1967a)
103	Noordzee N	21.0-50.0	319 257	---def-------nop-r-	2.5[a] 3.0[a]	x x	Rae (1967a)
		51.0-116.0	359 292	--cdef-h-------p-r-	0.8[a] 1.0[a]	x x	
104	Noordzee N Schotland	21.0-50.0	182 170	--c-ef-- ------p-r-	1.0[a] 1.0[a]	x x	Rae (1967a)
		51.0-102.0	319 277	--cd-f-h-------p-r-	1.0[a] 1.0[a]	x x	
105	Noordzee N Schotland	35.0-109.0	109 96	---d-f-h-----n-pqr-	--	--	Rae (1967a)
106	Noordzee Butt of Lewis	33.0-50.0	59 51	--c-------k----p-r-	5.0[a] 6.0[a]	x x	Rae (1967a)
		51.0-100.0	139 112	--c--f---------p-r-	--	--	
107	Noordzee North Minch	29.0-50.0	58 46	-------h-------p-r-	--	--	Rae (1967a)
		51.0-108.0	315 277	--c--f-------nop-r-	1.6[a] 2.0[a]	x x	

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (14)

108 Faroer Eil.	21.0-50.0	74	----------p-r-	3.0[a]	x	Rae (1967b)
		73		3.0[a]	x	
	51.0-111.0	152	----------p-r-	0.7[a]	x	
		125		1.0[a]	x	
109 Faroer Eil. Sando en Sydero Bank	32.0-50.0	32	----------p-r-	3.1[a]	x	Rae (1967b)
		22		5.0[a]	x	
	51.0-93.0	128	-----f---------p-r-	--	--	
		103				
110 Faroer Eil. Fuglo Ground	24.0-50.0	153	----ef---------p-r-	2.0[a]	x	Rae (1967b)
		117		3.0[a]	x	
	51.0-89.0	149	--cdef-h-------p-r-	--	--	
		105				
111 Faroer Eil. N	27.0-50.0	276	-bcdef-h-------pqrs	2.5[a]	x	Rae (1967b)
		226		3.0[a]	x	
	51.0-92.0	193	--c-ef-h-------pqr-	1.0[a]	x	
		164		1.0[a]	x	
112 Faroer Eil. Burdo en Svino Ground	21.0-50.0	248	--cde-g--------pqrs	10.0[a]	x	Rae (1967b)
		185		13.0[a]	x	
	51.0-90.0	115	--cdefgh-------pqrs	6.0[a]	x	
		100		7.0[a]	x	
113 Faroer Eil. O Sando Grounds	21.0-50.0	307	--cde--h-------pqr-	1.6[a]	x	Rae (1967b)
		271		2.0[a]	x	
	51.0-91.0	280	--cde--h-------p-rs	1.0[a]	x	
		264		1.0[a]	x	

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (15)

114	Faroer Eil. Muncken Rock	23.0-50.0	121 88	--cde--h-------p-rs	0.8[a] 1.0[a]	x x	Rae (1967b)
		51.0-100.0	235 177	---cdef-h------pqrs	---	---	
115	Faroer Eil. Myggenaes Myling Head	21.0-50.0	616 512	-bcdef-h-------pqr-	0.8[a] 1.0[a]	x x	Rae (1967b)
		51.0-98.0	271 239	-bcdef-h-------pqrs	3.7[a] 4.0[a]	x x	
116	Faroer Eil. Outer Myggenaes	24.0-50.0	149 135	--cdef-h-------pqr-	2.0[a] 2.0[a]	x x	Rae (1967b)
		51.0-99.0	135 116	--cdef-h-------pqrs	2.2[a] 3.0[a]	x x	
117	Faroer Eil. West Bay	24.0-50.0	170 126	--cde--h-------pqr-	1.2[a] 2.0[a]	x x	Rae (1967b)
		51.0-99.0	204 162	--cdef---------p-r-	1.5[a] 2.0[a]	x x	
118	Faroer Eil. ZW Sydero	26.0-50.0	10 7	---------------p-r-	---	---	Rae (1967b)
		51.0-93.0	199 162	--bc-ef-h------pqr-	5.0[a] 6.0[a]	x x	
119	IJsland	21.0-50.0	1035 762	--cd---h--k--nop-r-	2.0[a] 2.8[a]	x x	Rae (1968)
		51.0-135.0	1914 1215	-bcdefghi-k--nop-r-	0.3[a] 0.5[a]	x x	

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (16)

120	Nova Scotia en Gulf of St Lawrence u	< 30.0	1539	--cd-----jkl--op-r-	x	x	Kohler en Fitzgerald (1969)
		30.0-49.0	4176	--cde-----k---op-rs	x	x	
		50.0-69.0	2960	--cde-----kl--op-rs	x	x	
		> 70.0	955	--cde-----k---op-rs	x	x	
121	Nova Scotia en Gulf of St Lawrence v	< 30.0	1203	--cd-----jkl--op-rs	x	x	Kohler en Fitzgerald (1969)
		30.0-49.0	3993	--cde-----kl--op-rs	x	x	
		50.0-69.0	3797	--cde-----kl--op-rs	x	x	
		> 70.0	1717	--cde-----kl--op-rs	x	x	
122	Belgische kust	15.0-101.0	841	--cd---h-------p-r-	70.7	x	Hovart en De Clerck (1970)
			830		71.7	x	
123	Noordzee Z en Kanaal	23.0-35.0	176	--c------------p-r-	63.0	x	Lefranc (1970)
			135		82.0	x	
		> 35.0	372	--cdef-hi------p-r-	67.7	x	
			341		74.0	x	
124	Baltische Zee Kielse Bocht	11.0-15.0	?	--c--------lmn-pqr-	63.8[W]	x	Arntz (1971a)
		16.0-20.0	?	--cd-------lmn-pqrs	50.3[W]	x	
		21.0-25.0	?	--cd-------lmn-pqrs	36.5[W]	x	
		26.0-30.0	?	--cd-------lmn-pqrs	29.3[W]	x	
		31.0-35.0	?	--cd-------lmn-pqrs	18.3[W]	x	
		11.0-35.0	1007	--cd-------lmn-pqrs	39.7[W]	x	

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (17)

125 Baltische Zee Kielse Bocht	36.0-40.0	?	--cd---h---lm--p-r-	12.7[x]	0.20[x]	Arntz (1973)
	41.0-45.0	?	--cd---h---lm--p-r-	8.6[x]	0.10[x]	
	> 45.0	?	--cd---h---lm--p-r-	2.8[x]	0.10[x]	
	Totaal	1279	--cd---h---lm--p-r-	0.2[w]	0.10[x]	
126 Noordzee Z	5.0-9.0	597	--c----------pqrs[aa]	54.3[y]	1.90[z]	Daan (1973)
	10.0-19.0	922	--c----------pqrs[aa]	35.1[y]	0.73[z]	
	20.0-29.0	1297	--c----------pqrs[aa]	19.0[y]	0.86[z]	
	30.0-39.0	962	--c----------pqrs[aa]	7.6[y]	0.74[z]	
	40.0-49.0	627	--c----------pqrs[aa]	2.7[y]	0.56[z]	
	50.0-59.0	393	--c----------pqrs[aa]	0.9[y]	0.44[z]	
	60.0-69.0	298	--c----------pqrs[aa]	1.2[y]	1.00[z]	
	70.0-79.0	187	--c----------pqrs[aa]	0.3[y]	0.37[z]	
	80.0-89.0	202	--c----------pqrs[aa]	0.3[y]	0.61[z]	
	> 90.0	220	--c----------pqrs[aa]	0.1[y]	0.24[z]	
127 Noordzee N	5.0-9.0	58	----------pqr-	--	--	Daan (1973)
	10.0-19.0	420	--c----------pqrs[aa]	33.5[y]	0.38[z]	
	20.0-29.0	457	--c----------pqrs[aa]	12.9[y]	0.64[z]	
	30.0-39.0	260	--c----------pqrs[aa]	7.1[y]	0.70[z]	
	40.0-49.0	111	--c----------pqrs[aa]	4.8[y]	0.54[z]	
	50.0-59.0	77	--c----------pqrs[aa]	1.2[y]	0.58[z]	
	60.0-69.0	55	--c----------pqrs[aa]	1.2[y]	0.60[z]	

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (18)

	70.0-79.0	50	--c----------pqrs[aa]	0.1[y]	0.10[z]	
	80.0-89.0	75	--c----------pqrs[aa]	0.1[y]	0.15[z]	
	> 90.0	152	--c----------pqrs[aa]	0.1[y]	0.04[z]	
128 Belgische kust	< 21.0	?	----------p-r-	82.0[x]	x	De Clerck (1975)
	21.0-31.0	?	----------p-r-	86.3[x]	x	
	31.0-40.0	?	-bcd--------p-r-	53.3[x]	x	
	> 40.0	?	--cd--------p-r-	60.6[x]	x	
	Totaal	?	-bcd--------p-r-	59.6[x]	x	
129 Duitse Bocht Elbe-monding	4.7-40.0	372	--c-------kl---p-r-	80.0	x	Kuhl (1973)
	35.0-70.0	223	-bc--------l---p-rs	8.0 18.0[o]	x	
130 IJsland	0-groep	363	--cd-----jk---opqrs	--	--	Palsson (1973)
131 Noordzee Z	10.0-29.0	?		41.4 31.0[m]	x	Vogelenzang (1971) (unpublished data) in Daan (1973)
	30.0-49.0	?	Samenstelling voeding onbekend	24.1 10.7[m]	x	
	50.0-69.0	?		37.6 4.9[m]	x	
	> 70.0	?		19.3 2.0[m]	x	

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (19)

132	Baltische Zee Kielse Bocht	11.0-15.0	?	--c--------lm--pqr-	2.9[m]	x	Arntz (1974a en 1974b)
		16.0-20.0	?	--cd-------lm--pqr-	4.5[m]	x	
		21.0-25.0	?	--cd-------lm--pqr-	2.9[m]	x	
		26.0-30.0	?	--cd-------lm--pqr-	1.8[m]	x	
		31.0-35.0	?	--cd-------lm--pqr-	1.2[m]	x	
		> 35.0	?	--cd---h--lm--pqr-	2.6[m]	x	
133	Duitse Bocht Elbe-monding	4.7-40.0	595 565	--c-------kl---p-r-	76.0 80.0	4.56 4.80	Kuhl (1973) in Tiews (1975)
134	Baltische Zee	?	11000	--c--------l---pqr-	?	?	Uzards (1975)
135	Baltische Zee	0.3- 1.2 larven	80 64	---------j---------	--	--	Wosnitza (1975)
136	Baltische Zee	?	?	--c-------klmn-p-r-	1.48[bb]	x	Zalachowski et all. (1976)

a : Crangon species
b : samenvattende publikatie ; synthese van vier jaar onderzoek
c : levensgemeenschap d-type
d : levensgemeenschap d.ten-type
e : levensgemeenschap db-type
f : levensgemeenschap bc/Eabc-type
g : levensgemeenschap dv/v/Ev-type
h : levensgemeenschap Efil / Bch -type
i : levensgemeenschap RM-type
j : levensgemeenschap Ha-type
k : levensgemeenschap Limfjord-type

Tabel 6.9 - Voeding van Gadus morhua L. (20 en slot)

---

l : synthese van c tot en met k
m : gewichtspercentage van Crangon t.o.v. totale maaginhoud
n : vissen met maaginhoud (totaal aantal geanalyseerde vissen niet door auteur vermeld)
o : Crangon allmanni Kinahan
p : Caridea
q : Nectocrangon en Sclerocrangon
r : Caridea ('shrimps') in magen aanwezig maar geen species vermeld
s : niet enkel Gadus morhua maar ook gedeeltelijk Gadus virens
t : Pandalus en Crangon
u : zone minder dan 50 vadem (92.5 meter) diep
v : zone meer dan 50 vadem (92.5 meter) diep
w : gewichtspercentage van alle Crustacea samen t.o.v. totale maaginhoud
x : aantallen en percenten hebben waarschijnlijk betrekking op vissen met maaginhoud
y : gewichtspercentage van Crangonidae en Pandalidae samen t.o.v. totale maaginhoud
z : Crangonidae en Pandalidae
aa : andere groepen (kolom 's') omvatten o.m. Mollusca en Echinodermata maar de auteur specifieert niet om welke classes het gaat
bb : gewichtspercentage van Crangon t.o.v. totale jaarlijks opgenomen hoeveelheid voedsel. Onbekend of het gaat om larvale dan wel om postlarvale individuën.

Tabel 6.10 - Voeding van Trigla gurnardus L. (1)

001	Noordzee	?	156	--cd-f----kl---p-r-	15.4[a]	x	Smith (1889)
	Firth of Forth		104		23.1[a]	x	
002	Noordzee	?	98	--cd--------m--p-r-	16.3[a]	x	Smith (1889)
	St Andrews Bay		48		33.3[a]	x	
003	Noordzee	?	57	--c--------l---p-r-	3.5[a]	x	Smith (1889)
	Aberdeen Bay		46		4.3[a]	x	
004	Noordzee	?	12	----------l---p---	--	--	Smith (1889)
	Cruden Bay		11				
005	Noordzee N	?	97	---------------p-r-	12.4[a]	x	Smith (1889)
			42		28.6[a]	x	
006	Noordzee N	?	24	--c--f---------p-r-	45.8[a]	x	Smith (1889)
			16		68.8[a]	x	
007	Noordzee	?	235	--c-ef----klm--p-rs	25.5[a]	x	Smith (1890)
	Firth of Forth		139		43.2[a]	x	
008	Noordzee	?	141	--cd-f-h---l---pqr-	41.8[a]	x	Smith (1890)
	St Andrews Bay		116		50.9[a]	x	
009	Noordzee	?	24	---------------pqr-	37.5[a]	x	Smith (1890)
	Firth of Forth		20		45.0[a]	x	
010	O Schotland	?	41	---d------kl---p-r-	4.9[a]	x	Smith (1890)
			33		6.1[a]	x	
011	Noordzee	?	41	---------------p-r-	4.9[a]	x	Smith (1890)
	Moray Firth		21		9.5[a]	x	

Tabel 6.10 - Voeding van Trigla gurnardus L. (2)

012	Noordzee	?	35	----------kl---p-r-	20.0[a]	x	Smith (1890)
	Smith Bank		30		23.3[a]	x	
013	Noordzee	?	19	---------------p-r-	36.8[a]	x	Smith (1890)
	Orkneys		16		43.8[a]	x	
014	Noordzee	?	137	--c----h--klm--p-r-	23.4[a]	x	Smith (1891)
	Firth of Forth		92		29.4[a]	x	
015	Noordzee	?	53	---d----------p-r-	20.8[a]	x	Smith (1891)
	St Andrews Bay		40		27.5[a]	x	
016	O Schotland	?	53	--cd----------p-r-	5.7[a]	x	Smith (1891)
			28		10.7[a]	x	
017	Noordzee	?	65	--c----h--k-m--p-r-	1.5[a]	x	Smith (1891)
	Moray Firth		47		2.1[a]	x	
018	Noordzee	?	16	-------h---l---p-r-	18.8[a]	x	Smith (1891)
	Smith Bank		8		37.5[a]	x	
019	N Schotland	?	17	----------l---p-r-	11.8[a]	x	Smith (1891)
			14		14.3[a]	x	
020	Noordzee	?	15	--c--------l---p-r-	33.3[a]	x	Smith (1891)
	Moray Firth		11		45.5[a]	x	
021	Noordzee	?	726[b]	--cdef-h--klm--p-r-	21.1[a]	x	Smith (1892)[b]
	Firth of Forth		453[b]		33.8[a]	x	
022	Noordzee	?	407[b]	--cdef----kl---p-r-	25.3[a]	x	Smith (1892)[b]
	St Andrews Bay		271[b]		38.0[a]	x	

Tabel 6.10 - Voeding van Trigla gurnardus L. (3 en slot)

023	Noordzee Firth of Forth	?	198 118	--c-ef-h---l---p-r-	18.7[a] 31.4[a]	x x	Smith (1892)
024	Noordzee St Andrews Bay	?	115 67	--cde-----k----p-r-	14.8[a] 25.4[a]	x x	Smith (1892)
025	Noordzee N en Schotse kust	10.0-36.0	79	--c------jklm--p-r-	x	x	Scott (1902)
026	Noordzee	25.0-30.0	4 4	---------------p-r-	50.0[a] 50.0[a]	x x	Scott (1903)
027	Noordzee	?	78 76	---d-------lm--p-r-	62.8[a] 64.5[a]	x x	Todd (1905)
028	Noordzee	?	128 116	-----f----k-m--p-r-	64.8[a] 71.6[a]	2.53[a] 2.79[a]	Todd (1907)
029	Kanaal	5.0-25.0	89 82	----------klmn-p-r-	57.3[x] 62.2[c]	x x	Steven (1930)
030	Noordzee en Kattegat	?	± 1100	--c--f----klmn-pqr-	24.2[d]	x	Agger en Ursin (1976)

a : Crangon species
b : samenvattende publikatie ; synthese van vier jaar onderzoek
c : Crangonidae
d : gewichtspercentage van Crangon t.o.v. volledige maaginhoud

Tabel 6.11 - Voeding van Myxocephalus scorpius (L.) - (1)

001	Noordzee	10.0-18.0	7	----------n-p---	--	--	Scott (1902)
	Aberdeen Bay		7				
002	Noordzee	?	9	---d------k----p---	44.4[a]	x	Todd (1905)
			7		57.1[a]	x	
003	Noordzee Z	?	17	----------p-r-	35.3	0.71	Todd (1907)
			12		50.0	1.00	
004	Deense kust	1.0-26.0	233	--cde-----kl-n-p-rs	x	x	Blegvad (1917)
005	Baltische Zee	16.0-29.0	?	--cd------kl-n-p-r-	x	x	Hertling (1928)
			24		x	0.54	
006	Deense kust	12.0-26.0	33	----e-----kl-n-p-rs	18.1	x	Larsen (1936)
	Limfjord		21		28.6[b]	x	
					14.0[b]		
007	Duitse Bocht	?	?	--c-------kl-n-p-r-	± 46.7	x	Meyer-Waarden (1952)
	Elbe-monding						
008	Gulf of Maine	?	?	--cd----i------p-r-	?[c]	?[c]	Bigelow en Schroeder (1953)
	USA						
009	Duitse Bocht	3.5-25.0	115	----------kl---p-rs	72.0[d]	x	Kuhl (1961 en 1964a)
	Elbe-monding						
010	Duitse Bocht	3.5-25.0	115	----------kl---p-rs	52.0	2.00	Kuhl (1961) in Tiews (1975)
	Elbe-monding		84		72.0	2.74	

Tabel 6.11 - Voeding van Myxocephalus scorpius (L.) (2 en slot)

---

a : Crangon species
b : gewichtspercentage van Crangon t.o.v. totale maaginhoud
c : Caridea ('shrimps') in magen aanwezig maar geen species vermeld
d : % en aantallen t.o.v. magen met inhoud

Tabel 6.12 - Voeding van Scophthalmus maximus (L.) (1)

001	Noordzee St Andrews Bay	?	7 3	--c----------r-	--	--	Smith (1889)
002	Noordzee	?	22 12	----------r-	--	--	Todd (1905)
003	Noordzee Z	17.0-67.0	44 28	--c--f---------p-r-	--	--	Redeke (1906)
004	Noordzee N	31.0-61.0	14 9	----------r-	--	--	Redeke (1906)
005	Noordzee	?	26 14	----------r-	--	--	Todd (1907)
006	Deense kust	16.0-37.0	11	----------p-r-	x	x	Blegvad (1917)
007	Baltische Zee	9.0-52.0	166 101	----------l---p-r-	5.4 8.9	0.05 0.09	Hertling (1928)
008	Belgische kust	15.0-40.0	2 1	----------r-	--	--	Gilis (1952a)
009	Deense kust Bornholm	1.9- 7.0	624 541	----------kl-n---r-	--	--	Müller (1968)
010	Nederlandse kust	< 10.0	58	--cd----------r-	--	--	De Groot (1969b)
		11.0-20.0	43	----------p-r-	x	0.23	
		21.0-30.0	35	----------r-	--	--	
		31.0-40.0	92	-----f----------r-	--	--	
		41.0-50.0	90	----------r-	--	--	

Tabel 6.12 - Voeding van Scophthalmus maximus (L.) (2 en slot)

	51.0-60.0	29	----------r-	--	--	
	61.0-70.0	26	----------r-	--	--	
	Totaal	373	--cd-f---------p-r-	x	0.03	
011 Schotse kust	21.0-40.0	215	---d---h---l---p-r-	1.4[a]	x	Rae en Devlin (1972)
		133		2.3[a]	x	
	41.0-85.0	461	---d-f---------p-r-	--	--	
		206				
012 Noordzee Z	< 10.0	30	----------p-r-	x	0.07	Braber en De Groot (1973)
		2		x	1.00	
	11.0-20.0	51	----------p-r-	x	0.50	
		33		x	0.79	
	21.0-30.0	101	----------p-r-	x	0.07	
		49		x	0.14	
	31.0-40.0	100	----------r-	--	--	
		36				
	41.0-50.0	96	----------r-	--	--	
		41				
	51.0-60.0	36	----------r-	--	--	
		22				
	61.0-70.0	29	----------r-	--	--	
		16				
	6.0-70.0	443	----------p-r-	x	0.08	
		199		x	0.18	

a : Crangon species

Tabel 6.13 - Voeding van Limanda limanda (L.) (1)

001	Noordzee	20.0-24.0	6	---d---h------p---	--	--	Fulton (1889)
	Moray Firth		4				
002	Noordzee	?	303	--cde--h------p-rs	--	--	Smith (1889)
	Firth of Forth		150				
003	Noordzee	?	173	--cd---h--k----p-r-	0.6[a]	x	Smith (1889)
	St Andrews Bay		106		0.9[a]	x	
004	Noordzee	?	119	--cde-gh------pqr-	0.8[a]	x	Smith (1889)
	Firth of Forth		53		1.9[a]	x	
005	Noordzee	?	48	--cd---h------p---	--	--	Smith (1889)
	Aberdeen Bay		26				
006	Noordzee N	?	103	--cde--h------p-r-	--	--	Smith (1889)
			70				
007	Noordzee N	?	108	--cd---h------p-rs	0.9[a]	x	Smith (1889)
			41		2.4[a]	x	
008	Noordzee	?	315	-bcde--h------p-rs	0.3[a]	x	Smith (1890)
	Firth of Forth		181		0.6[a]	x	
009	Noordzee	?	189	--cde--h--k----pqr-	0.5[a]	x	Smith (1890)
	St Andrews Bay		124		0.8[a]	x	
010	Noordzee	?	38	--c-e--h------p-rs	--	--	Smith (1890)
	Firth of Forth		22				
011	Noordzee	?	65	--cde--h------p---	--	--	Smith (1890)
	Moray Firth		16				

Tabel 6.13 - Voeding van Limanda limanda (L.) (2)

012	O Schotland	?	48 31	--cde--h--kl---pqr-	2.1[a] 3.2[a]	x x	Smith (1890)
013	Noordzee Smith Bank	?	44 9	--cd----i--l---p---	--	--	Smith (1890)
014	Noordzee Firth of Forth	?	269 131	-bcde--h-------p-rs	0.7[a] 1.5[a]	x x	Smith (1891)
015	Noordzee St Andrews Bay	?	86 55	--c----h--k----p---	--	--	Smith (1891)
016	O Schotland	?	45 32	--cd---h--k----p-r-	--	--	Smith (1891)
017	Noordzee Moray Firth	?	132 70	--cd---h--k--n-p-r-	--	--	Smith (1891)
018	Noordzee Firth of Forth	?	1211[b] 579[b]	-bcde--h--kl---p-rs	0.2[a] 0.5[a]	x	Smith (1892)[b]
019	Noordzee St Andrew Bay	?	567[b] 356[b]	--cde--h--k----p-r-	0.4[a] 0.6[a]	x x	Smith (1892)[b]
020	Noordzee St Andrews Bay	?	119 71	--cd---h-------p-r-	--	--	Smith (1892)
021	Noordzee N	7.0-30.0	68	--cd--gh-jkl---pqrs	x	x	Scott (1902)
022	Noordzee	?	329 260	-b-d---hi-k-m--p-rs	0.9[a] 1.2[a]	x x	Todd (1905)
023	Noordzee Z	3.0-30.0	77 50	--cd---h-jk----p--s	x	x	Redeke (1906)

Tabel 6.13 - Voeding van Limanda limanda (L.). (3)

024 Noordzee N	8.0-36.0	52 22	--cd---h--kl---p-r-	x	x	Redeke (1906)
025 Noordzee	?	1032 831	--cde--hi-k----p-rs	3.0[a] 3.7[a]	0.03[a] 0.04[a]	Todd (1907)
026 Noordzee	5.0-50.0	? 650	--cde--hi-k----p-rs	x 2.6[a]	x x	Todd (1915)
027 Deense kust [c]	?	260	--cde--h--kl-n-p-r-	4.7[n]	x	Blegvad (1917)
028 Deense kust [d]	?	49	--cde--h-----n---rs	--	--	Blegvad (1917)
029 Deense kust [e]	?	122	--cd---h--kl-n-p-r-	0.9[n]	x	Blegvad (1917)
030 Deense kust [f]	?	27	--cd----------p---	17.2[n]	x	Blegvad (1917)
031 Deense kust [g]	?	565	--cde--hi-klmn-p-r-	2.8[n]	x	Blegvad (1917)
032 Deense kust [h]	?	178	--cde--hi-k--n-p-r-	--	--	Blegvad (1917)
033 Deense kust [i]	?	51	--cde--h----------	--	--	Blegvad (1917)
034 Deense kust [j]	?	78	--c----hi-k-m------	--	--	Blegvad (1917)
035 Deense kust [k]	?	7	----------n-----	--	--	Blegvad (1917)
036 Deense kust [l]	?	145	-bcde--h-------p---	5.6[n]	x	Blegvad (1917)
037 Deense kust [m]	2.0-37.0	1482	-bcde--hi-klmn-p-rs	2.8[n]	x	Blegvad (1917)
038 Baltische Zee	7.0-36.0	? 126	--cde-----klmn-p-rs	x x	x 0.23	Hertling (1928)

Tabel 6.13 - Voeding van Limanda limanda (L.) (4)

039 Baltische Zee	13.0-31.0	? 90	--cde--h--klm--pqrs	x x	x 0.07	Hertling (1928)
040 Baltische Zee	15.0-29.0	? 42	--cd------klmn---rs	--	--	Hertling (1928)
041 Kanaal	5.0-25.0	105 70	--cd---h--k--n-p-r-	1.0° 1.4°	x x	Steven (1930)
042 Belgische kust	15.0-25.0	60 49	-bcd---h-------p---	8.3 10.2	0.18 0.22	Gilis (1952a)
043 Duitse Bocht	9.0-26.0	511 471	-bcd---hi-klm--p-r-	16.6 18.0	x x	Kuhl (1963 en 1964b)
044 Belgische kust	?	1295 621	-bcd----------p-r-	16.1 33.5	x x	Gilis (1966)
045 Baltische Zee Kielse Bocht	?	1551	-bcd---h---lmn-pqrs	x	x	Arntz (1971b)
046 Noordzee Z	< 10.0	59 7	---d------k--------	--	--	Braber en De Groot (1973)
	11.0-20.0	290 148	--cd---hi-kl---p-rs	x x	0.03 0.05	
	21.0-30.0	177 119	--cd---hi--l---p-rs	x x	0.18 0.27	
	> 30.0	5 3	---d----------p-r-	--	--	
	6.0-35.0	531 277	--cd---hi-kl---p-rs	x x	0.07 0.14	

Tabel 6.13 - Voeding van Limanda limanda (L.) (5 en slot)

047	Duitse Bocht	9.0-26.0	511 471	-bcd---hi-klm--p-r-	16.6 18.0	0.28 0.30	Kuhl (1963) en (1964b) in Tiews (1975)
048	Baltische Zee	0.4- 1.1 larven	60 53	---------j---------	--	--	Wosnitza (1975)

a : Crangon species
b : samenvattende publikatie ; synthese van vier jaar onderzoek
c : levensgemeenschap d-type
d : levensgemeenschap d ten-type
e : levensgemeenschap db-type
f : levensgemeenschap da-type
g : levensgemeenschap bca/Ebca-type
h : levensgemeenschap dv/v/Ev-type
i : levensgemeenschap E fil/B ch-type
j : levensgemeenschap RM-type
k : levensgemeenschap Ha-type
l : levensgemeenschap Limfjord-type
m : synthese van 027 t.e.m. 036
n : gewichtspercentage Crangon t.o.v. totale maaginhoud
o : Crangonidae

Tabel 6.14 - Voeding van Platichthys flesus (L.) (1)

001	Noordzee Firth of Forth	?	2 0	----------	--	--	Smith (1889)
002	Noordzee St Andrews Bay	?	29 8	--cd----i------p-r-	3.4[a] 12.5[a]	x x	Smith (1889)
003	Noordzee St Andrews Bay	?	24 7	--cd------k--------	--	--	Smith (1891)
004	Noordzee Bay of Nigg	?	?	--cde-----k---op---	x	x	Scott (1902)
005	Noordzee Hollands Diep	3.0-6.0	32 18	---------jk--------	--	--	Redeke (1906)
006	Noordzee Zuiderzee	4.0-34.0	277 196	--cd------kl---pqr-	x	x	Redeke (1906)
007	Noordzee Waddenzee	5.0-27.0	195 63	--cde----------p-r-	x	x	Redeke (1906)
008	Noordzee Z	15.0-32.0	30 21	---d----------p---	--	--	Redeke (1906)
009	Deense kust [b]	?	117	--cde-----k--n-p-rs	0.5[i]	x	Blegvad (1917)
010	Deense kust [c]	?	18	--cd------k--n-----	--	--	Blegvad (1917)
011	Deense kust [d]	?	24	--cd------k--n-----	--	--	Blegvad (1917)
012	Deense kust [e]	?	28	--cd----------s	--	--	Blegvad (1917)
013	Deense kust [f]	?	27	--cd------k--------	--	--	Blegvad (1917)

Tabel 6.14 - Voeding van Platichthys flesus (L.) (2)

014 Deense kust [g]	?	44	--cde----------r-	--	--	Blegvad (1917)
015 Deense kust [h]	2.0-44.0	258	--cde-----k--n-p-rs	0.2[i]	x	Blegvad (1917)
016 Baltische Zee	7.0-37.0	?	--cde-----klmn-p-r-	x	x	Hertling (1928)
		227		x	0.01	
017 Baltische Zee	17.0-39.0	?	--cd-------lm--p---	--	--	Hertling (1928)
		48				
018 Baltische Zee	17.0-36.0	?	--cd------k-m-----s	--	--	Hertling (1928)
		45				
019 Kanaal	15.0-25.0	4	--cd----------p---	--	--	Steven (1930)
		2				
020 Baltische Zee	0-groep	1322	--cd-----jkl-n---r-	--	--	Blegvad (1932)
	I-groep	150	--cd-----jklmn-----	--	--	
	II-groep	245	--cd------klmn-p-r-	0.4	x	
021 Deense kust	7.0-49.0	61	---de-----kl-n-p--s	1.6	x	Larsen (1936)
Limfjord		14		7.1	x	
				1.4[i]		
022 Baltische Zee	0-groep	269	a-cde----jkl-n--q-s	--	--	Hass (1939)
Oostzee		207				
	I-groep	122	--cde----jkl-n-pq-s	8.2	x	
		111		9.0	x	
023 Belgische kust	19.0-41.0	31	--c----------p---	6.5	0.29	Gilis (1952a)
		23		8.7	0.39	

Tabel 6.14 - Voeding van Platichthys flesus (L.) (3 en slot)

024	Deense kust	$\bar{m}$ = 2.0	274	--cd-----jkl----q-s	--	--	Bregnballe (1961)
025	Baltische Zee	?	8	---de------l----qrs	--	--	Filuk et all. (1965)
026	Baltische Zee Kiel Fjord	2.0- 6.0	762 671	--c------jk----pq-s	x	x	Muller (1968)

a : Crangon species
b : levensgemeenschap d-type
c : levensgemeenschap d ten-type
d : levensgemeenschap db-type
e : levensgemeenschap bca/Ebca-type
f : levensgemeenschap dv/v/Ev-type
g : levensgemeenschap Limfjord-type
h : synthese van 009 t.e.m. 014
i : gewichtspercentage van Crangon t.o.v. totale maaginhoud

Tabel 6.15 - Voeding van Pleuronectes platessa L. (1)

001	Noordzee	50.0-60.0	5	---de----------p---	--	--	Fulton (1889)
	Moray Firth		5				
002	Noordzee	?	314	--cde-ghi------pqrs	--	--	Smith (1889)
	Firth of Forth		200				
003	Noordzee	?	239	--cd---h--k----p---	--	--	Smith (1889)
	St Andrews Bay		173				
004	Noordzee	?	50	--cd----i----------	--	--	Smith (1889)
	Aberdeen Bay		45				
005	Noordzee N	?	110	---d---h-------p-r-	--	--	Smith (1889)
			75				
006	Noordzee	?	328	-bcdefghi-k----pqr-	2.1[a]	x	Smith (1890)
	Firth of Forth		264		2.7[a]	x	
007	Noordzee	?	258	--cd---h--k-m--pqr-	--	--	Smith (1890)
	St Andrews Bay		182				
008	Noordzee	?	58	--cd---h-------p---	--	--	Smith (1890)
	Firth of Forth		26				
			73	-bcde--h----------	--	--	Smith (1890)
009	0 Schotland		59				
010	Noordzee	?	67	--cde--h-------p---	--	--	Smith (1890)
	Moray Firth		44				
011	Noordzee	?	236	-bcd---h--k----p-rs	--	--	Smith (1891)
	Firth of Forth		170				
012	Noordzee	?	110	--cde--h--k----p---	--	--	Smith (1891)
	St Andrews Bay		78				

Tabel 6.15 - Voeding van Pleuronectes platessa L. (2)

013	O Schotland	?	62 50	--cd------k------r-	--	--	Smith (1891)
014	Noordzee Moray Firth	?	157 113	--cd---h--k--n-p-rs	--	--	Smith (1891)
015	Noordzee Firth of Forth	?	1205[b] 883[b]	-bcde--hi-k----p-rs	0.6[a] 0.8[a]	x x	Smith (1892) [b]
016	Noordzee St Andrews Bay	?	726[b] 509[b]	--cde--h--k-m--p-rs	0.1[a] 0.2[a]	x x	Smith (1892) [b]
017	Noordzee Firth of Forth	?	327 249	--cd---hi-k----p-r-	0.3[a] 0.4[a]	x x	Smith (1892)
018	Noordzee St Andrews Bay	?	119 76	--cd---h-------p---	--	--	Smith (1892)
019	Noordzee Moray Firth en Solway Firth	5.0-20.0	260	--cde----jkl---pq--	x	x	Scott (1902)
020	Noordzee	?	1090 862	--cde--hi-klm--p--s	0.2[a] 0.2[a]	x x	Todd (1905)
021	Noordzee Zuiderzee	4.0-23.0	364 263	--cd------kl---p---	x	x	Redeke (1906)
022	Noordzee Waddenzee	3.0-23.0	773 504	--cd---h-j-----p-r-	x	x	Redeke (1906)
023	Noordzee Z	6.0-45.0	489 316	--cd---hi-kl---p-r-	x	x	Redeke (1906)

Tabel 6.15 - Voeding van Pleuronectes platessa L. (3)

024	Noordzee N	21.0-54.0	28 21	--cd----------p---	--	--	Redeke (1906)
025	Noordzee	?	2527 1901	-bcd---hi-k----p-r-	x x	0.01[a] 0.01[a]	Todd (1907)
026	Noordzee Wash	7.0-25.0	181 116	-bcd---h--k----p--s	2.2[a] 3.5[a]	x x	Todd (1915)
027	Noordzee Dogger Bank	?	577 532	-bcd---hi-k----p---	--	--	Todd (1915)
028	Noordzee Flamborough	?	248 153	-bcd---hi-k------r-	--	--	Todd (1915)
029	Noordzee Leman Ground	?	911 801	--cde--hi------p-r-	--	--	Todd (1915)
030	Noordzee Brown Ridges	10.0-50.0	1043 825	--cde--hi-k----p-r-	--	--	Todd (1915)
031	Noordzee	5.0-50.0	? 690	--cde--hi-k----p-rs	x 2.2[a]	x x	Todd (1915)
032	Deense kust [c]	?	164	--cde----------	--	--	Blegvad (1917)
033	Deense kust [d]	?	126	--cde-----k-------	--	--	Blegvad (1917)
034	Deense kust [e]	?	133	--cde-----k--n---r-	--	--	Blegvad (1917)
035	Deense kust [f]	?	31	--cde----------	--	--	Blegvad (1917)
036	Deense kust [g]	?	98	--cd------k-------	--	--	Blegvad (1917)

Tabel 6.15 - Voeding van Pleuronectes platessa L. (4)

037	Deense kust [h]	?	199	--cd------k--n-----	--	--	Blegvad (1917)
038	Deense kust [i]	?	377	--cd------k-m------	--	--	Blegvad (1917)
039	Deense kust [j]	?	264	--cde-----k----p---	< 0.1 [n]	x	Blegvad (1917)
040	Deense kust [k]	?	30	--cd---------------	--	--	Blegvad (1917)
041	Deense kust [l]	?	1093	--cde-----k--------	--	--	Blegvad (1917)
042	Deense kust [m]	2.0-48.0	2515	--cde-----k-mn-p-r-	0.1 [n]	x	Blegvad (1917)
043	Baltische Zee	10.0-51.0	? 218	--cde--h--klmn-p-rs	x x	 < 0.01	Hertling (1928)
044	Baltische Zee	22.0-45.0	? 61	--cde--h--klmn-----	--	--	Hertling (1928)
045	Baltische Zee	14.0-39.0	? 57	--cd--------m-----s	--	--	Hertling (1928)
046	Baltische Zee Kattegat	0-groep	337	--cd-----jk-----q--	--	--	Blegvad (1930)
047	Baltische Zee Kattegat	I-groep	553	--cd------kl---p---	x	x	Blegvad (1930)
048	Baltische Zee Kattegat	I-groep	508	--cde-----k------s-	--	--	Blegvad (1930)
049	Baltische Zee Kattegat	II-groep	731	--cde--h--k-mn-pqr-	x	x	Blegvad (1930)
050	Baltische Zee Kattegat	II-groep	1895	--cde-g---k-mn-pqrs	x	x	Blegvad (1930)

Tabel 6.15 - Voeding van Pleuronectes platessa L. (5)

051	Baltische Zee Kattegat	II-groep	34	--cd----------s	--	--	Blegvad (1930)
052	Baltische Zee Kattegat	II-groep	79	--cd---h--k--------	--	--	Blegvad (1930)
053	Baltische Zee Kattegat	II-groep	3	--cd---------------	--	--	Blegvad (1930)
054	Kanaal	15.0-55.0	47 32	--cd------k-m--pqr-	--	--	Steven (1930)
055	Noordzee Moray Firth	< 30.0	?	--cd---h--klm--p---	x	x	Ritchie (1938)
056	Noordzee N Schotland	< 30.0	2517	--cd---h--k-m--p-r-	2.0	x	Ritchie (1938)
057	Noordzee Firth of Forth	< 30.0	865	--cd---h--k----p-r-	--	--	Ritchie (1938)
058	IJsland	larven en 0-groep	?	----e----jk---o-q--	--	--	Jespersen (1940)
059	Belgische kust	12.0-39.0	68 56	--cd----------p---	1.5 1.8	0.04 0.05	Gilis (1952a)
060	Duitse Bocht Helgoland	10.0-50.0	1234	--cde---i-k-m------	--	--	Ziegelmeier (1952)
061	Deense kust	$\bar{m}$ = 2.5	680	--cd-----jk-----q-s	--	--	Bregnballe (1961)

Tabel 6.15 - Voeding van Pleuronectes platessa L. (6)

062 Duitse Bocht	?	56	--cd----i---m--p---	x	x	Kuhl (1963)
063 Duitse Bocht Busum	2.2-3.6	1084 922	--cd-----j--m--pq-s	x	x	Muller (1968)
064 Noordzee Z	< 10.0	148 59	--cd---h-j-l----q--	-- 	-- 	Braber en De Groot (1973)
	11.0-20.0	187 35	--cd---h---l---p-r-	x x	0.01 0.06	
	21.0-30.0	120 61	--cd---h---l---p-r-	x x	0.02 0.03	
	31.0-40.0	55 37	--cd---h-------p---	x x	0.02 0.03	
	41.0-50.0	19 10	--cd----------p-r-	x x	0.05 0.10	
	> 50.0	9 6	--cd----------p-r-	-- 	-- 	
	Totaal	538 208	--cd---h-j-l---pqr-	x x	0.01 0.03	
065 Belgische kust	< 13.0	?	--cd----------r-	--	--	De Clerck (1975)
	13.0-19.0	?	--cd----------r-	--	--	
	19.0-24.0	?	--cd----------r-	--	--	
	> 24.0	?	--cd----------r-	--	--	
066 Noordzee Waddenzee	0-groep	341	--cd-----jk-mn-pq-s	x	0.15	Thijssen et all. (1974)
067 Baltische Zee	0.4-1.1 larven	60 36	a--------j--------	--	--	Wosnitza (1975)

Tabel 6.15 - Voeding van Pleuronectes platessa L. (7 en slot)

a : Crangon species
b : samenvattende publikatie ; synthese van vier jaar onderzoek
c : levensgemeenschap d-type
d : levensgemeenschap d ten-type
e : levensgemeenschap db-type
f : levensgemeenschap da-type
g : levensgemeenschap b/bc-type
h : levensgemeenschap acb-type
i : levensgemeenschap Ebc-type
j : levensgemeenschap dv/v/Ev-type
k : levensgemeenschap Efil Ch/RM-type
l : levensgemeenschap Limfjord-type
m : synthese van 032 t.e.m. 041
n : gewichtspercentage van Crangon t.o.v. totale maaginhoud

	Tamelijk talrijk	Talrijk	Zeer talrijk
	Clupea harengus Syngnathus species Aphya minuta	Sprattus sprattus Limanda limanda (juvenielen)	
	Pleuronectes platessa	Callionymus species Solea solea	
	Limanda limanda (adulten)		Pomatoschistus species
	Trigla lucerna Ciliata mustela Liparis liparis	Odontogadus merlangus Trisopterus luscus Agonus cataphractus	

Tabel 7.1 - Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Odontogadus merlangus (L.)

Periode	$d_{i,s,y}$ Westdiep					$d_{i,s,y}$ Vlakte van de Raan					$d_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b}$
	17	19	23	24	25/91	2	30	35	37	38			
	Abondantie in aantal individuen/10^4 m^2												
73/74	4.9	14.7	6.9	4.4	9.9	10.9	10.7	23.6	13.6	20.8	12.0 ± 6.4	48.0 ± 25.6	
74/75	64.3	40.7	40.4	6.4	9.4	26.9	51.6	107.4	66.6	59.8	47.4 ± 30.0	189.6 ± 120.0	
75/76	38.7	24.2	12.6	1.9	10.4	8.0	7.2	12.5	12.4	13.6	14.2 ± 10.4	56.8 ± 41.6	
73/76													98.1 ± 79.3
	Biomassa in gram vers gewicht/10^4 m^2												
73/74	325	1386	1091	682	1997	823	955	1673	1162	1907	1200 ± 542	4800 ± 2168	
74/75	2889	2259	2300	546	832	1545	2806	5094	5623	3546	2744 ± 1661	10976 ± 6645	
75/76	5464	3076	1495	264	1207	693	554	1022	1017	1203	1600 ± 1557	6398 ± 6226	
73/76													7392 ± 3206

Verklaring van de symbolen : cf. par. 4.2.1 en 7.3.2

Tabel 7.2 - Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Trisopterus luscus (L.)

Periode	$d_{i,s,y}$ Westdiep					$d_{i,s,y}$ Vlakte van de Raan					$d_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b}$
	17	19	23	24	25/91	2	30	35	37	38			
	Abondantie in aantal individuen/10^4 m^2												
73/74	1.1	9.5	6.4	-	0.1	3.0	6.5	7.0	14.1	12.2	6.0 ± 5.0	24.0 ± 20.0	
74/75	0.7	2.9	1.3	3.1	4.7	9.3	15.2	20.9	54.9	19.0	13.2 ± 16.4	52.8 ± 65.6	
75/76	6.2	35.3	3.5	2.5	37.1	16.0	9.7	9.8	20.2	22.6	16.3 ± 12.4	65.2 ± 49.6	
73/76													47.3 ± 21.1
	Biomassa in gram vers gewicht/10^4 m^2												
73/74	50	401	273	-	4	137	341	318	581	470	258 ± 203	1030 ± 810	
74/75	73	148	58	126	208	518	693	1772	5997	1693	1129 ± 1828	4514 ± 7312	
75/76	286	1391	153	93	1617	690	531	528	1216	1278	778 ± 553	3113 ± 2213	
73/76													2886 ± 1753

Verklaring van de symbolen : cf. par. 4.2.1 en 7.3.2

Tabel 7.3 - Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Gadus morhua L.

Periode	$d_{i,s,y}$ Westdiep					$d_{i,s,y}$ Vlakte van de Raan					$d_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b}$
	17	19	23	24	25/91	2	30	35	37	38			
	Abondantie in aantal individuen/10^4 m^2												
73/74	0.2	0.2	-	0.1	0.5	-	0.1	0.3	1.3	0.4	0.3 ± 0.4	1.2 ± 1.6	
74/75	0.4	0.2	0.1	0.1	-	0.4	0.2	1.3	0.2	0.8	0.4 ± 0.4	1.6 ± 1.6	
75/76	1.1	1.1	0.1	0.1	1.2	0.1	-	0.1	1.0	0.4	0.5 ± 0.5	2.0 ± 2.0	
73/76													1.6 ± 0.4
	Biomassa in gram vers gewicht/10^4 m^2												
73/74	30	178	-	63	137	-	9	116	423	332	129 ± 146	515 ± 584	
74/75	65	30	5	1	-	40	36	274	138	172	76 ± 91	304 ± 362	
75/76	38	310	32	19	298	61	-	2	316	146	122 ± 135	489 ± 539	
73/76													436 ± 115

Verklaring van de symbolen : cf. par. 4.2.1 en 7.3.2

Tabel 7.4 - Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Ciliata mustela (L.)

Periode	$d_{i,s,y}$ Westdiep					$d_{i,s,y}$ Vlakte van de Raan					$d_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b}$
	17	19	23	24	25/91	2	30	35	37	38			
	Abondantie in aantal individuen/10^4 m^2												
73/74	2.1	1.4	0.1	0.1	-	-	0.5	-	0.1	0.1	0.4 ± 0.7	0.8 ± 1.4	
74/75	0.5	1.7	0.6	-	-	-	0.8	0.4	-	-	0.4 ± 0.5	0.8 ± 1.0	
75/76	6.0	0.5	1.8	0.1	2.7	0.4	-	0.7	0.2	-	1.2 ± 1.9	2.5 ± 3.9	
73/76													1.4 ± 1.0
	Biomassa in gram vers gewicht/10^4 m^2												
73/74	18	23	3	1	-	-	60	-	3	5	11 ± 19	23 ± 39	
74/75	12	60	10	-	-	-	20	44	-	-	15 ± 21	30 ± 44	
75/76	103	17	35	1	84	4	-	14	11	-	27 ± 37	56 ± 76	
73/76													36 ± 17

Verklaring van de symbolen : cf. par. 4.2.1 en 7.3.2

Tabel 7.5 - Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Pomatoschistus species

Periode	$d_{i,s,y}$ Westdiep					$d_{i,s,y}$ Vlakte van de Raan					$d_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b}$
	17	19	23	24	25/91	2	30	35	37	38			
	Abondantie in aantal individuen/10^4 m^2												
73/74	686	623	820	27	524	281	694	256	718	642	527 ± 254	6109 ± 2947	
74/75	254	170	120	63	108	85	289	62	152	319	162 ± 94	1880 ± 1092	
75/76	965	895	221	46	181	1020	116	637	221	352	465 ± 378	5394 ± 4375	
73/76													4461 ± 2264
	Biomassa in gram vers gewicht/10^4 m^2												
73/74	965	804	1071	48	680	340	677	278	687	454	600 ± 319	2282 ± 1211	
74/75	373	238	189	117	219	63	263	64	83	280	189 ± 105	718 ± 398	
75/76	856	808	364	93	255	467	96	435	175	323	387 ± 268	1471 ± 1016	
73/76													1490 ± 782

Verklaring van de symbolen : cf. par. 4.2.1 en 7.3.2

Tabel 7.6 - Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Trigla species

Periode	$d_{i,s,y}$ Westdiep					$d_{i,s,y}$ Vlakte van de Raan					$d_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b}$
	17	19	23	24	25/91	2	30	35	37	38			
	Abondantie in aantal individuen/10^4 m^2												
73/74	2.2	2.0	1.4	1.9	3.6	1.2	0.6	0.4	0.4	0.2	1.4 ± 1.1	5.6 ± 4.4	
74/75	3.6	2.0	2.7	1.9	0.8	0.3	0.9	0.9	2.1	1.0	1.6 ± 1.0	6.4 ± 4.0	
75/76	2.5	5.6	8.3	0.3	1.1	3.4	2.3	2.4	4.7	5.0	3.6 ± 2.4	14.4 ± 9.6	
73/76													8.8 ± 4.9
	Biomassa in gram vers gewicht/10^4 m^2												
73/74	149	81	59	302	190	55	27	15	16	19	91 ± 95	365 ± 379	
74/75	253	100	153	162	57	26	35	43	129	54	101 ± 73	405 ± 292	
75/76	80	176	281	13	48	157	87	85	159	177	126 ± 78	505 ± 314	
73/76													425 ± 72

Verklaring van de symbolen : cf. par. 4.2.1 en 7.3.2

Tabel 7.7 - Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Agonus cataphractus (L.)

Periode	$d_{i,s,y}$ Westdiep					$d_{i,s,y}$ Vlakte van de Raan					$d_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b}$
	17	19	23	24	25/91	2	30	35	37	38			
	Abondantie in aantal individuen/10^4 m^2												
73/74	8.2	22.0	37.2	0.8	18.0	6.3	15.5	9.1	9.4	20.1	14.7 ± 10.4	30.4 ± 21.5	
74/75	8.0	12.9	10.1	2.0	19.4	2.6	17.5	5.1	18.0	26.2	12.2 ± 8.0	25.3 ± 16.6	
75/76	19.2	21.7	12.1	3.3	25.7	38.2	28.5	41.4	173.6	68.1	43.2 ± 49.2	89.4 ± 101.8	
73/76													48.4 ± 35.6
	Biomassa in gram vers gewicht/10^4 m^2												
73/74	35	60	149	5	71	17	34	42	21	44	48 ± 41	99 ± 84	
74/75	72	67	73	7	92	9	64	31	38	65	52 ± 29	107 ± 60	
75/76	107	67	81	19	105	91	78	94	323	185	115 ± 84	238 ± 174	
73/76													148 ± 78

Verklaring van de symbolen : cf. par. 4.2.1 en 7.3.2

Tabel 7.8 - Gemiddelde jaarlijkse densiteiten van Liparis liparis (L.)

Periode	$d_{i,s,y}$ Westdiep					$d_{i,s,y}$ Vlakte van de Raan					$d_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b,y}$	$\hat{d}_{i,b}$
	17	19	23	24	25/91	2	30	35	37	38			
	Abondantie in aantal individuen/10^4 m^2												
73/74	4.8	4.6	1.0	-	-	0.3	1.2	0.8	0.7	0.4	1.4 ± 1.8	2.9 ± 3.7	
74/75	2.1	0.8	-	-	0.5	1.2	4.1	1.0	1.2	1.1	1.2 ± 1.2	2.5 ± 2.5	
75/76	4.4	18.4	1.5	0.1	4.0	0.4	0.5	0.1	0.1	2.2	3.2 ± 5.6	6.6 ± 11.6	
73/76													4.0 ± 2.3
	Biomassa in gram vers gewicht/10^4 m^2												
73/74	82	63	9	-	-	11	9	19	12	8	21 ± 28	43 ± 58	
74/75	55	22	-	-	1	9	62	16	52	32	25 ± 24	52 ± 50	
75/76	68	498	24	3	145	8	11	8	1	25	79 ± 154	164 ± 318	
73/76													86 ± 67

Verklaring van de symbolen : cf. par. 4.2.1 en 7.3.2

Tabel 8.1 - Aantal vissen per maand en per species waarvan de maaginhouden werden geanalyseerd.

Maand	Odontogadus merlangus	Trisopterus luscus	Gadus morhua	Ciliata mustela	Trigla species	Agonus (a) cataphractus	Liparis liparis
01	120	24	6	3	-	38	24
02	330	308	314	11	-	283	74
03	70	104	271	32	-	59	3
1° kw.	520	436	591	46	-	380	101
04	152	137	7	132	10	-	13
05	330	13	86	17	201	-	-
06	133	69	26	36	30	-	-
2° kw.	615	219	119	185	241	-	13
07	405	30	-	-	43	-	-
08	-	-	-	-	-	-	-
09	35	55	21	50	-	-	27
3° kw.	440	85	21	50	43	-	27
10	344	286	25	15	36	334	13
11	240	202	11	7	-	-	46
12	60	7	23	23	-	345	57
4° kw.	644	495	59	45	36	679	116
Totaal	2219	1235	790	326	320	1059	257

a : naar GABRIELS (1977)

Tabel 8.2 - Aantal vissen per station en per species waarvan de maaginhouden werden geanalyseerd.

Staal-name-station	Odontogadus merlangus	Trisopterus luscus	Gadus morhua	Ciliata mustela	Trigla species	Agonus (a) cataphractus	Liparis liparis
1	12	4	6	7	1	40	4
2	110	46	17	2	15	39	4
3	13	4	-	-	7	19	6
4=30	123	20	43	2	17	110	2
5=47	61	55	16	-	7	-	9
6	15	9	17	2	4	-	2
7	2	2	2	6	1	9	3
8	13	3	6	1	3	-	2
9	16	12	6	1	10	6	2
10	12	8	-	12	12	-	18
11	10	9	5	6	7	-	1
12	9	9	7	2	8	-	-
13	9	11	5	13	14	21	13
14	8	6	25	1	10	1	1
15	10	-	-	1	-	-	-
16	4	-	111	66	16	8	22
17	306	55	97	38	16	5	14
18	10	3	1	3	7	-	-
19	144	5	116	21	20	18	10
20	51	80	6	3	9	1	-
21	3	20	3	1	18	14	-
22	20	21	-	4	2	-	-
23	141	17	3	20	33	8	2
24	63	76	28	1	2	-	1
25	54	56	-	-	-	-	-
26	49	24	1	10	7	7	-
27	3	-	2	10	-	-	4
28	11	60	4	-	6	1	-
35	161	15	30	6	-	128	4
37	110	54	20	5	14	124	3
38	190	55	60	2	25	154	10
44	178	136	-	2	9	-	-
45	150	198	3	1	6	11	-
46	148	162	3	-	3	-	-
49	-	-	2	28	4	16	4
91	-	-	145	49	7	319	116
Totaal	2219	1235	790	326	320	1059	257

a : naar GABRIELS (1977)

Tabel 8.3 - Aantal vissen per lengteklasse en per species waarvan de maaginhouden werden geanalyseerd.

Lengte-klasse -cm-	Odontogadus merlangus	Trisopterus luscus	Gadus morhua	Ciliata mustela	Trigla species	Agonus (c) cataphractus	Liparis liparis
5						77[a]	
6						243	5
7						395	21
8		10[a]				136	24
9	27[a]	28				27	35
10	22	58		13[a]		56	30
11	34	94		19	20[a]	72	58
12	63	108	17[a]	33	12	32	46
13	115	122	18	39	43	21[b]	31
14	137	128	12	48	34		7
15	69	99	25	39	40		
16	65	99	33	33	30		
17	65	98	52	34	28		
18	88	116	53	22	16		
19	102	85	75	23	27		
20	199	60	82	15	16		
21	225	51	72	8[b]	21		
22	247	31	46		10		
23	201	25	59		10		
24	145	13	58		13[b]		
25	128	10[b]	47				
26	89		47				
27	70		34				
28	37		20				
29	18		10				
30	15		30[b]				
31	7						
32	10						
33	13						
34	12						
35	16[b]						
Totaal	2219	1235	790	326	320	1059	257

a : individuën kleiner dan of gelijk aan bedoelde lengte
b : individuën groter dan of gelijk aan bedoelde lengte
c : naar GABRIELS (1977)

Tabel 8.4 - Minimum, maksimum en gemiddelde lengte en gewicht van de vissen waarvan de maaginhouden werden geanalyseerd

	Parameter	Odontogadus merlangus	Trisopterus luscus	Gadus morhua	Ciliata mustela	Trigla species	Agonus (a) cataphractus	Liparis liparis
N_{vis}	Totaal aantal geanalyseerde vissen	2219	1235	790	326	320	1059	257
$\bar{L}_{vis}$	Gemiddelde lengte van de vissen (cm)	20.5 ± 5.2	15.5 ± 3.8	21.5 ± 4.8	15.0 ± 2.9	16.5 ± 4.1	7.5 ± 1.9	10.5 ± 2.0
L_{min}	Minimum lengte van de vissen (cm)	7.0	7.0	9.0	9.0	5.0	4.5	6.0
L_{max}	Maksimum lengte van de vissen (cm)	42.0	29.0	46.0	23.0	35.5	16.0	14.0
$\bar{W}_{vis}$	Gemiddeld gewicht van de vissen (gram)	85.5 ± 69.5	52.0 ± 43.7	119.5 ± 108.5	32.5 ± 22.4	53.0 ± 50.4	4.5 ± 4.4	24.0 ± 13.5
W_{min}	Minimum gewicht van de vissen (gram)	3.0	3.0	6.0	5.5	1.0	0.5	4.5
W_{max}	Maksimum gewicht van de vissen (gram)	685.0	379.0	1284.0	126.5	399.5	38.5	58.0

a : naar GABRIELS (1977)

Tabel 8.5 - Relatieve frekwentie waarmee de verschillende Caridea in de maaginhouden worden aangetroffen. (1)

	Parameter	Odontogadus merlangus	Trisopterus luscus	Gadus morhua	Ciliata mustela	Trigla species	Agonus (a) cataphractus	Liparis liparis
N_{vis}	Totaal aantal geanalyseerde vissen	2219	1235	790	326	320	1059	257
IF_{c}	Percentage van de magen met Caridea	53.7	58.0	85.9	58.0	86.6	32.9	84.4
IF_{cc}	... met Crangon crangon (L.)	44.3	45.8	74.8	47.6	67.8	10.4	63.0
IF_{ca}	... met Crangon allmanni Kinahan	0.5	1.4	0.1	--	--	--	--
IF_{cs}	... met Crangon species	8.0	12.6	13.0	9.2	13.1	3.0	8.6
IF_{po}	... met Pontophilus trispinosus Hailstone	0.4	2.9	2.2	0.9	3.4	--	0.8
IF_{ps}	... met Pandalus species	0.1	0.1	--	--	--	--	--
IF_{pb}	... met Pandalina brevirostris (Rathke)	--	0.1	0.3	--	0.3	--	--

Tabel 8.5 - Relatieve frekwentie waarmee de verschillende Caridea in de maaginhouden worden aangetroffen. (2 en slot)

Parameter		Odontogadus merlangus	Trisopterus luscus	Gadus morhua	Ciliata mustela	Trigla species	Agonus (a) cataphractus	Liparis liparis
IF_{hv}	Percentage van de magen met Hippolyte varians Leach	0.3	1.2	1.3	1.2	0.3	9.1	12.1
IF_{tc}	... met Thoralus cranchii (Leach)	--	0.2	--	0.9	--	0.3	--
IF_{pr}	... met Processa species	0.6	1.5	0.1	--	0.3	--	--
IF_{oh}	... met onherkenbare Caridea	8.3	9.2	10.4	12.6	11.2	21.9	28.4

a : naar GABRIELS (1977)

Tabel 8.6 - Gemiddeld aantal van de verschillende Caridea per maaginhoud

	Parameter	Odontogadus merlangus	Trisopterus luscus	Gadus morhua	Ciliata mustela	Trigla species	Agonus (a) cataphractus	Liparis liparis
N_{vis}	Totaal aantal geanalyseerde vissen	2219	1235	790	326	320	1059	257
$\bar{N}_{c}$	Gemiddeld aantal Caridea per maaginhoud	1.26	1.64	3.38	1.70	3.89	0.77	3.19
$\bar{N}_{cc}$	Crangon crangon (L.)	1.24	1.54	3.33	1.65	3.82	0.43	2.94
$\bar{N}_{ca}$	Crangon allmanni Kinahan	0.01	0.02	++	--	--	--	--
$\bar{N}_{po}$	Pontophilus trispinosus Hailstone	++	0.04	0.02	0.01	0.06	--	0.01
$\bar{N}_{ps}$	Pandalus species	++	++	--	--	--	--	--
$\bar{N}_{pb}$	Pandalina brevirostris (Rathke)	--	++	++	--	++	--	--
$\bar{N}_{hv}$	Hippolyte varians Leach	++	0.02	0.02	0.03	++	0.34	0.23
$\bar{N}_{tc}$	Thoralus cranchii (Leach)	--	++	--	0.01	--	++	--
$\bar{N}_{pr}$	Processa species	0.01	0.02	++	--	++	--	--

++ : kleiner dan 0.01
a : naar GABRIELS (1977)

Tabel 8.7 - Vergelijkingen van de kurven die de relatie tussen het gewicht (W_{vis}) en de lengte (L_{vis}) van de species, waarvan de maaginhouden werden geanalyseerd, weergegeven.

Species	Vergelijking van de kurve	Korrelatie-koëfficiënt
Odontogadus merlangus (L.)	$W_{vis} = 0.006852\ (L_{vis})^{3.07}$	r = 0.999
Trisopterus luscus (L.)	$W_{vis} = 0.004068\ (L_{vis})^{3.37}$	r = 0.999
Gadus morhua L.	$W_{vis} = 0.005100\ (L_{vis})^{3.23}$	r = 0.999
Ciliata mustela (L.)	$W_{vis} = 0.005232\ (L_{vis})^{3.18}$	r = 0.997
Trigla species	$W_{vis} = 0.006376\ (L_{vis})^{3.15}$	r = 0.997
Agonus cataphractus (L.)	$W_{vis} = 0.008674\ (L_{vis})^{3.01}$ (a)	r = 0.998 (a)
Liparis liparis (L.)	$W_{vis} = 0.026295\ (L_{vis})^{2.88}$	r = 0.998

a : naar GABRIELS (1977)

Tabel 8.8 - Procentuele verhouding tussen het gewicht van de maaginhouden en het totaal lichaamsgewicht (W_m/W_{vis} .100 %) bij vissen. (1)

Species	Lengte van de vissen (cm)	W_m/W_{vis} .100 % (a)	Referentie
Odontogadus merlangus (L.)	7.0-42.0	2.0 (max 15.8)	Deze studie
Trisopterus luscus (L.)	7.0-29.0	2.0 (max 9.9)	Deze studie
Gadus morhua L.	9.0-46.0	2.8 (max 21.6)	Deze studie
Ciliata mustela (L.)	9.0-23.0	4.0 (max 11.3)	Deze studie
Trigla species	5.0-35.5	2.8 (max 10.7)	Deze studie
Agonus cataphractus (L.)	4.5-16.0	1.6 (max 10.9)	Gabriëls (1977)
Liparis liparis (L.)	6.0-14.0	5.9 (max 19.8)	Deze studie
Squalus acanthias L.	51.0-93.0	1.4	Blegvad (1917)
Raja radiata Donovan	17.0-47.0	1.2[b]	Blegvad (1917)
Raja batis L.	?	4.0[c]	Blegvad (1917)
Clupea harengus L.	9.0-33.0	0.4	Blegvad (1917)
Sprattus sprattus (L.)	7.0-15.0	0.7	Blegvad (1917)

Tabel 8.8 - Procentuele verhouding tussen het gewicht van de maaginhouden en het totaal lichaamsgewicht bij vissen. (2)

Anguilla anguilla (L.)	7.0-93.0	1.8-3.4[d] 2.3	Blegvad (1917)
Odontogadus merlangus (L.)	4.0-32.0	2.0	Blegvad (1917)
Gadus morhua L.	2.5-92.0	2.4-4.0[d] 2.6	Blegvad (1917)
Gadus morhua L.	< 25.0	max 2.3	Reimann (1956) in Arntz (1974b)
Gadus morhua L.	5.0-20.0 20.0-40.0 40.0-70.0	0.6-0.8[e] 0.5-0.9[e] 0.4-1.7[e]	Uzars (1969)
Crenilabrus melops (L.)	3.0-13.0	5.0[c]	Blegvad (1917)
Ctenolabrus rupestris (L.)	1.0-15.0	2.7	Blegvad (1917)
Gasterosteus aculeatus L.	1.0-1[illegible].0	3.4	Blegvad (1917)
Gasterosteus pungitius L.	2.0-5.0	2.2	Blegvad (1917)
Spinachia spinachia (L.)	4.0-16.0	3.9	Blegvad (1917)
Macrurus rupestris (Gunn.)	?	4.0-6.2[e]	Podrazanskaya (1967)
Lumpenus lampetriformis (Walbaum)	17.0-28.0	2.4	Blegvad (1917)
Zoarces viviparus (L.)	6.0-36.0	1.9-4.2[d]	Blegvad (1917)

Tabel 8.8 - Procentuele verhouding tussen het gewicht van de maaginhouden en het totaal lichaamsgewicht bij vissen. (3)

Scomber scombrus L.	25.0-39.0	3.8[b]	Blegvad (1917)
Gobius niger L.	4.0-14.0	3.1	Blegvad (1917)
Gobius flavescens Fabricius	1.0-5.0	2.6	Blegvad (1917)
Pomatoschistus minutus (Pallas)	1.0-7.0	2.6	Blegvad (1917)
Myxocephalus scorpius (L.)	1.0-26.0	3.5	Blegvad (1917)
Taurulus bubalis (Euphrasen)	12.0-15.0	2.3[b]	Blegvad (1917)
Scophthalmus maximus (L.)	16.0-37.0	3.6[b]	Blegvad (1917)
Scophthalmus rhombus (L.)	7.0-44.0	0.7[b]	Blegvad (1917)
Hippoglossoides platessoides (Bloch)	3.0-32.0	3.8	Blegvad (1917)
Limanda limanda (L.)	2.0-37.0	1.3-5.5[d] 3.4	Blegvad (1917)
Limanda limanda (L.)	< 20.0 21.0-25.0 26.0-30.0 > 30.0	0.7-2.5[f] 1.0-2.3[f] 0.7-3.1[f] 1.3-3.5[f]	Arntz (1971b)
Platichthys flesus (L.)	2.0-44.0	2.5-5.5[d] 4.2	Blegvad (1917)
Pleuronectes platessa L.	2.0-48.0	1.4-4.0[d] 3.5	Blegvad (1917)

Tabel 8.8 - Procentuele verhouding tussen het gewicht van de maaginhouden en het totaal lichaamsgewicht bij vissen. (4 en slot)

---

a : gewicht van de maaginhoud in procent van het totaal lichaamsgewicht;indien één getal vermeld is geeft dit de gemiddelde waarde van de verhouding weer, indien twee getallen vermeld zijn geven deze de spreiding van de verhouding weer.
b : gemiddelde voor minder dan 20 waarnemingen.
c : slechts één enkele vis onderzocht.
d : minimum en maksimum waarden van de gemiddelden voor verschillende levensgemeenschappen.
e : minimum en maksimum waarden van de gemiddelden voor verschillende perioden.
f : minimum en maksimum waarden van de gemiddelden voor verschillende perioden ; de waarden hebben betrekking op de inhoud van de voor- én middendarm, dus niet alleen op de inhoud van de maag.

Tabel 8.9 - Gemiddelde samenstelling van de maaginhouden op gewichtsbasis.

Parameter		Odontogadus merlangus	Trisopterus luscus	Gadus morhua	Ciliata mustela	Trigla species	Agonus (a) cataphractus	Liparis liparis
N_{vis}	Totaal aantal geanalyseerde vissen	2219	1235	790	326	320	1059	257
$\bar{W}_m$	Gemiddeld gewicht van de maaginhoud (g)	1.68 ± 2.15	1.03 ± 1.07	3.39 ± 3.84	1.32 ± 1.60	1.47 ± 1.44	0.070 ± 0.082	1.43 ± 1.76
$\bar{W}_c$	Gemiddeld gewicht van Caridea in magen (g)	0.46 ± 0.88	0.43 ± 0.65	1.41 ± 1.80	0.38 ± 0.60	1.07 ± 1.16	0.016 ± 0.056	0.80 ± 1.02
$\bar{W}_{cc}$	Gemiddeld gewicht van Crangon crangon (L.) in magen (g)	0.45 ± 0.85	0.41 ± 0.61	1.40 ± 1.81	0.37 ± 0.59	1.06 ± 1.18	0.011 ± 0.045	0.78 ± 1.04
Percentage Caridea t.o.v. de maaginhoud ($\bar{W}_c/\bar{W}_m$ .100 %)		27.3	41.6	41.6	28.8	72.9	22.8	56.1
Percentage Crangon crangon (L.) t.o.v. de maaginhoud ($\bar{W}_{cc}/\bar{W}_m$ .100 %)		27.0	40.1	41.3	28.4	72.4	15.5	54.3
Percentage Crangon crangon (L.) t.o.v. de Caridea ($\bar{W}_{cc}/W_c$ .100 %)		98.9	96.2	99.2	98.5	99.3	67.9	96.7

a : naar GABRIELS (1977)

Tabel 9.1 - Verteringsduur van het voedsel bij vissen. (1)

Verklaringen bij de tabel :

1° kolom : species

2° kolom : aanduiding W of L

3° kolom : gewicht (in gram) of lengte (in cm) van de onderzochte vissen.
Indien twee getallen vermeld zijn geven deze de spreiding van het gewicht (W) of de lengte (L) weer ; indien slechts één getal vermeld is betekent dit het gemiddelde gewicht of de gemiddelde lengte van de proefdieren.

4° kolom : temperatuur (in °C) waarbij de waarnemingen of eksperimenten werden uitgevoerd.
Organisatie als kolom 3.

5° kolom : type voeding (indien bekend)

6° kolom : hoeveelheid opgenomen voedsel (uitgedrukt als % van het lichaamsgewicht).

7° kolom : graad van gastrische evakuatie (in %) die na een bepaalde tijd (vermeld in kolom 8) wordt bereikt.

8° kolom : tijd nodig om een bepaalde graad van gastrische evakuatie (vermeld in kolom 7) te bereiken.

9° kolom : referentie.

Kleine letters 'a', 'b', ... 'aa' verwijzen naar voetnoten.

Tabel 9.1 - Verteringsduur van het voedsel bij vissen. (2)

Amia calva L.	W	18.0	21.0	Gambusia affinis [a]	4.9	100	28.0 - 32.0	Hertling en Witt (1968)
Lepidosteus osseus	-	juvenielen	26.4	Gambusia affinis [a]	6.7	100	24.0	Hertling en Witt (1968)
Megalops cyprinoides Broussonet	W	5.1	28.0 ± 1.5	?	?	100	6.5	Pandian (1967b)
	W	21.2	28.0 ± 1.5	?	?	100	13.0	
	W	51.3	28.0 ± 1.5	?	?	100	17.5	
	W	90.6	28.0 ± 1.5	?	?	100	20.0	
Megalops cyprinoides Broussonet	W	52.2 48.5 - 56.7	28.0 ± 1.5	Gambusia affinis [a]	?	100	14.0	Pandian (1967c)
	W	52.2 48.5 - 56.7	28.0 ± 1.5	Metapenaeus monoceros [b]	?	100	18.0	
Oncorhynchus nerka (Walbaum)	L W	15.8 34.6	20.1	?	2.7	99	17.7	Brett en Higgs (1970)
	L W	15.4 30.0	23.0	?	2.0	99	17.8	
Salmo gairdneri Richardson	-	?	15.0	Pellets 1/8"	0.6	100	36.0	Windell et all. (1969)
	-	?	15.0	idem	1.0	87	20.0	
Salmo gairdneri Richardson	W	80.0	15.0	Pellets	0.7	66	12.0	Windell et all. (1969)
	W	87.0	15.0	'Corn oil'	0.7	43	12.0	
	W	86.0	15.0	Gelatine	0.6	51	12.0	
	W	94.0	15.0	Cellulose	0.3	50	12.0	
	W	84.0	15.0	Zuiver vet	0.8	29	12.0	

Tabel 9.1 - Verteringsduur van het voedsel bij vissen. (3)

	W	87.0	15.0	'Corn oil' + gelatine	0.7	47	12.0	
Salmo gairdneri Richardson	W	84.0	15.0	Pellets 1/8"	0.3	91	12.0	Windell et all. (1969)
	W	94.0	15.0	idem	0.4	81	12.0	
	W	83.0	15.0	idem	0.8	64	12.0	
	W	78.0	15.0	idem	1.2	58	12.0	
	W	83.0	15.0	idem	1.4	57	12.0	
	W	108.0	15.0	idem	1.3	53	12.0	
	W	88.0	15.0	idem	1.7	55	12.0	
	W	107.0	15.0	idem	1.7	51	12.0	
	W	97.0	15.0	idem	2.0	59	12.0	
	W	87.0	15.0	idem	2.4	50	12.0	
Salmo gairdneri Richardson	-	?	?	?	?	100	x [f]	Windell en Norris (1969)
Salmo gairdneri Richardson	W	29.6	12.0	Pellet 14.5 % [g]	1.7	37	24.0	Windell et all. (1972)
	W	29.6	12.0	Pellet 10.5 % [g]	1.7	40	24.0	
	W	29.6	12.0	Pellet 6.5 % [g]	1.7	41	24.0	
Salmo gairdneri Richardson	L W	15.3 38.8	10.0 ± 1.0	Asellus [c] milatarus	0.8	44 [h]	4.0 [h]	Kionka en Windell (1972)

Tabel 9.1 - Verteringsduur van het voedsel bij vissen. (4)

	L W	14.7 32.0	10.0 ± 1.0	idem	1.0	58 [h]	8.0 [h]	
	L W	16.1 40.0	10.0 ± 1.0	idem	0.7	78 [h]	12.0 [h]	
	L W	14.0 27.1	10.0 ± 1.0	idem	1.0	91 [h]	16.0 [h]	
Salmo trutta L.	-	?	?	?	?	100	x [i]	Elliott (1972)
Esox lucius L.	-	?	?	Pisces	?	100	72.0-120.0	Vonk (1929) in Barrington (1957)
Gadus morhua L.	-	Adulten	3.0 - 10.0	Pisces	?	100	144.0	Karpevich en Bokova (1937) in Daan (1973)
	-	2-3-jarigen	3.0 - 10.0	Pisces	?	100	120.0	
Gadus morhua L.	-	?	3.0	?	?	100	120.0-144.0	Taraverdieva (1962) in Holden (1966)
Gadus morhua L.	L W	23.0 - 35.0 150.0 - 375.0	2.0	Pandalus montagui [b]	0.8	100	72.0	Tyler (1970)
	L W	23.0 - 35.0 150.0 -375.0	5.0	idem	0.8	100	58.0	
	L W	23.0 - 35.0 150.0 - 375.0	10.0	idem	0.8	100	25.0	
	L W	23.0 - 35.0 150.0 - 375.0	15.0	idem	0.8	100	20.0	
	L W	23.0 - 35.0 150.0 - 375.0	19.0	idem	0.8	100	25.0	

Tabel 9.1 - Verteringsduur van het voedsel bij vissen. (5)

Gadus morhua L.	L W	44.0 - 56.0 700.0 - 1470.0	9.0 - 13.0 11.9	Clupea sprattus [a]	3.7	100	72.0	Daan (1973)
Gadus morhua L.	-	Adulten	14.0 - 16.0	Pisces + Mollusca (?)	?	100	72.0	Kuhl (1973)
Melanogrammus aeglefinus (L.)	L W	16.0 28.0	6.0	Pollachius virens [a]	1.8	100	± 36.0	Jones (1974)
	L W	33.0 333.0	6.0	idem	0.2	100	± 12.0	
	L W	15.0 28.0	6.0	idem	5.4	100	± 48.0	
	L W	35.0 402.0	6.0	idem	0.4	100	± 17.0	
	L W	22.0 89.0	10.6	idem	2.8	100	± 26.0	
	L W	40.0 527.0	10.6	idem	0.5	100	± 11.0	
Odontogadus merlangus (L.)	L W	14.0 18.0	6.0	Pollachius virens [a]	2.8	100	± 46.0	Jones (1974)
Pollachius virens (L.)	-	?	3.0 - 10.0	Gammaridae	?	100	72.0 - 84.0	Karpevich en Bokova (1937) in Daan (1973)
Pollachius virens (L.)	-	?	?	?	?	100	120.0 - 144.0	Von Buddenbock (1956) in Wagner (1959)

Tabel 9.1 - Verteringsduur van het voedsel bij vissen. (6)

Pollachius virens (L.)	-	?	4.0 - 6.0	Pisces	?	100	± 168.0		Wagner (1959)
	-	?	4.0 - 6.0	Euphausiacea	?	100	± 96.0		
Stizostedion vitreum (Mitchell) (j)	L	17.8 - 38.1	20.0 ± 1.0	Pimephales promelas [a]	< 1.0	97	[j]	12.0	Swenson en Smith (1973)
	L	17.8 - 38.1	20.0 ± 1.0	idem	1.0-2.0	96	[j]	12.0	
	L	17.8 - 38.1	20.0 ± 1.0	idem	> 2.0	90	[j]	12.0	
(k)	L	17.8 - 38.1	14.0 ± 1.0	idem	< 1.0	97	[k]	16.0	
	L	17.8 - 38.1	14.0 ± 1.0	idem	1.0-2.0	96	[k]	16.0	
	L	17.8 - 38.1	14.0 ± 1.0	idem	> 2.0	78	[k]	16.0	
(l)	L	17.8 - 38.1	14.0 ± 1.0	idem	< 1.0	96	[l]	24.0	
	L	17.8 - 38.1	14.0 ± 1.0	idem	1.0-2.0	91	[l]	24.0	
	L	17.8 - 38.1	14.0 ± 1.0	idem	> 2.0	94	[l]	24.0	
Micropterus salmoides (Lacépède)	-	?	5.0	Pisces	?	100		110.0	Molnar en Tolg (1962)
	-	?	10.0	idem	?	100		50.2	
	-	?	15.0	idem	?	100		37.1	
	-	?	20.0	idem	?	100		23.7	
	-	?	25.0	idem	?	100		18.7	
Lepomis gibbosus (L.)	-	?	20.5	Ischnura species [d]	? [m]	100		18.0	Kitchell en Windell (1968)
	-	?	21.7	idem	? [n]	100		14.0	
	-	?	22.7	Tenebrio species [d]	? [m]	100		22.0	

Tabel 9.1 - Verteringsduur van het voedsel bij vissen. (7)

Lepomis macrochirus (Rafinesque)	-	?	18.0 - 23.0	?	?	50 75	5.0 12.0	Seaburg en Moyle (1964)
Lepomis macrochirus (Rafinesque)	-	?	21.0	?[o]	?[o]	50 100	6.0 18.0	Windell (1966)
	-	?	21.0	?[p]	?[p]	85	10.0	
Lutjanidae	-	?	21.0 - 22.0	Jenkinsia lamprotaenia [a]	6.0	100	10.0 - 14.0	Reshetnikov et all (1974)
	-	?	25.0 - 26.0	idem	6.0	100	9.0 - 12.0	
	-	?	28.0 - 29.0	idem	6.0	100	8.0 - 10.0	
	-	?	21.0 - 22.0	Harengula [a]	6.0	100	± 50.0	
	-	?	25.0 - 26.0	idem	6.0	100	38.0 - 42.0	
	-	?	28.0 - 29.0	idem	6.0	100	20.0 - 30.0	
Mullus barbatus (L.)	-	?	?	?	?	100	x [i]	Lipskaya (1959) in Kapoor et all. (1975)
Scomber japonicus Houttuyn	-	?	20.0	?	16.0	100	21.0 - 24.0	Kariya en Takahashi (1969)
Scorpaena porcus L.	-	?	22.0	?	?	100	50.0	Karpevich (1941) in Kapoor et all. (1975)

Tabel 9.1 - Verteringsduur van het voedsel bij vissen. (8)

Sebastes	-	?	7.0	?	?	100	140.0	Kiraya (1969)
inermis	-	?	10.0	?	?	100	120.0	
Cuvier en Valenciennes	-	?	14.0	?	?	100	70.0	
Pleuronectes platessa L.	-	Adulten	?	Natuurlijke voeding	?	100	3.0 - 6.0	Hempel (1956)
Pleuronectes platessa L.	L	2.0 - 3.0	11.0 - 17.2	Paranais litoralis [e]	?	100	1.25	Bregnballe (1961)
	L	2.0 - 3.0	11.0 - 17.2	Crustacea	?	100	±5.0	
Psettichthys	-	?	?	Pisces	?	100	< 24.0	Miller (1967)
melanostictus Girard	-	?	?	Mysidacea	?	100	> 24.0	
Platichthys flesus (L.)	-	Juvenielen	?	?	?	100	14.0 - 16.0	Arndt en Nehls (1964)
Platichthys stellatus (Pallas)	-	?	?	?	?	100	9.0	Miller (1967)
Lophius piscatorius L.	-	?	9.0 - 16.0	Pisces	?	100	± 48.0	Wilson (1937)

a : Pisces
b : Crustacea Decapoda
c : Crustacea Isopoda
d : Insecta
e : Annelida Oligochaeta

Tabel 9.1 - Verteringsduur van het voedsel bij vissen. (9 en slot)

---

f : verteringsduur wordt langer als hoeveelheid te verteren voedsel vergroot maar niet evenredig
g : % wijst op vetgehalte van de pellets
h : % en verteringsduur hebben enkel betrekking op de organische fraktie van het voedsel
i : verteringsduur recht evenredig met hoeveelheid te verteren voedsel
j : voedselpartikels van 0.8 gram
k : voedselpartikels van 1.1 - 1.9 gram
l : voedselpartikels van 3.1 - 5.0 gram
m : absolute hoeveelheid voedsel : 0.25 gram per vis
n : absolute hoeveelheid voedsel : 0.50 gram per vis
O : "force-fed"
p : "voluntary meal"

Tabel 9.2 - Dagelijkse voedselopname door vissen. (1)

Verklaringen bij de tabel :

1° kolom : species

2° kolom : aanduiding W of L

3° kolom : gewicht (in gram) of lengte (in cm) van de onderzochte vissen.
Indien twee getallen vermeld zijn geven deze de spreiding van het gewicht (W) of de lengte (L) weer ; indien slechts één getal vermeld is betekent dit het gemiddelde gewicht of de gemiddelde lengte van de proefdieren.

4° kolom : temperatuur (in °C) waarbij de waarnemingen of eksperimenten werden uitgevoerd.
organisatie als kolom 3.

5° kolom : dagelijkse voedselopname, uitgedrukt als % van het eigen lichaamsgewicht dat per dag wordt gekonsummeerd.
Organisatie als kolom 3.

6° kolom : referentie.

Kleine letters 'a', 'b', ... 'aa' verwijzen naar voetnoten.

Tabel 9.2 - Dagelijkse voedselopname door vissen. (2)

Megalops cyprinoides Broussonet	W	< 10.0	28.0 ± 1.5	3.0 - 10.0	Pandian (1967b)
	W	10.0 - 160.0	28.0 ± 1.5	2.0 - 4.0	
Megalops cyprinoides Broussonet	W	< 20.0	28.0 ± 1.5	4.0 - 10.0 [a]	Pandian (1967c)
	W	20.0 - 160.0	28.0 ± 1.5	2.0 - 4.0 [a]	
	W	< 20.0	28.0 ± 1.5	6.0 - 8.0 [b]	
	W	20.0 - 160.0	28.0 ± 1.5	3.0 - 6.0 [b]	
Clupea harengus L.	L	10.0 - 15.0	?	1.4	Zalachowski et all.(1976)
	L	15.1 - 20.0	?	1.6	
	L	20.1 - 25.0	?	1.5	
	L	25.1 - 30.0	?	1.1	
Sprattus sprattus (L.)	L	< 10.0	?	1.5	Zalachowski et all.(1976)
	L	10.1 - 15.0	?	1.1	
Oncorhynchus nerka (Walbaum)	-	?	5.0	1.4	Brett et all.(1969)
	-	?	10.0	2.4	
	-	?	15.0	2.6	
	-	?	20.0	2.7	
	-	?	23.0 [c]	2.0	
Salvelinus fontinalis (Mitchell)	-	?	9.0	5.0	Baldwin (1956)
	-	?	13.0	7.0	
	-	?	21.0	1.0	

Tabel 9.2 - Dagelijkse voedselopname door vissen. (3)

Rutilus rutilus (L.)	-	?	1.0 - 5.0	0.5	Bokova (1938) in Kapoor et all. (1975)
	-	?	5.0 - 10.0	3.5	
	-	?	10.0 - 15.0	7.8	
	-	?	15.0 - 20.0	12.8	
Ictalurus natalis (Le Sueur)	W	31.0	?	2.5	Pearse (1924) in Kapoor et all. (1975)
Ictalurus nebulosus (Le Sueur)	W	4.4	?	10.7	Pearse (1924) in Kapoor et all. (1975)
Ictalurus punctatus (Rafinesque)	W	0.25	27.5 ± 0.5	6.5 - 9.5	Murai en Andrews (1976)
	W	0.28	27.5 ± 0.5	6.0 - 8.0	
	W	1.50	27.5 ± 0.5	4.5 - 5.5	
Fundulus diaphanus	-	?	18.0 - 22.0	1.4	Keast en Welsh (1968)
Gadus morhua L.	-	?	1.0 - 2.0	x [d]	Mc Kenzie (1938)
	-	?	8.0	x [d]	
Gadus morhua L.	L	35.0 - 45.0	?	1.7 - 2.3	Novikova (1962)
Gadus morhua L.	L	25.0 - 40.0	3.0 - 4.0	2.2 - 2.9	Taraverdieva (1962) in Daan (1973)
Gadus morhua L.	L	20.0 - 70.0	?	1.6	Lishev en Uzars (1967)

Tabel 9.2 - Dagelijkse voedselopname door vissen. (4)

Gadus morhua L.	-	2-jarigen	?	6.0	Lipskaya et all.(1972)
	-	6-jarigen	?	1.6	
Gadus morhua L.	L	10.0	?	5.3	Daan (1973)
	L	20.0	?	2.5	
	L	30.0	?	1.7	
	L	40.0	?	1.3	
	L	50.0	?	1.0	
	L	60.0	?	0.8	
	L	70.0	?	0.7	
	L.	80.0	?	0.6	
	L	90.0	?	0.6	
	L	100.0	?	0.5	
Gadus morhua L.	L	11.0 - 15.0	voorjaar	5.0	Arntz (1974a)
	L	16.0 - 20.0	voorjaar	2.4	
	L	21.0 - 25.0	voorjaar	2.0	
	L	26.0 - 30.0	voorjaar	1.0	
	L	31.0 - 35.0	voorjaar	1.0	
	L	11.0 - 15.0	najaar	> 5.0	
	L	16.0 - 20.0	najaar	4.4	
	L	21.0 - 25.0	najaar	2.7	

Tabel 9.2 - Dagelijkse voedselopname door vissen. (5)

	L	26.0 - 30.0	najaar	2.0	
	L	31.0 - 35.0	najaar	1.2	
Gadus morhua L.	L	5.0 - 25.0	?	6.0	Uzars (1975)
	L	25.0 - 30.0	?	3.9	
	L	> 30.0	?	2.6	
	L	totaal	?	3.5	
Gadus morhua L.	L	5.0 - 15.0	?	2.4	Zalachowski et all. (1976)
	L	15.1 - 25.0	?	1.6	
	L	25.1 - 35.0	?	1.3	
	L	35.1 - 45.0	?	1.1	
	L	45.1 - 55.0	?	1.1	
	L	55.1 - 65.0	?	1.0	
	L	> 65.0	?	0.7	
Perca flavescens Mitchell	-	?	18.0 - 22.0	2.0	Keast en Welsh (1968)
Stizostedion vitreum (Mitchell)	W	179.0	juni 1969	1.4	Swenson en Smith (1973)
	W	259.0	juni 1970	0.8	
	W	187.0	juli 1969	1.5	
	W	312.0	juli 1970	2.3	
	W	221.0	augustus 1969	3.1	
	W	384.0	augustus 1970	2.6	

Tabel 9.2 - Dagelijkse voedselopname door vissen. (6)

	W	285.0	september 1969	3.0	
	W	422.0	september 1970	3.0	
Micropterus salmoides (Lacépède)	W	4.6	?	6.2	Pearse (1924) in Kapoor et all. (1975)
Ambloplites rupestris (Rafinesque)	-	?	18.0 - 22.0	4.0	Keast en Welsh (1968)
Lepomis gibbosus (L.)	W	18.0	?	4.1	Pearse (1924) in Kapoor et all. (1975)
Lepomis gibbosus (L.)	-	?	18.0 - 22.0	2.6	Keast en Welsh (1968)
Lepomis macrochirus (Rafinesque)	-	?	20.0	3.0	Gerking (1954)
Lepomis macrochirus (Rafinesque)	-	?	18.0 - 22.0	2.5	Keast en Welsh (1968)
Lepomis macrochirus (Rafinesque)	-	?	?	1.8	Kolehmainen (1974)
Lepomis species	-	?	10.0	x ^{e}	Hathaway (1927) in Kapoor et all. (1975)
	-	?	20.0	3x ^{e}	
Lepomis species	-	?	?	1.0 - 2.0	Seaburg en Moyle (1964)
Scomber japonicus Houttuyn	-	?	20.0	16.0	Kariya en Takahashi (1969)

Tabel 9.2 - Dagelijkse voedselopname door vissen. (7)

Sebastes inermis Cuvier en Valenciennes	-	?	4.5	1.4	Kariya (1969)
Epinephelus guttatus	W	269.0	19.0	2.6	Menzel (1960)
	W	184.0	28.0	6.8	
	W	411.0	19.0	1.7	
	W	309.0	23.0	1.8	
	W	368.0	28.0	4.0	
	W	610.0	19.0	1.7	
	W	625.0	23.0	2.0	
	W	600.0	28.0	4.2	
Scophthalmus maximus (L.)	L	2.8 - 5.6	?	23.1 - 31.0 26.3	Muller (1969)
Limanda limanda (L.)	W	1.1	13.0	4.0	Pandian (1970)
	W	5.4	13.0	4.7	
	W	16.9	13.0	2.5	
	W	33.1	13.0	4.4	
	W	47.1	13.0	3.8	
	W	61.3	13.0	3.5	
	W	79.5	13.0	3.4	
	W	104.4	13.0	3.2	
	W	115.5	13.0	2.1	
	W	150.7	13.0	1.9	
	W	7.1	13.0	4.0	
	W	16.2	13.0	1.7	
	W	35.5	13.0	3.1	
	W	41.2	13.0	3.5	
	W	49.1	13.0	3.2	
	W	77.2	13.0	2.0	
	W	101.2	13.0	2.4	
	W	121.5	13.0	2.0	

Tabel 9.2 - Dagelijkse voedselopname door vissen. (8 en slot)

Limanda yakohamae (Günther)	-	?	11.0 - 21.0	2.9 - 4.5	Hatanaka et all.(1956) in Arntz (1974a)
Pleuronectes platessa L.	-	Juvenielen	?	x [f]	Buckmann (1954)
Pleuronectes platessa L.	L	2.2 - 3.6	?	30.6 - 44.3 37.7	Muller (1969)
Platichthys flesus (L.)	L	2.4 - 4.8 [g]	?	21.1 - 29.6 25.9	Muller (1969)
	L	2.6 - 4.0 [g]	?	23.8 - 37.5 30.9	
	L	2.4 - 4.0 [g]	?	22.3 - 33.8 29.1	
Ophiocephalus striatus Bloch	W	< 10.0	28.0 ± 1.5	3.0 - 8.0	Pandian (1967b)
	W	10.0 - 160.0	28.0 ± 1.5	2.0 - 3.0	

a : voedsel bestaande uit Metapenaeus monoceros (Crustacea, Decapoda)
b : voedsel bestaande uit Gambusia affinis (Pisces)
c : temperaturen boven 25 °C zijn lethaal voor Oncorhynchus nerka
d : bij 1 °C - 2 °C wordt slechts uiterst zelden voedsel opgenomen
e : dagelijkse voedselopname bij 20 °C ongeveer 3x groter dan bij 10 °C
f : jonge individuen hebben grotere relatieve dagelijkse voedselopname dan oudere individuen
g : eksemplaren afkomstig uit drie verschillende gebieden

Tabel 9.3 - Dagelijkse konsumptie van post-larvale Crangon crangon (L.) door de demersale predatoren.

Species	Konsumptie/dag in aantal individuen [a]			Konsumptie/dag in % t.o.v. lich. gew. [b]	
	gemiddeld	minimum	maksimum	minimum	maksimum
Odontogadus merlangus (L.)	0.41	0.31	0.62	0.54 %	2.70 %
Trisopterus luscus (L.)	0.51	0.38	0.77	0.40 %	4.01 %
Gadus morhua L.	1.11	0.83	1.67	0.83 %	4.13 %
Ciliata mustela (L.)	0.55	0.41	0.82	0.28 %	2.84 %
Pomatoschistus species	0.07	0.05	0.10	0.07 %	0.14 %
Trigla species	1.28	0.96	1.91	0.72 %	7.24 %
Agonus cataphractus (L.)	0.14	0.11	0.21	0.16 %	1.55 %
Liparis liparis (L.)	0.98	0.74	1.47	0.54 %	5.43 %

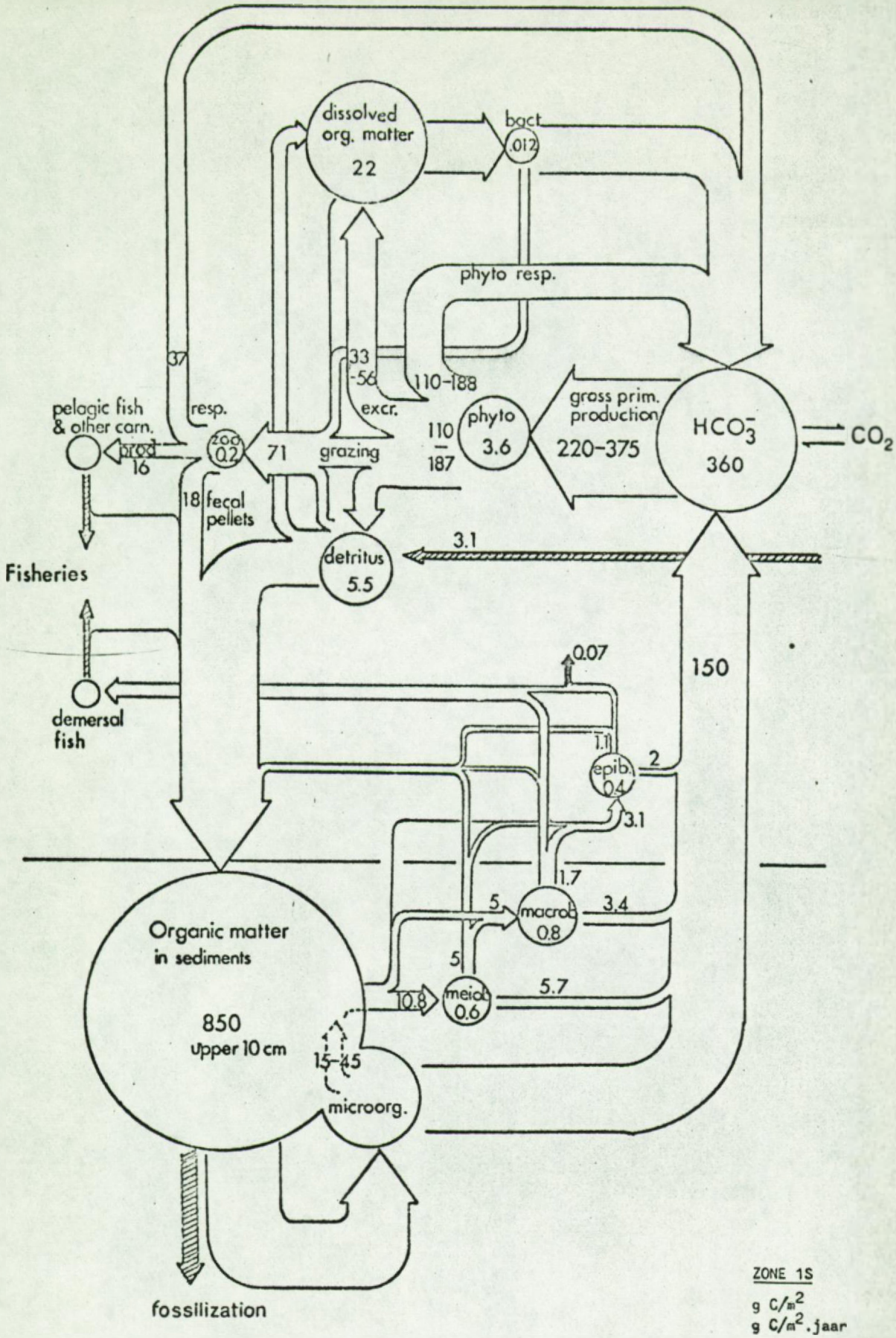
a : aantal individuen post-larvale Crangon crangon (L.) dat per dag wordt gekonsumeerd door één enkele vis.

b : relatieve hoeveelheid Crangon crangon (L.) die per dag wordt gekonsumeerd, uitgedrukt als een percentage van het lichaamsgewicht.

Tabel 10.1 - Predatie-mortaliteit van post-larvale Crangon crangon (L.), veroorzaakt door de belangrijkste predatoren uit de Belgische kustwateren.

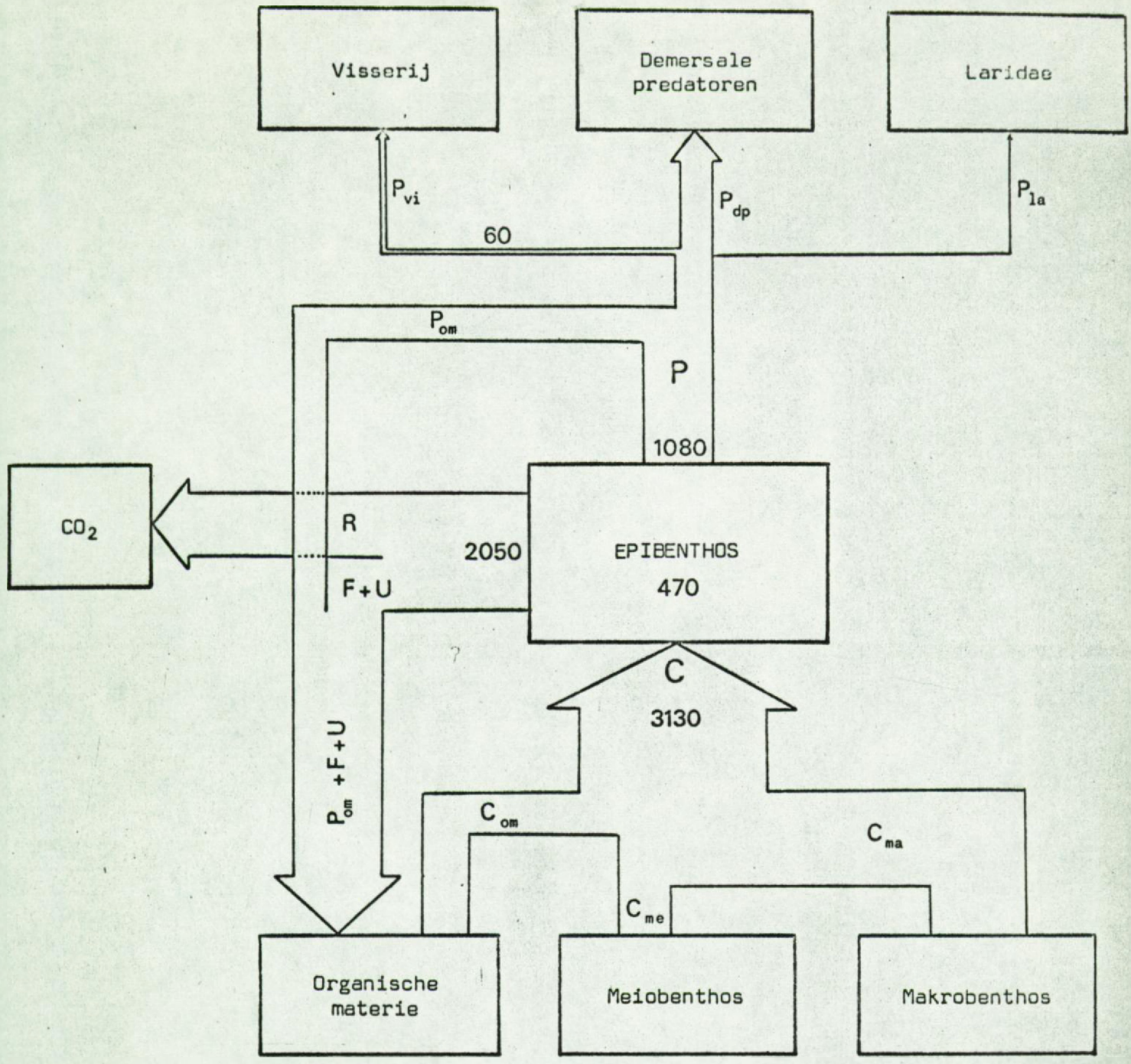
	Predatie-mortaliteit in aantal individuen/m^2/jaar			Predatie-mortaliteit in mg C/m^2/jaar	
	$\bar{M}_i$	$M_{i,min}$	$M_{i,max}$	$M_{i,min}$	$M_{i,max}$
Odontogadus merlangus (L.)	1.48 ± 1.20	1.11 ± 0.90	2.22 ± 1.80	84.2 ± 36.5	421.1 ± 182.6
Trisopterus luscus (L.)	0.89 ± 0.40	0.66 ± 0.30	1.33 ± 0.59	24.4 ± 14.8	244.2 ± 148.3
Gadus morhua L.	0.06 ± 0.02	0.05 ± 0.01	0.10 ± 0.02	7.6 ± 2.0	38.0 ± 10.0
Ciliata mustela (L.)	0.03 ± 0.02	0.02 ± 0.02	0.04 ± 0.03	0.2 ± 0.1	2.2 ± 1.0
Pomatoschistus species	10.86 ± 5.51	8.14 ± 4.13	16.28 ± 8.26	2.1 ± 1.1	4.2 ± 2.2
Trigla species	0.41 ± 0.23	0.31 ± 0.17	0.61 ± 0.34	6.5 ± 1.1	64.9 ± 11.0
Agonus cataphractus (L.)	0.25 ± 0.19	0.19 ± 0.14	0.38 ± 0.28	0.5 ± 0.3	4.8 ± 2.6
Liparis liparis (L.)	0.14 ± 0.08	0.11 ± 0.06	0.22 ± 0.12	1.0 ± 0.8	9.9 ± 7.7
Totaal	14.12 + 5.66	10.59 ± 4.24	21.18 ± 8.49	126.5 ± 39.5	789.3 ± 235.9

Verklaring van de symbolen : cf. par. 10.2.2. en 10.3.2.

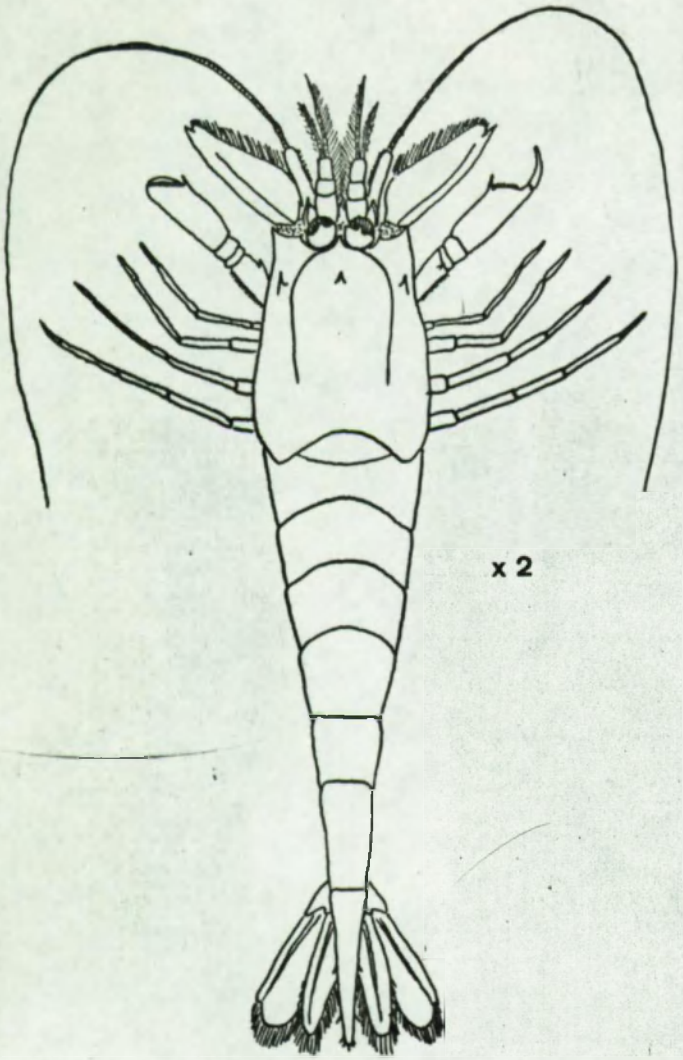


Figuur 1.1 - Overzicht van de biomassa's en fluksen van het ecosysteem in de Zuidelijke Noordzee. Biomassa's in mg C/m^2, fluksen in mg $C/m^2/jaar$.

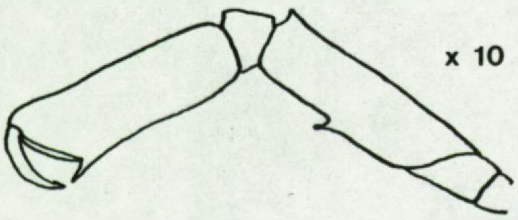
Overgenomen uit NIHOUL en POLK (1977).



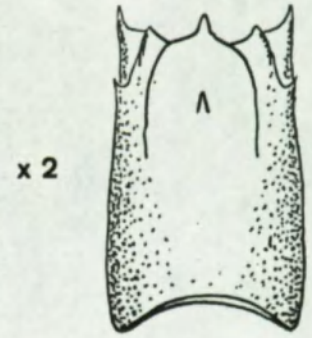
Figuur 1.2 - Overzicht van de biomassa en fluksen van het epibenthos s.l. in de Belgische kustwateren.
Biomassa in mg C/m^2, fluksen in mg C/m^2/jaar.
Overgenomen uit REDANT (1977c).



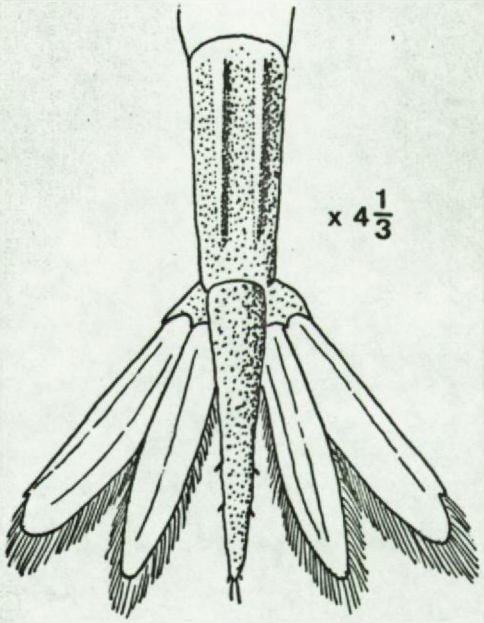
Figuur 2.1 - Algemeen beeld van Crangon crangon (L.).
Naar HOLTHUIS (1950).



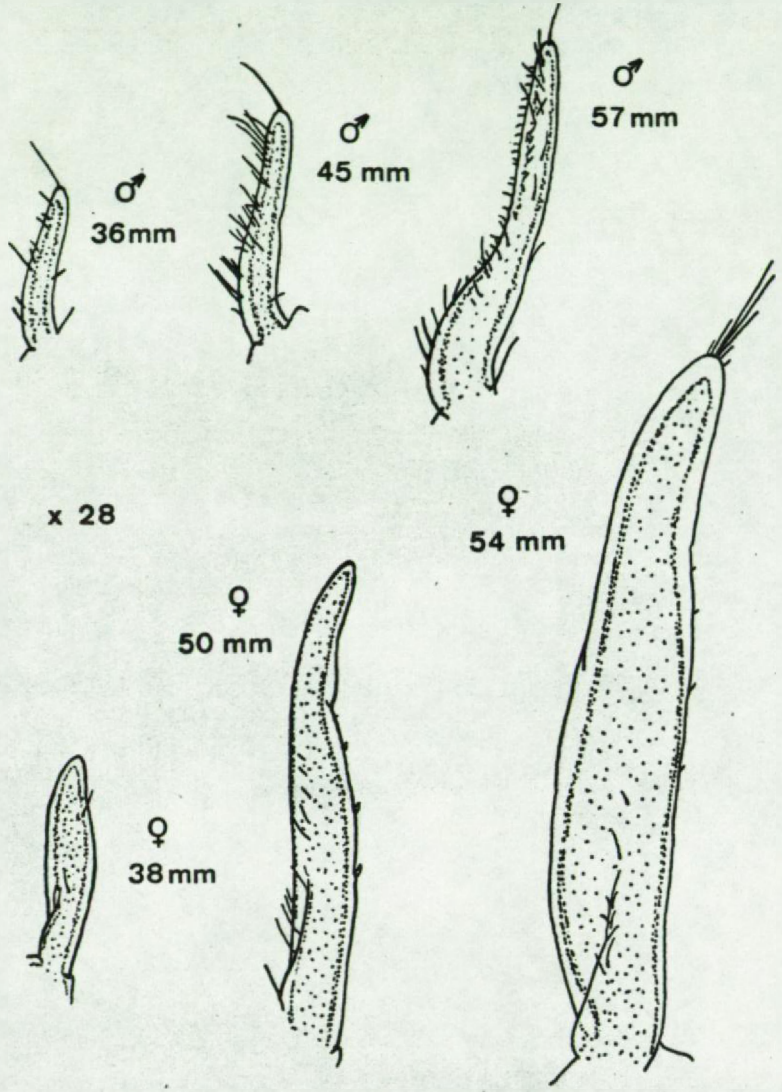
Figuur 2.3 - Eerste pereiopood van Crangon crangon (L.) met subchela.
Naar HOLTHUIS (1950).



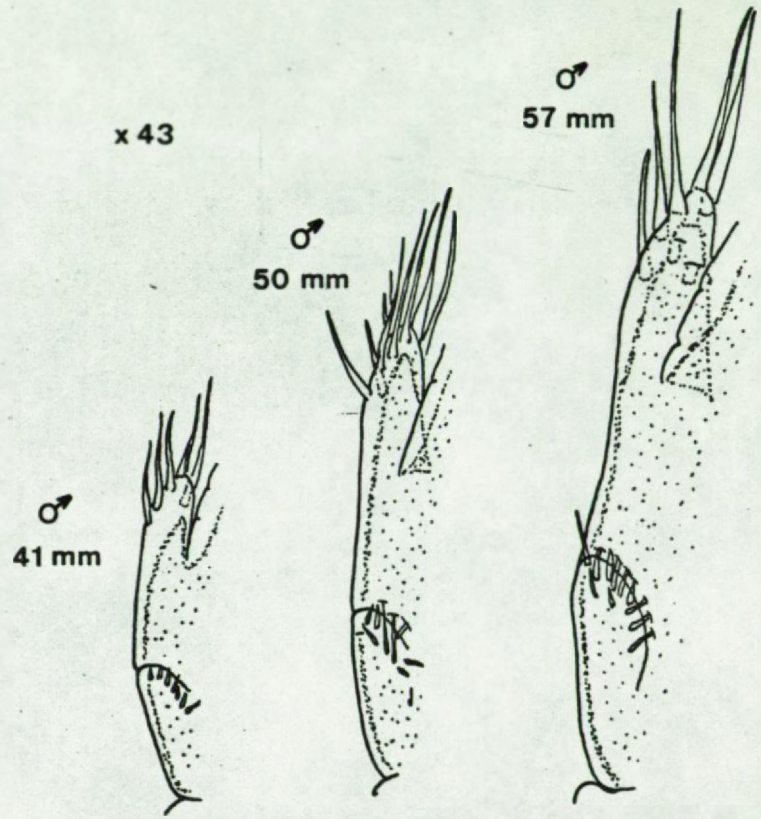
Figuur 2.2 - Carapax van Crangon crangon (L.).
Naar SCHELLENBERG (1928).



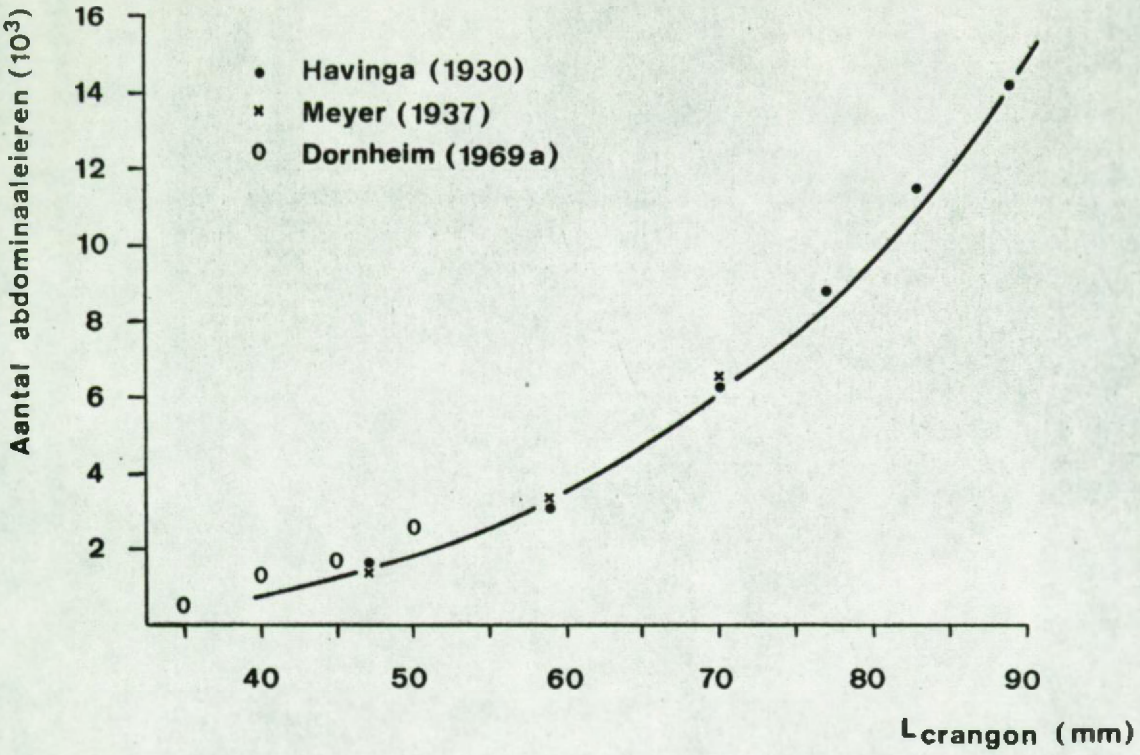
Figuur 2.4 - Zesde abdominaal segment en telson van Crangon allmanni Kinahan.
Naar HOLTHUIS (1950).



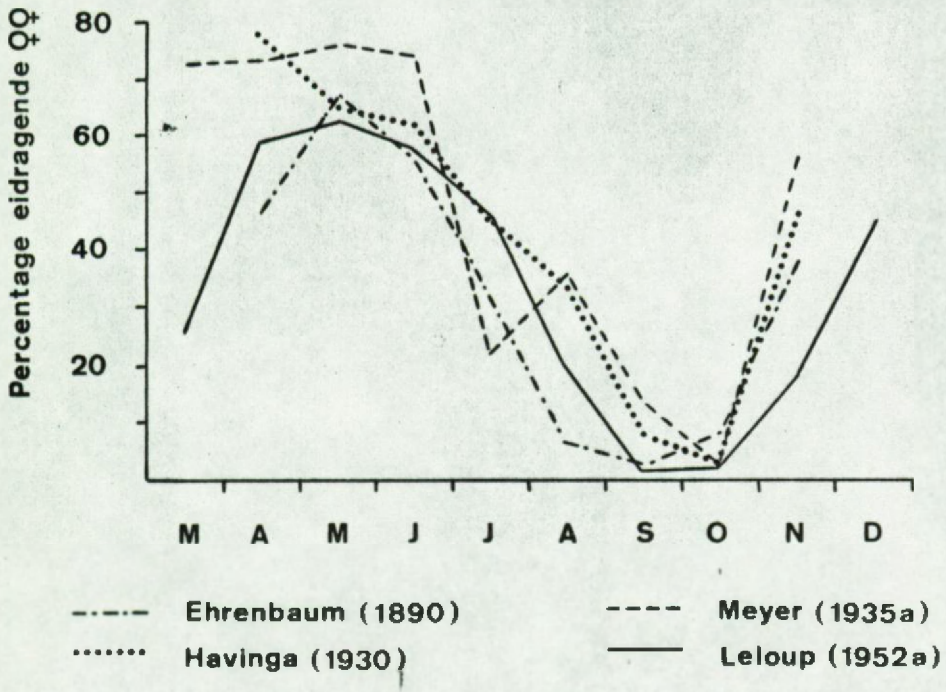
Figuur 2.5 - Endopodieten van het eerste pleopodenpaar bij mannetjes en wijfjes van verschillende lengte van Crangon crangon (L.).
Naar SCHOCKAERT (1968a en 1968b).



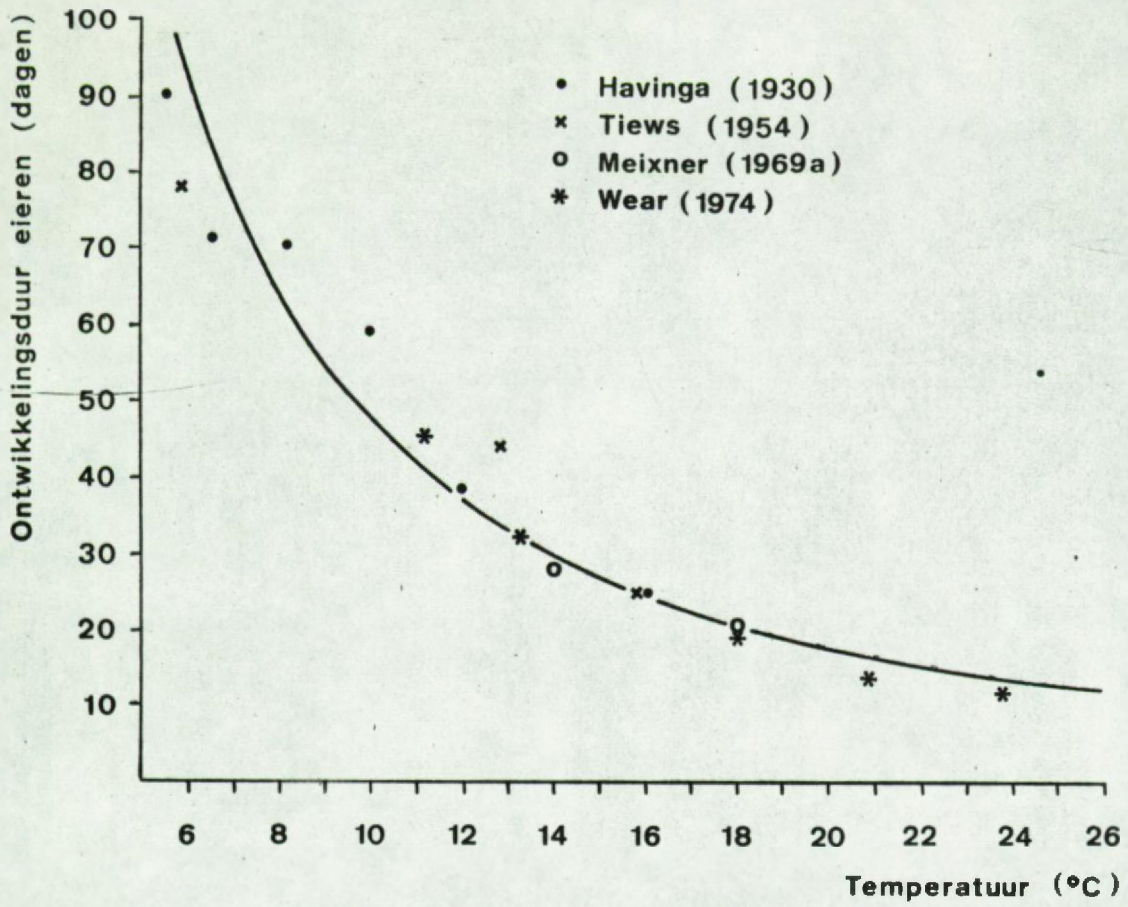
Figuur 2.6 - Endopodieten van het tweede pleopodenpaar (appendix masculina) bij mannetjes van verschillende lengte van Crangon crangon (L.).
Naar SCHOCKAERT (1968a en 1968b).



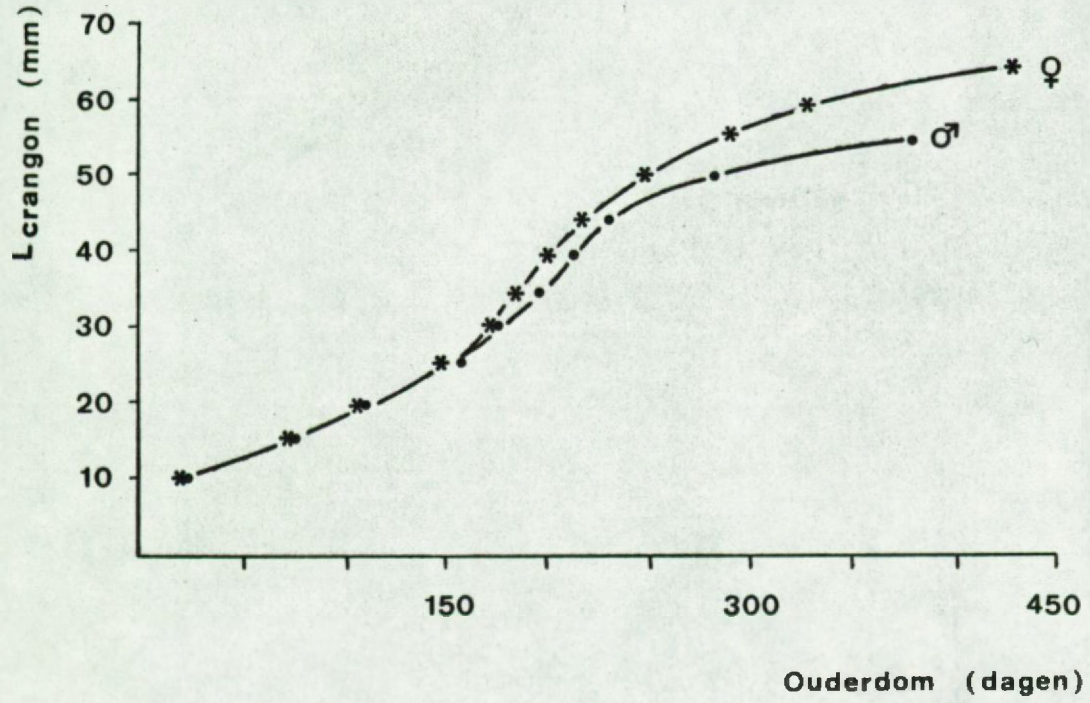
Figuur 3.1 - Aantal abdominaal-eieren in funktie van de totale lichaamslengte bij eidragende wijfjes van Crangon crangon (L.).



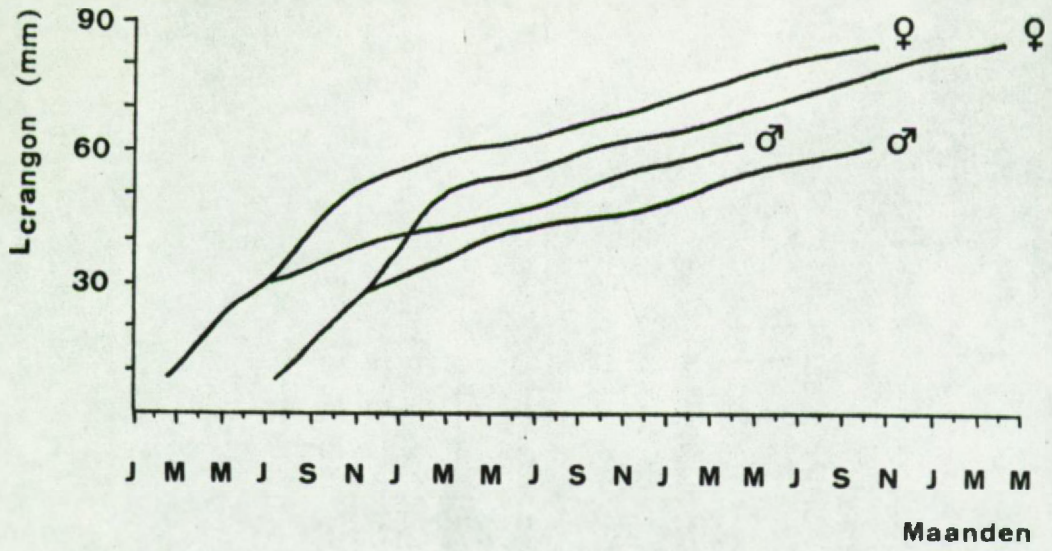
Figuur 3.2 - Percentage eidragende wijfjes ten opzichte van alle wijfjes samen in de populatie van Crangon crangon (L.) in funktie van de tijd.



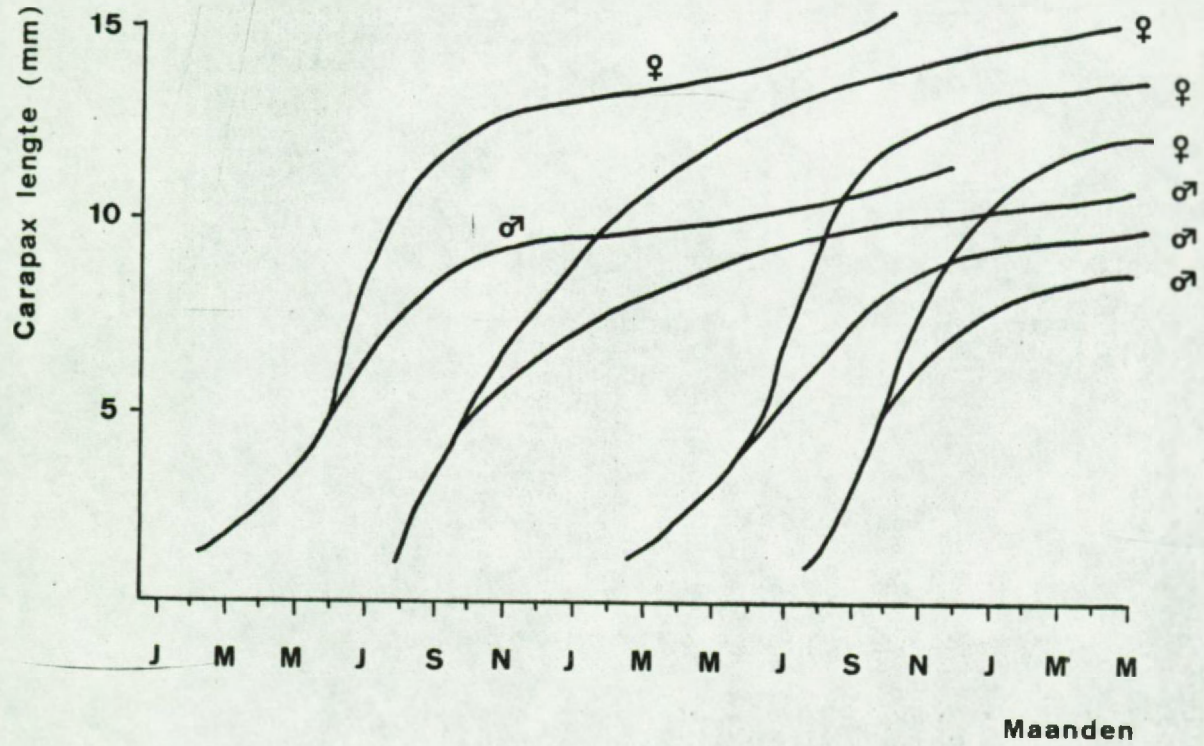
Figuur 3.3 - Ontwikkelingsduur van de abdominaal-eieren van Crangon crangon (L.) in funktie van de temperatuur.



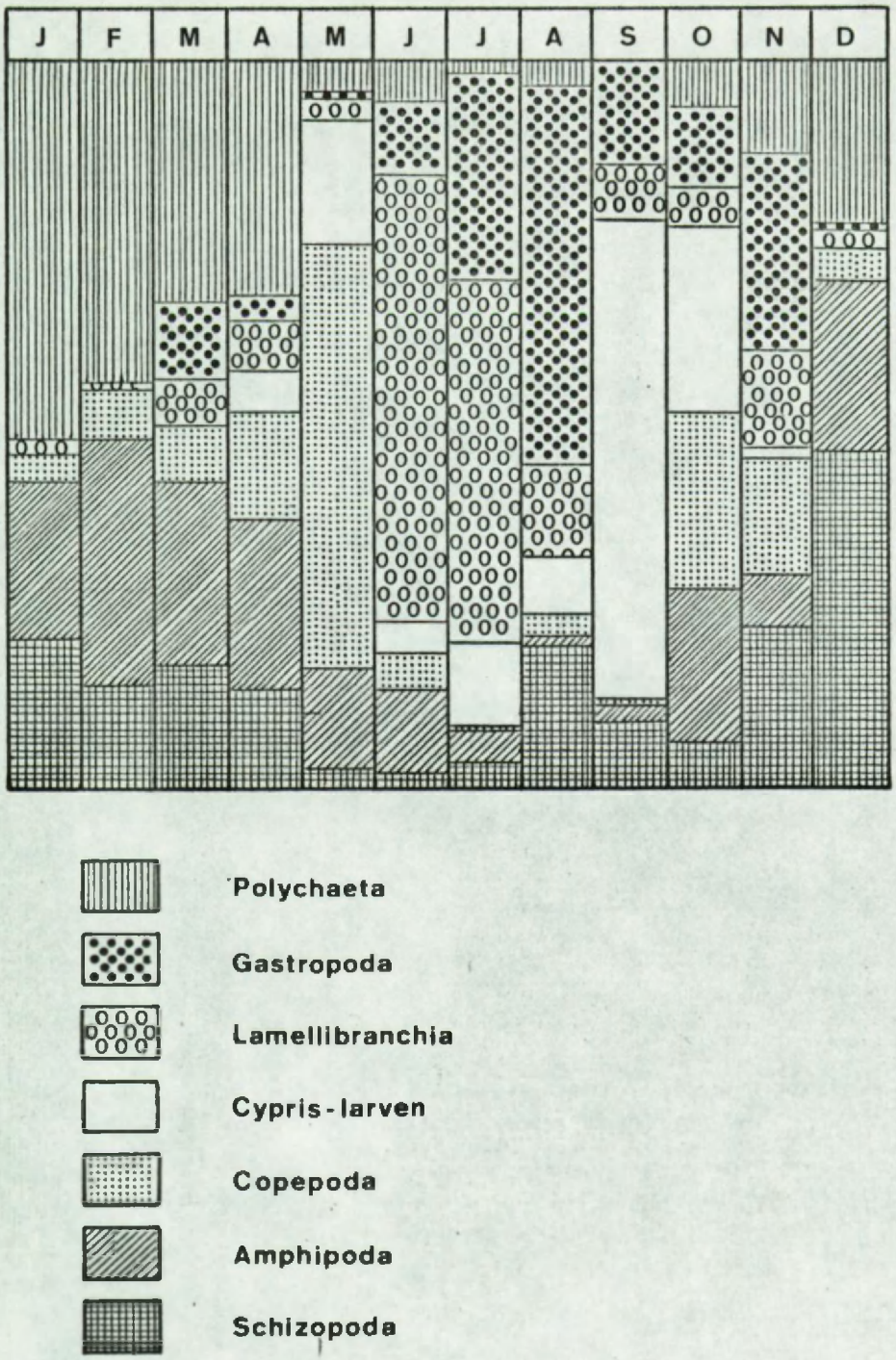
Figuur 3.4 - Groeikurven van Crangon crangon (L.) in akwarium-kondities (temperatuur 14 °C, saliniteit 30 °/$_{oo}$, voedsel Artemia).
Naar MEIXNER (1967a).



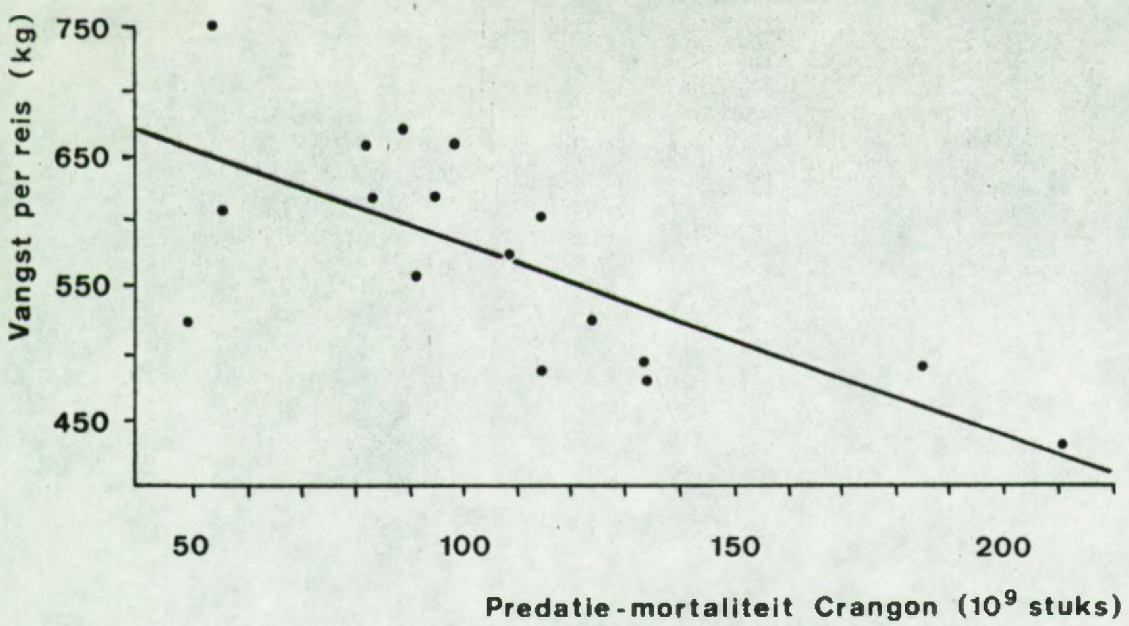
Figuur 3.5 - Groeikurven van Crangon crangon (L.) in de Duitse Bocht.
Naar TIEWS (1954).



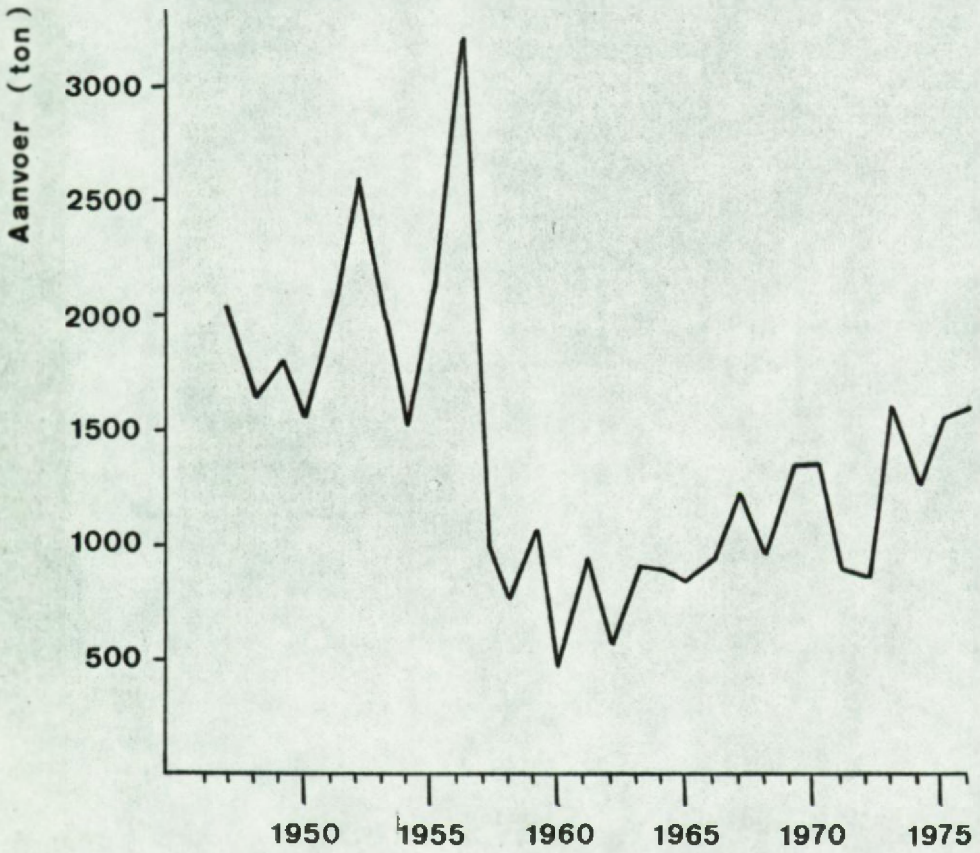
Figuur 3.6 - Groeikurven van Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren.
Naar SCHOCKAERT (1968a en 1968b).



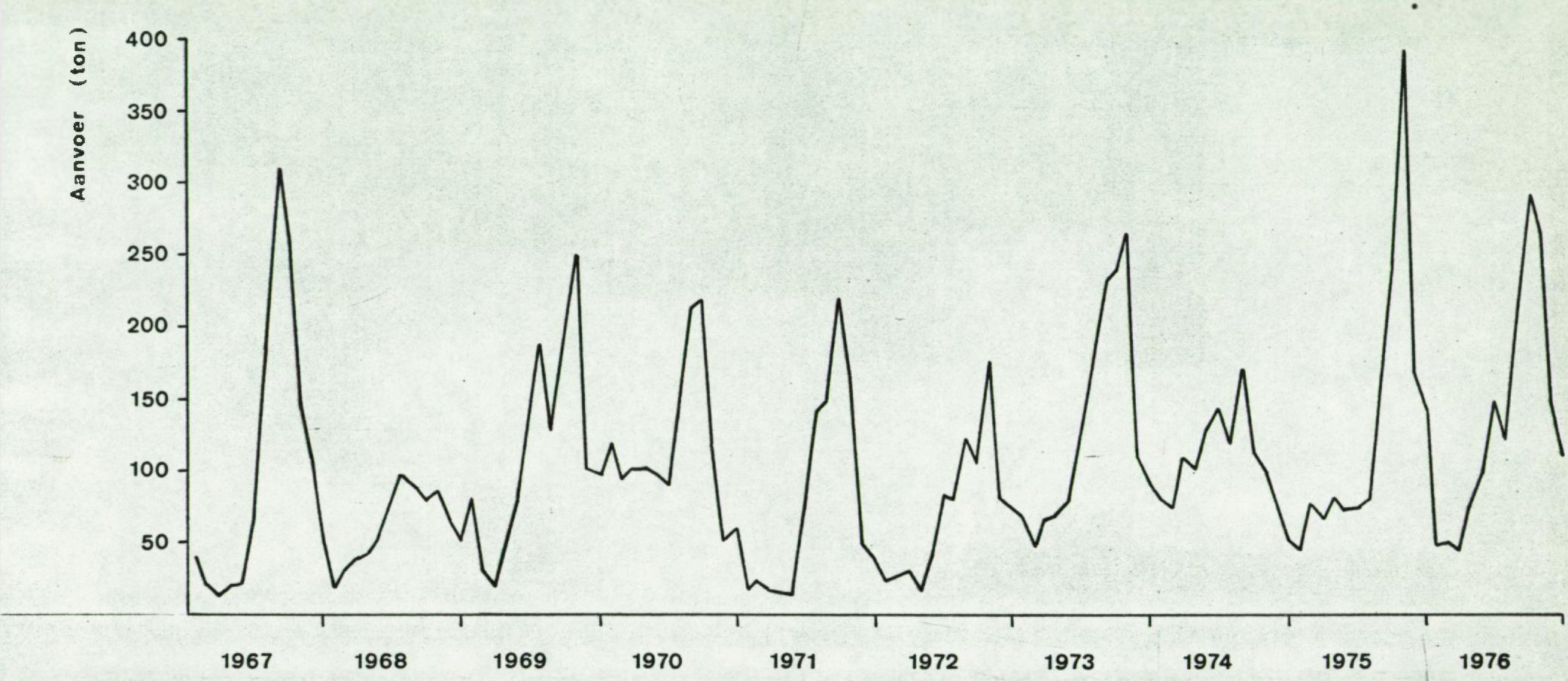
Figuur 3.7 - Samenstelling van de voeding van post-larvale Crangon crangon (L.) in funktie van de tijd.
Naar PLAGMANN (1939).



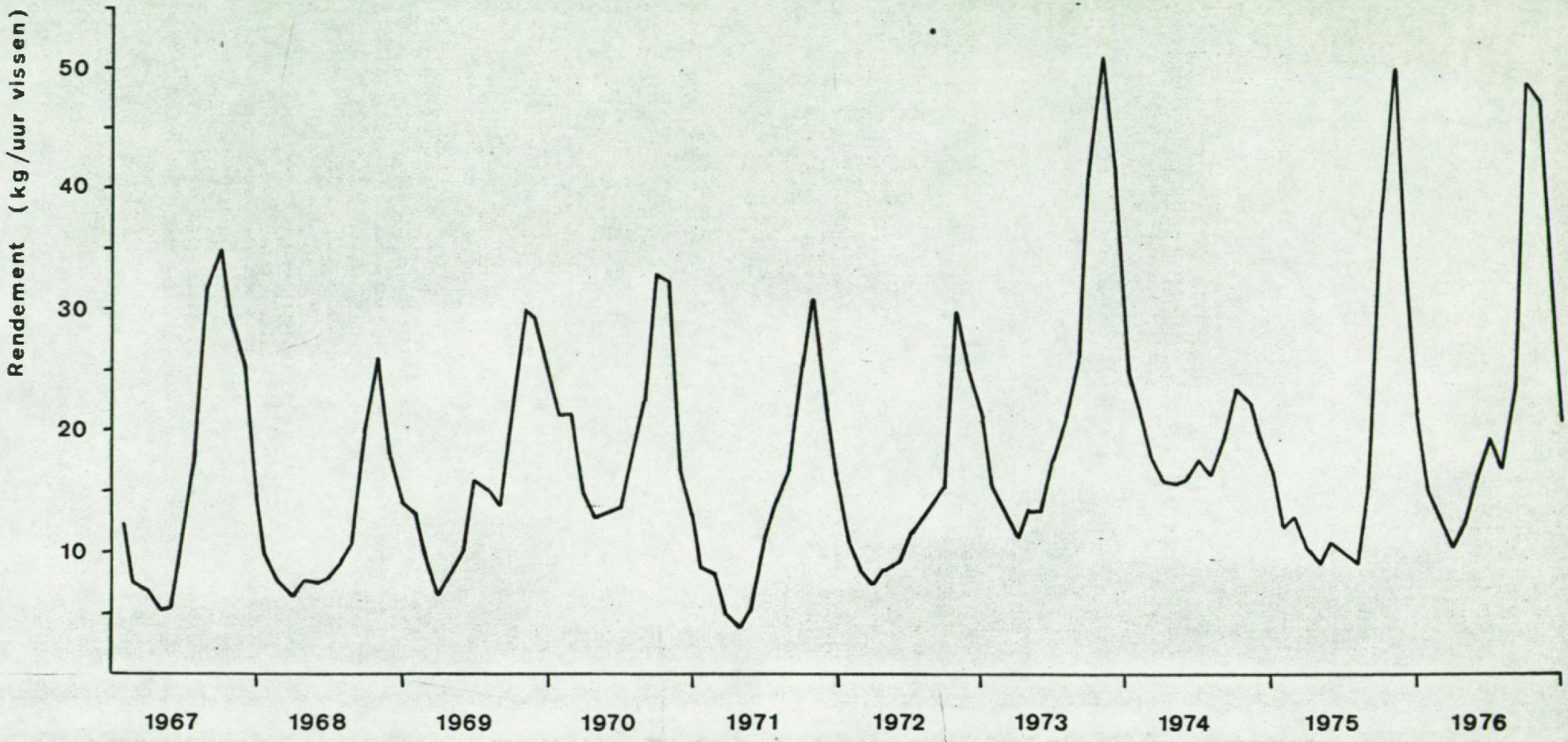
Figuur 3.8 - Relatie tussen de predatie-mortaliteit van Crangon crangon (L.) in een bepaald jaar en de aanvoer van de garnaalvisserij uit de Duitse Bocht in het daarop volgende jaar. Naar TIEWS (1975a).



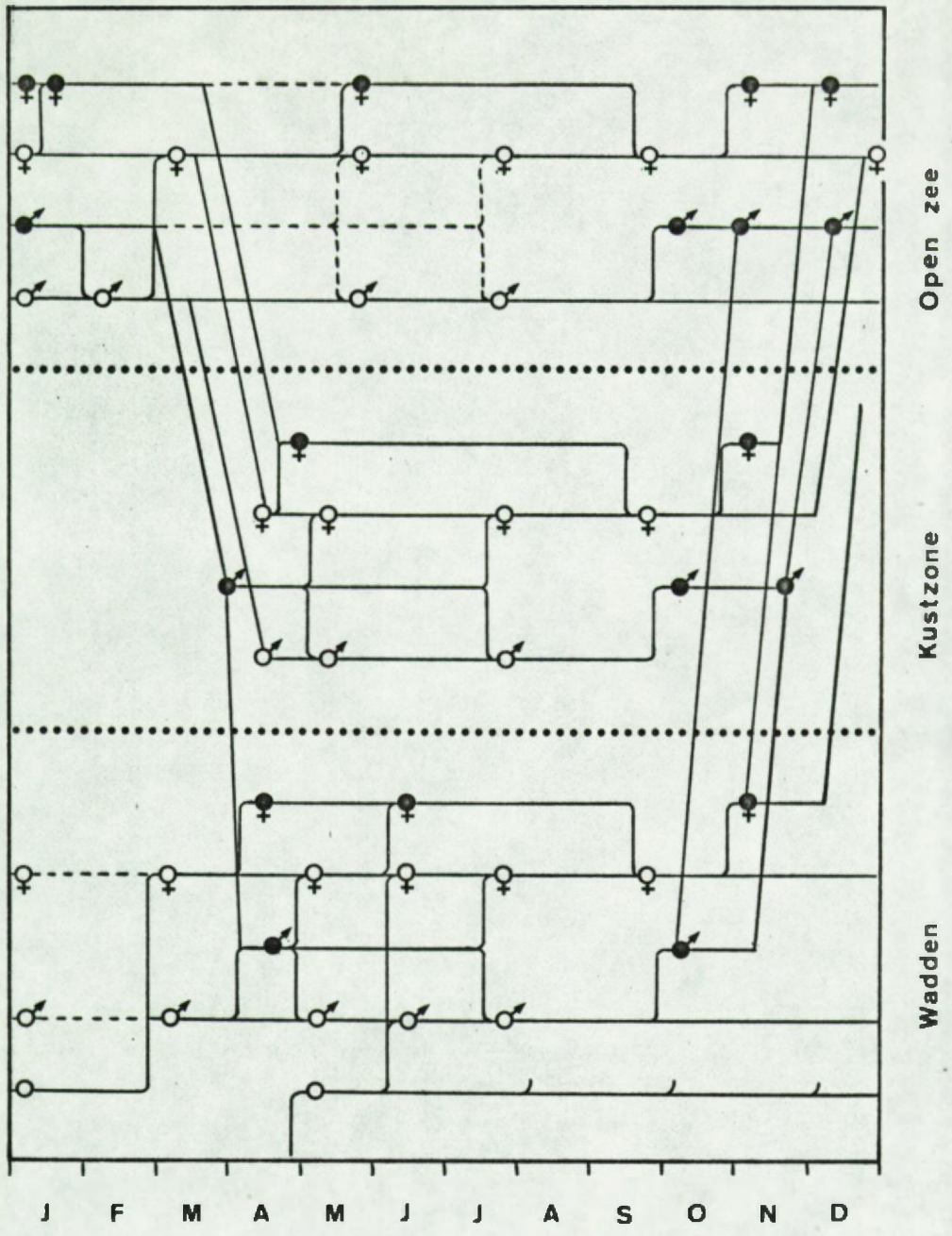
Figuur 3.9 - Aanvoer van Crangon crangon (L.) in de Belgische havens in de periode 1947/1976.
Naar gegevens van het N.I.S.



Figuur 3.10 - Maandelijkse aanvoer van Crangon crangon (L.) in de Belgische havens in de periode 1967/1976. Naar gegevens van het N.I.S.



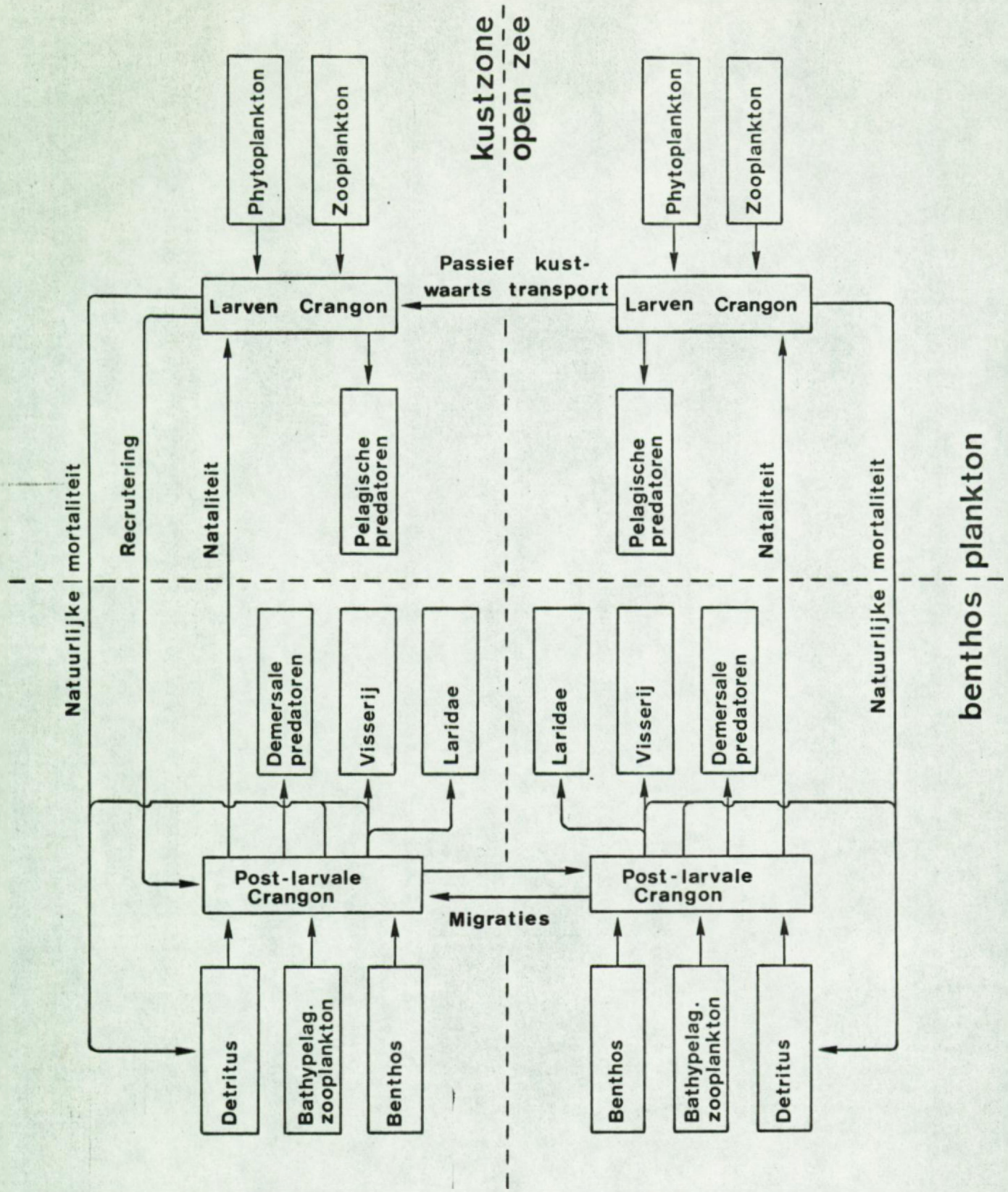
Figuur 3.11 - Maandelijks rendement van de garnaalvisserij in de Belgische kustwateren in de periode 1967/1976. Naar gegevens van het N.I.S.



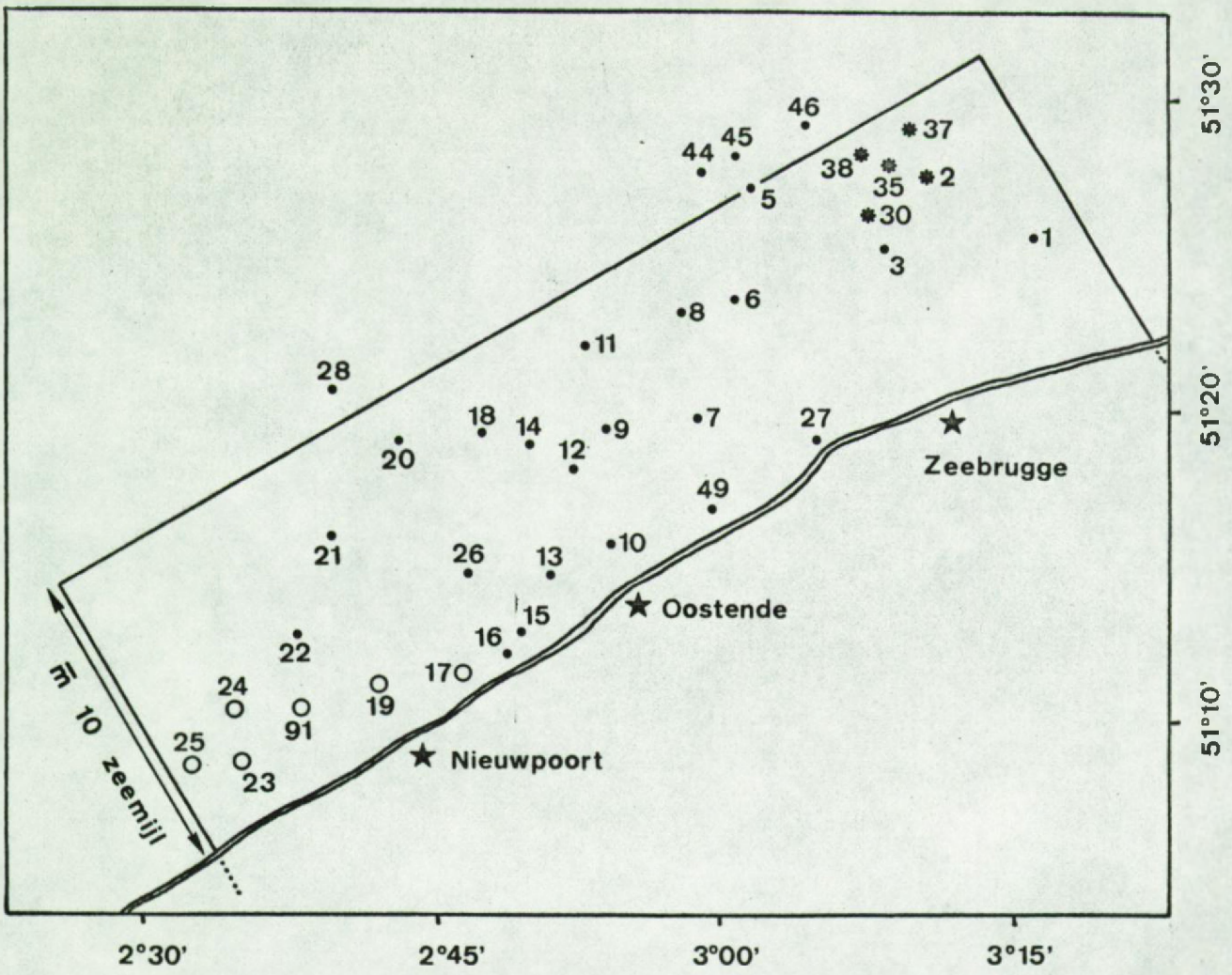
Figuur 3.12 - Migratie- en maturiteitscycli van post-larvale Crangon crangon (L.).

Horizontale lijnen geven de aanwezigheid van de verschillende klassen in een bepaald gebied aan. Volle lijnen en stippellijnen wijzen respektievelijk op een talrijke en een zeldzame aanwezigheid van de beschouwde klasse. Vertikale lijnen geven een verandering van geslacht of van maturiteitstoestand weer. Schuine lijnen stellen migraties voor. Niet-geslachtsrijpe en geslachtsrijpe individuën worden respektievelijk door open en volle symbolen voorgesteld. Open cirkels geven de eerste post-larvale stadia weer.

Naar BODDEKE (1976).

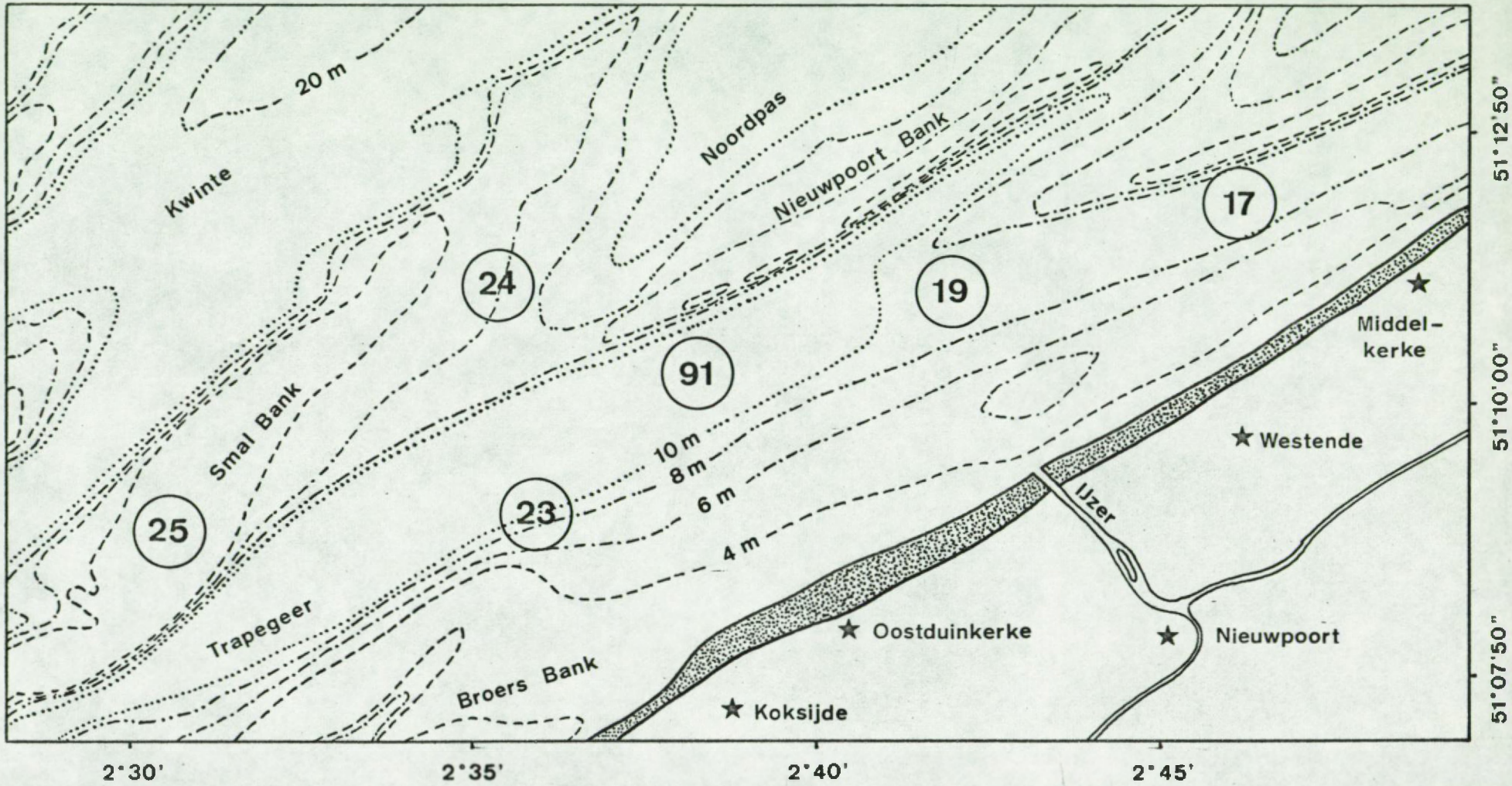


Figuur 3.13 - Overzicht van de faktoren die de abondantie en biomassa van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) beïnvloeden.

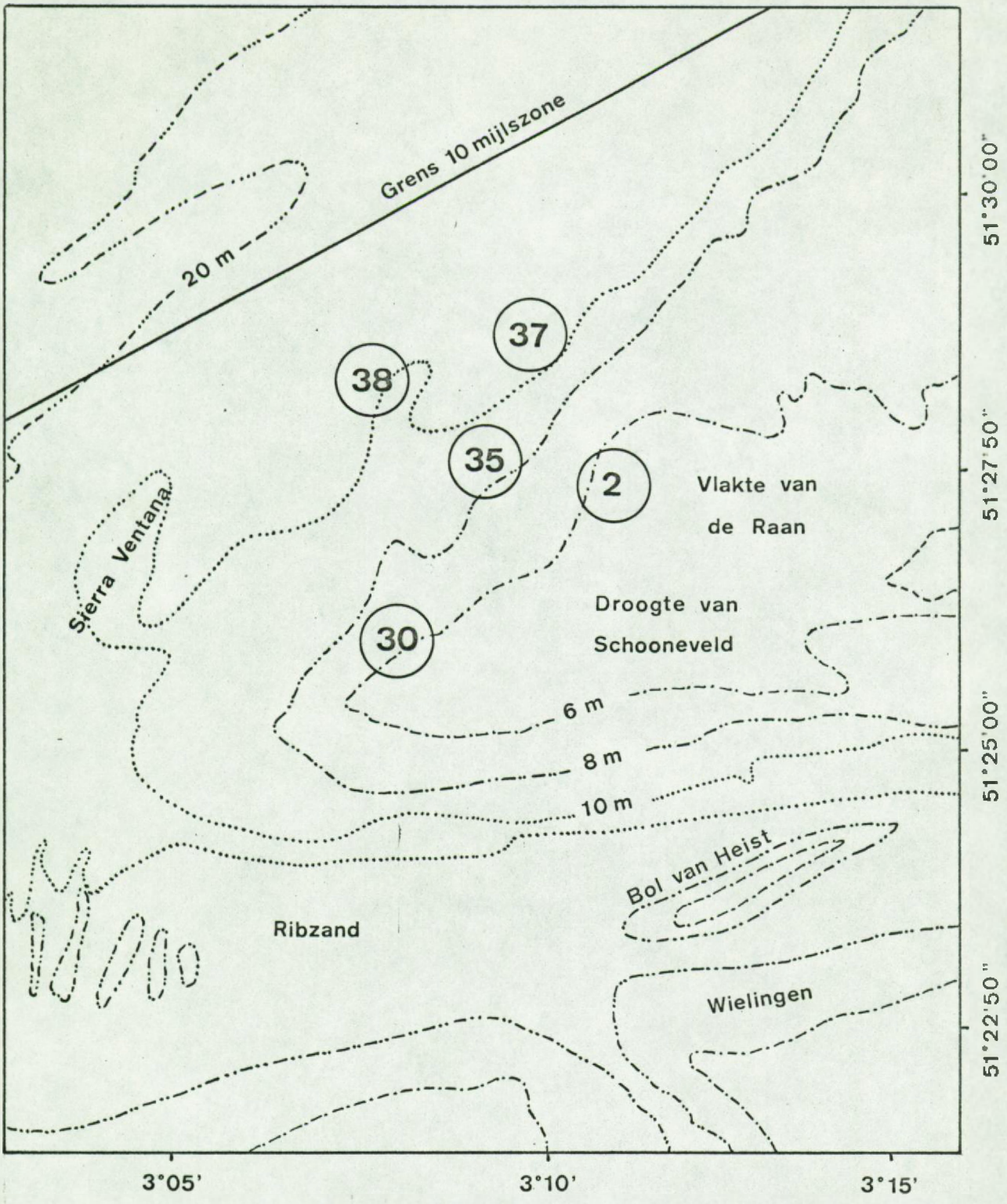


Figuur 3.14 - Posities van de staalname-stations in het Westdiep (O) en de Vlakte van de Raan (*) en van de staalname-stations van de halfjaarlijkse bestandsopnamen (alle aangeduide stations).

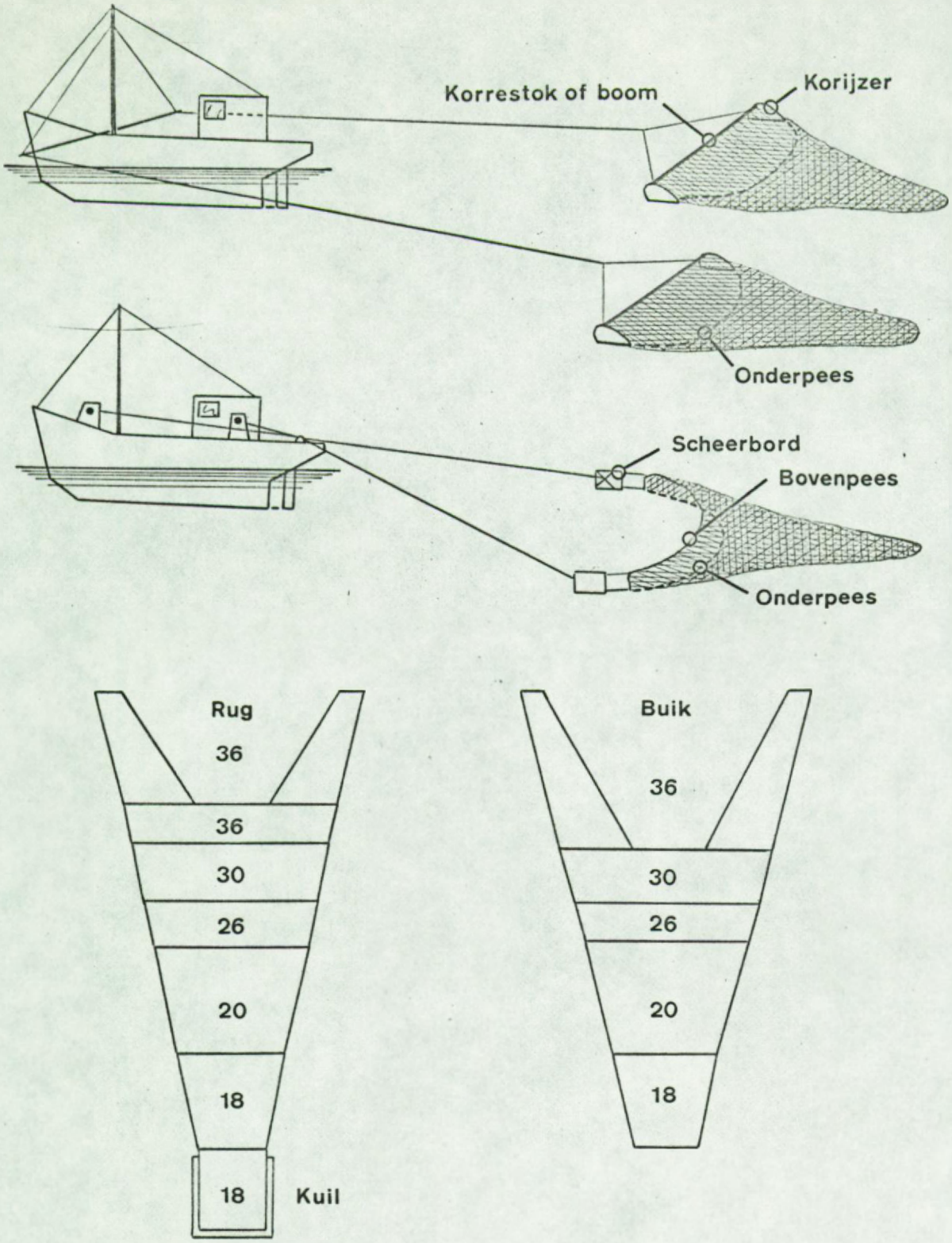
Op deze kaart is tevens de begrenzing van de zone die als 'Belgische kustwateren' wordt gedefinieerd weergegeven.



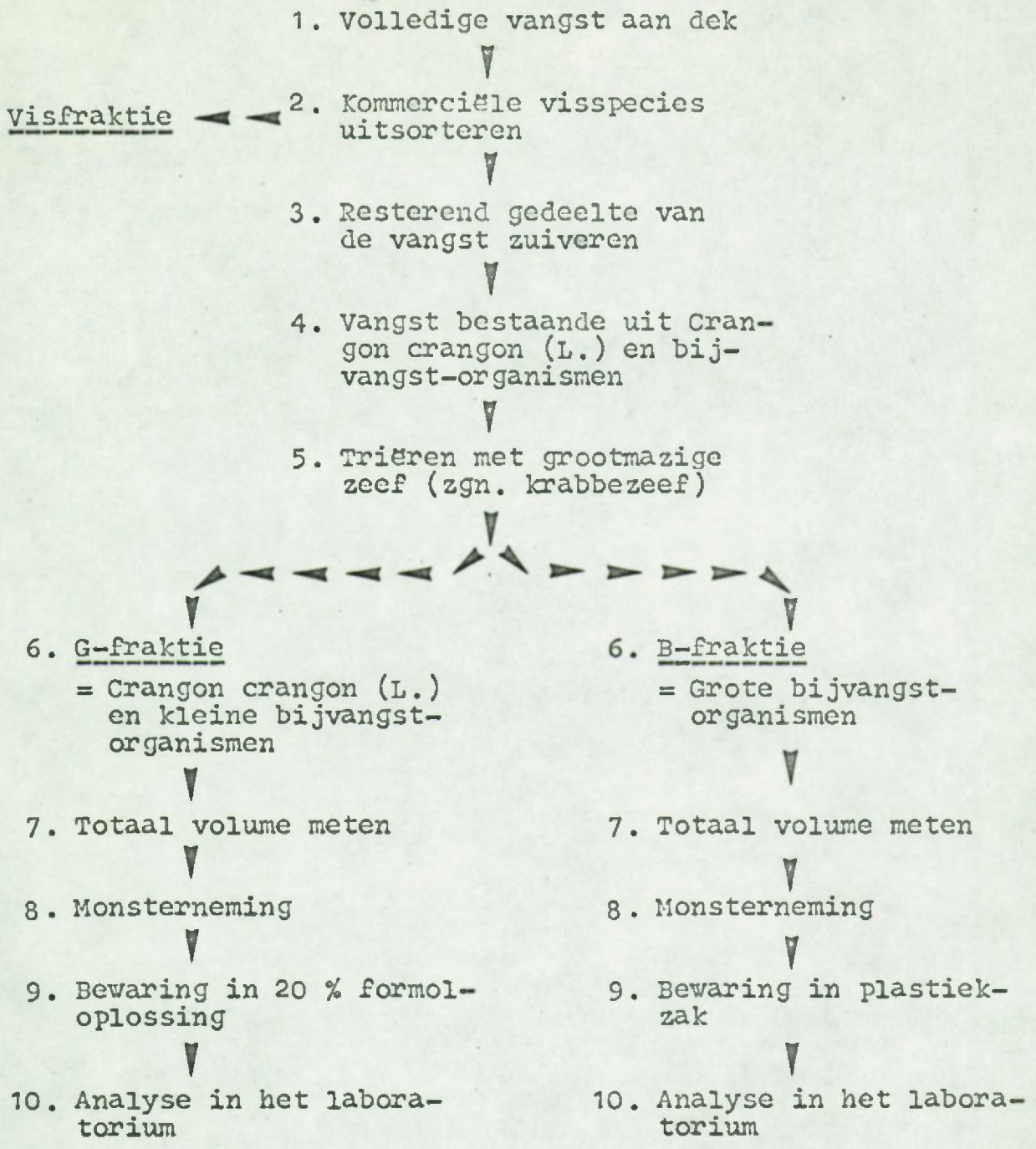
Figuur 3.15 - Posities van de maandelijks bemonsterde stations in het Westdiep.
Isobathen volgens Kaart Vlaamse Banken.



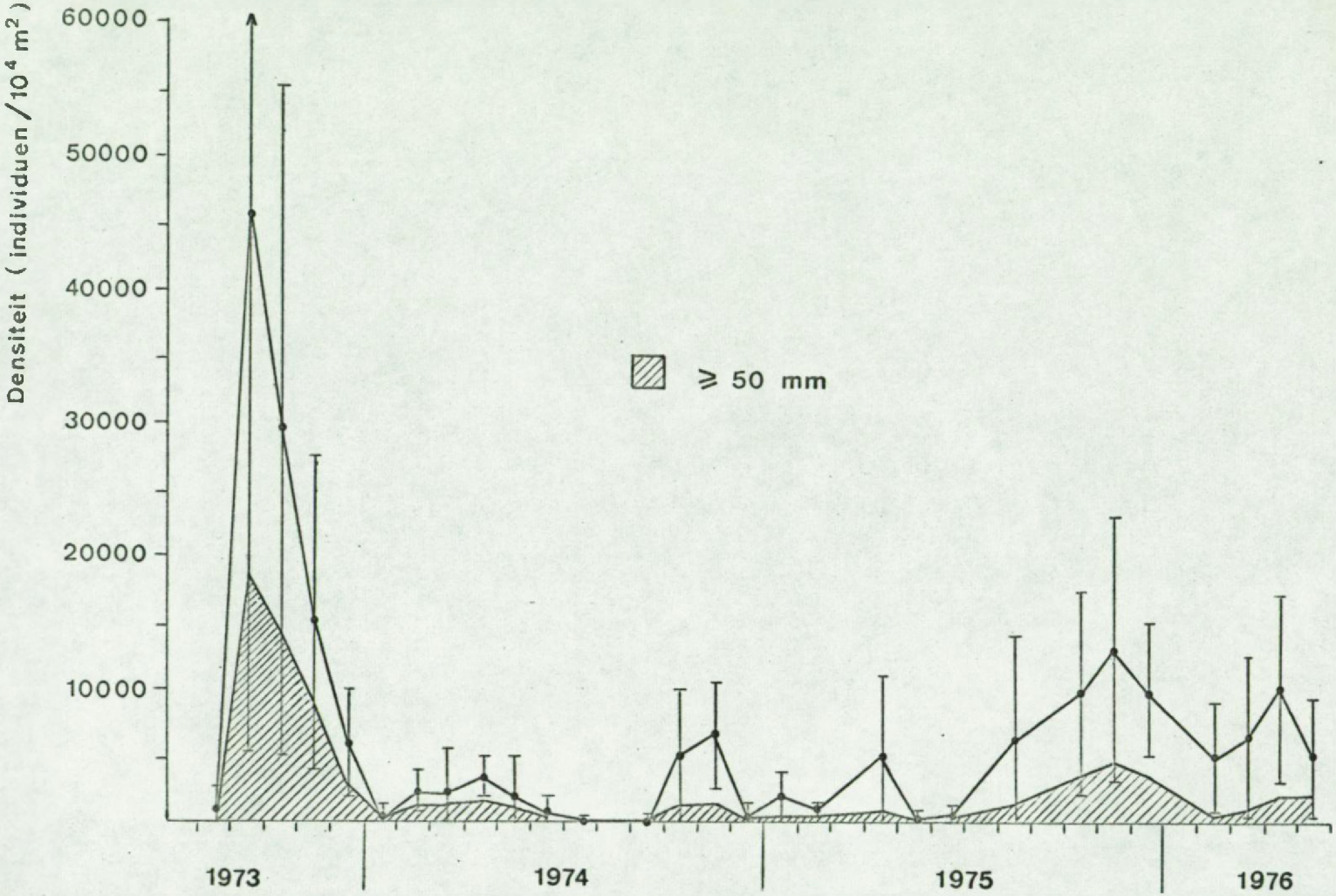
Figuur 3.16 - Posities van de maandelijks bemonsterde stations op de Vlakte van de Raan.
Isobathen volgens Kaart Vlaamse Banken.



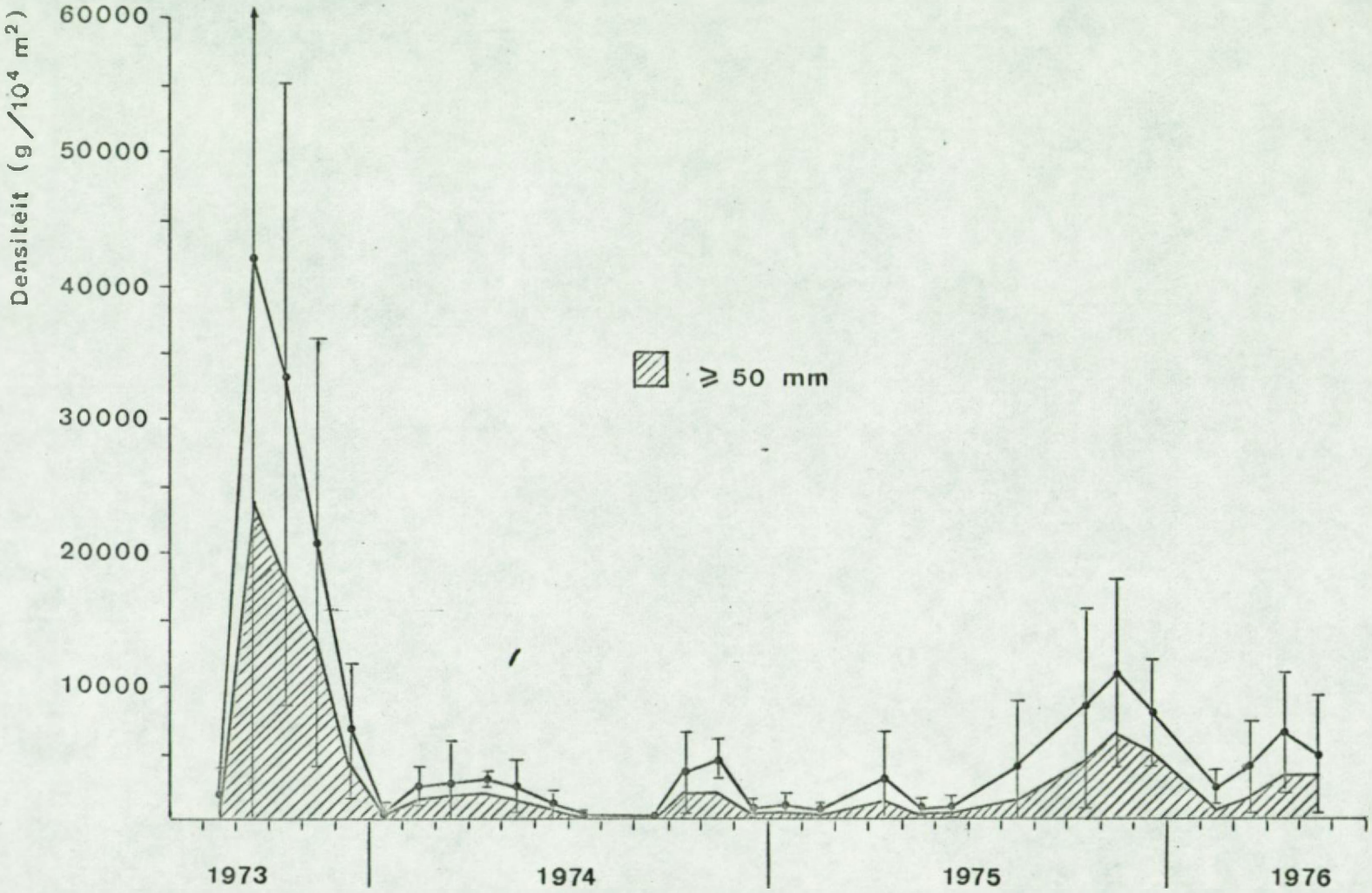
Figuur 3.17 - Bokkenvisserij (boven), plankenvisserij (midden) en plan van het plankennet dat voor de bemonsteringen werd gebruikt (onder). De cijfers in dit plan geven de maaswijdten van de verschillende netgedeelten aan.



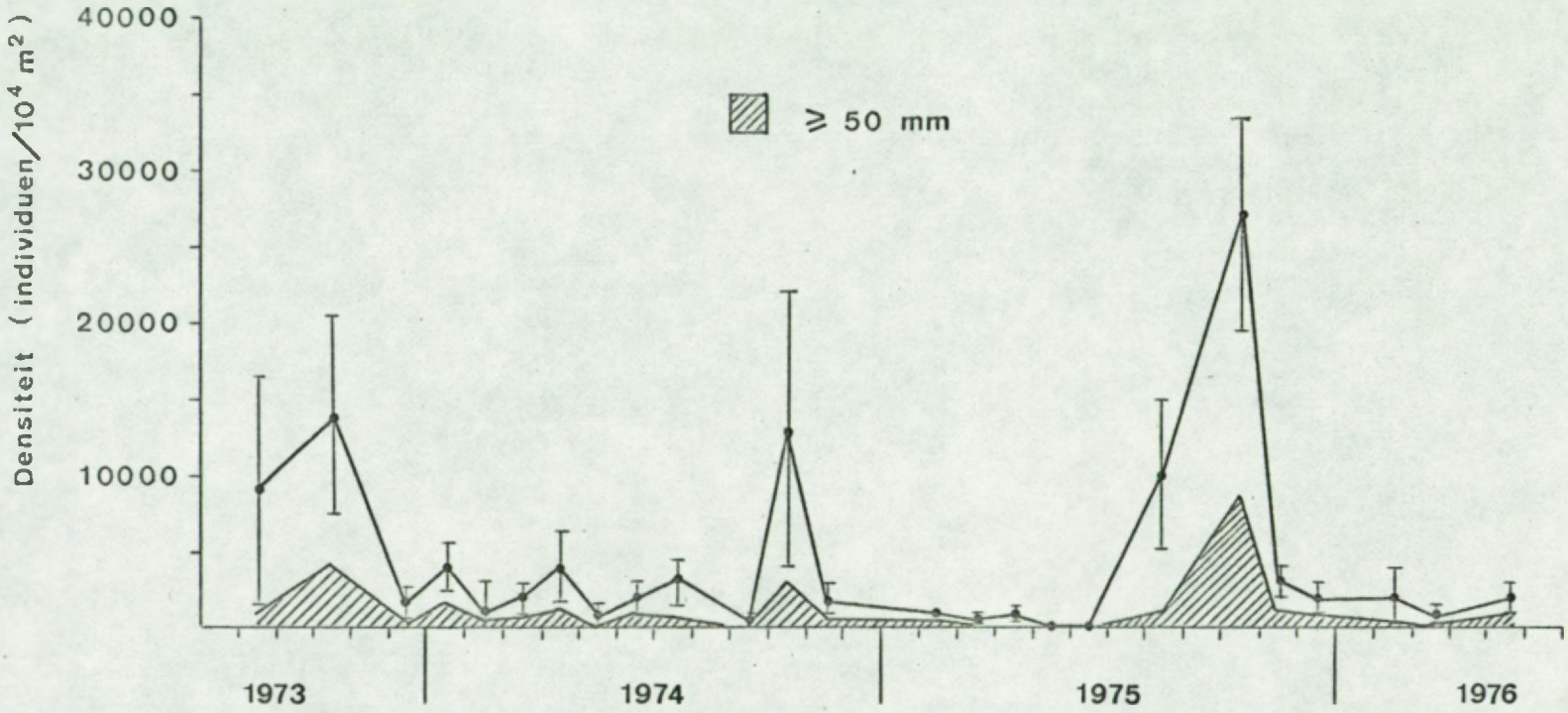
Figuur 3.18 - Overzicht van de staalname-procedure aan boord van het onderzoekingsvaartuig 'Hinders'.



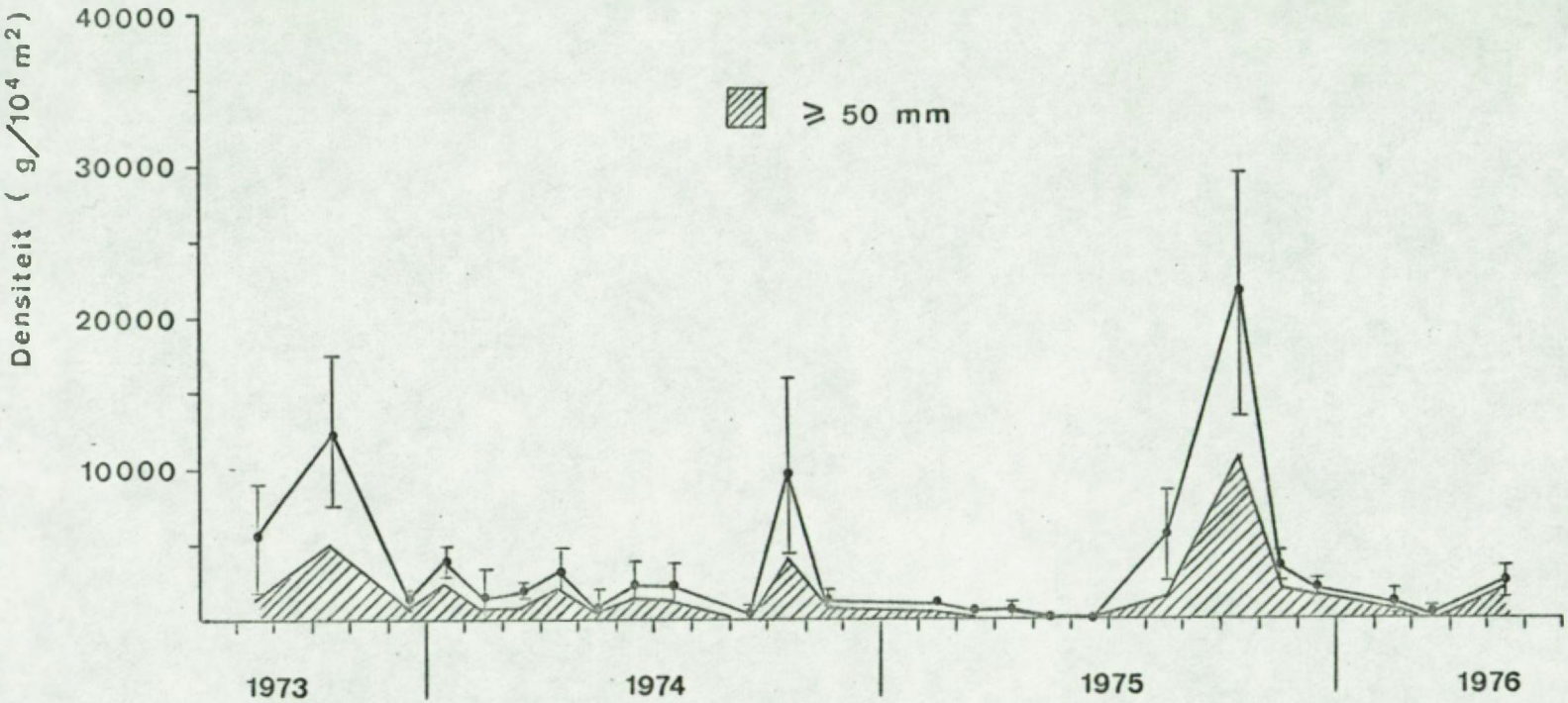
Figuur 3.19 - Maandelijkse gemiddelde abondantie (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van post-larvale Crangon crangon (L.) in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



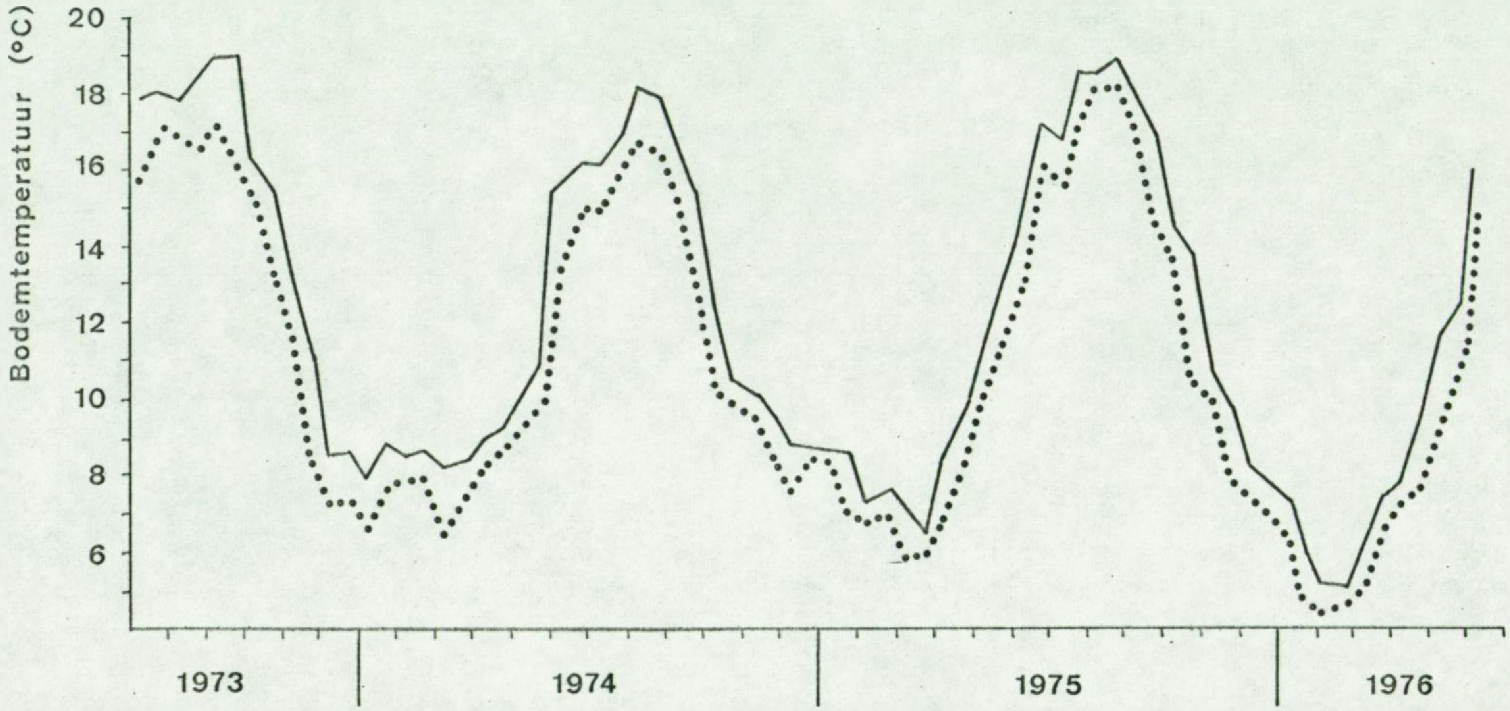
Figuur 3.20 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van post-larvale Crangon crangon (L.) in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



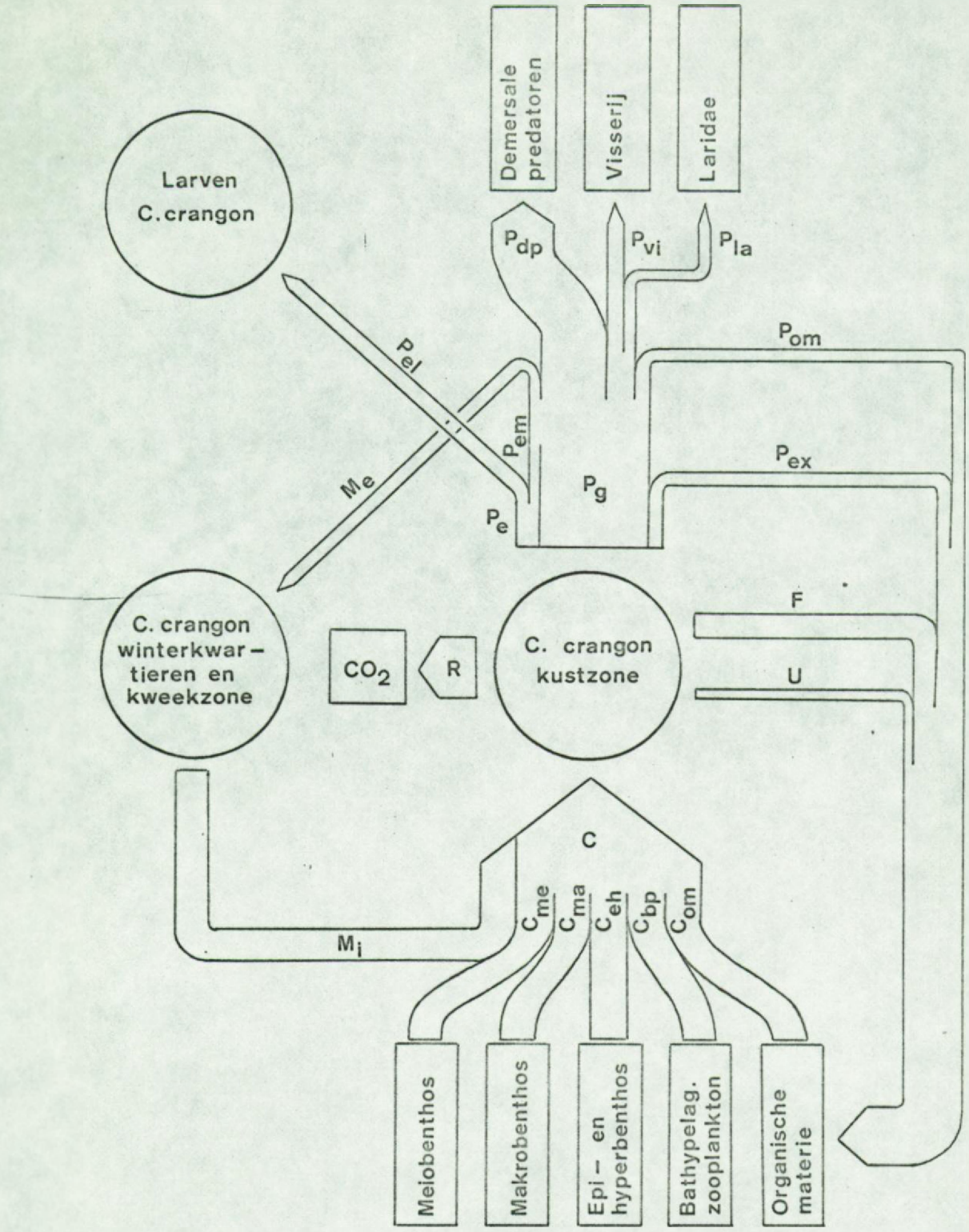
Figuur 3.21 - Maandelijkse gemiddelde abondantie (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van post-larvale Crangon crangon (L.) op de Vlakte van de Raan gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



Figuur 3.22 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van post-larvale Crangon crangon (L.) op de Vlakte van de Raan gedurende de periode juli 1973/juni 1976.

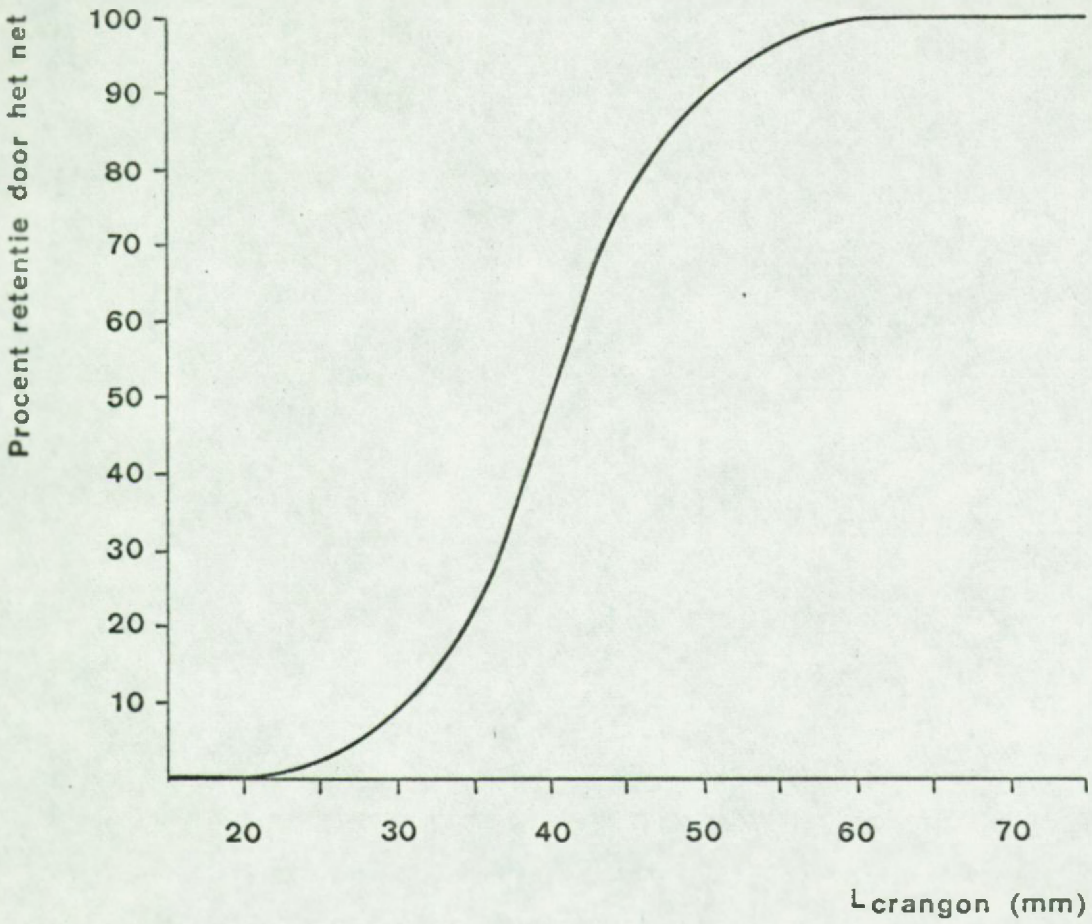


Figuur 3.23 - Minimum en maksimum waarde van de bodemtemperatuur per periode van 14 dagen ter hoogte van het lichtschip 'Westhinder' gedurende de periode juli 1973/juni 1976.
Volle lijn : maksimum waarde ; stippellijn : minimum waarde.

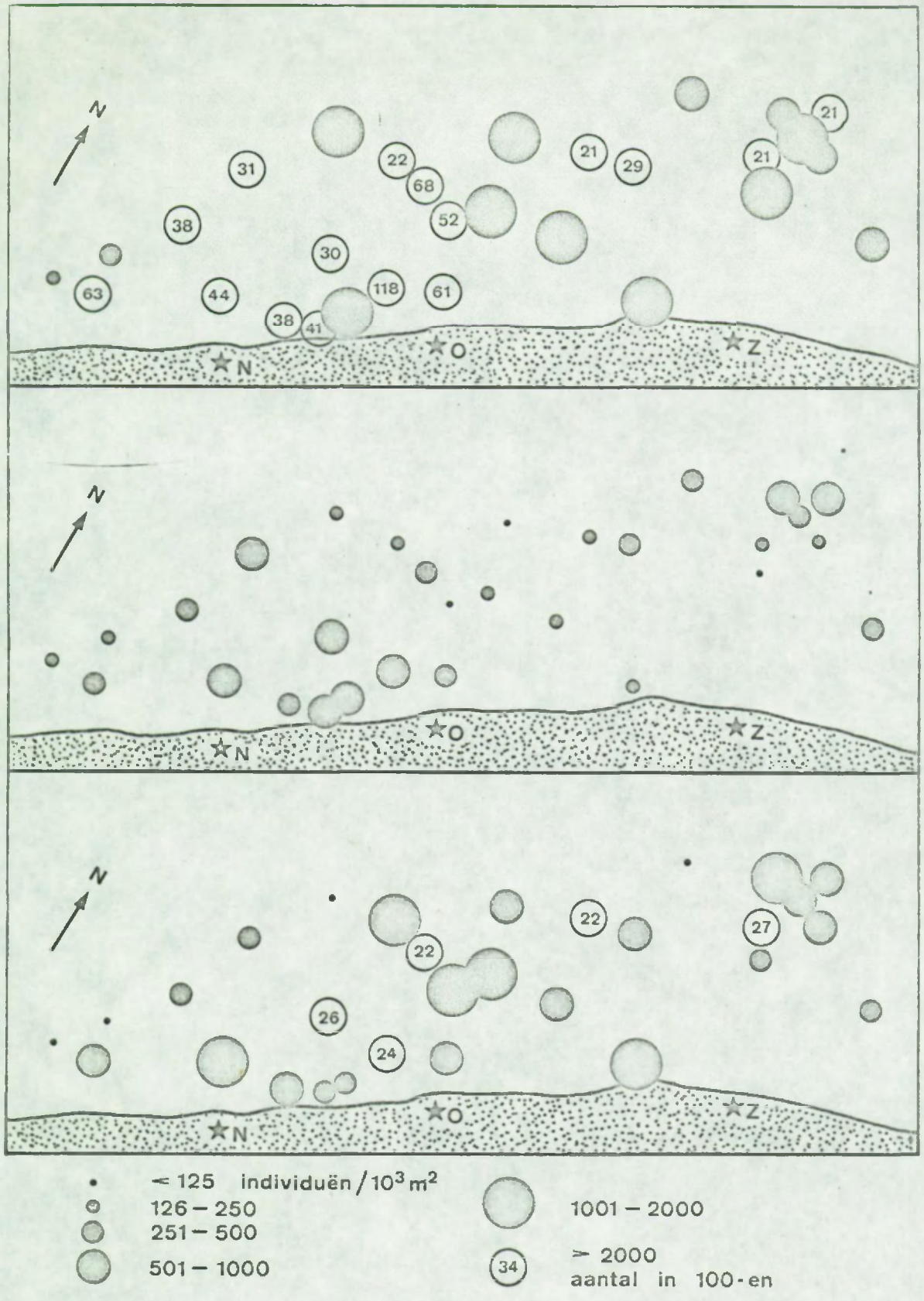


Figuur 3.24 - Overzicht van de fluksen die de populatie postlarvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren met de overige kompartimenten van het ecosysteem verbinden.

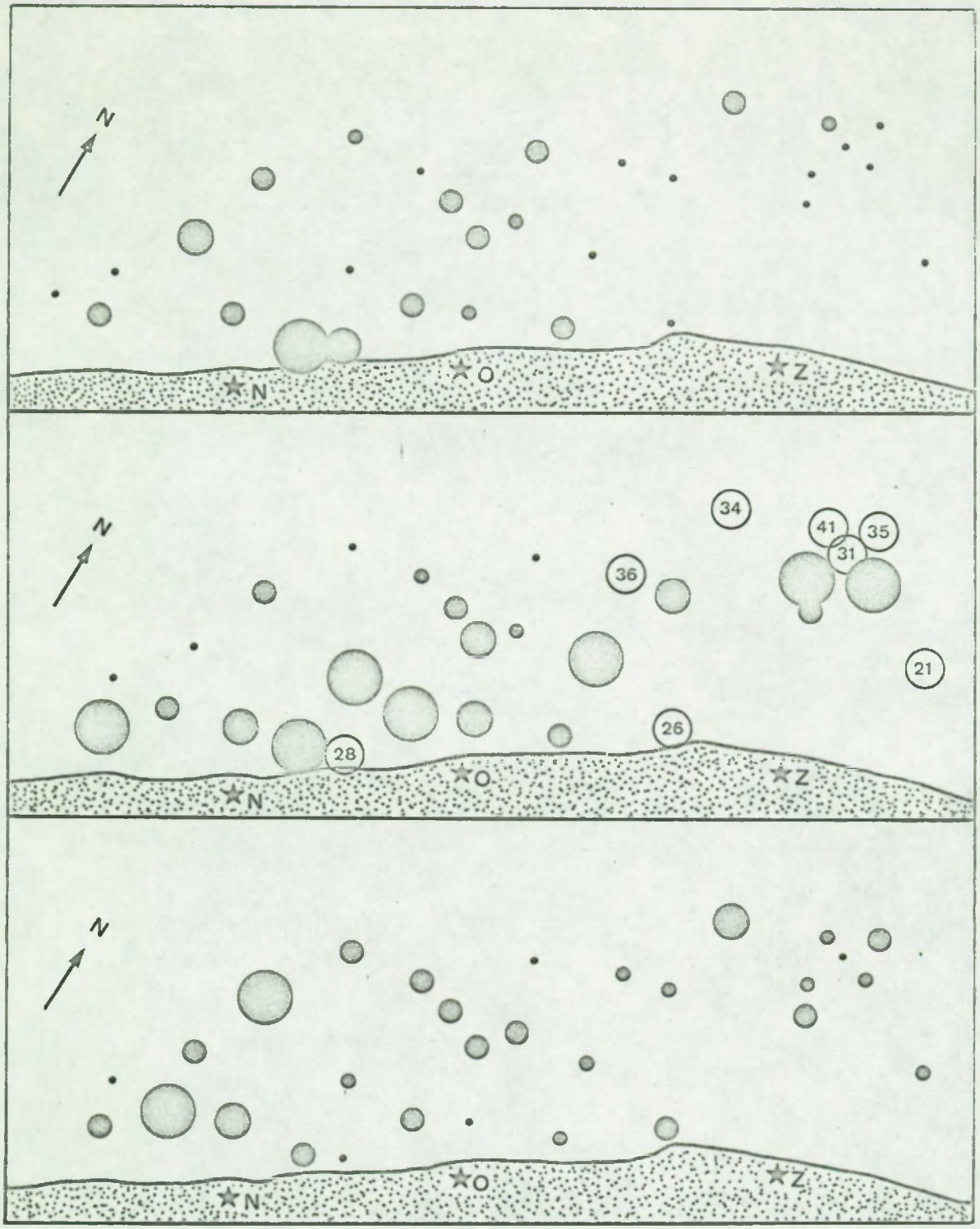
Verklaring van de symbolen : cf. par. 3.4.



Figuur 4.1 - Hypothetische selektiviteitskurve van het kleinmazig netgedeelte voor post-larvale Crangon crangon (L.).

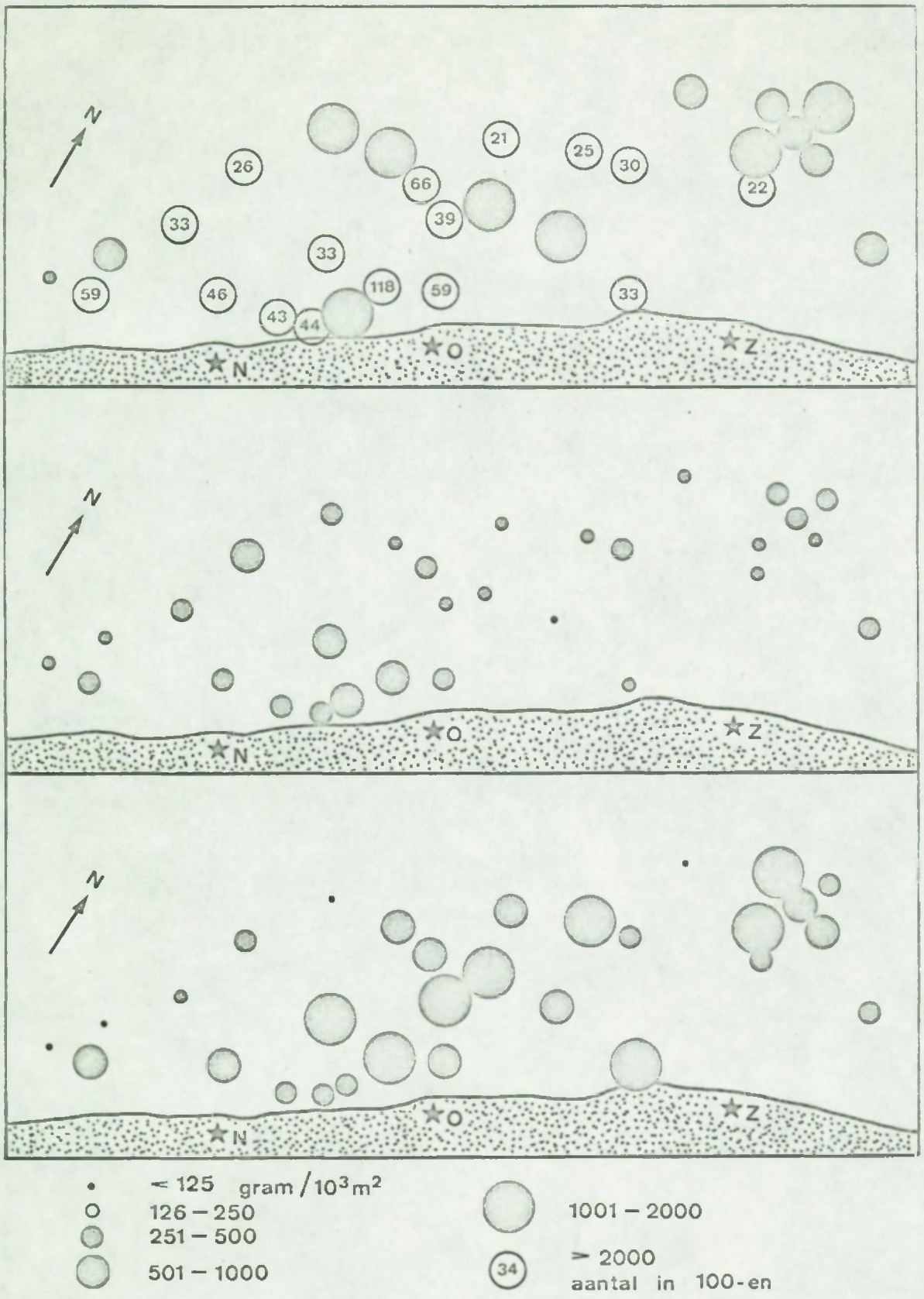


Figuur 4.2.a - Abondantie van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren gedurende de halfjaarlijkse bestandsopnamen van oktober 1973 (boven), april 1974 (midden) en oktober 1974 (onder).

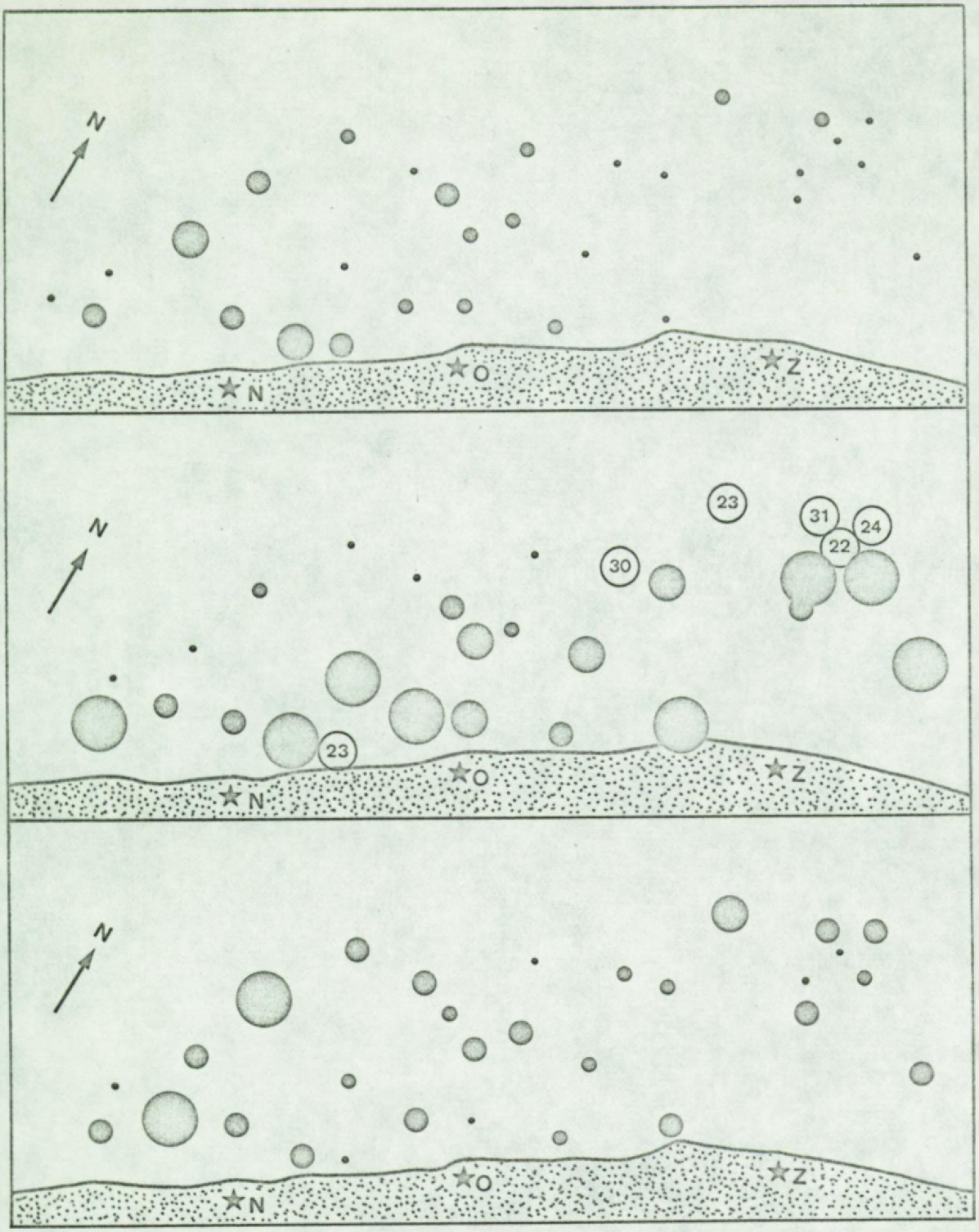


Figuur 4.2.b - Abondantie van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren gedurende de halfjaarlijkse bestandsopnamen van april 1975 (boven), oktober 1975 (midden) en mei 1976 (onder).

Verklaring van de symbolen : cf. figuur 4.2.a.

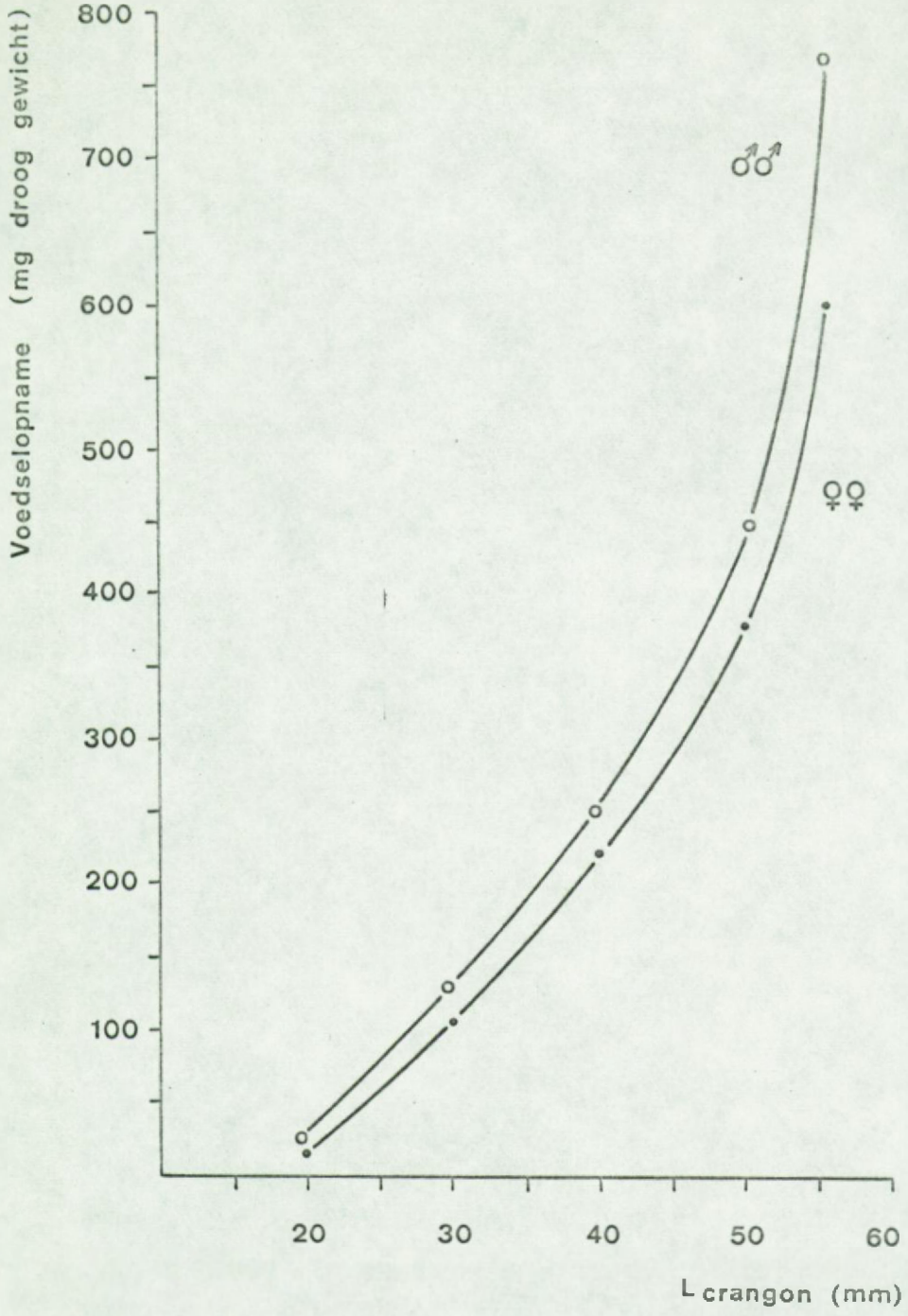


Figuur 4.3.a - Biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren gedurende de halfjaarlijkse bestandsopnamen van oktober 1973 (boven), april 1974 (midden) en oktober 1974 (onder).

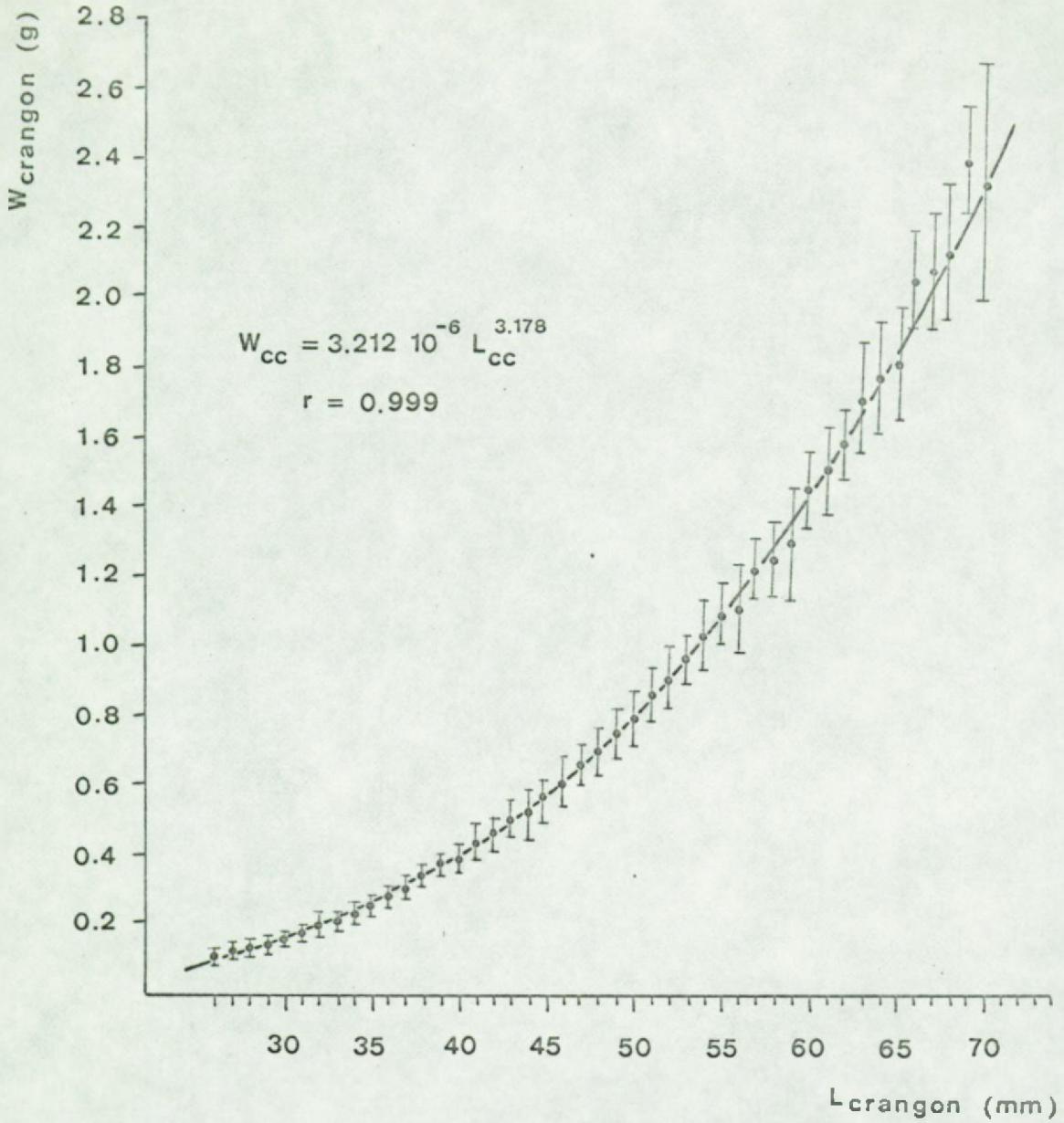


Figuur 4.3.b - Biomassa van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren gedurende de halfjaarlijkse bestandsopnamen van april 1975 (boven), oktober 1975 (midden) en mei 1976 (onder).

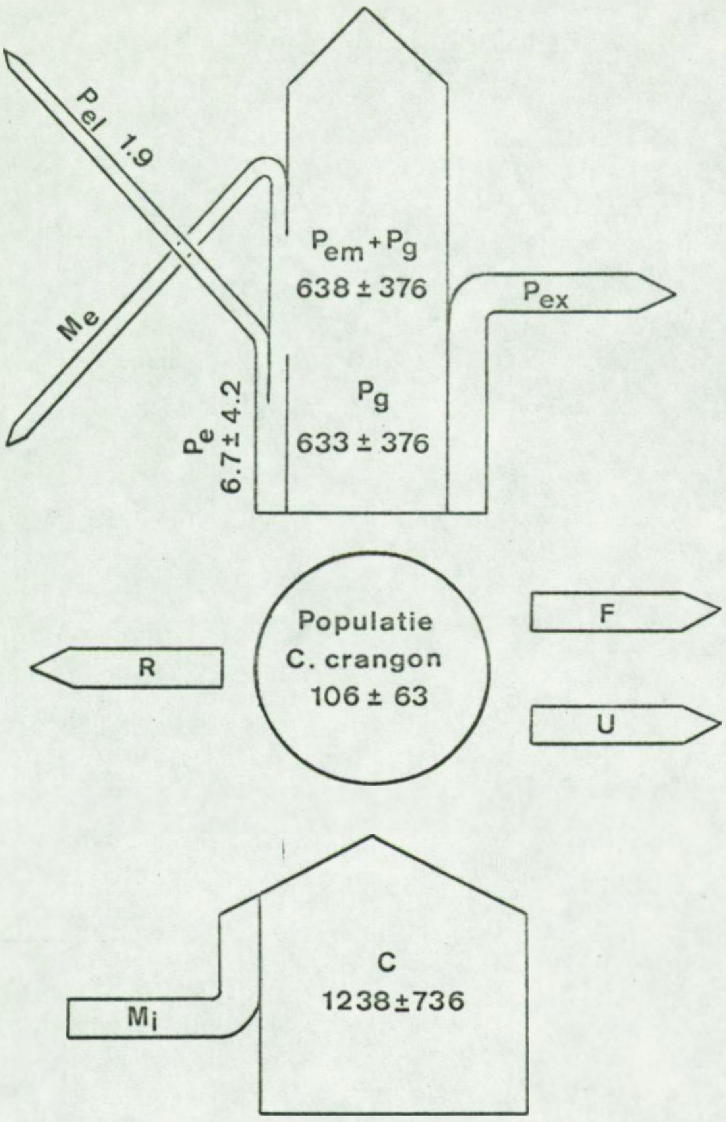
Verklaring van de symbolen : cf. figuur 4.3.a.



Figuur 5.1 - Kumulatieve voedselopname door post-larvale Crangon crangon (L.) in akwarium-eksperimenten (temperatuur 14 °C, saliniteit 30 °/₀₀, voedsel Artemia). Naar MEIXNER (1966a).

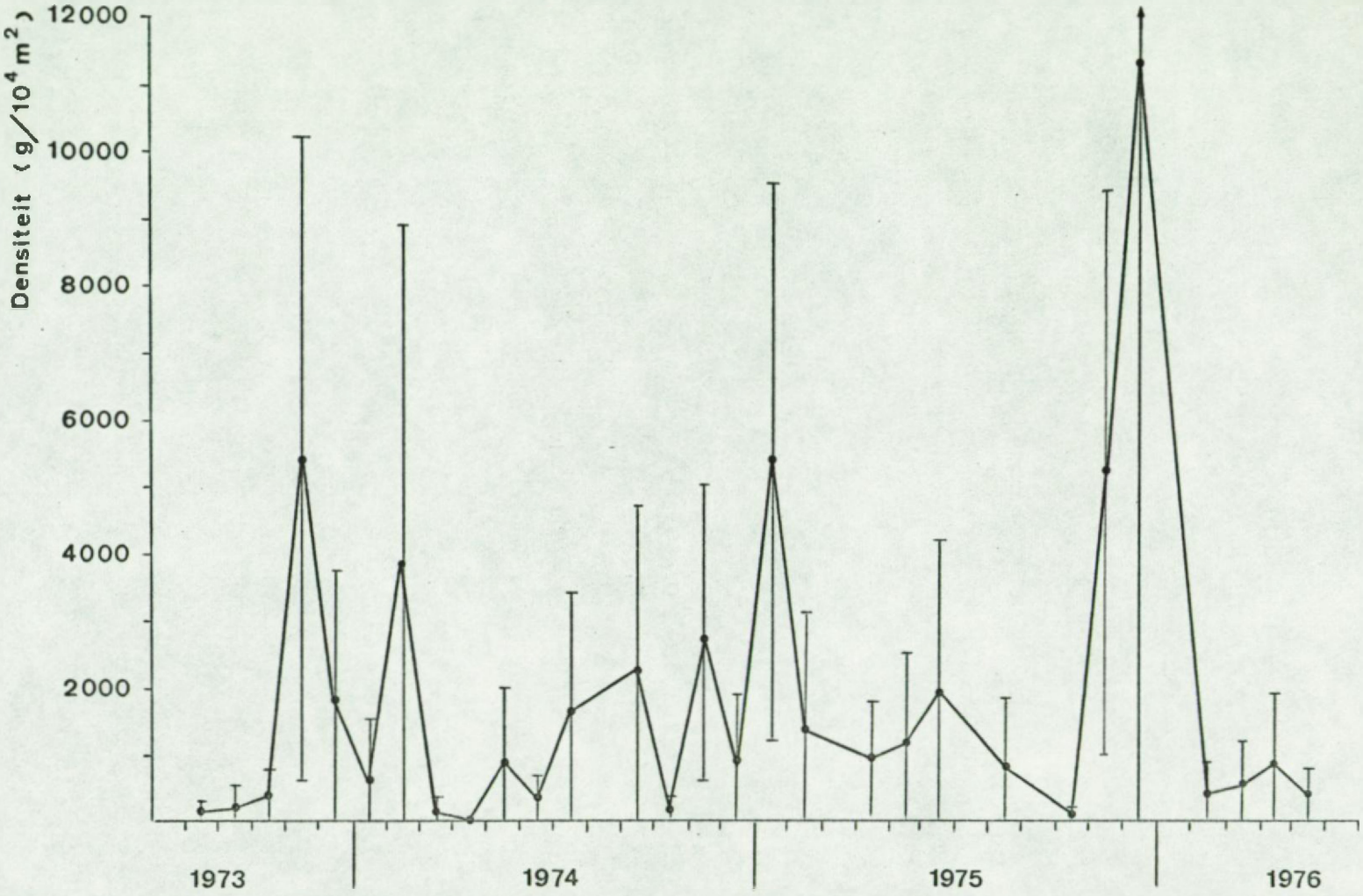


Figuur 5.2 - Totaal gewicht (W) in funktie van de totale lengte (L) van post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren.

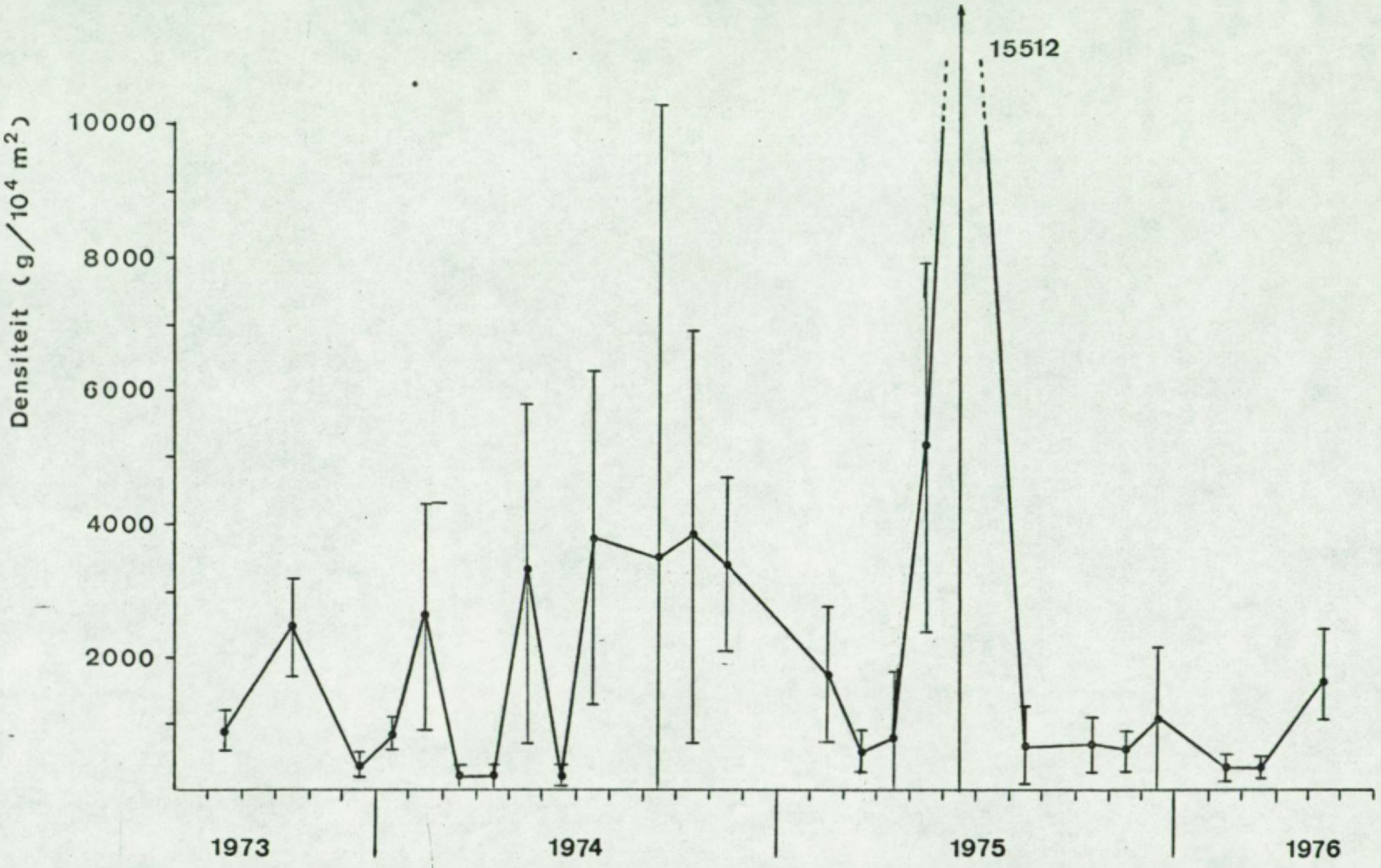


Figuur 5.3 - Kwantitatief konsumptie-produktie-model van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren.

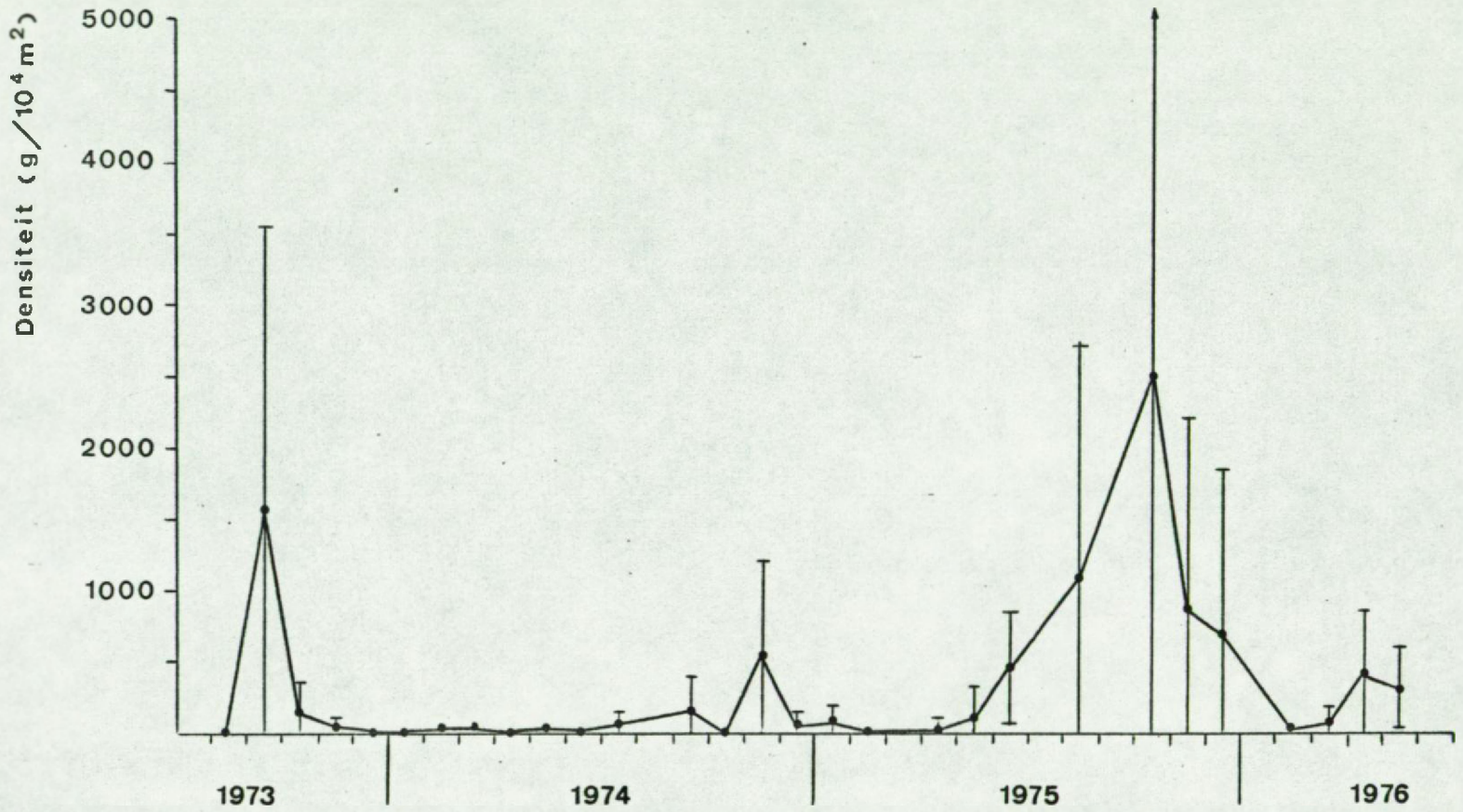
Biomassa in mg C/m^2, fluksen in mg C/m^2/jaar.



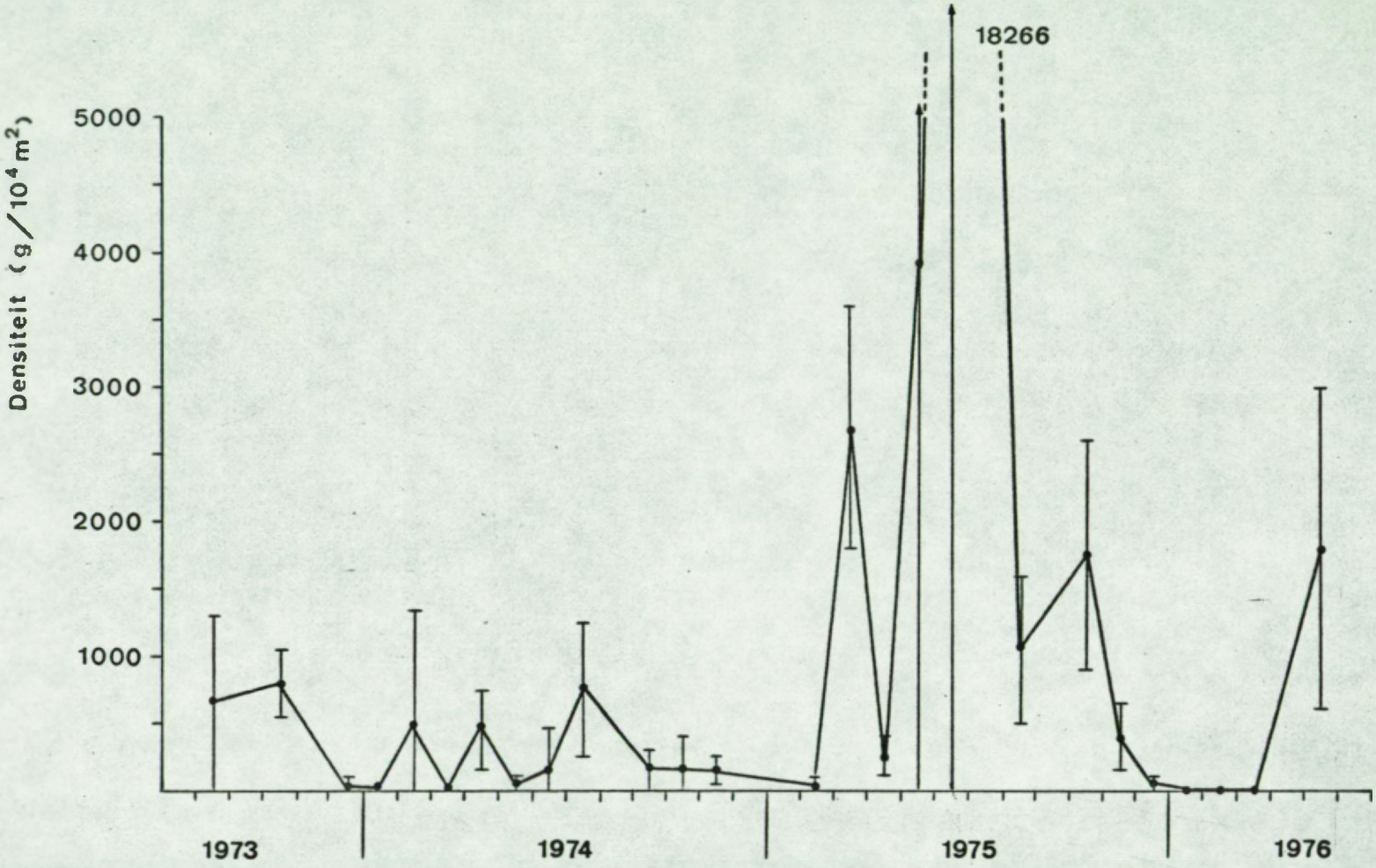
Figuur 7.1 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Odontogadus merlangus (L.) in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



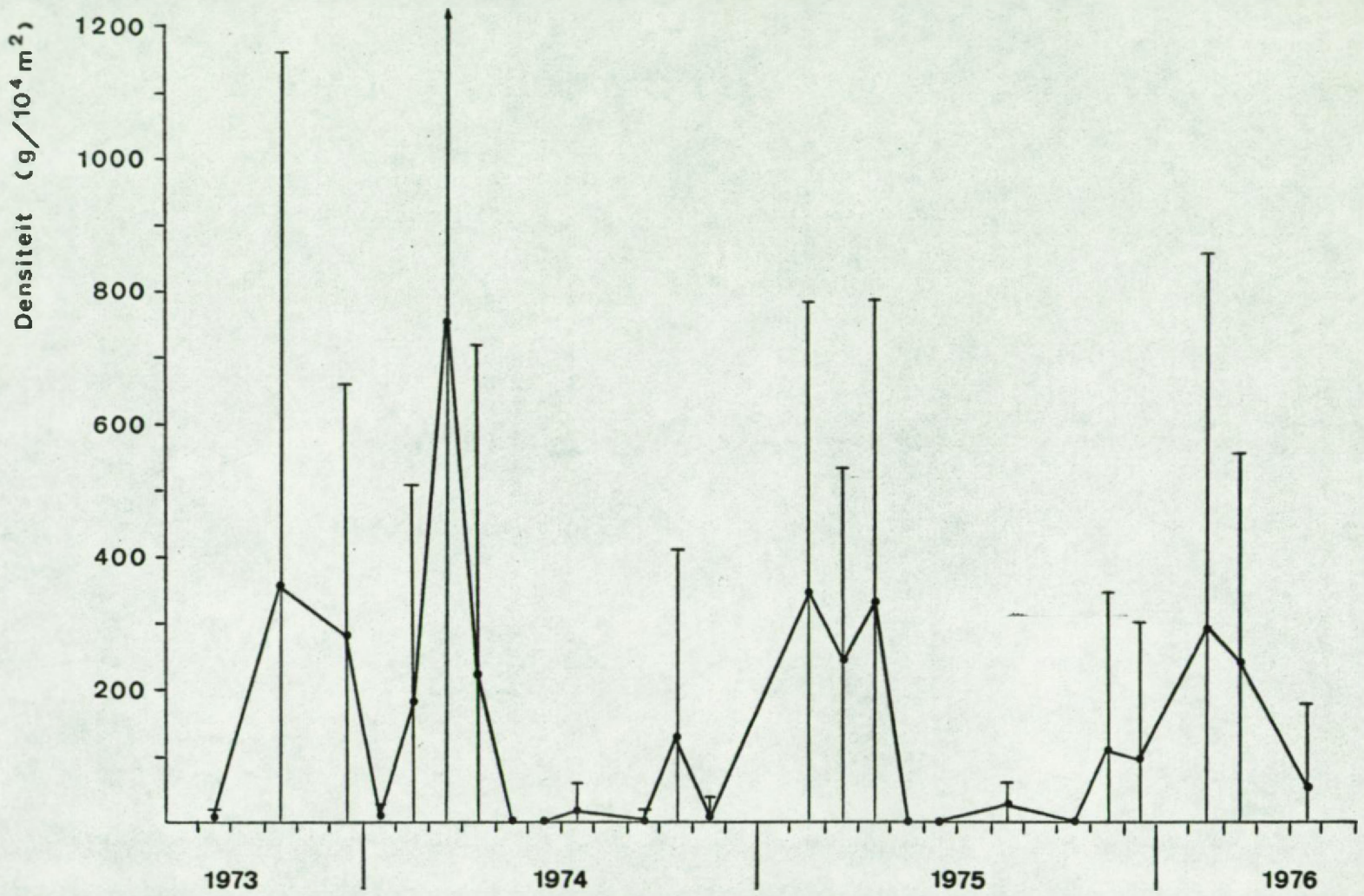
Figuur 7.2 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Odontogadus merlangus (L.) op de Vlakte van de Raan gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



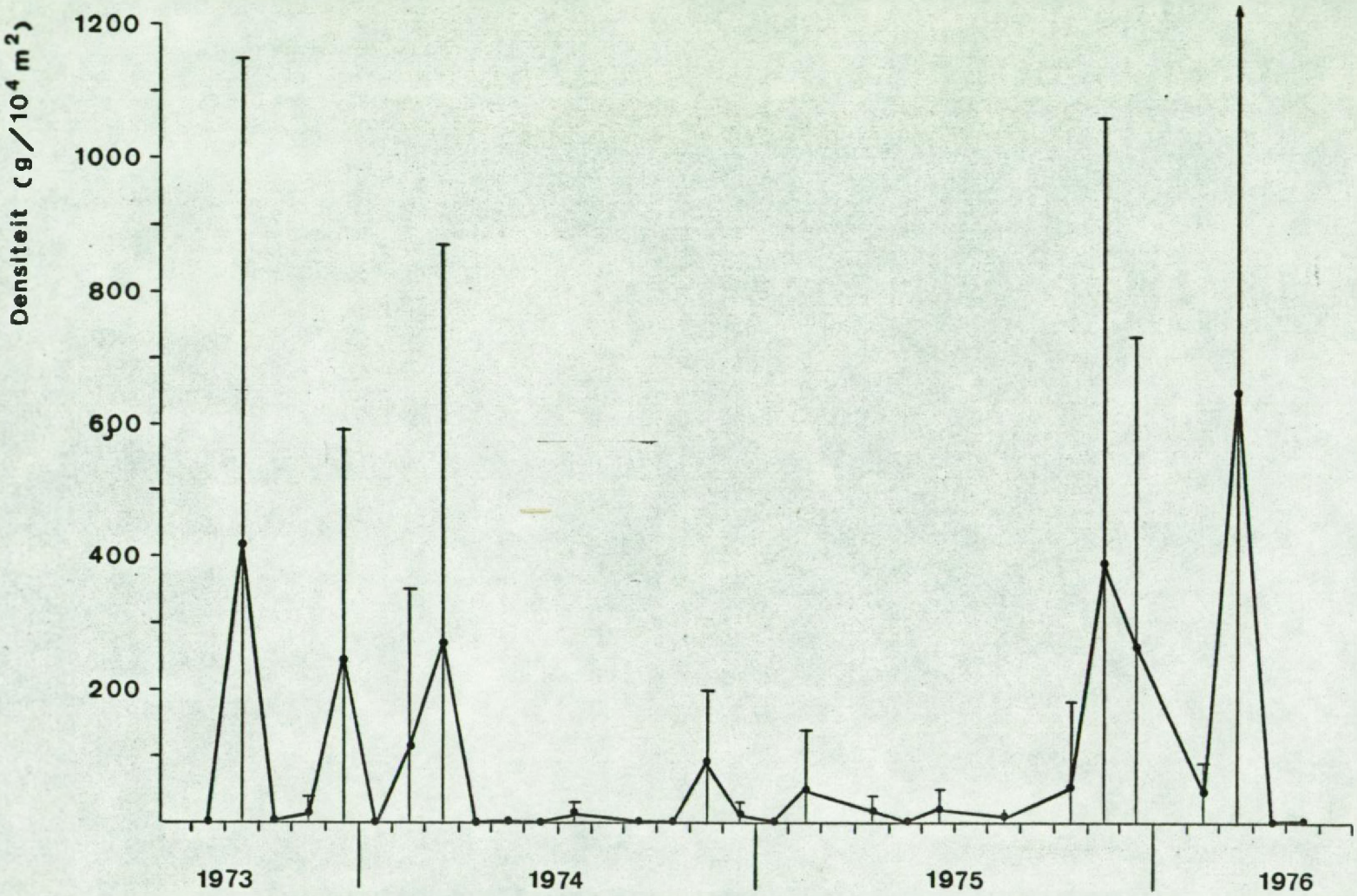
Figuur 7.3 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Trisopterus luscus (L.) in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



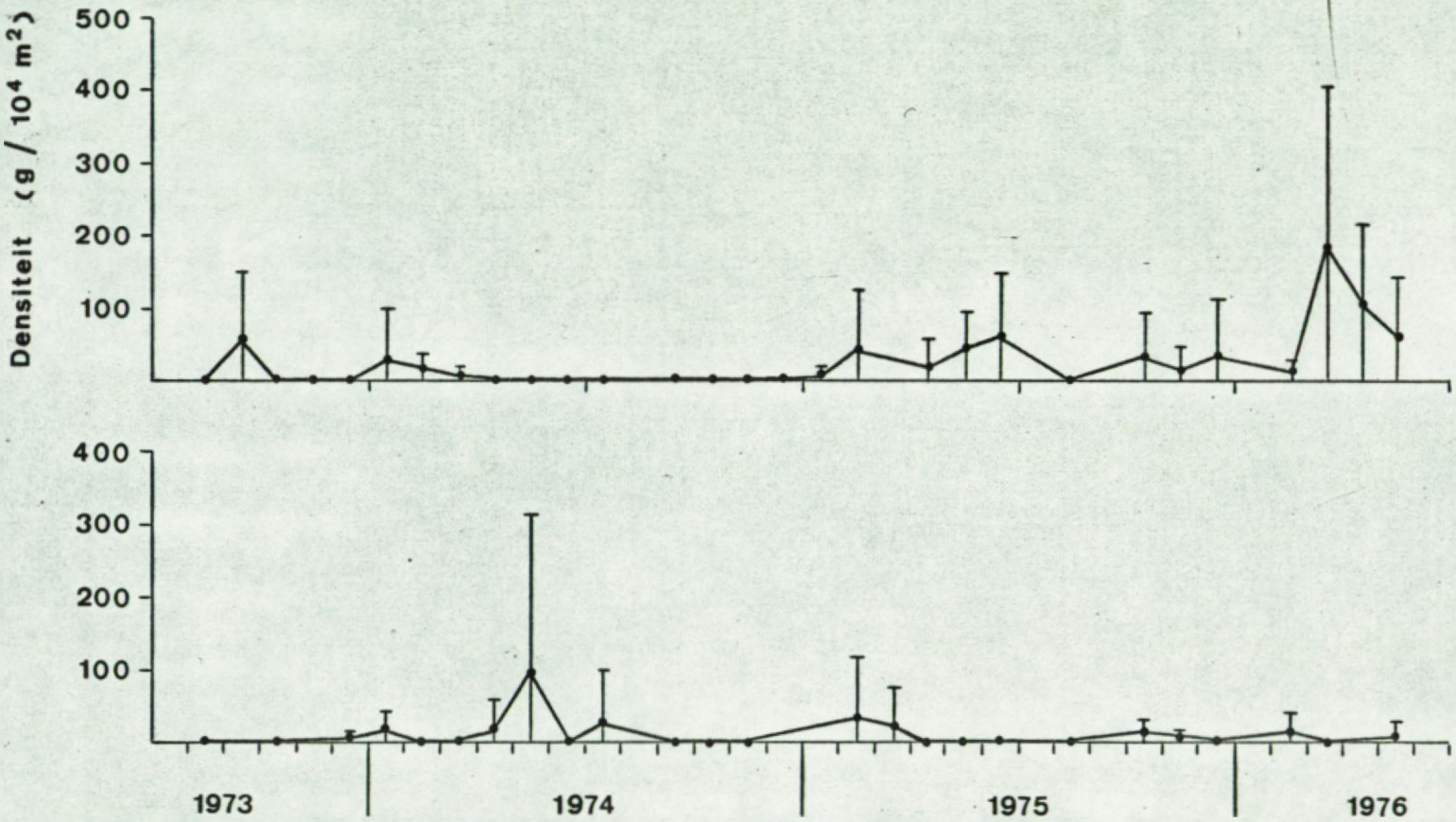
Figuur 7.4 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Trisopterus luscus (L.) op de Vlakte van de Raan gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



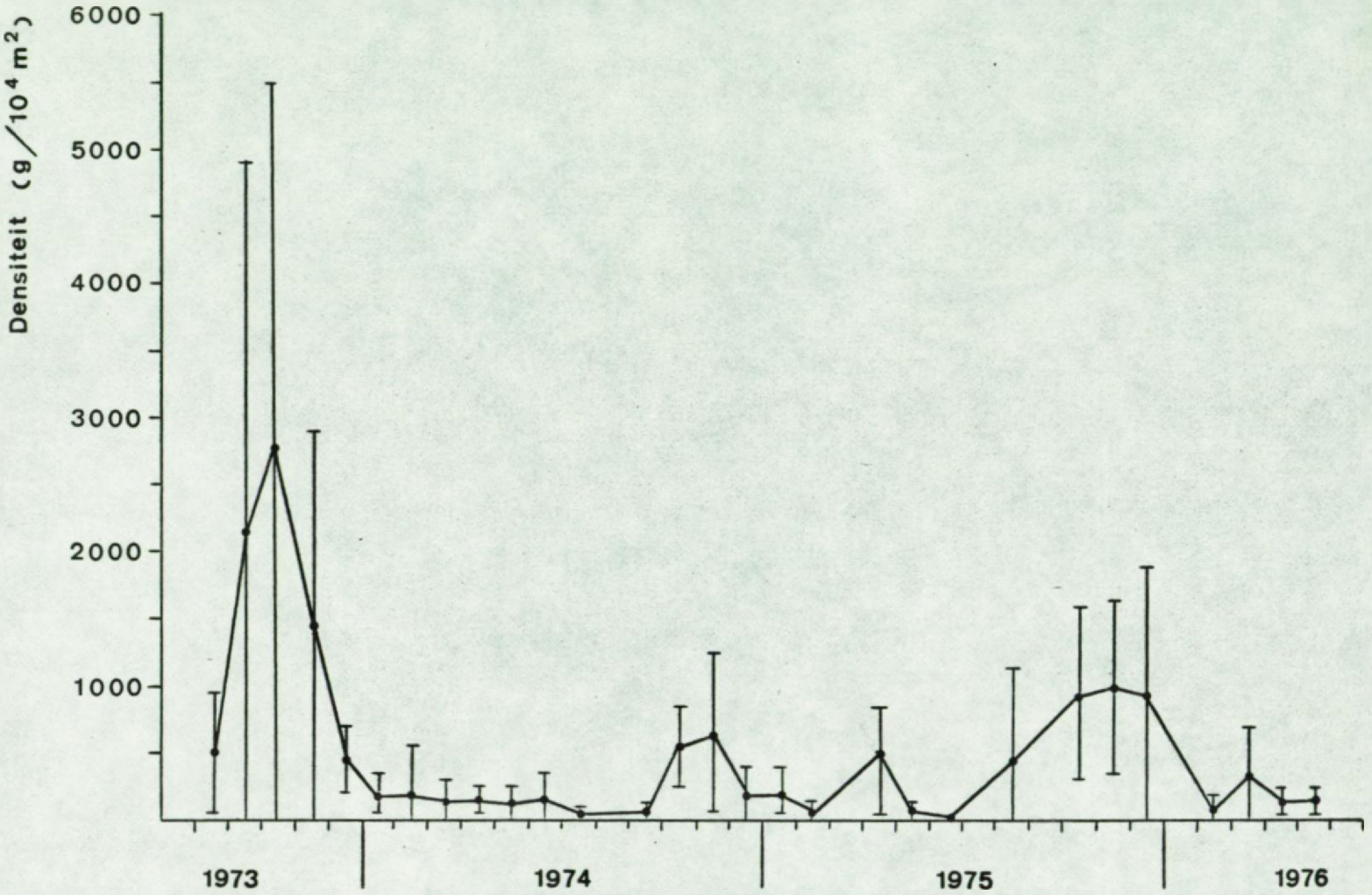
Figuur 7.5 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Gadus morhua L. in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



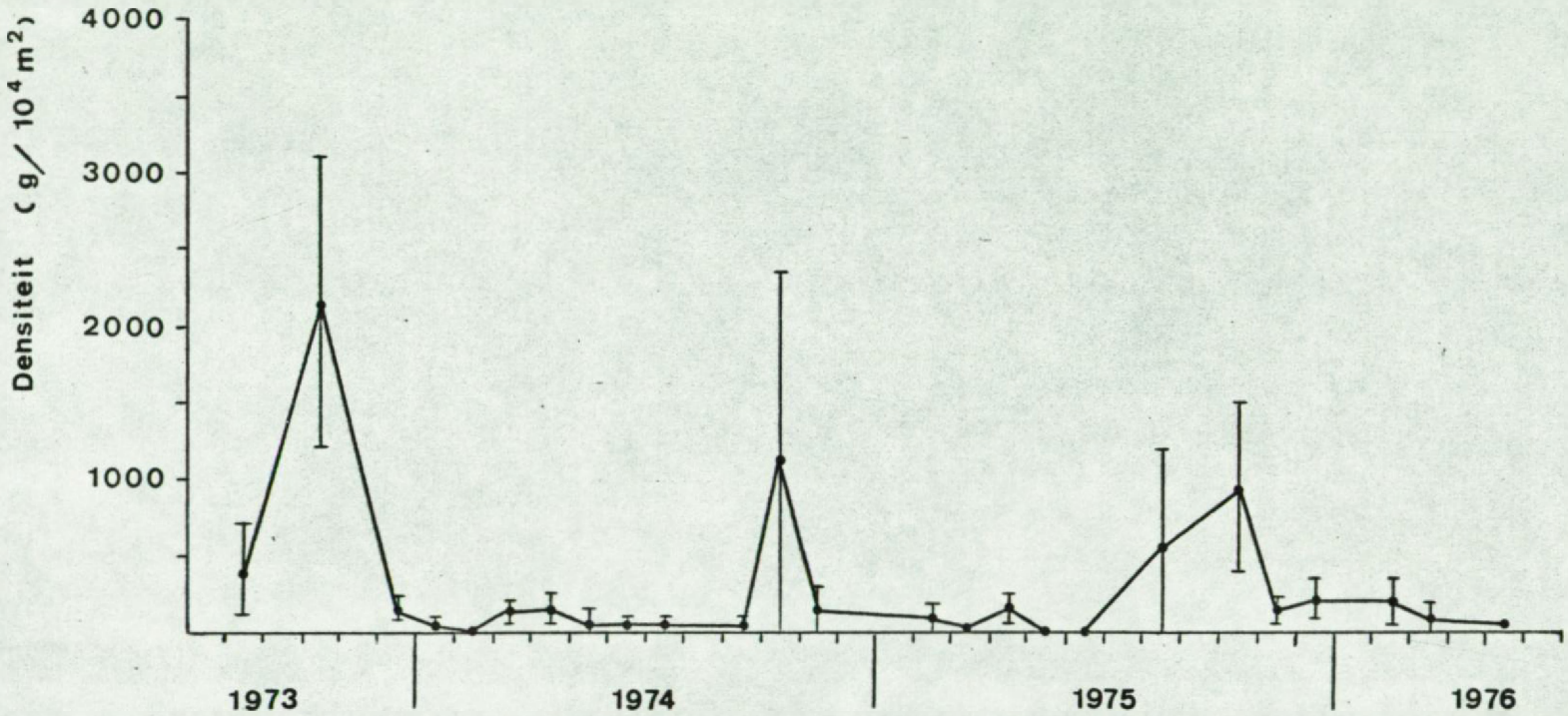
Figuur 7.6 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Gadus morhua L. op de Vlakte van de Raan gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



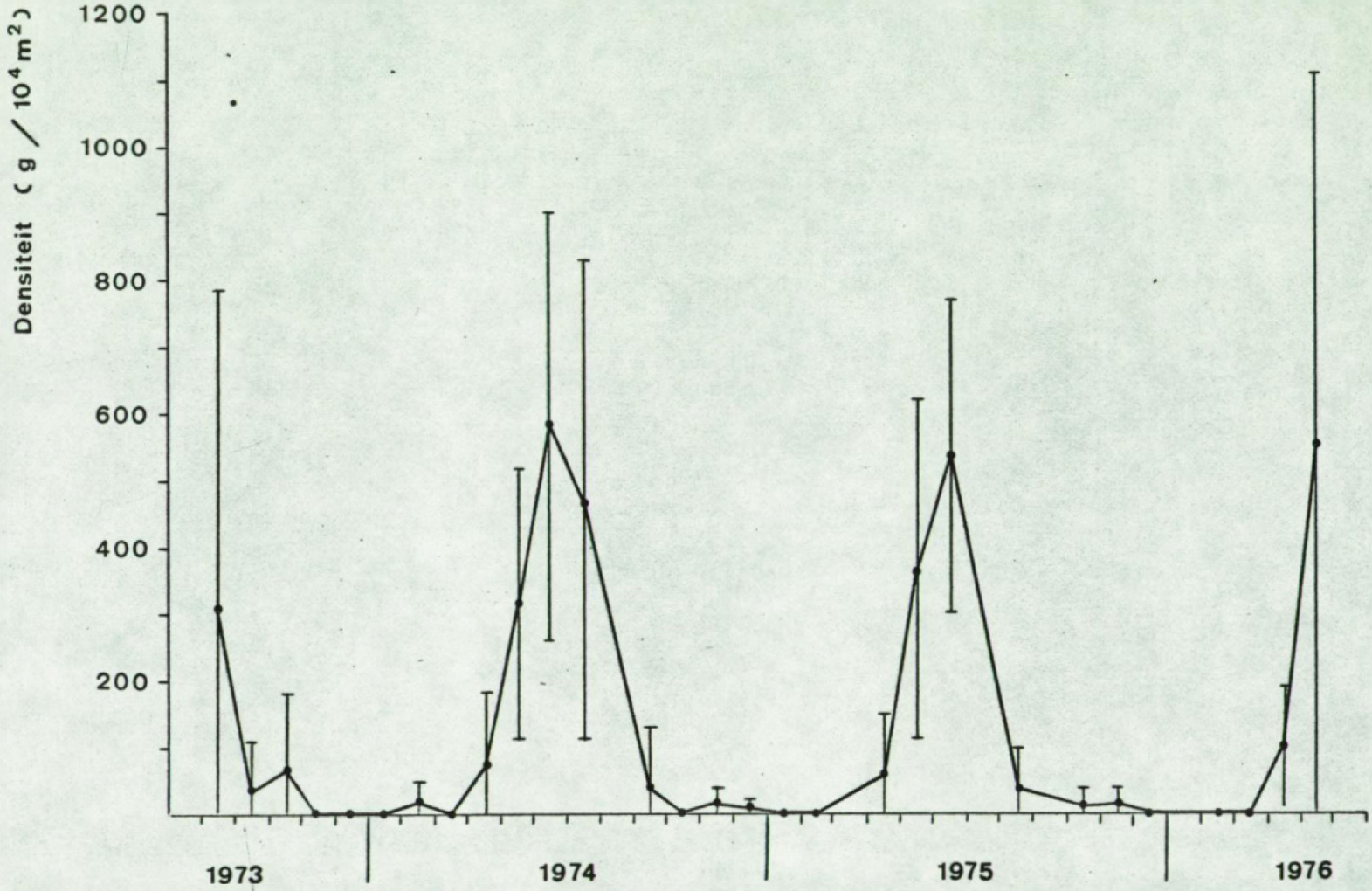
Figuur 7.7 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Ciliata mustela (L.) in het Westdiep (boven) en de Vlakte van de Raan (onder) gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



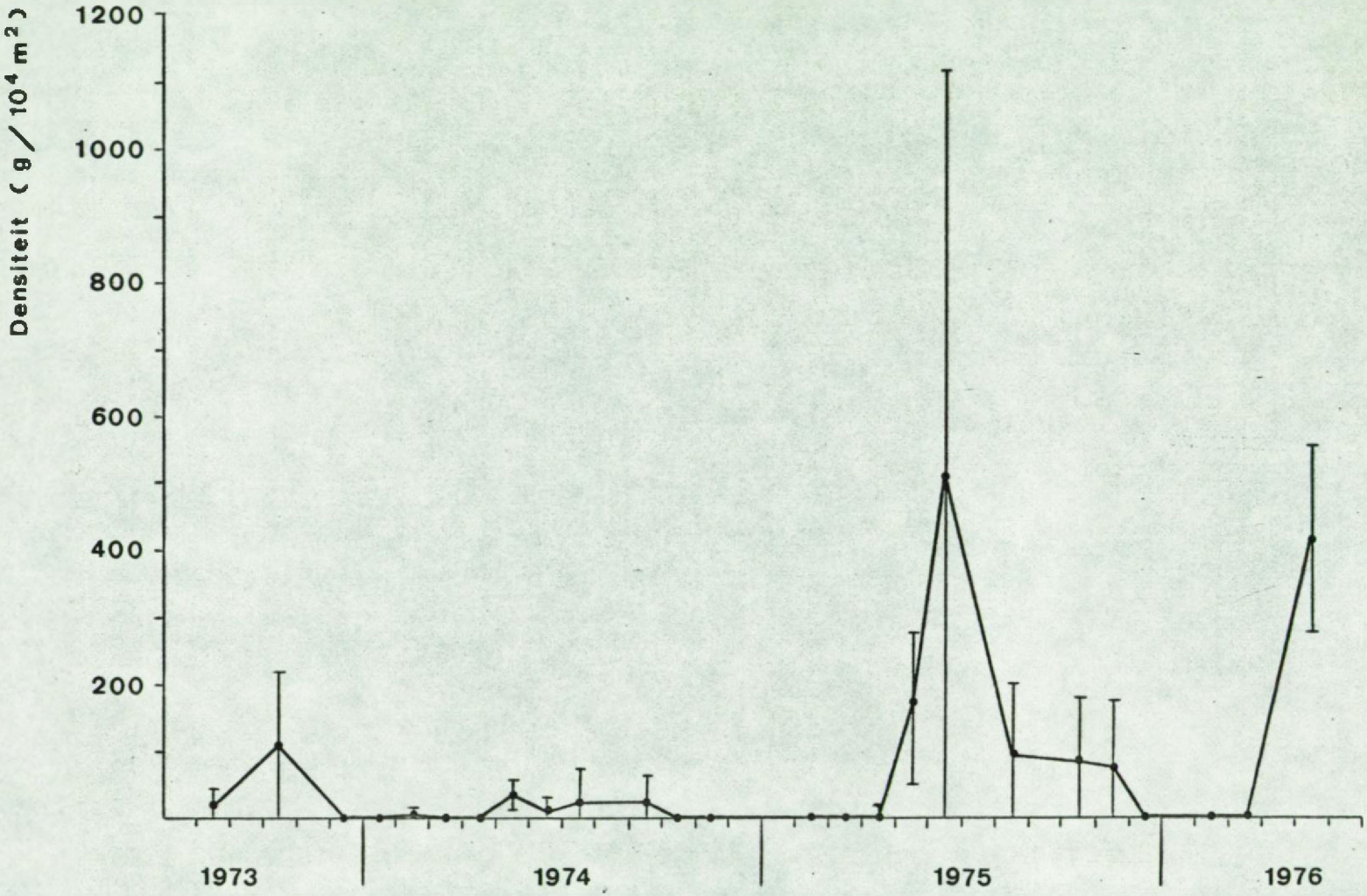
Figuur 7.8 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Pomatoschistus species in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/ juni 1976.



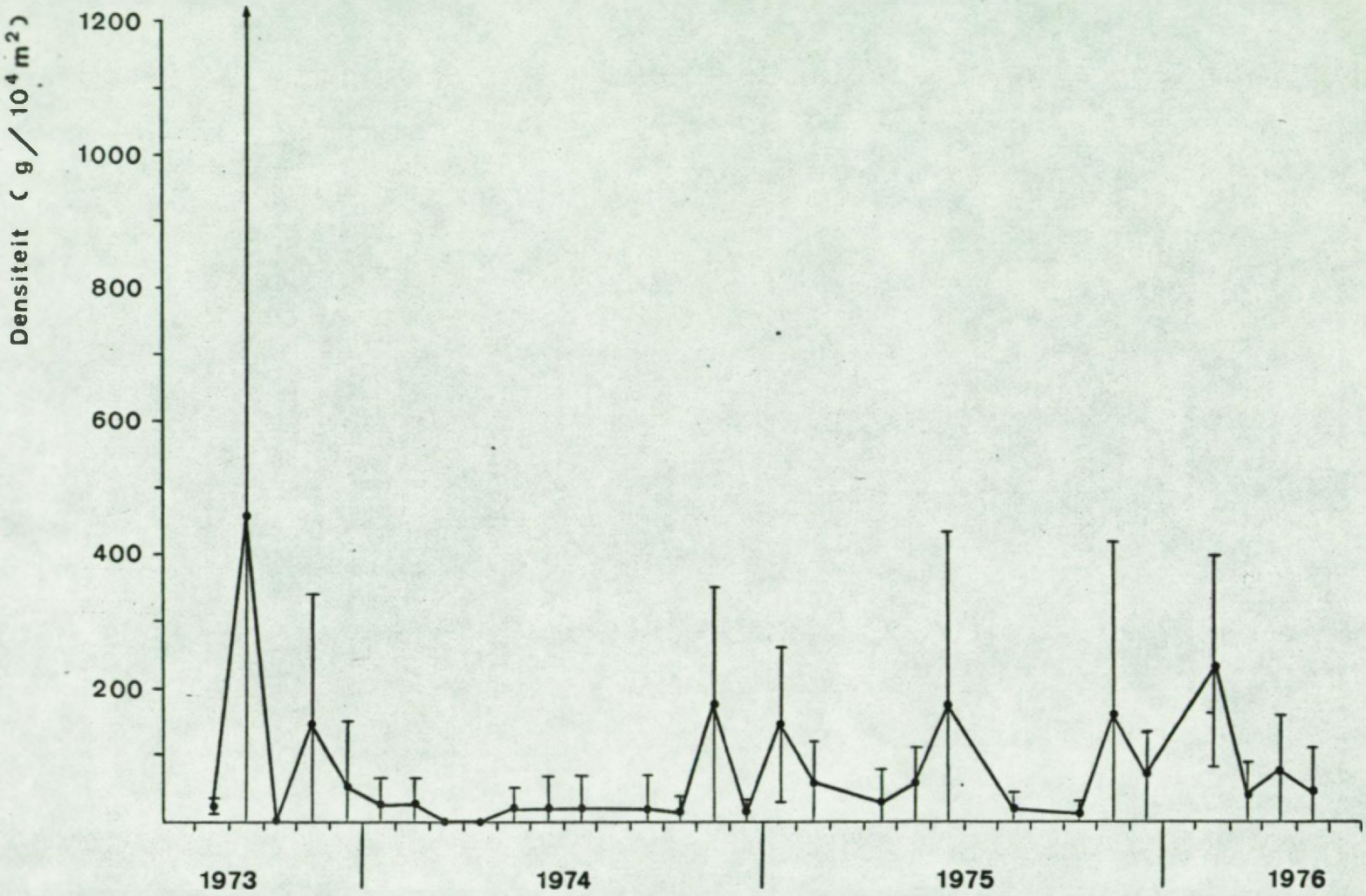
Figuur 7.9 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Pomatoschistus species op de Vlakte van de Raan gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



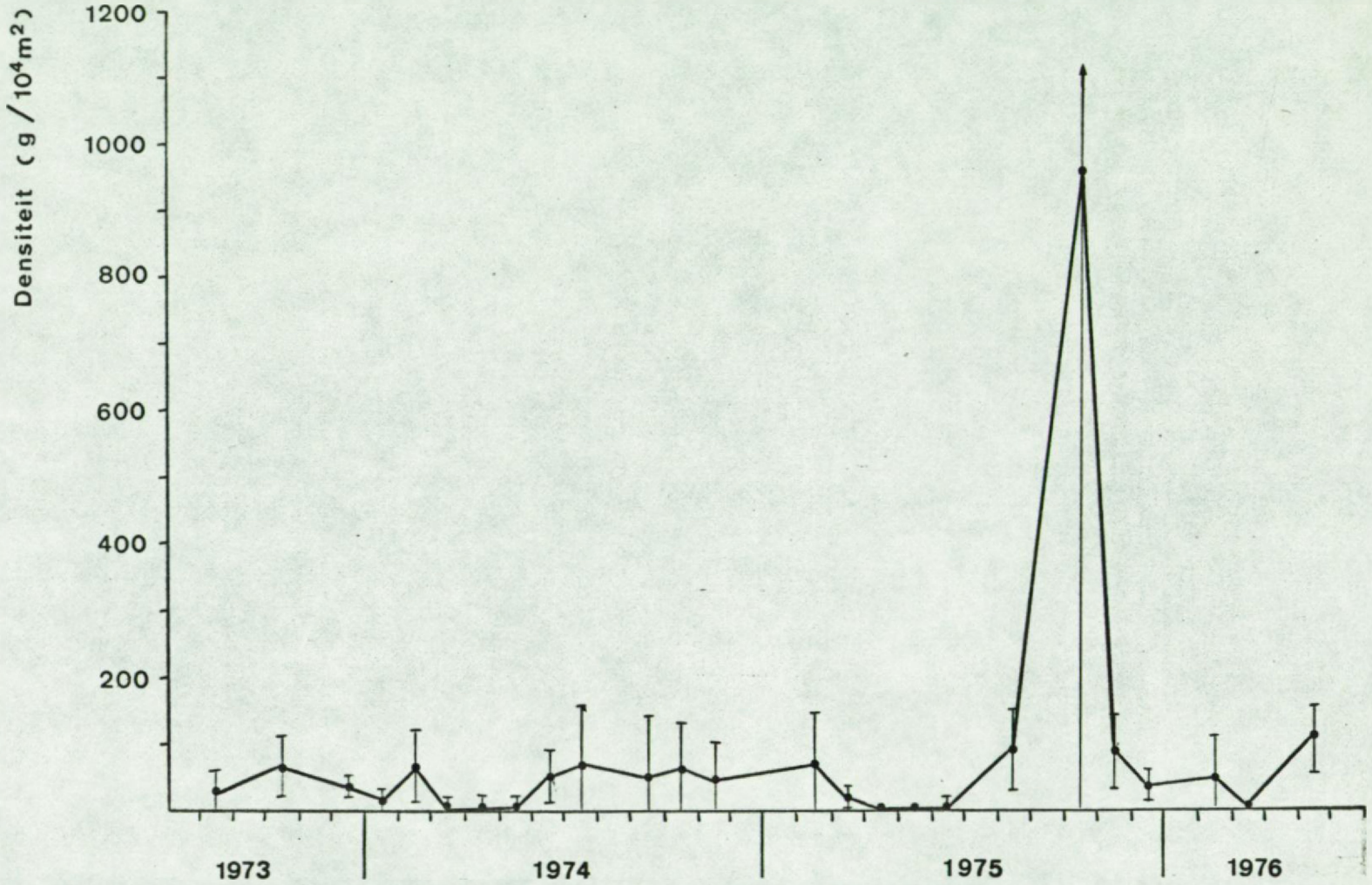
Figuur 7.10 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Trigla species in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



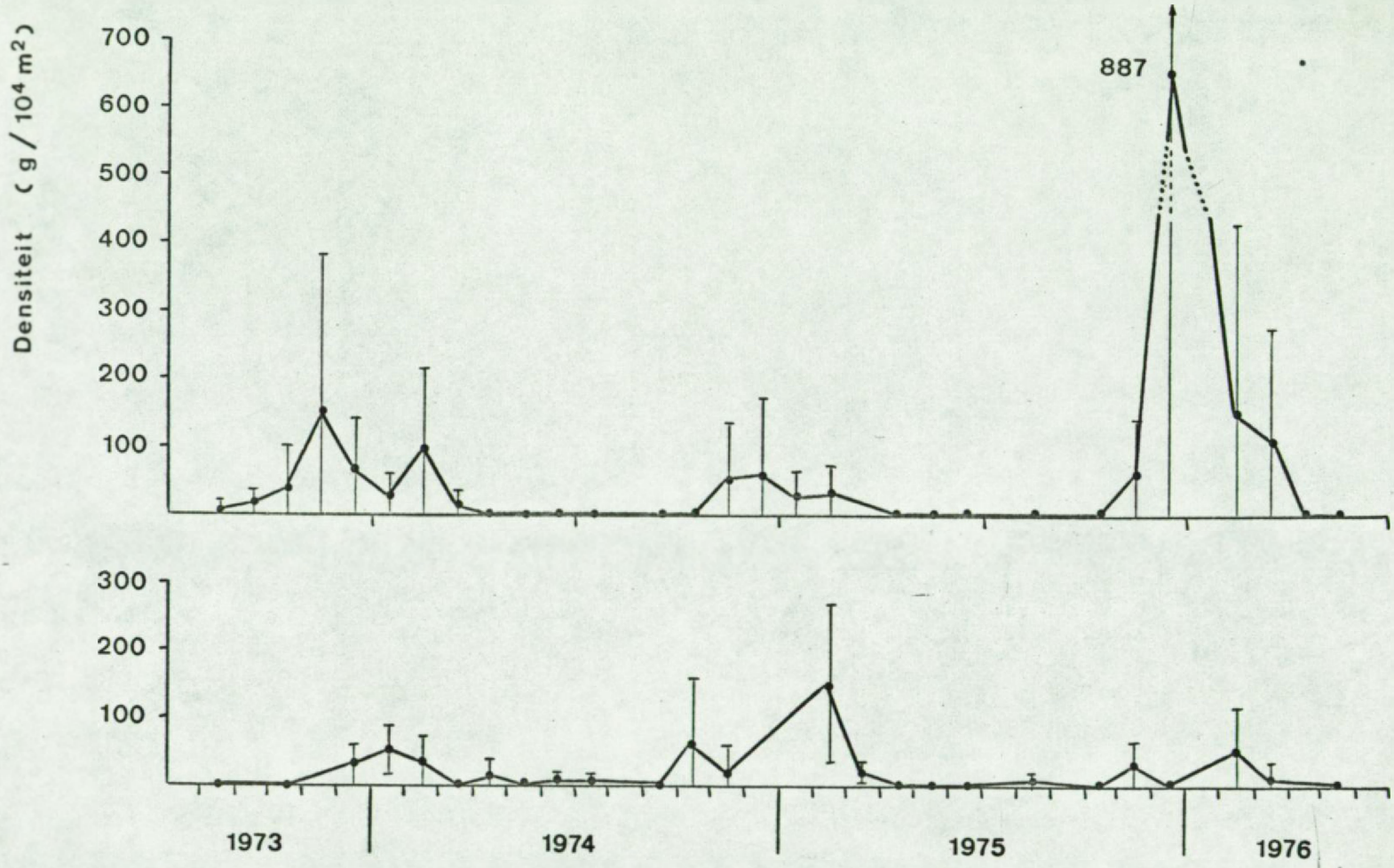
Figuur 7.11 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Trigla species op de Vlakte van de Raan gedurende de periode juli 1973/ juni 1976.



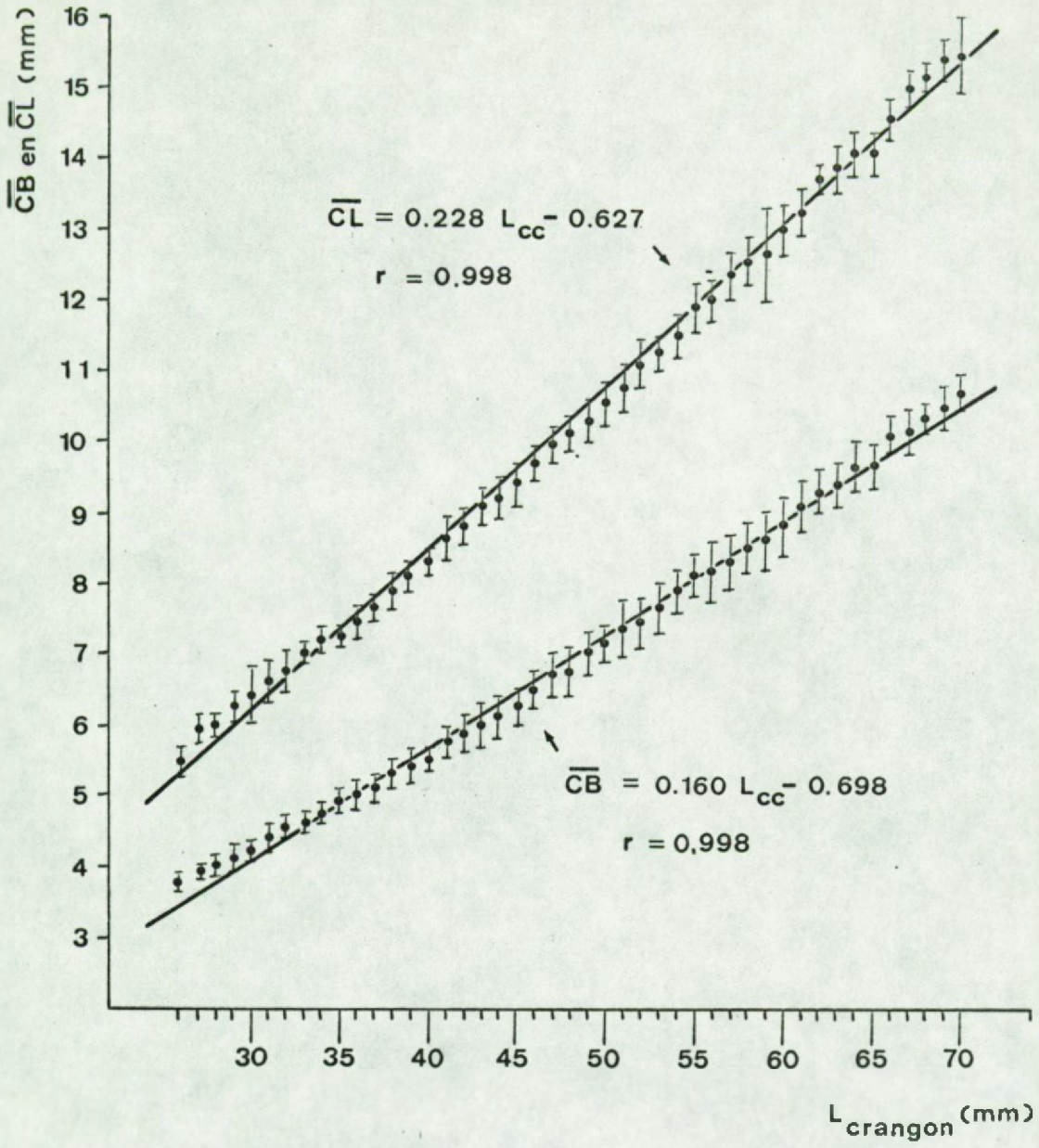
Figuur 7.12 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Agonus cataphractus (L.) in het Westdiep gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



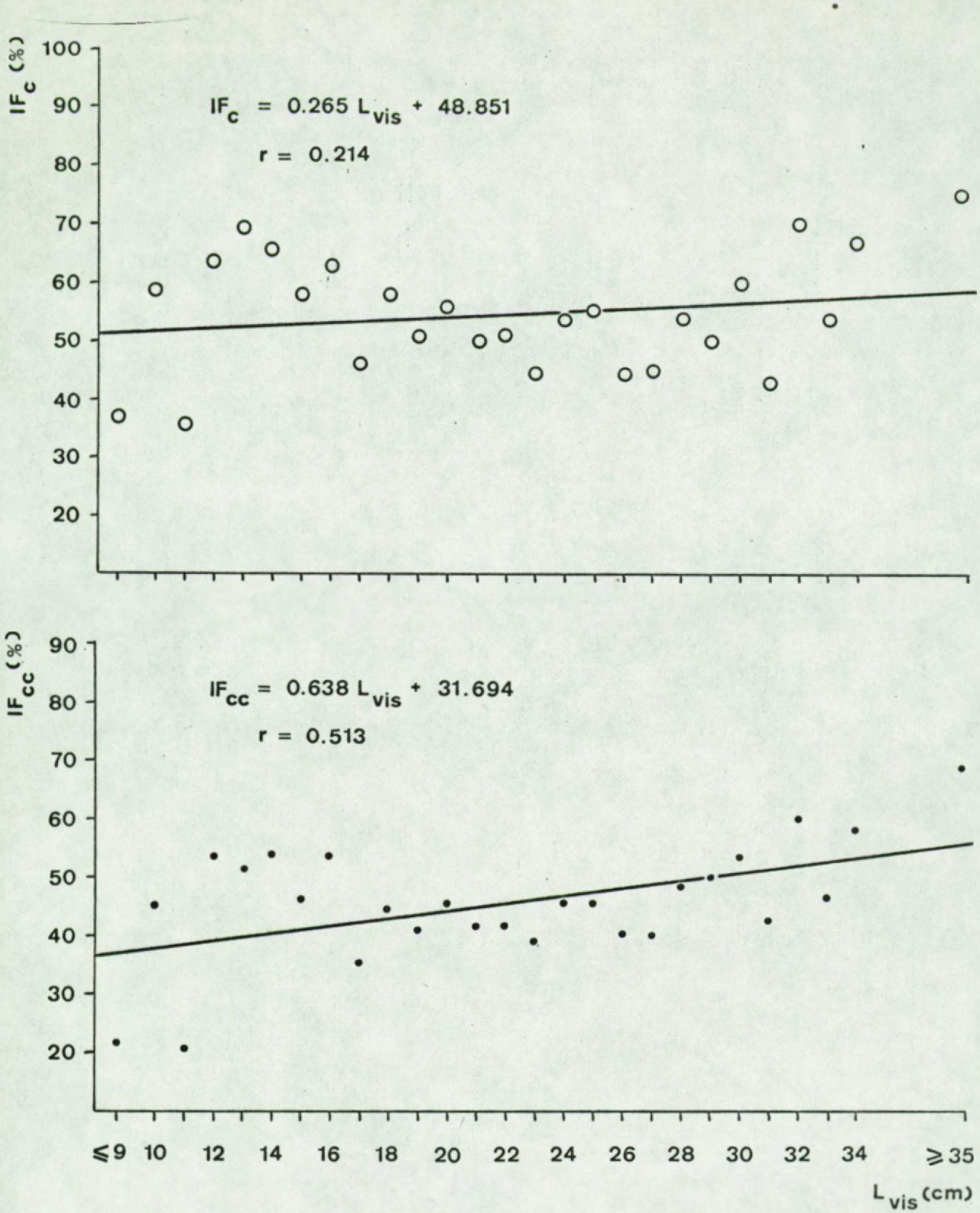
Figuur 7.13 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Agonus cataphractus (L.) op de Vlakte van de Raan gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



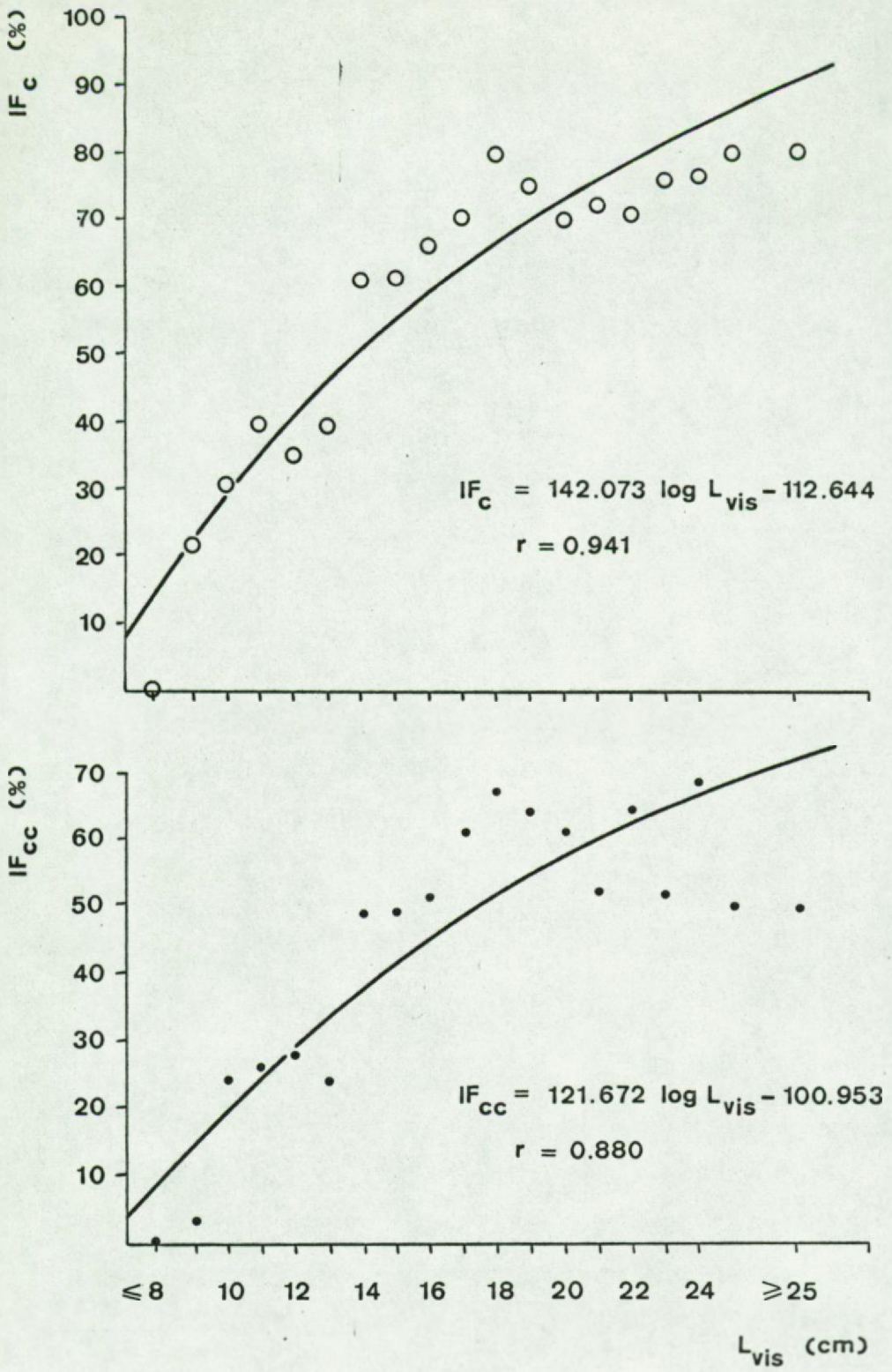
Figuur 7.14 - Maandelijkse gemiddelde biomassa (niet gekorrigeerd voor de selektiviteit van de trawl) van Liparis liparis (L.) in het Westdiep (boven) en de Vlakte van de Raan (onder) gedurende de periode juli 1973/juni 1976.



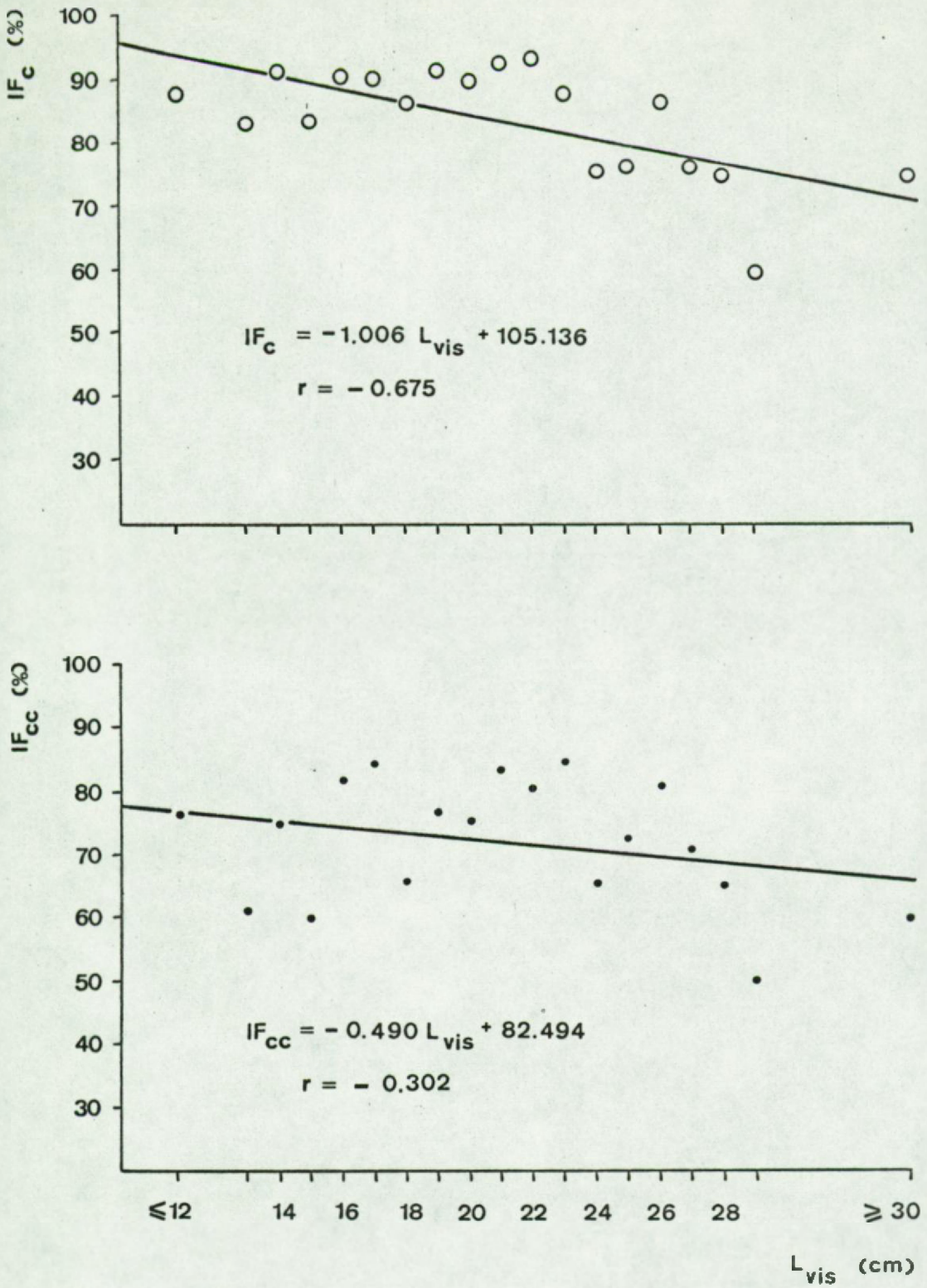
Figuur 8.1 - Relatie tussen carapax-lengte (CL) of carapax-breedte (CB) en totale lengte (L) van post-larvale Crangon crangon (L.).



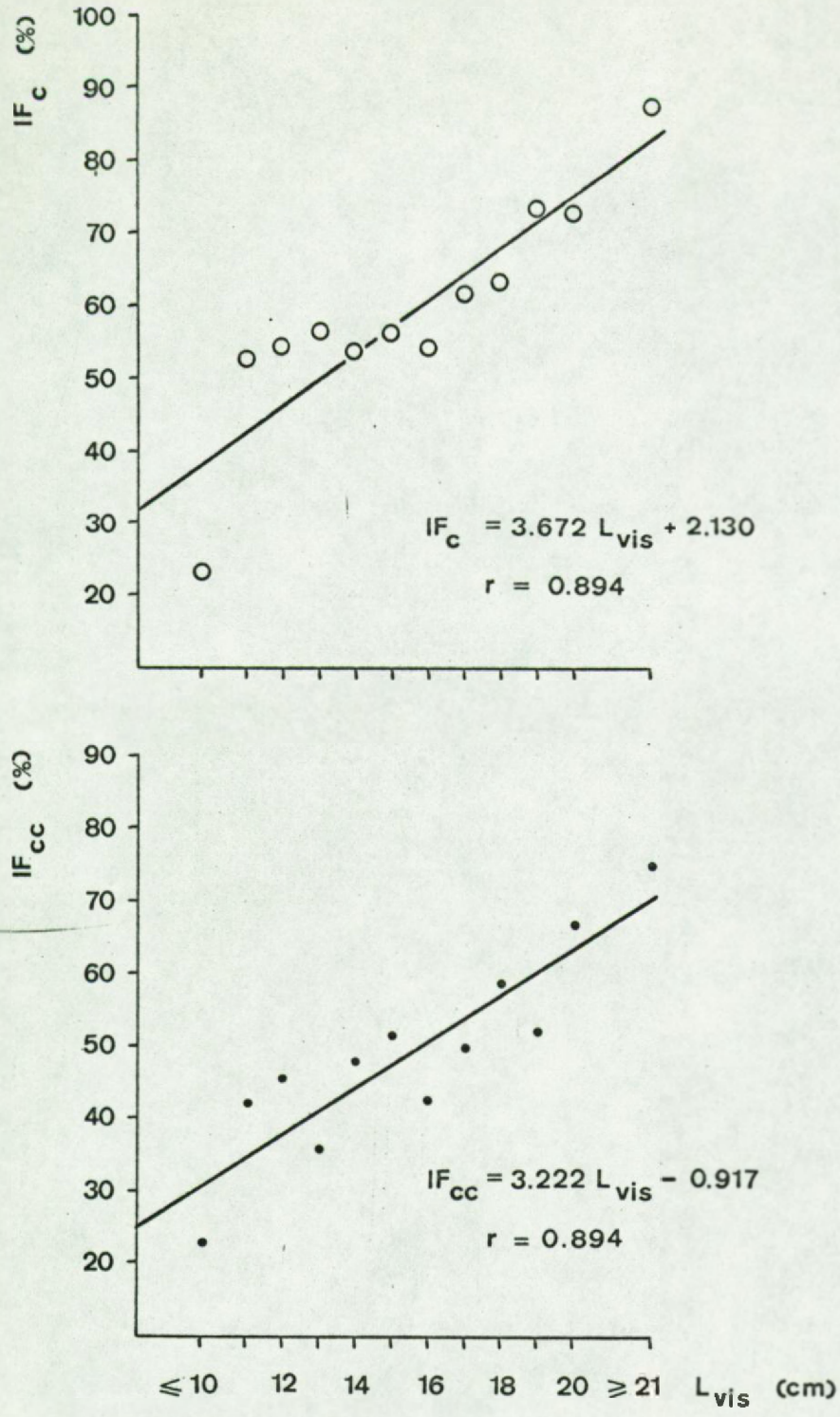
Figuur 8.2 - Relatieve frekwentie (zgn. 'incidence frequency') waarmee post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.) voorkomen, in funktie van de lengte van de vissen.



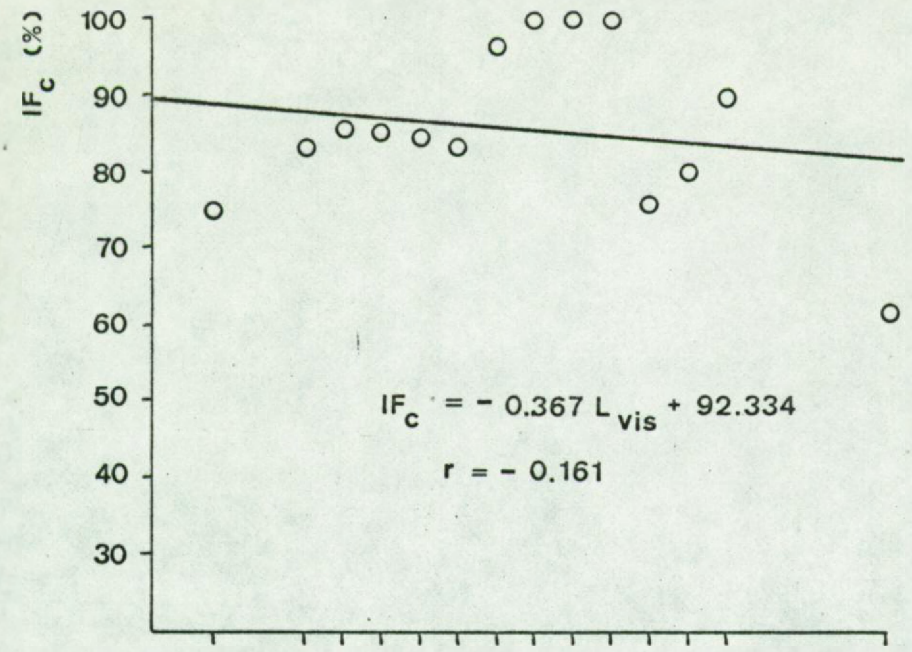
Figuur 8.3 - Relatieve frekwentie (zgn. 'incidence frequency') waarmee post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Trisopterus luscus (L.) voorkomen, in funktie van de lengte van de vissen.

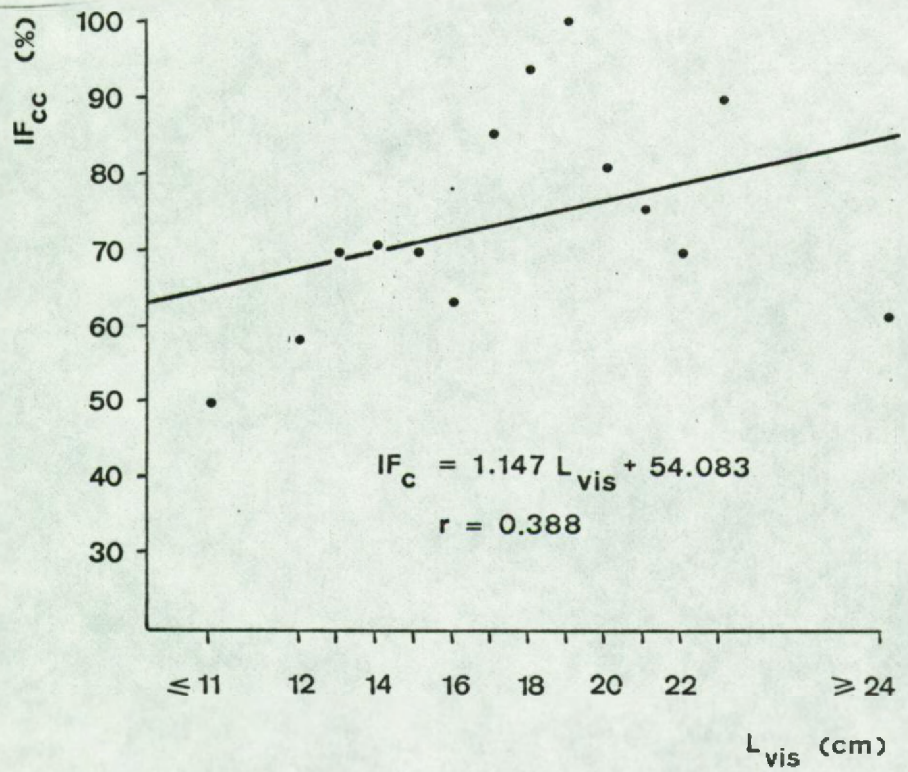


Figuur 8.4 - Relatieve frekwentie (zgn. 'incidence frequency') waarmee post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Gadus morhua L. voorkomen, in funktie van de lengte van de vissen.

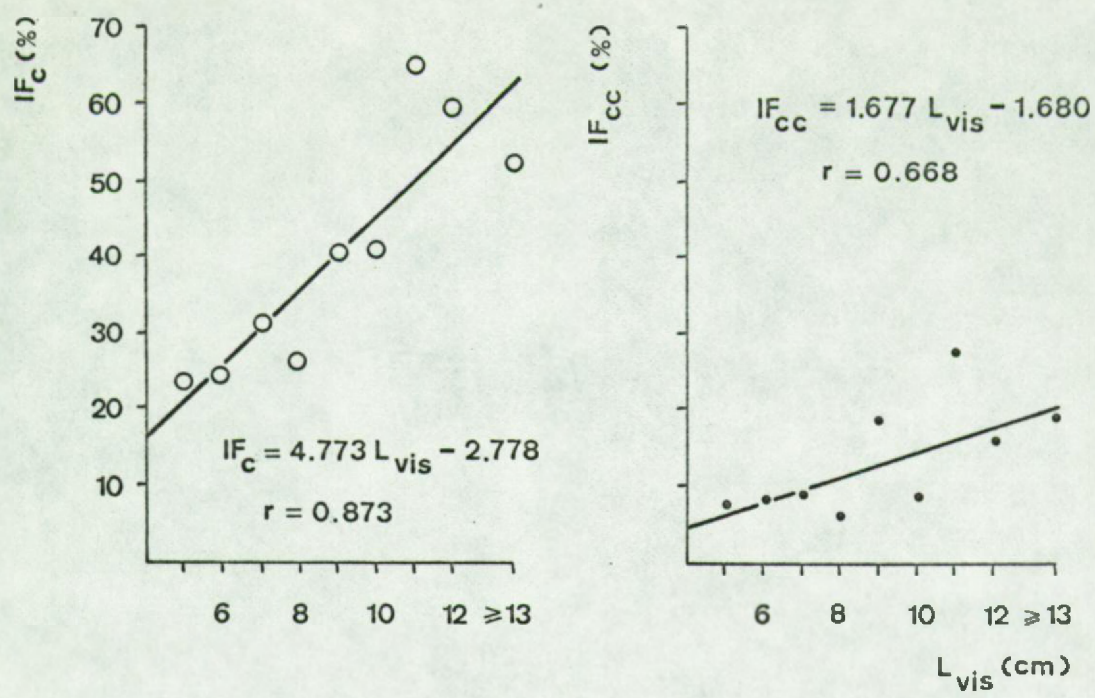


Figuur 8.5 - Relatieve frekwentie (zgn. 'incidence frequency') waarmee post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Ciliata mustela (L.) voorkomen, in funktie van de lengte van de vissen.



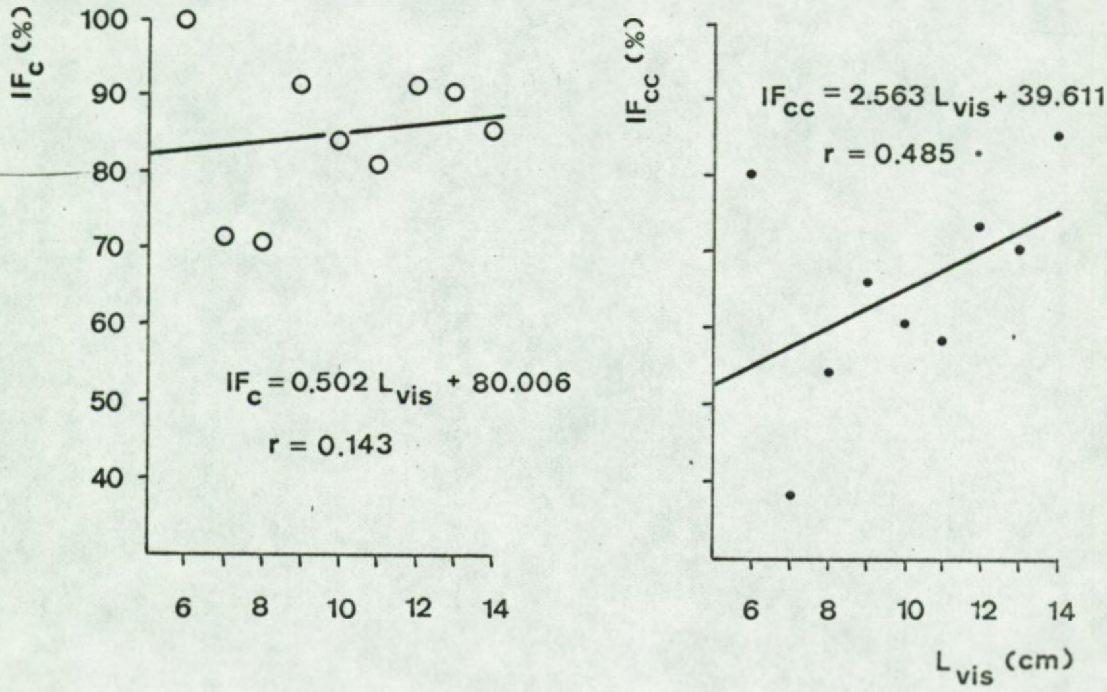


Figuur 8.6 - Relatieve frekwentie (zgn. 'incidence frequency') waarmee post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Trigla species voorkomen, in funktie van de lengte van de vissen.

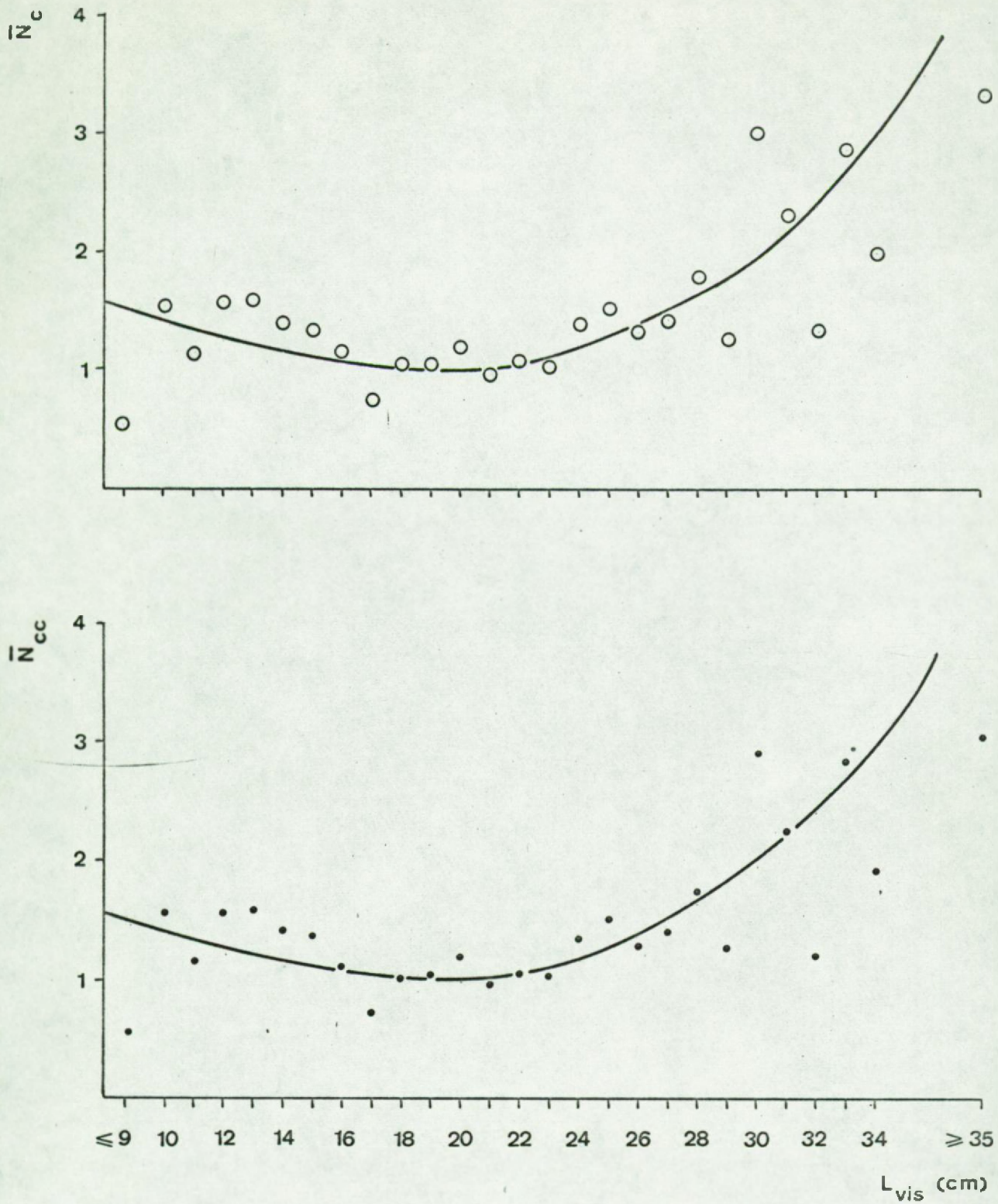


Figuur 8.7 - Relatieve frekwentie (zgn. 'incidence frequency') waarmee post-larvale Caridea (links) en Crangon crangon (L.) (rechts) in de maaginhouden van Agonus cataphractus (L.) voorkomen, in funktie van de lengte van de vissen.

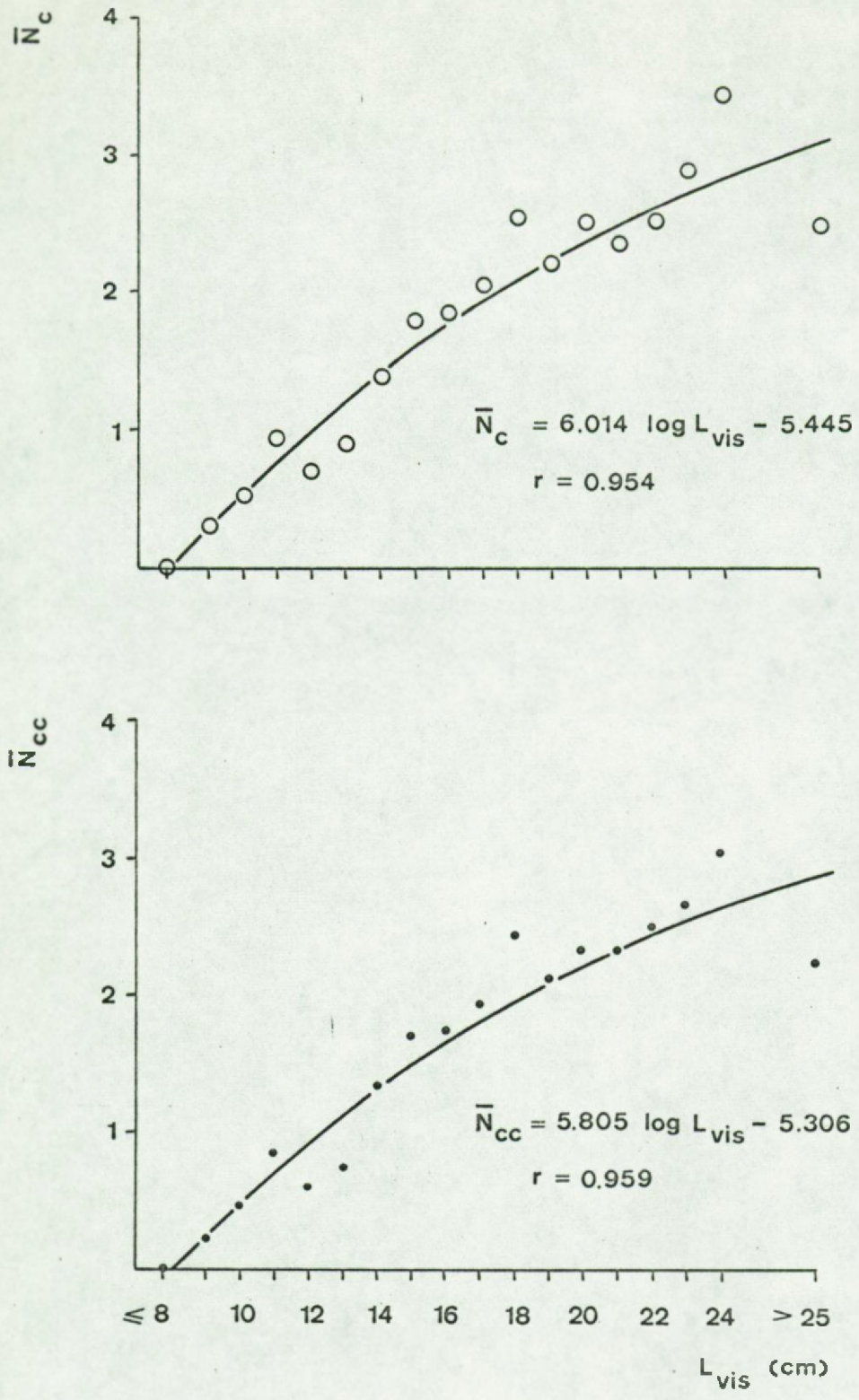
Naar GABRIELS (1977)



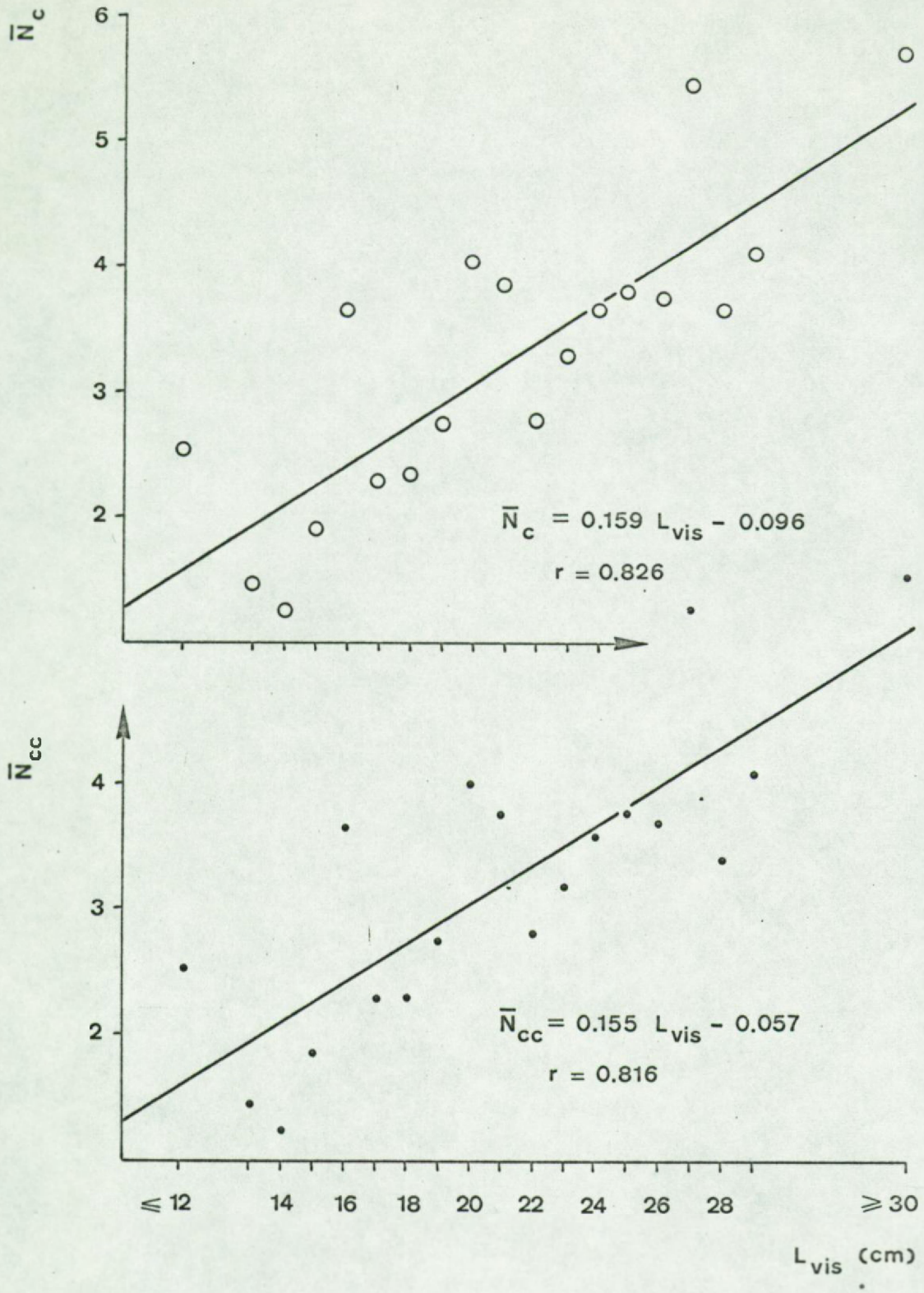
Figuur 8.8 - Relatieve frekwentie (zgn. 'incidence frequency') waarmee post-larvale Caridea (links) en Crangon crangon (L.) (rechts) in de maaginhouden van Liparis liparis (L.) voorkomen, in funktie van de lengte van de vissen.



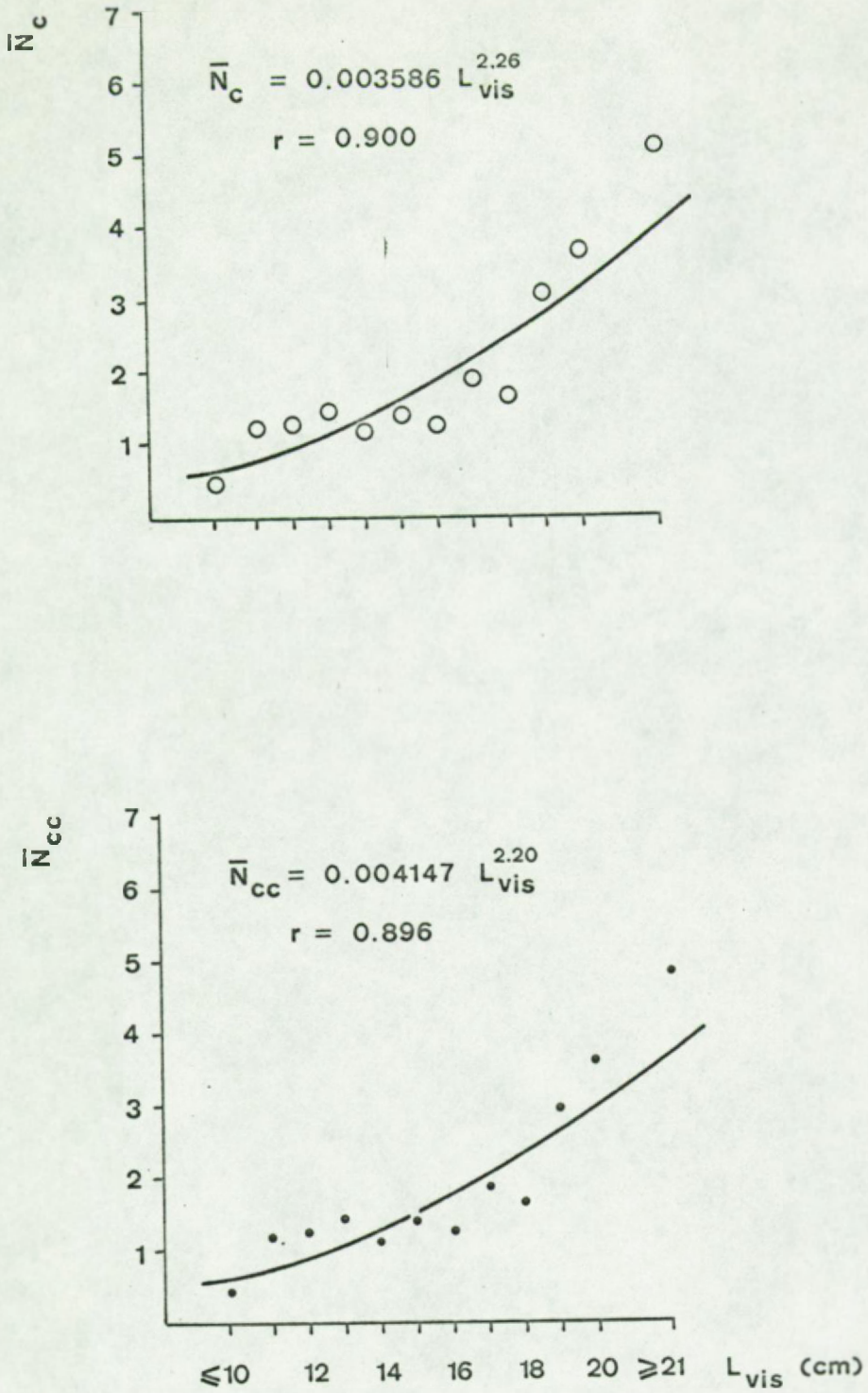
Figuur 8.9 - Gemiddeld aantal post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) per maaginhoud van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen. De kurven werden op het oog getekend.



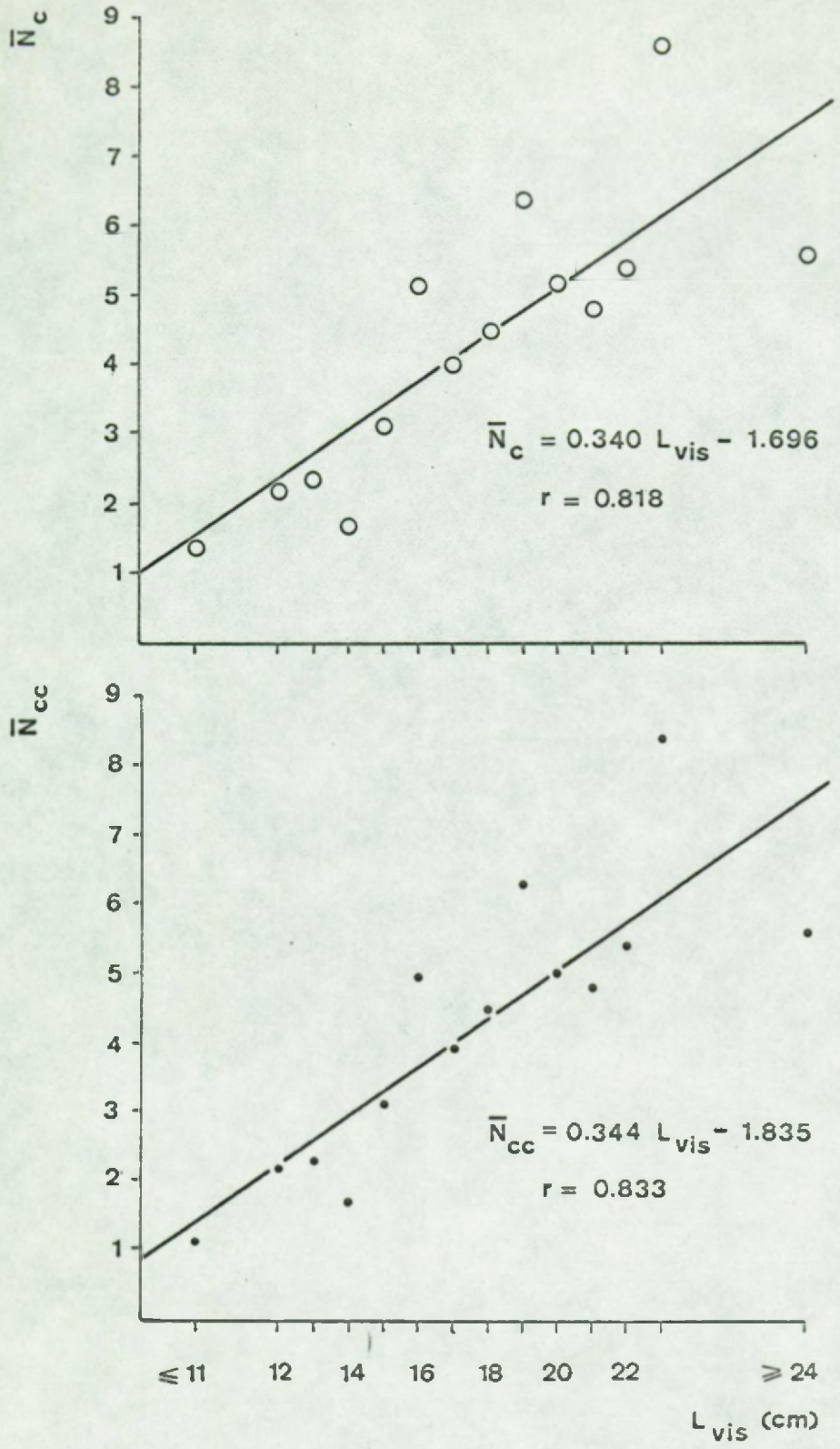
Figuur 8.10 - Gemiddeld aantal post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) per maaginhoud van Trisopterus luscus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



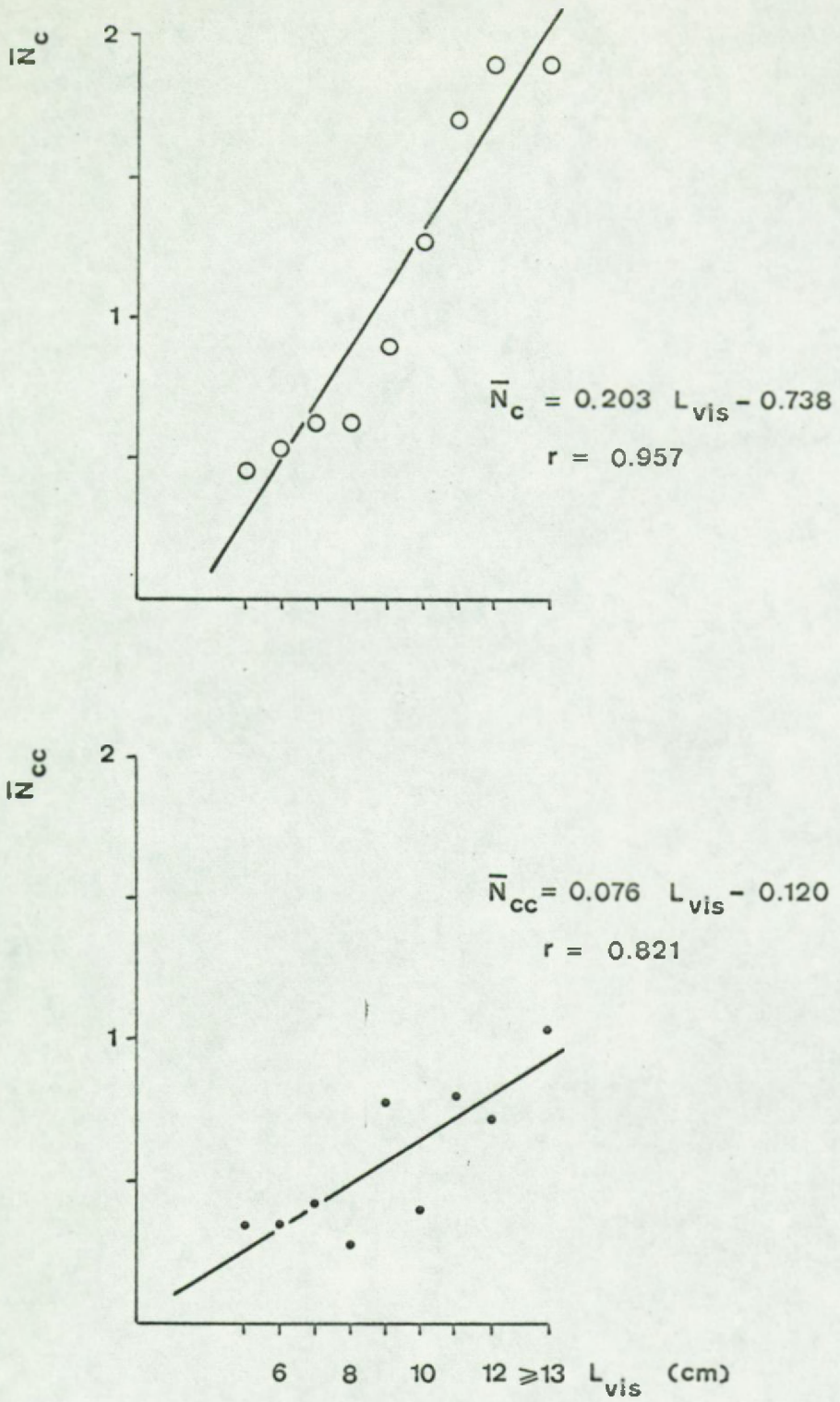
Figuur 8.11 - Gemiddeld aantal post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) per maaginhoud van Gadus morhua L., in funktie van de lengte van de vissen.



Figuur 8.12 - Gemiddeld aantal post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) per maaginhoud van Ciliata mustela (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

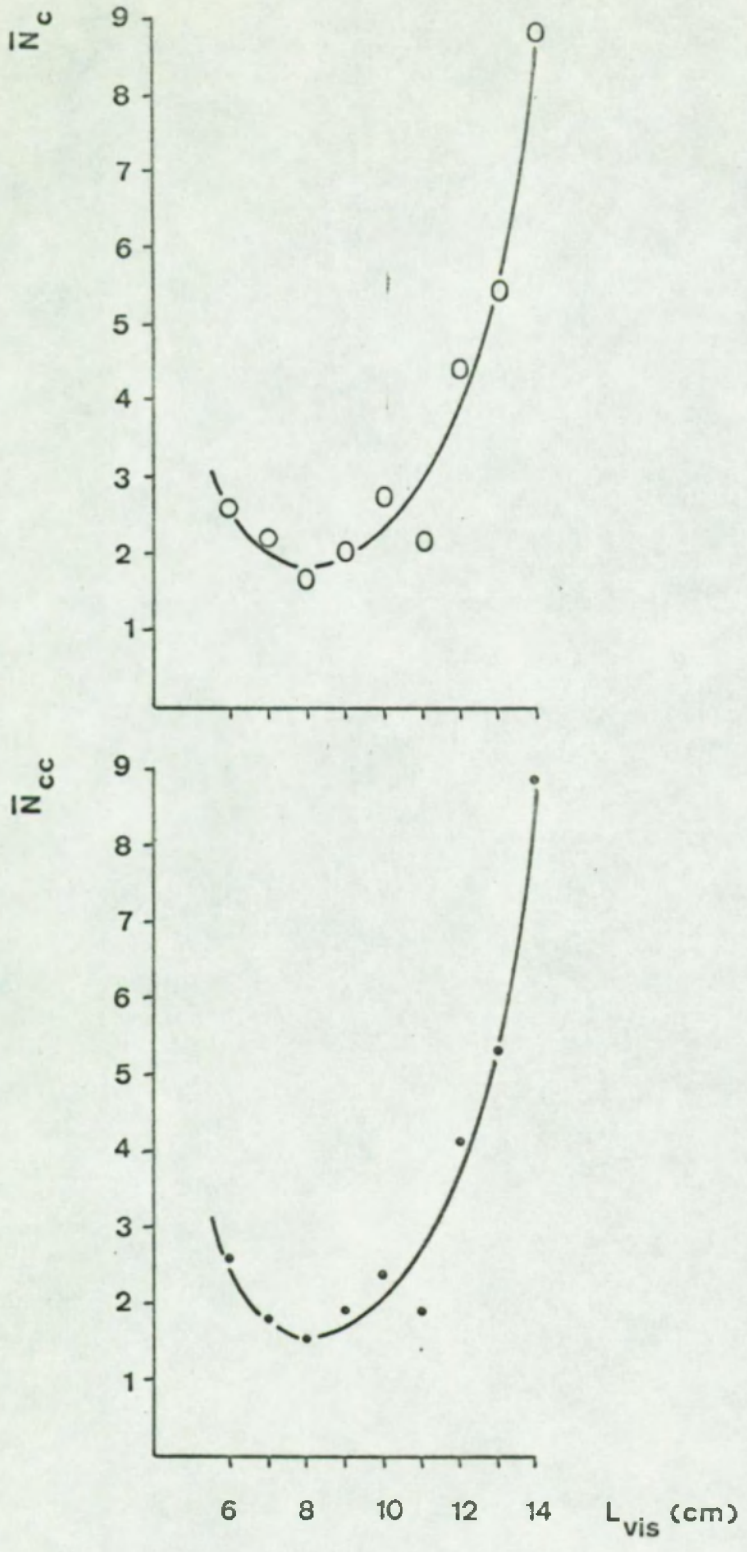


Figuur 8.13 - Gemiddeld aantal post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) per maaginhoud van Trigla species, in funktie van de lengte van de vissen.



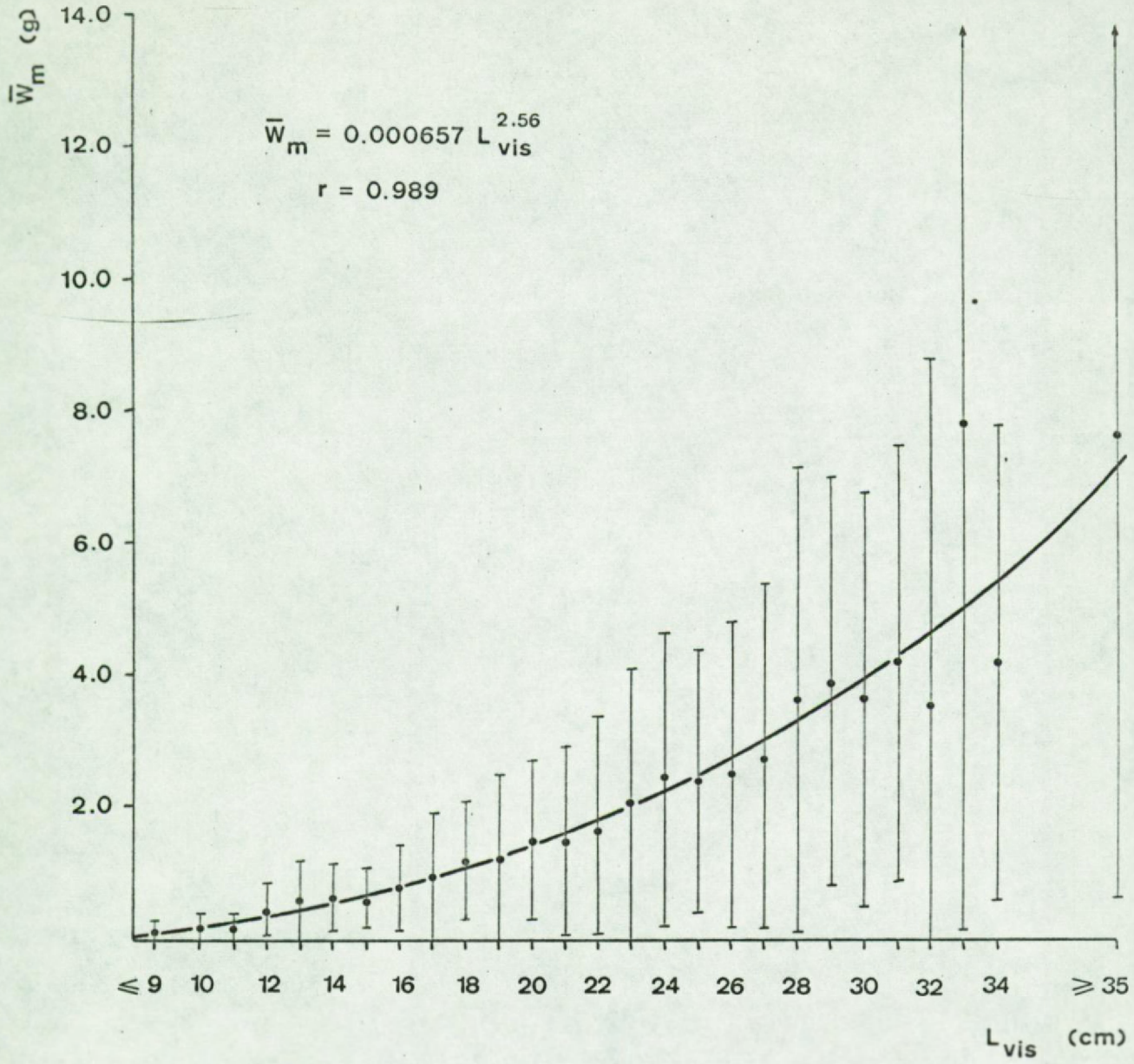
Figuur 8.14 - Gemiddeld aantal post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) per maaginhoud van Agonus cataphractus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

Naar GABRIELS (1977).

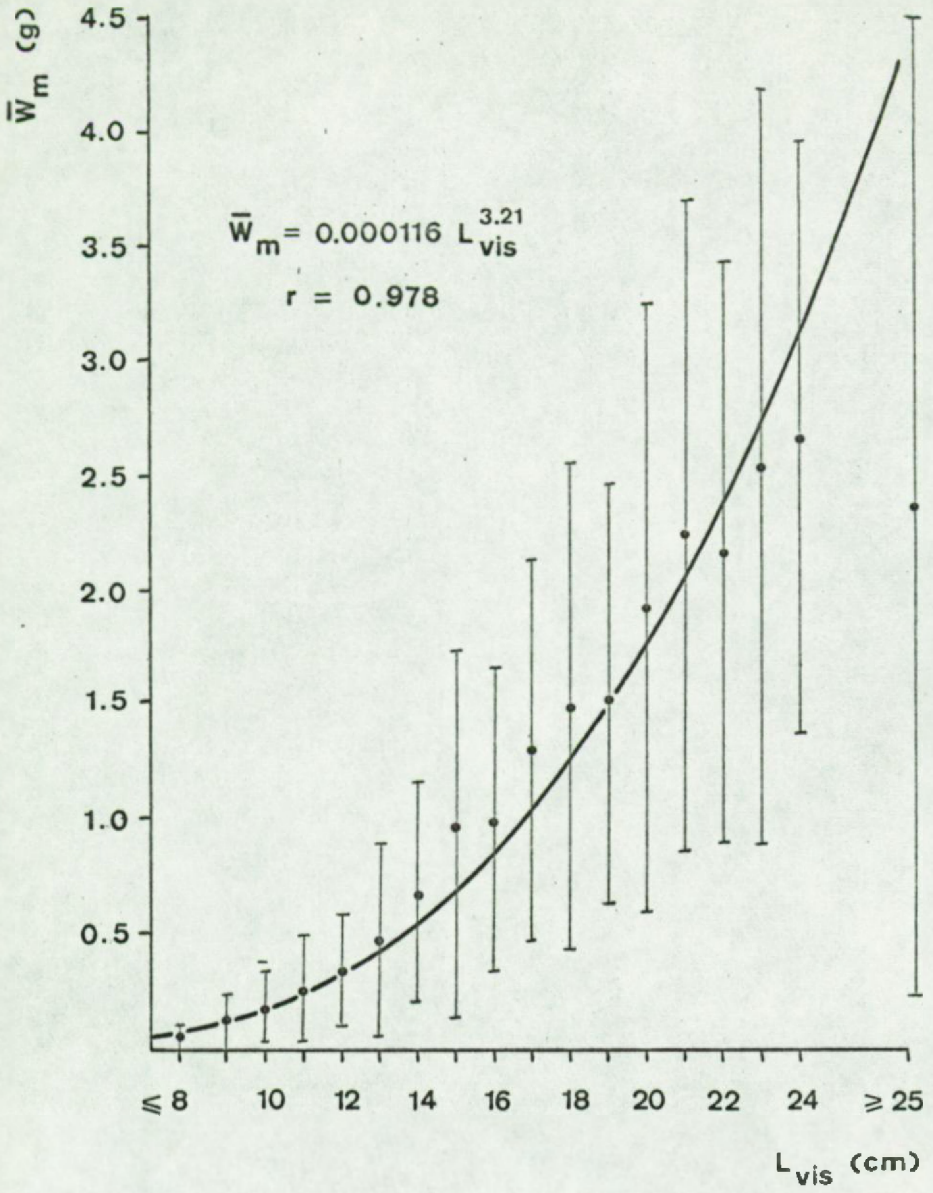


Figuur 8.15 - Gemiddeld aantal post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) per maaginhoud van Liparis liparis (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

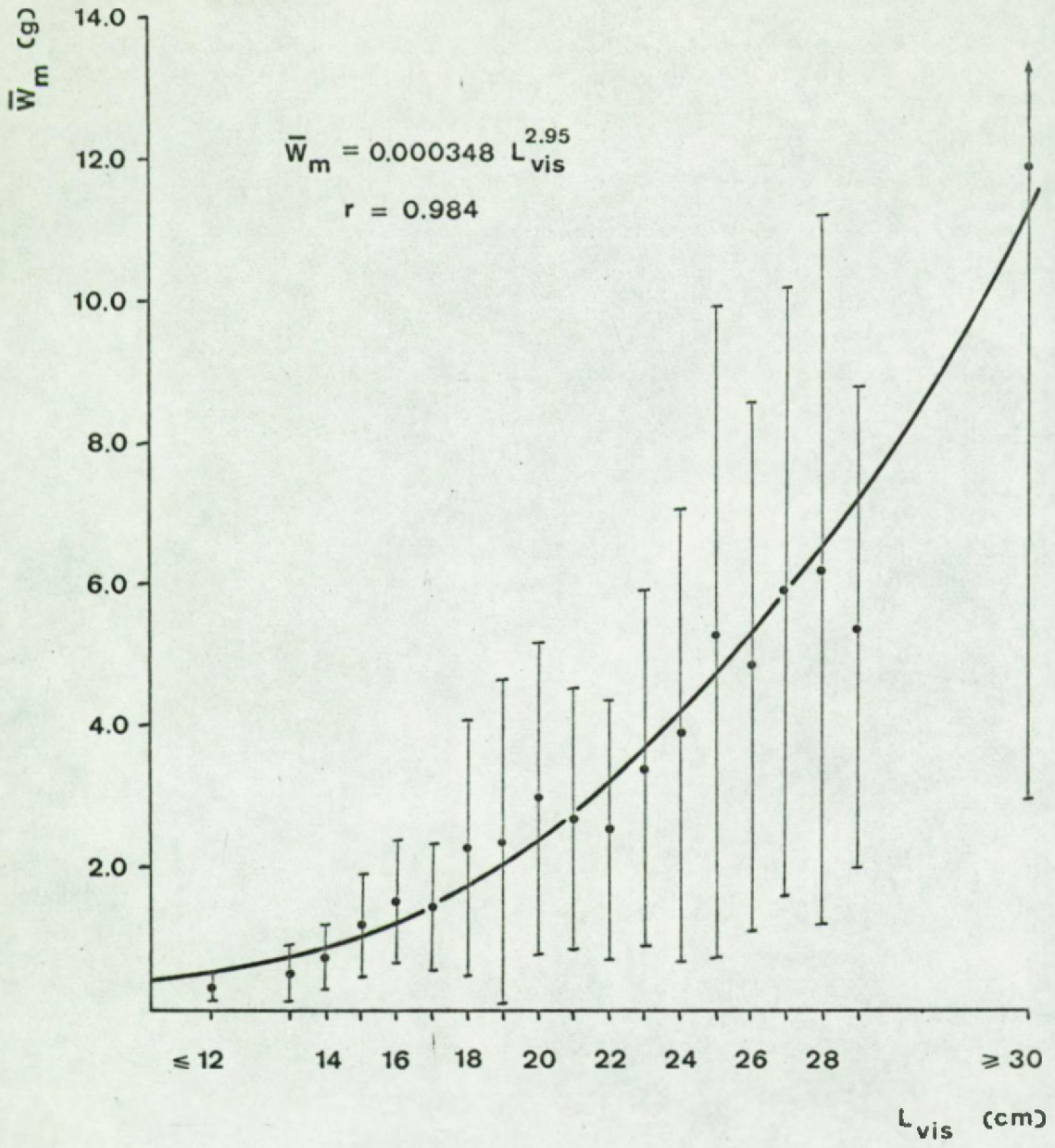
De kurven werden op het oog getekend.



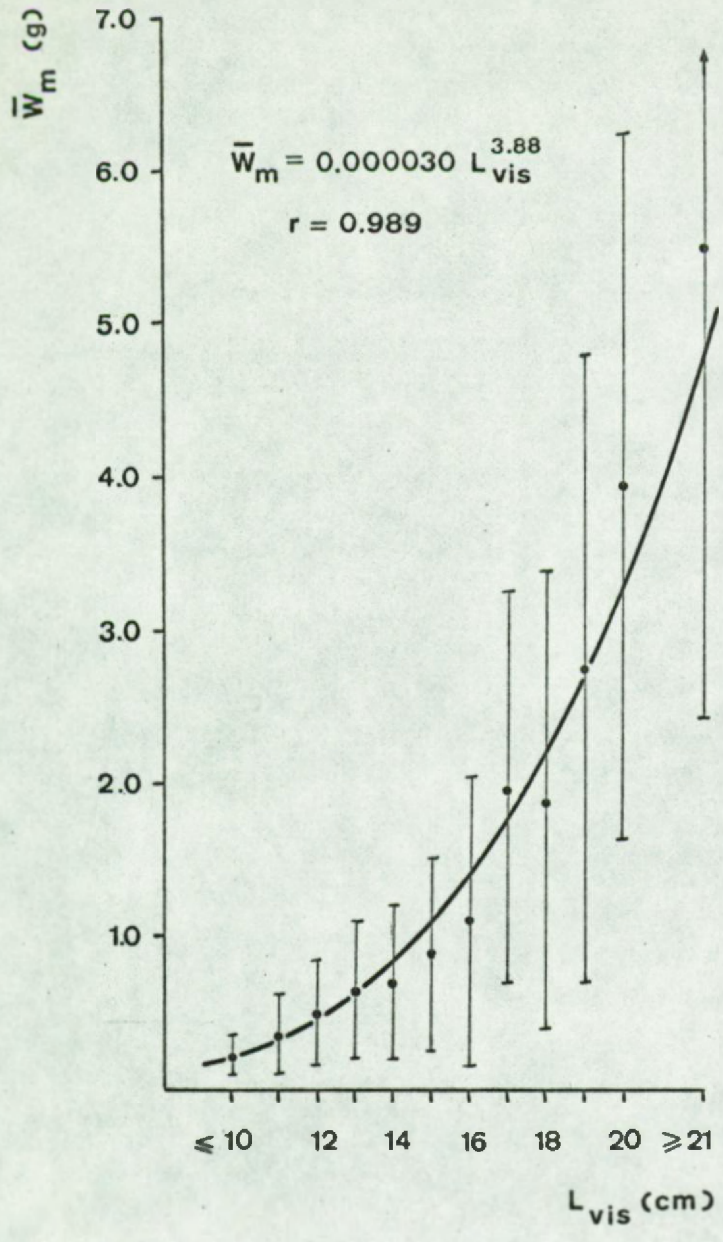
Figuur 8.16 - Gemiddeld gewicht van de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



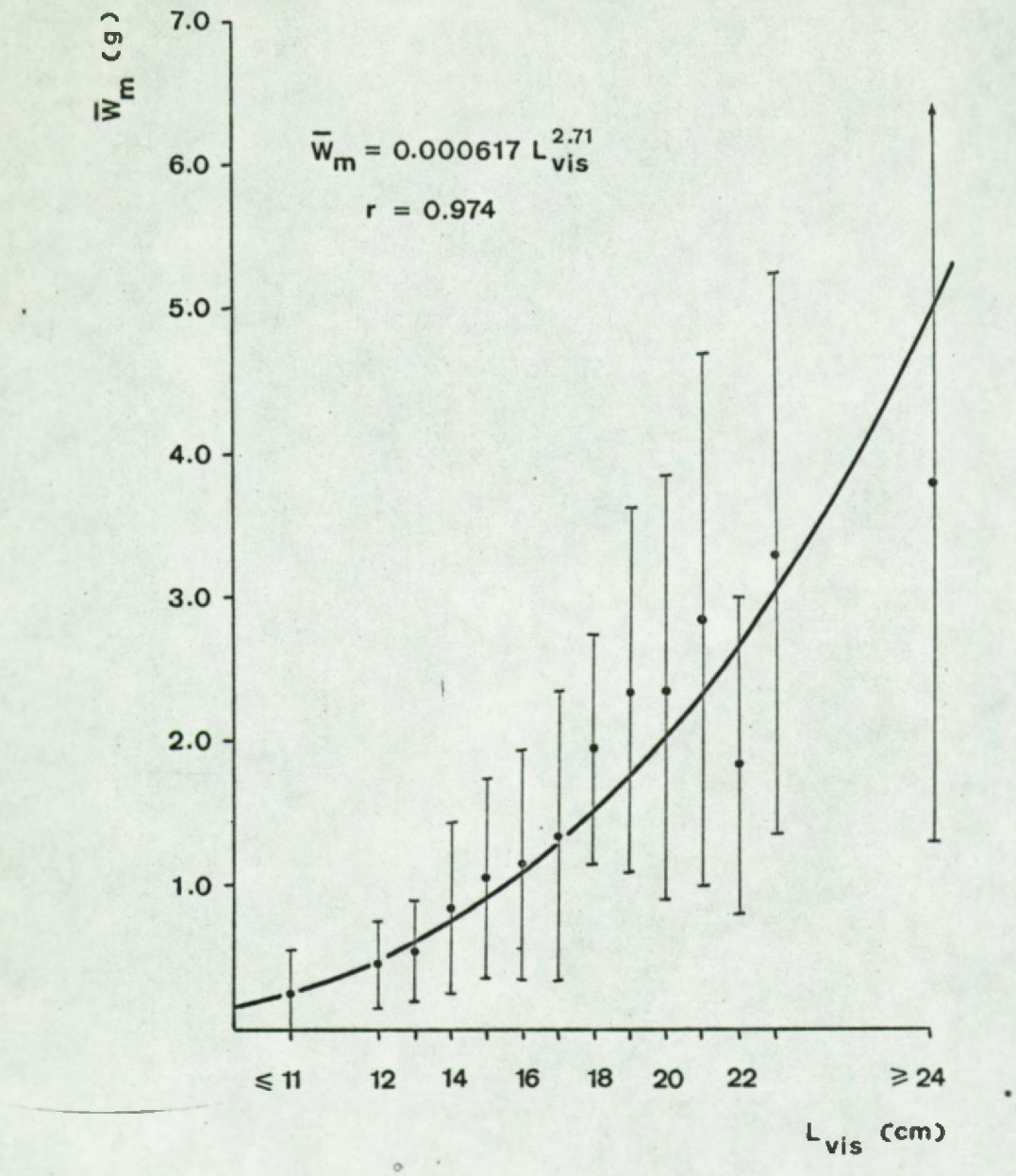
Figuur 8.17 - Gemiddeld gewicht van de maaginhouden van Trisopterus luscus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



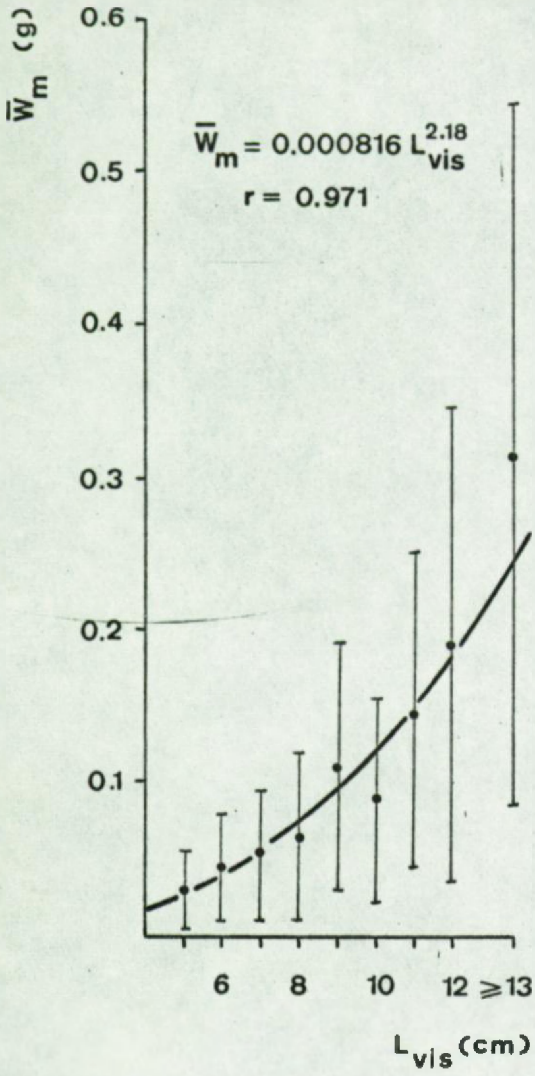
Figuur 8.18 - Gemiddeld gewicht van de maaginhouden van Gadus morhua L., in funktie van de lengte van de vissen.

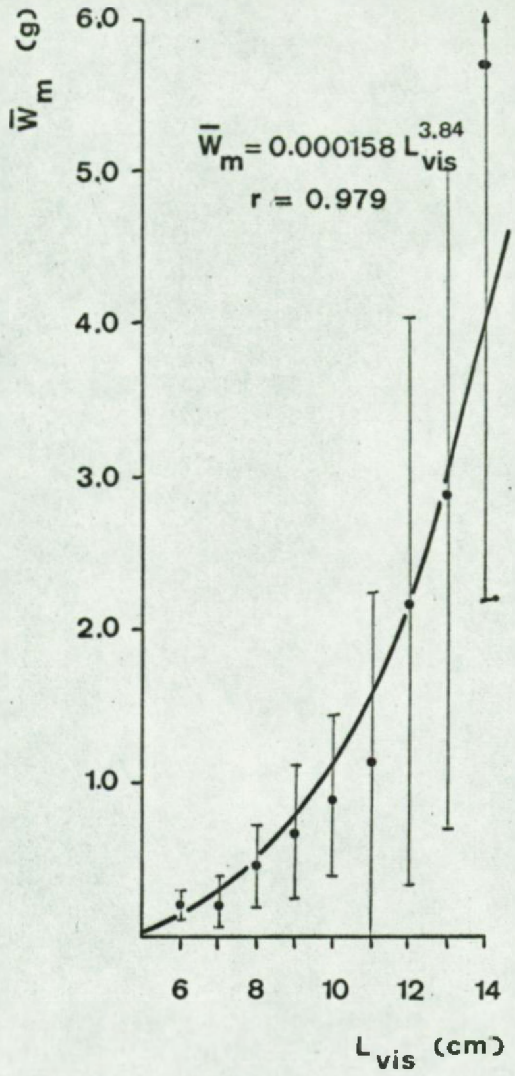


Figuur 8.19 - Gemiddeld gewicht van de maaginhouden van Ciliata mustela (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



Figuur 8.20 - Gemiddeld gewicht van de maaginhouden van Trigla species, in funktie van de lengte van de vissen.

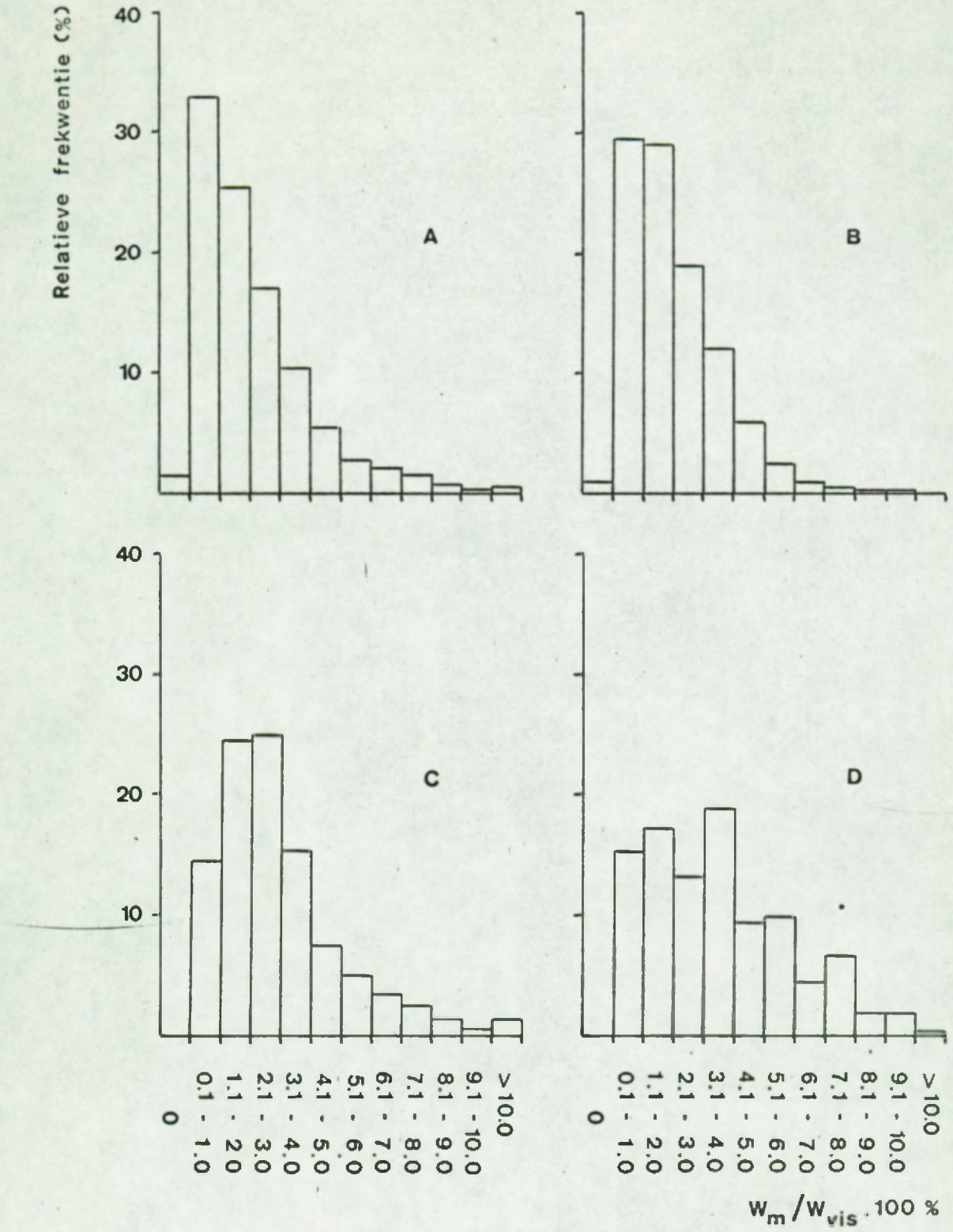




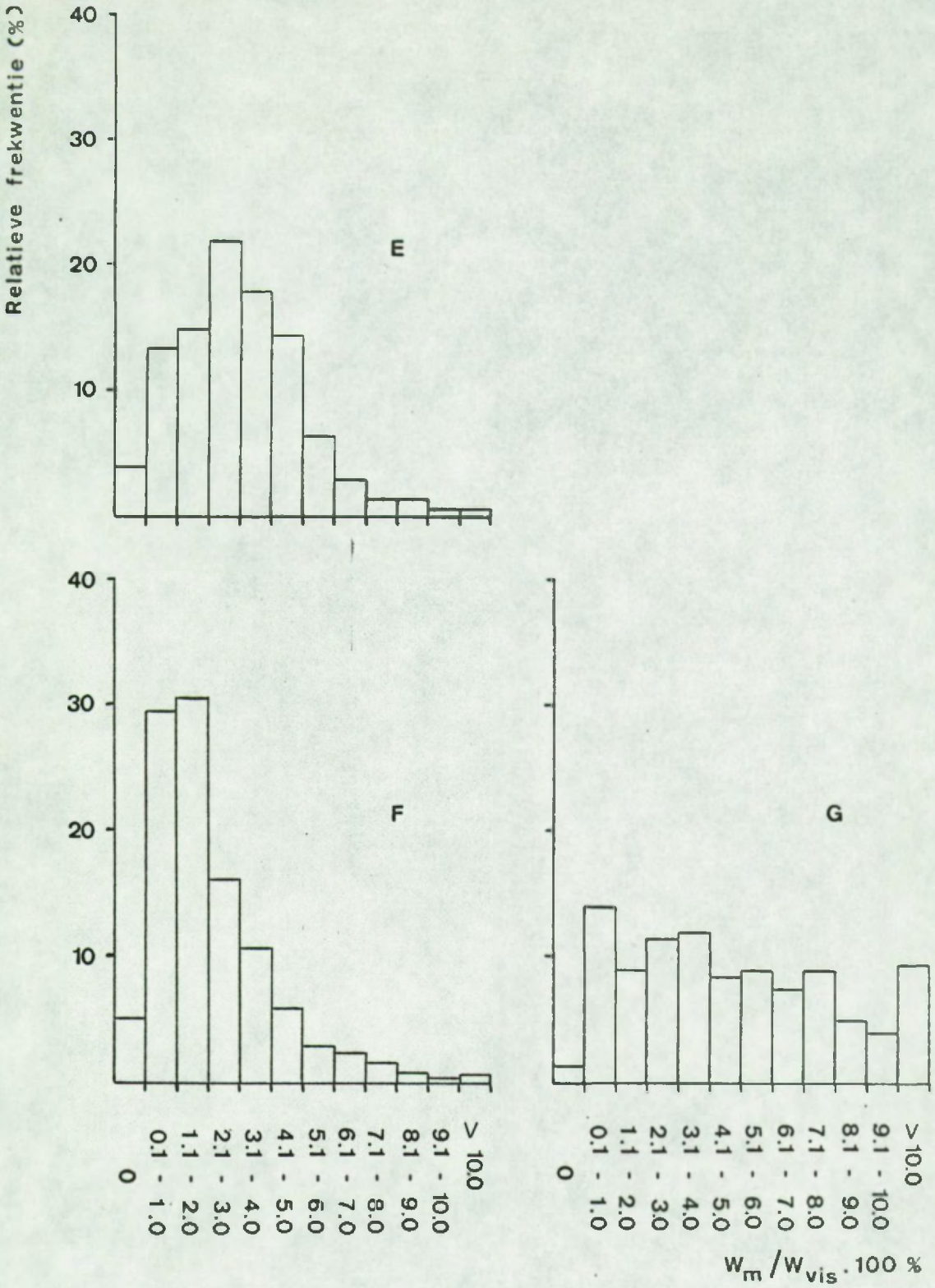
Figuur 8.21 (links) - Gemiddeld gewicht van de maaginhouden van Agonus cataphractus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

Naar GABRIELS (1977).

Figuur 8.22 (rechts) - Gemiddeld gewicht van de maaginhouden van Liparis liparis (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

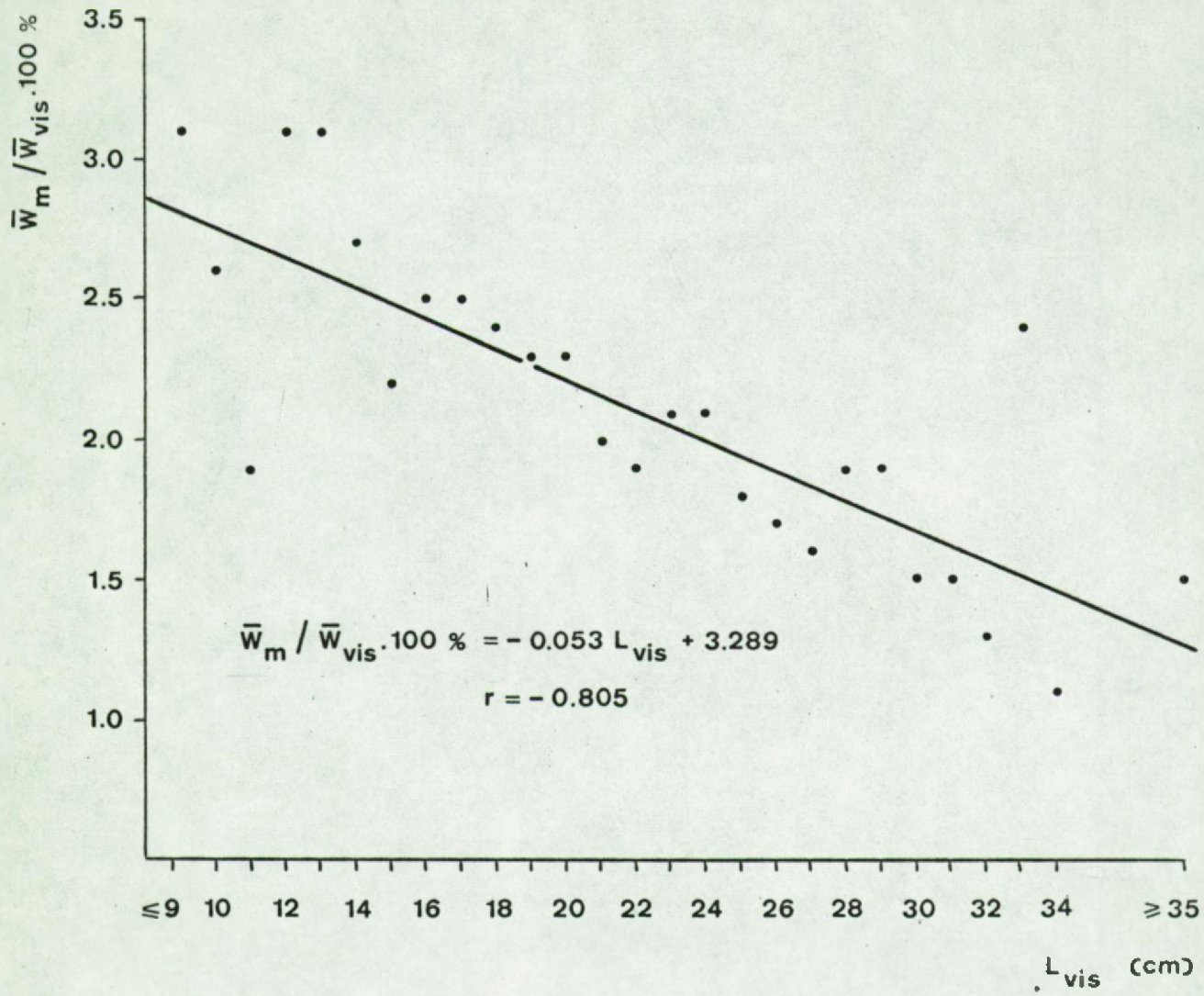


Figuur 8.23a - Relatieve frekwentie van de waarden Wm/Wvis. 100 % voor afzonderlijke vissen bij (A) Odontogadus merlangus (L.), (B) Trisopterus luscus (L.), (C) Gadus morhua L. en (D) Ciliata mustela (L.).

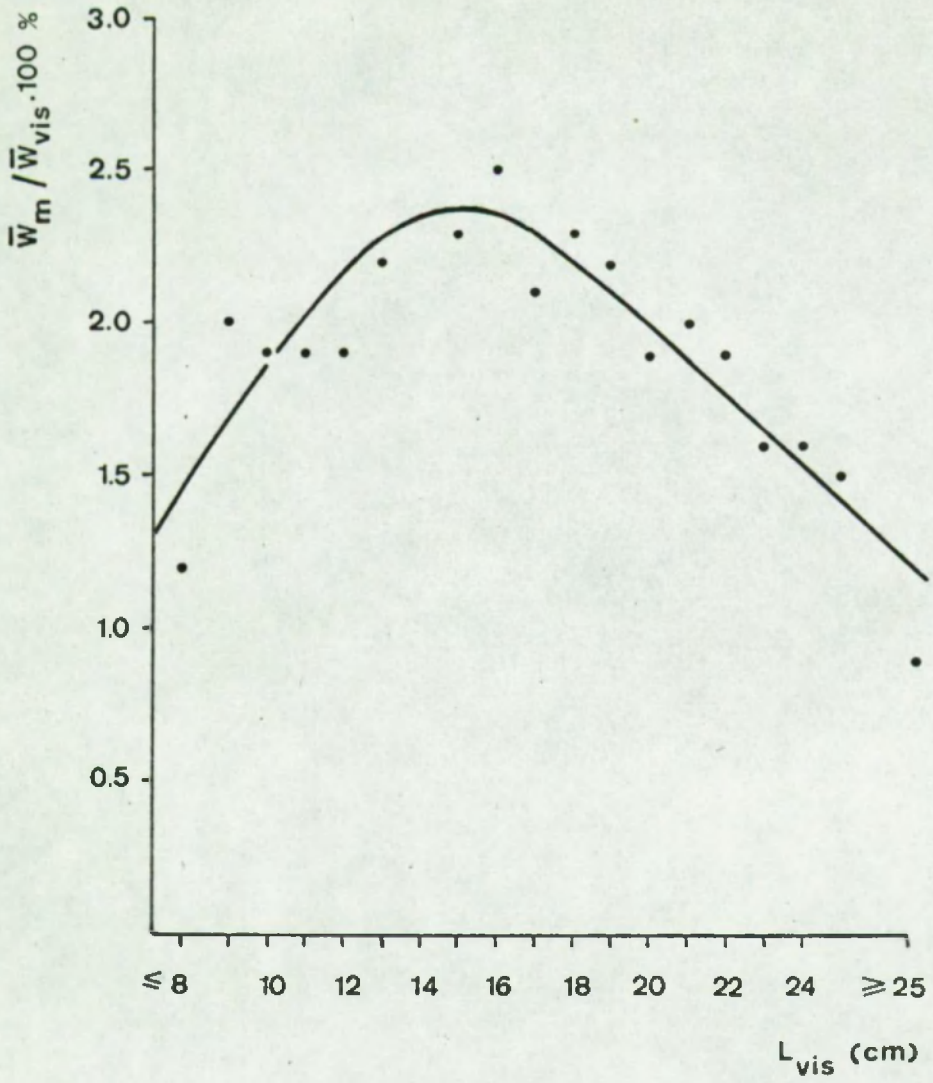


Figuur 8.23b - Relatieve frekwentie van de waarden Wm/Wvis. 100 % voor afzonderlijke vissen bij (E) Trigla species, (F) Agonus cataphractus (L.) en (G) Liparis liparis (L.).

Gegevens voor Agonus cataphractus (L.) naar GABRIELS (1977).

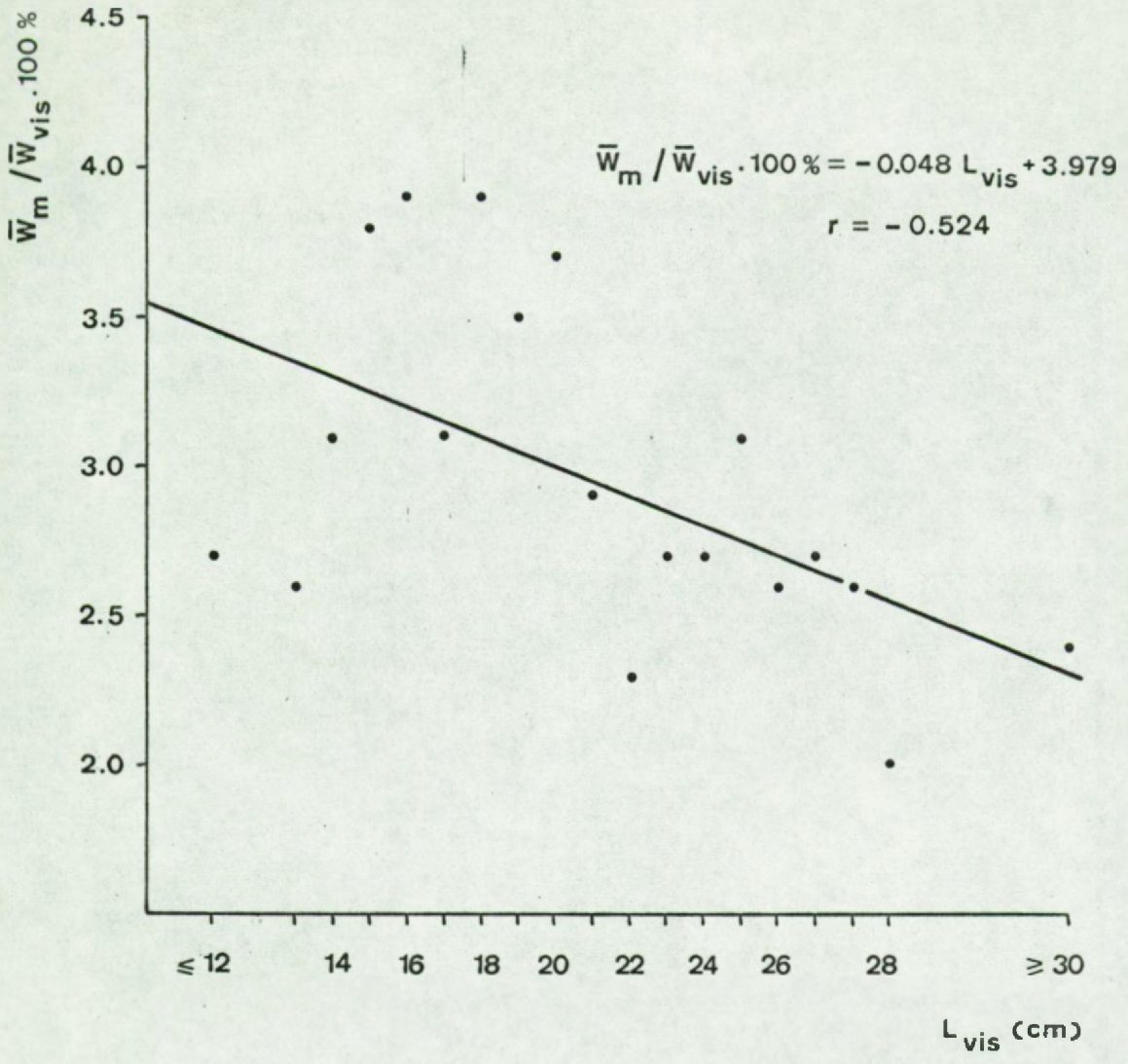


Figuur 8.24 - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van de maaginhouden ten opzichte van het totaal lichaamsgewicht van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

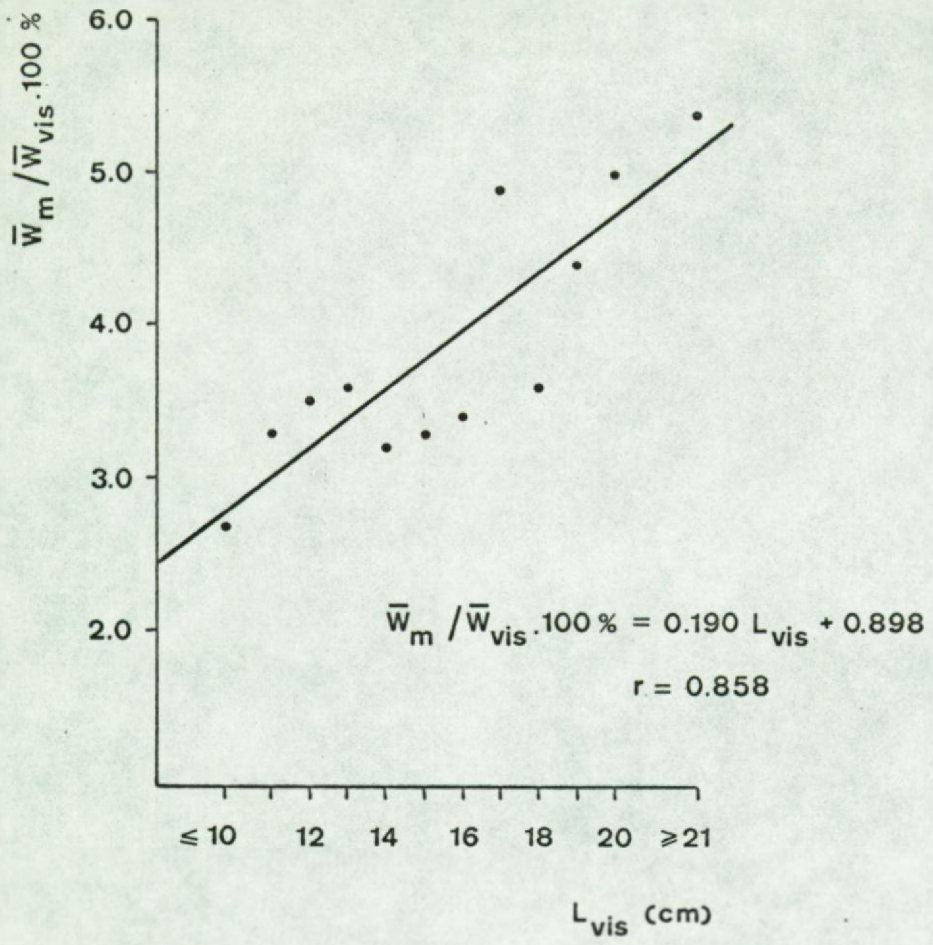


Figuur 8.25 - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van de maaginhouden ten opzichte van het totaal lichaamsgewicht van Trisopterus luscus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

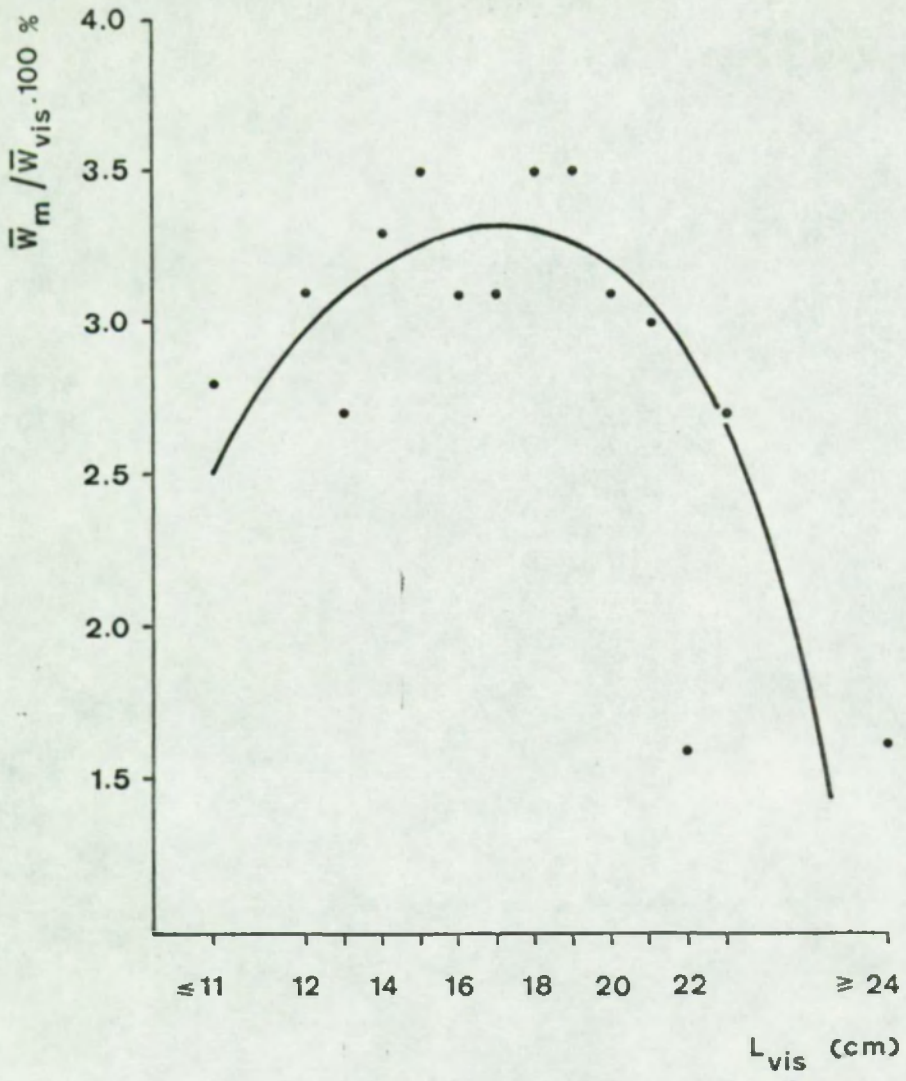
De kurve werd op het oog getekend.



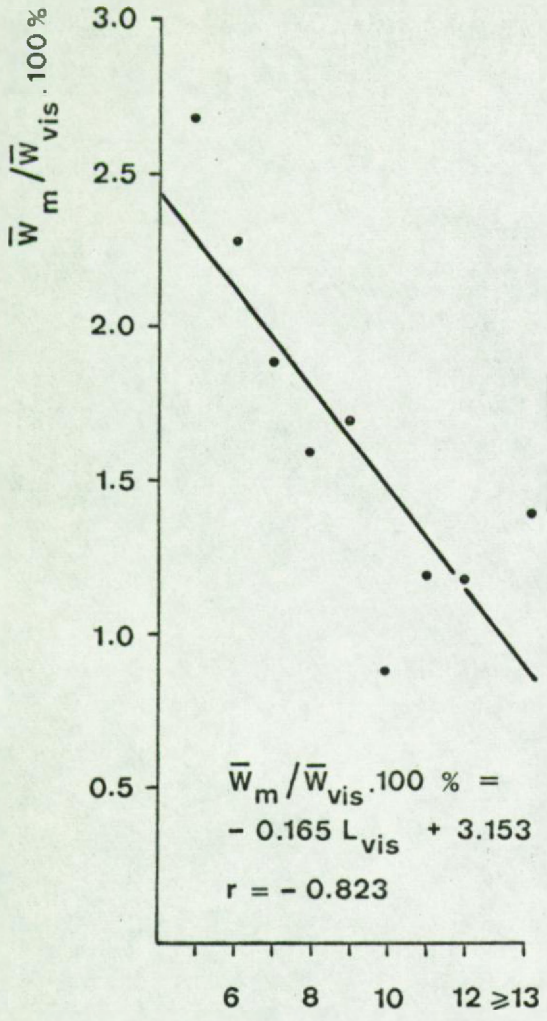
Figuur 8.26 - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van de maaginhouden ten opzichte van het totaal lichaamsgewicht van Gadus morhua L., in funktie van de lengte van de vissen.

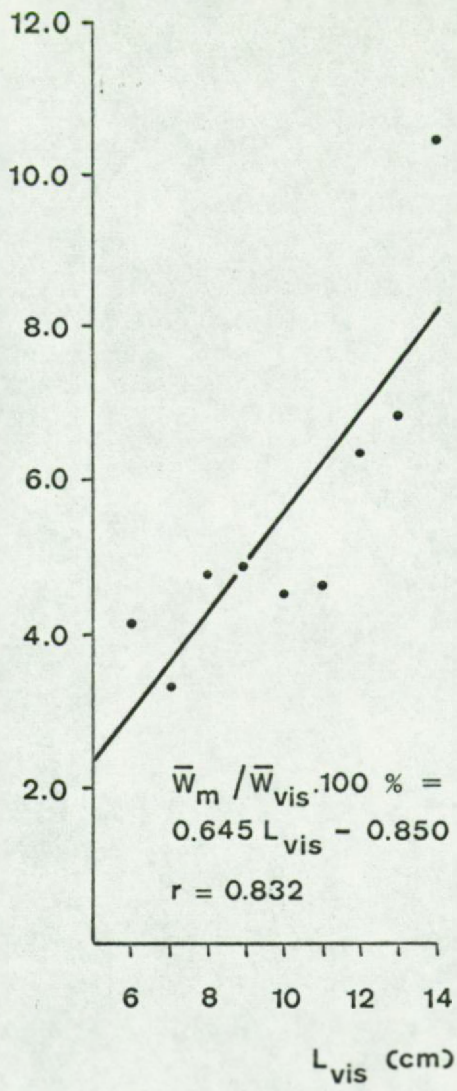


Figuur 8.27 - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van de maaginhouden ten opzichte van het totaal lichaamsgewicht van Ciliata mustela (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



Figuur 8.28 - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van de maaginhouden ten opzichte van het totaal lichaamsgewicht van Trigla species, in funktie van de lengte van de vissen.
De kurve werd op het oog getekend.

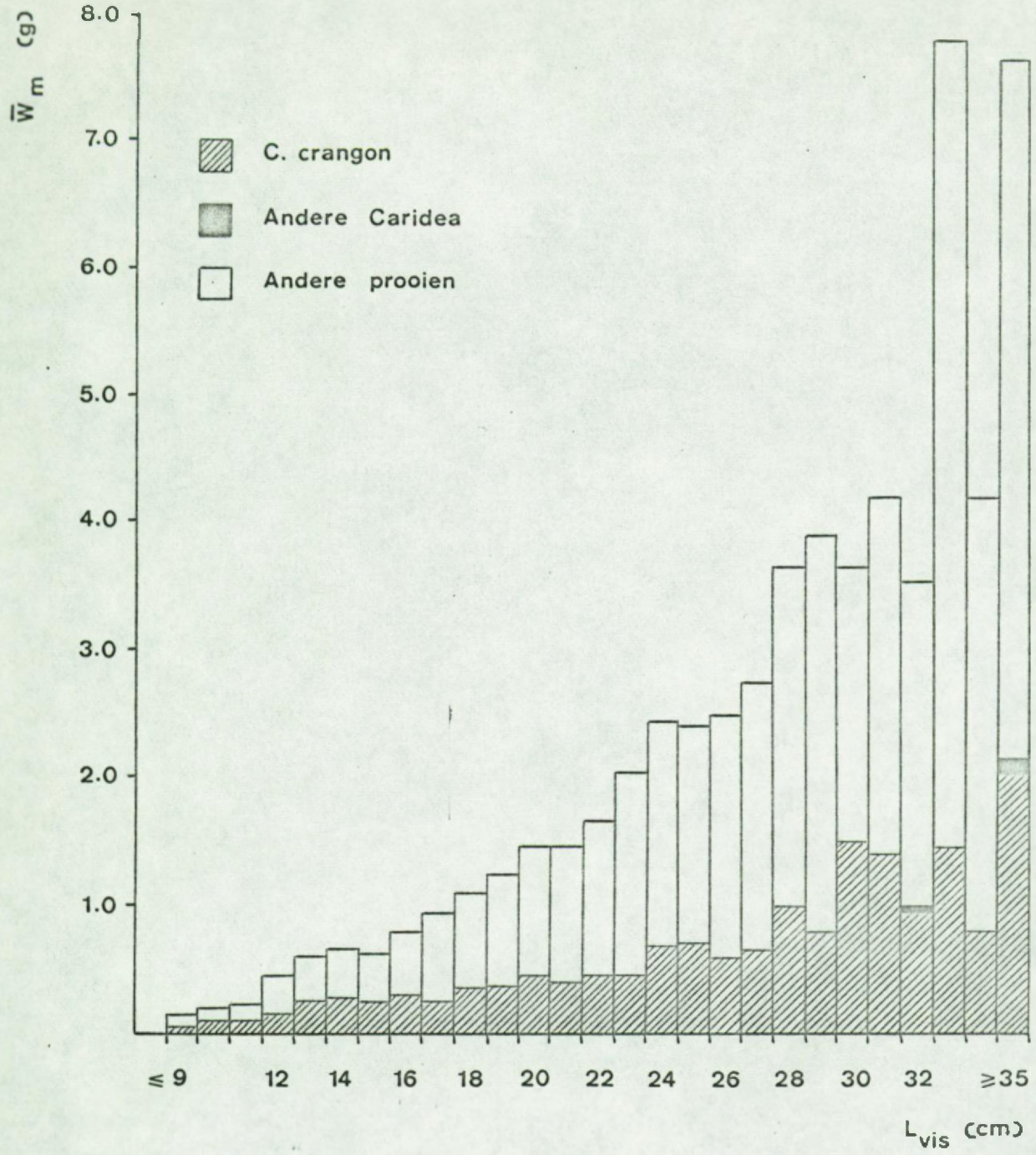




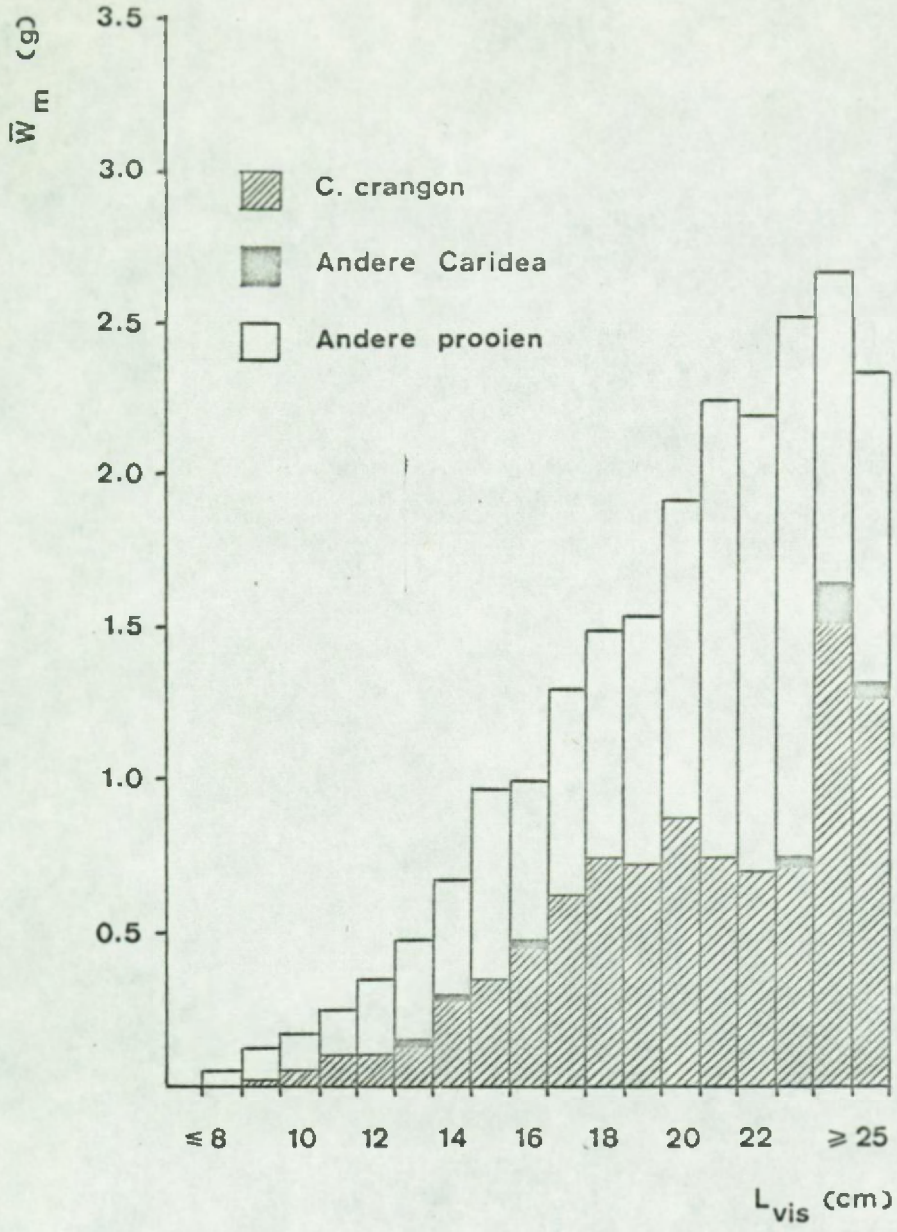
Figuur 8.29 (links) - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van de maaginhouden ten opzichte van het totaal lichaamsgewicht van Agonus cataphractus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

Naar GABRIELS (1977).

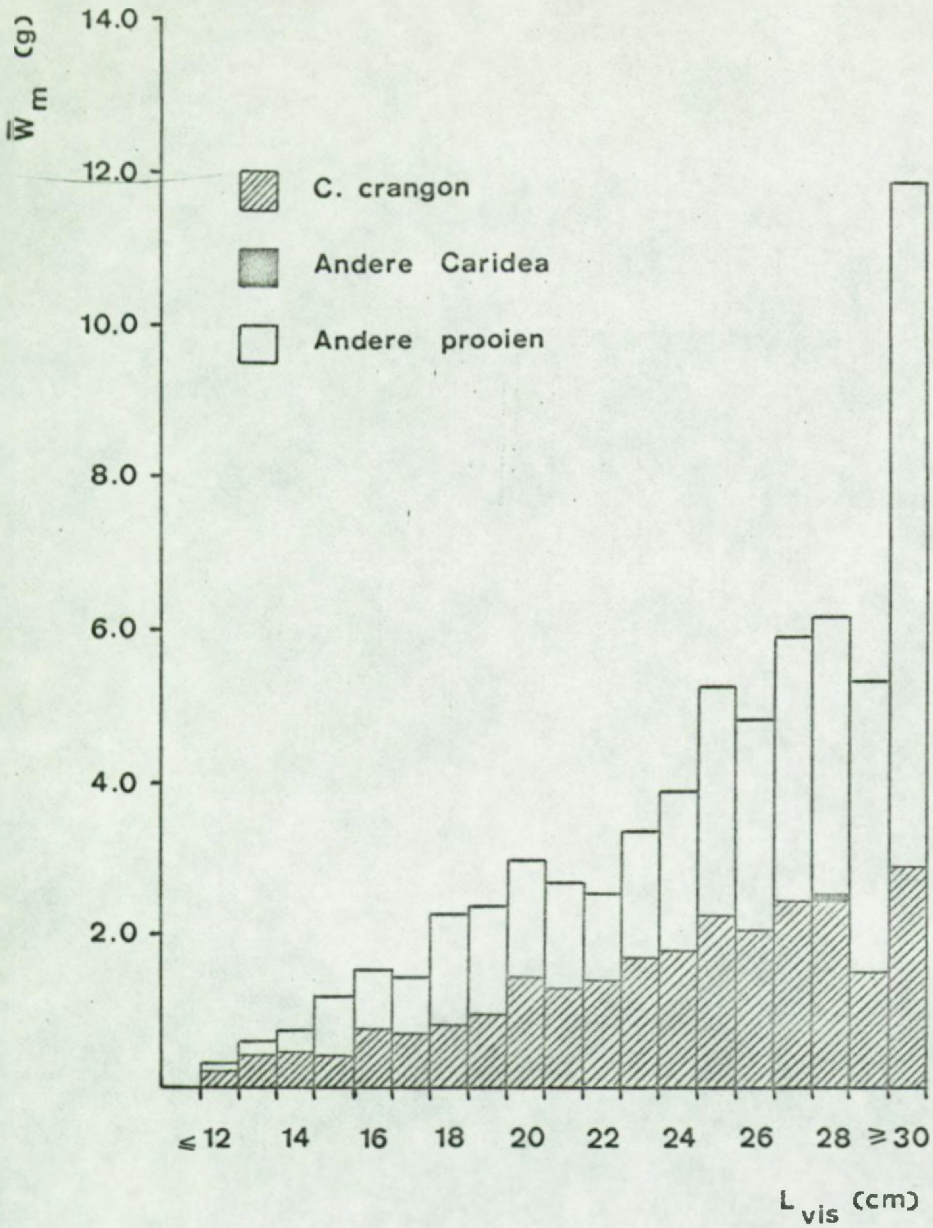
Figuur 8.30 (rechts) - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van de maaginhouden ten opzichte van het totaal lichaamsgewicht van Liparis liparis (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



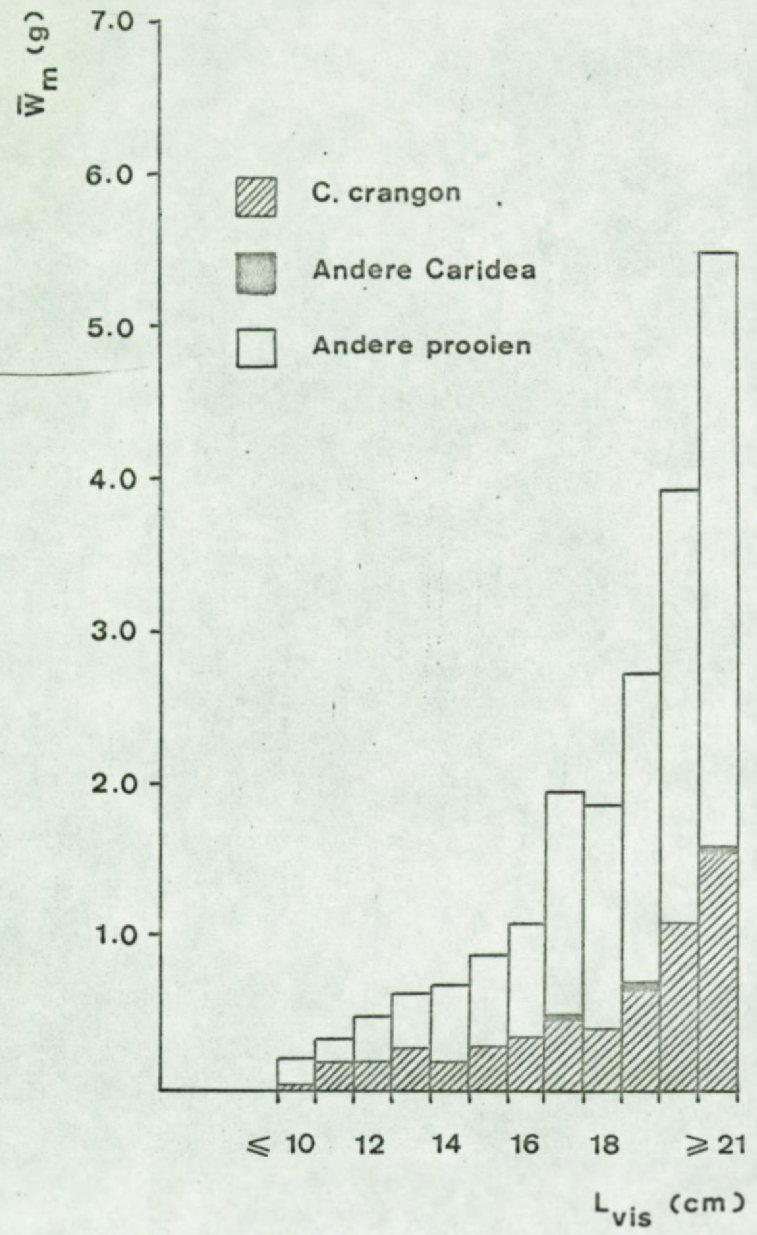
Figuur 8.31 - Gewichtssamenstelling van de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



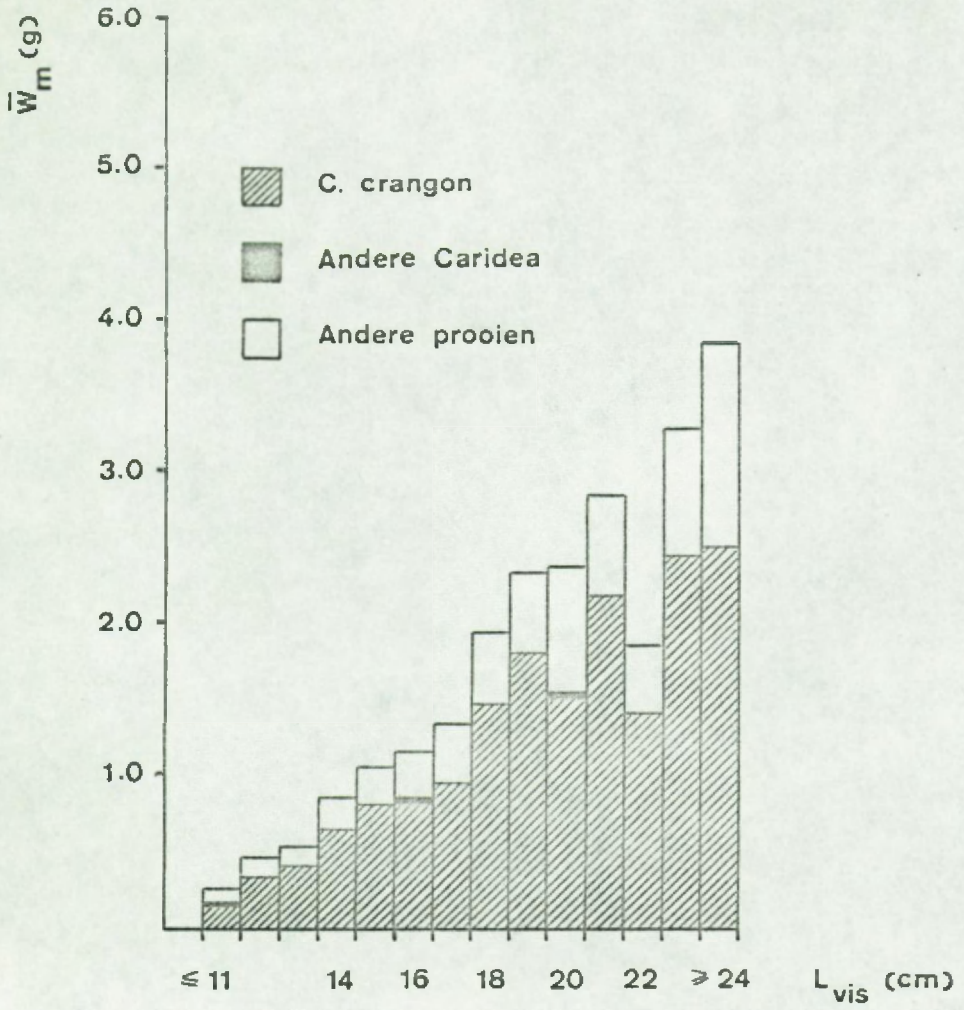
Figuur 8.32 - Gewichtssamenstelling van de maaginhouden van Trisopterus luscus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



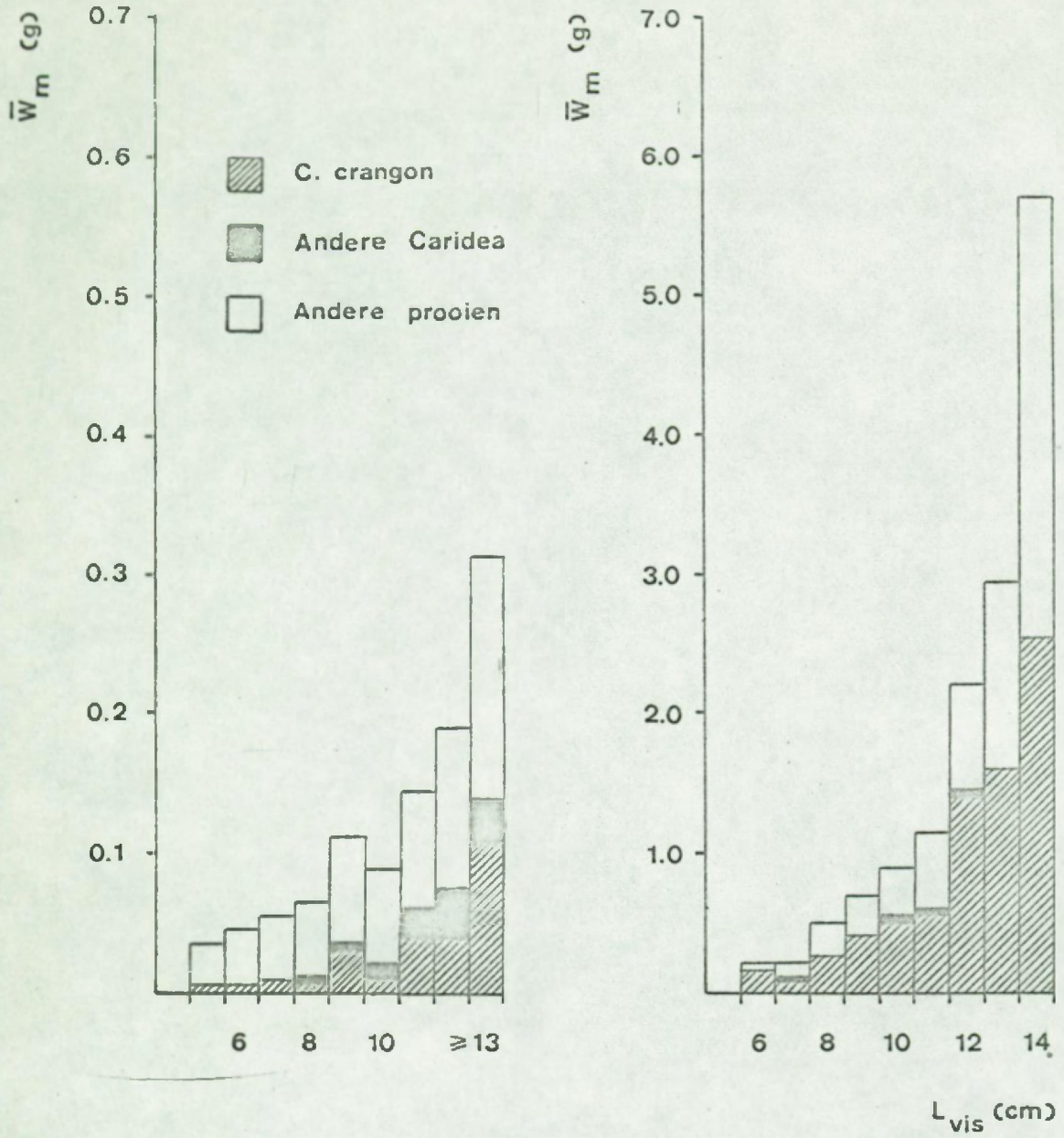
Figuur 8.33 - Gewichtssamenstelling van de maaginhouden van Gadus morhua L., in funktie van de lengte van de vissen.



Figuur 8.34 - Gewichtssamenstelling van de maaginhouden van Ciliata mustela (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



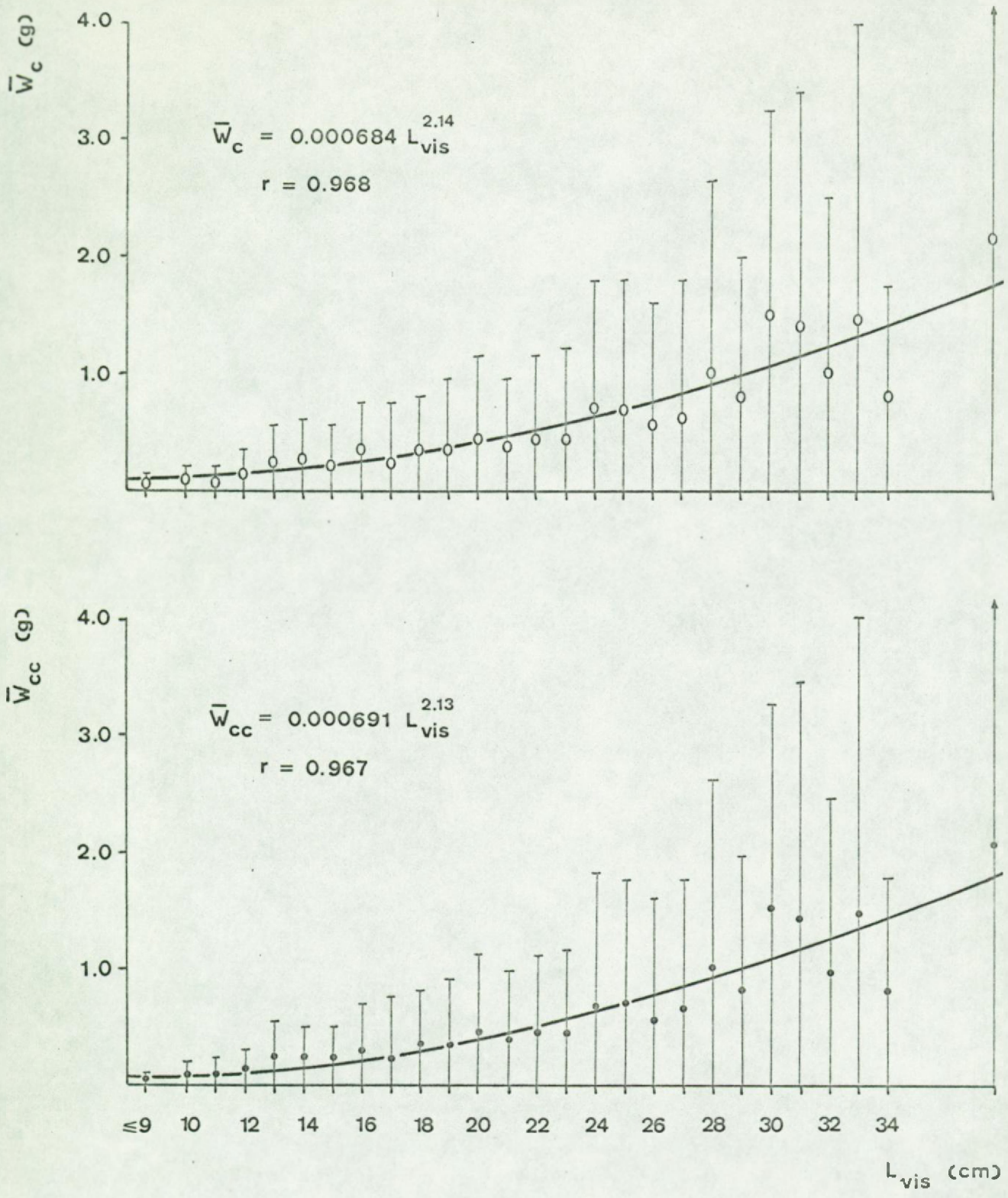
Figuur 8.35 - Gewichtssamenstelling van de maaginhouden van Trigla species, in funktie van de lengte van de vissen.



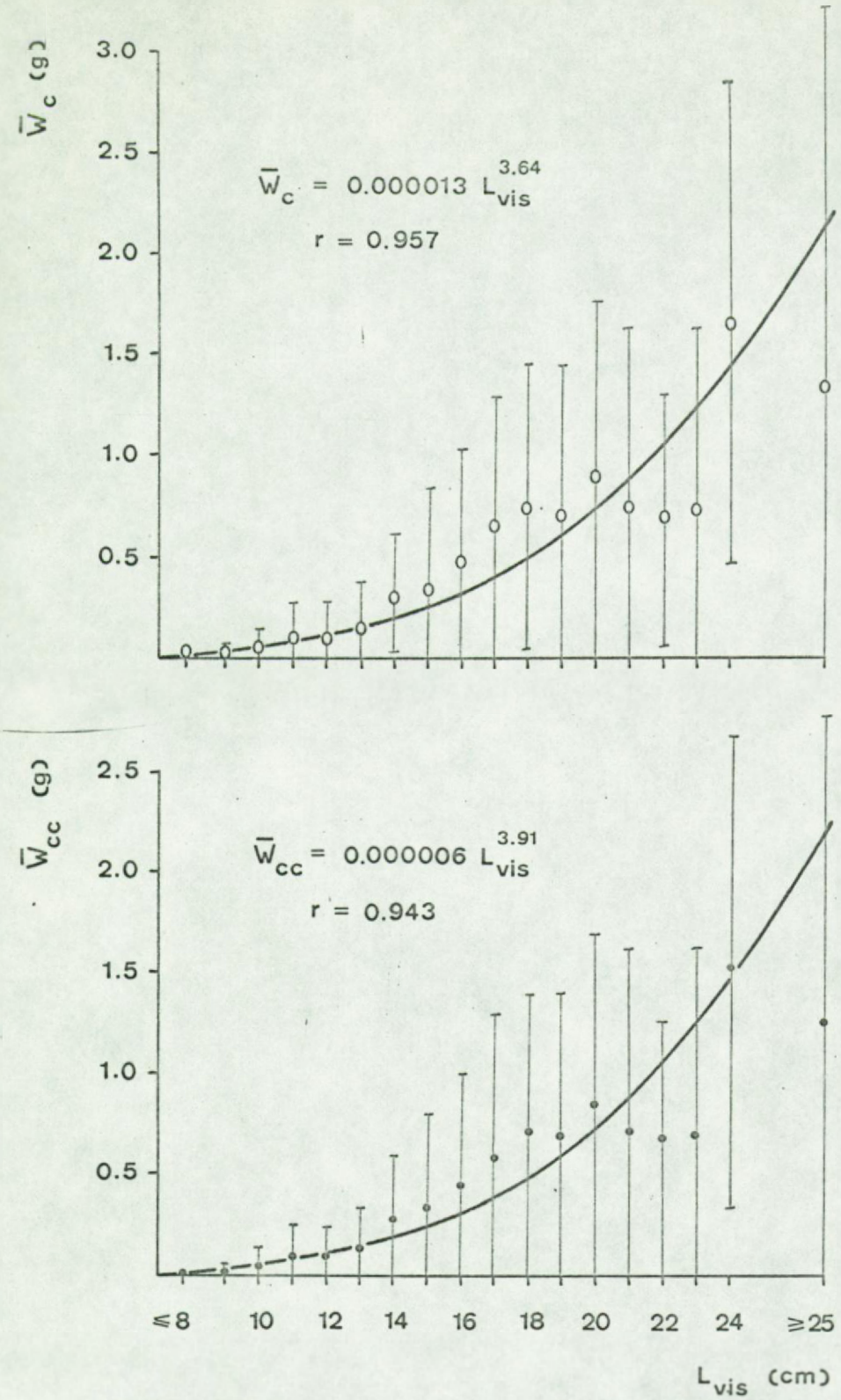
Figuur 8.36 (links) - Gewichtssamenstelling van de maaginhouden van Agonus cataphractus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

Naar GABRIELS (1977).

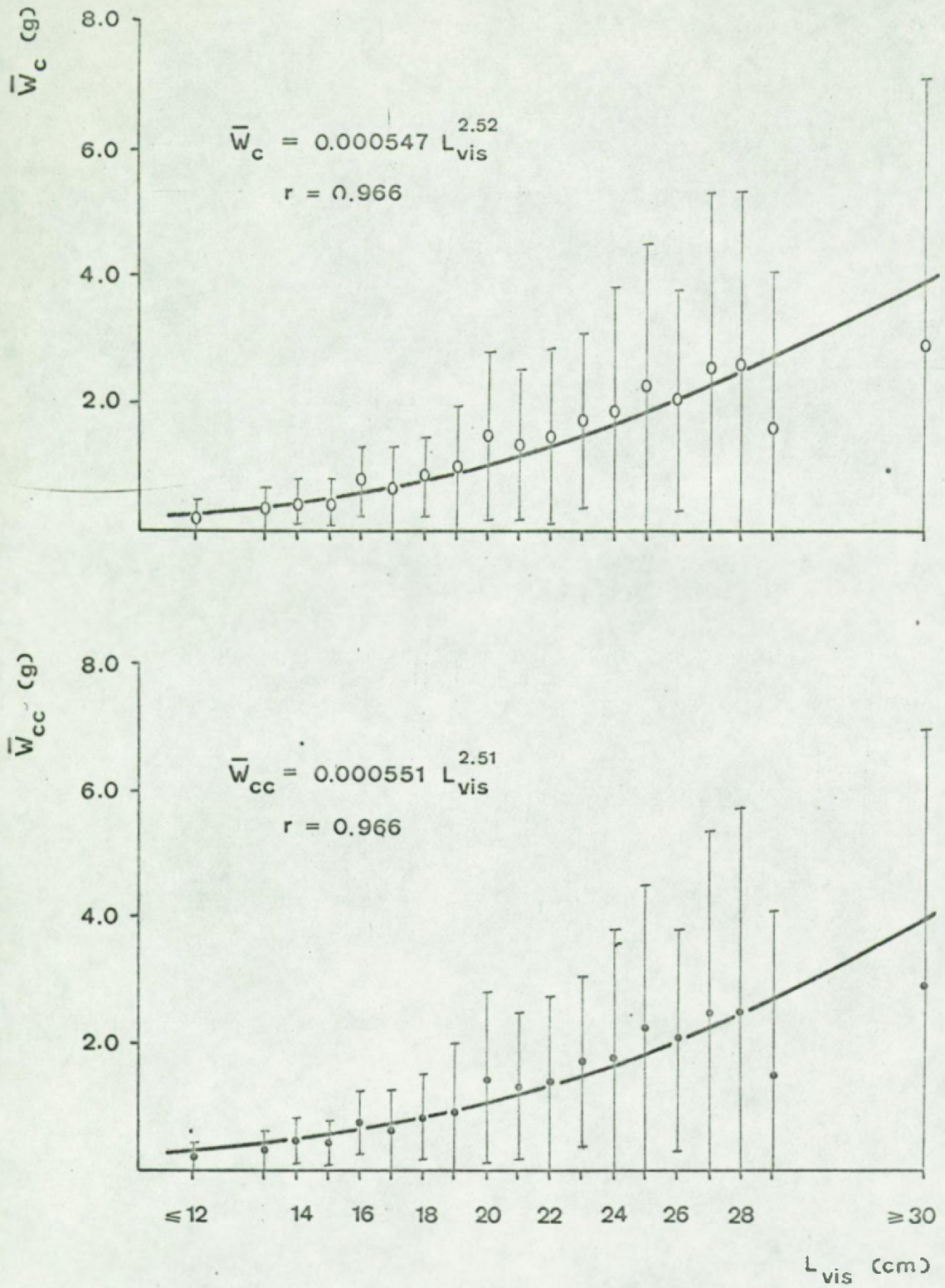
Figuur 8.37 (rechts) - Gewichtssamenstelling van de maaginhouden van Liparis liparis (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



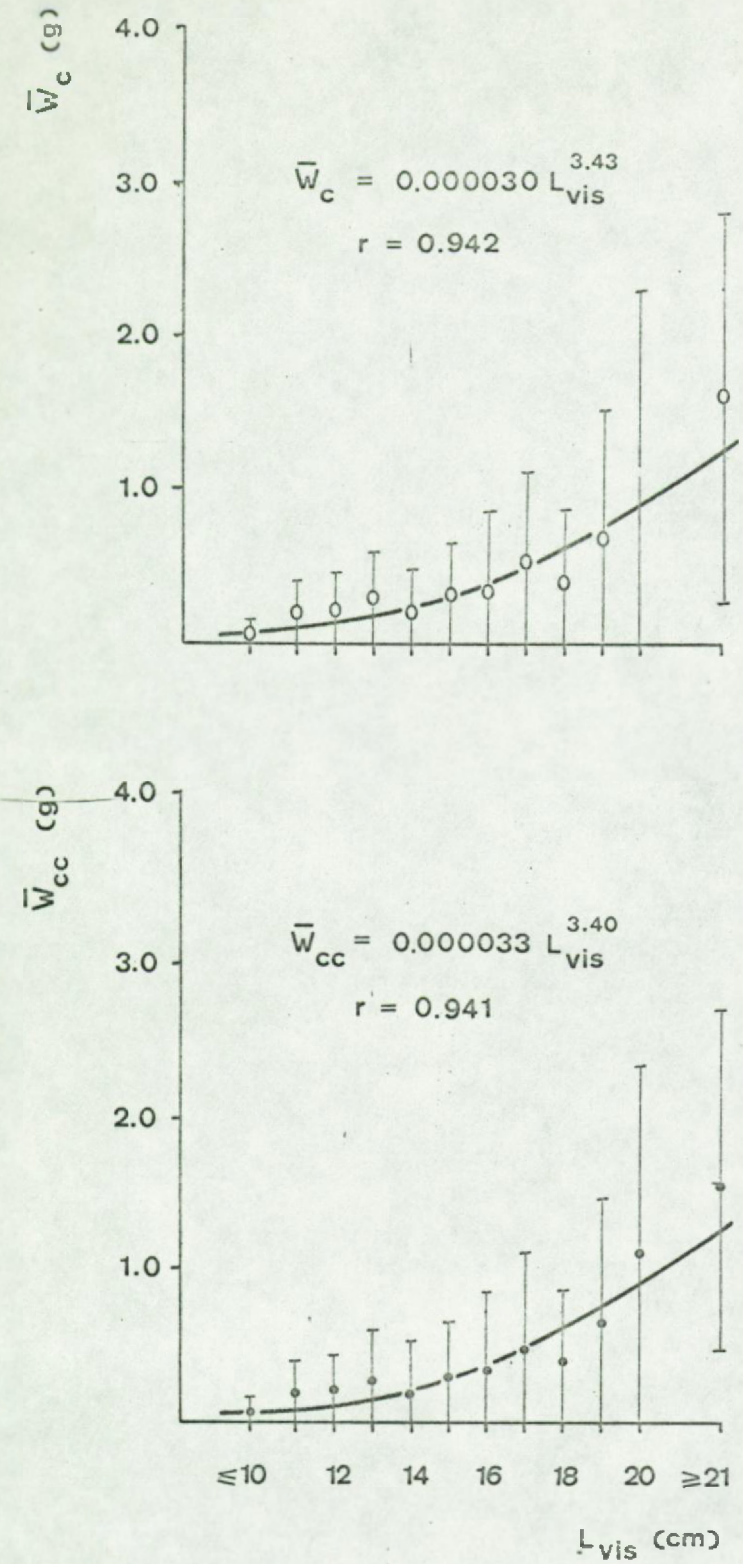
Figuur 8.38 - Gemiddeld gewicht van post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



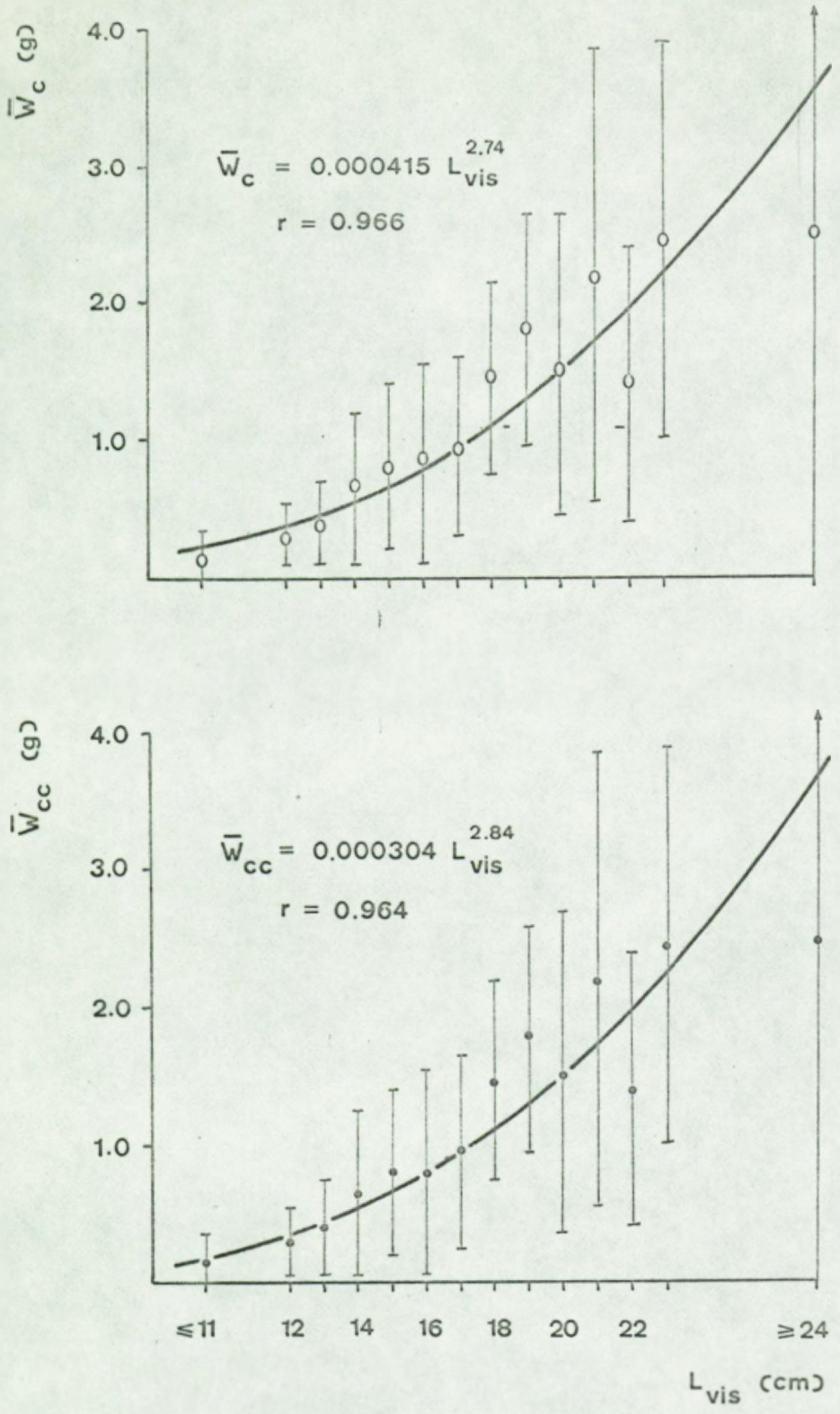
Figuur 8.39 - Gemiddeld gewicht van post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Trisopterus luscus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



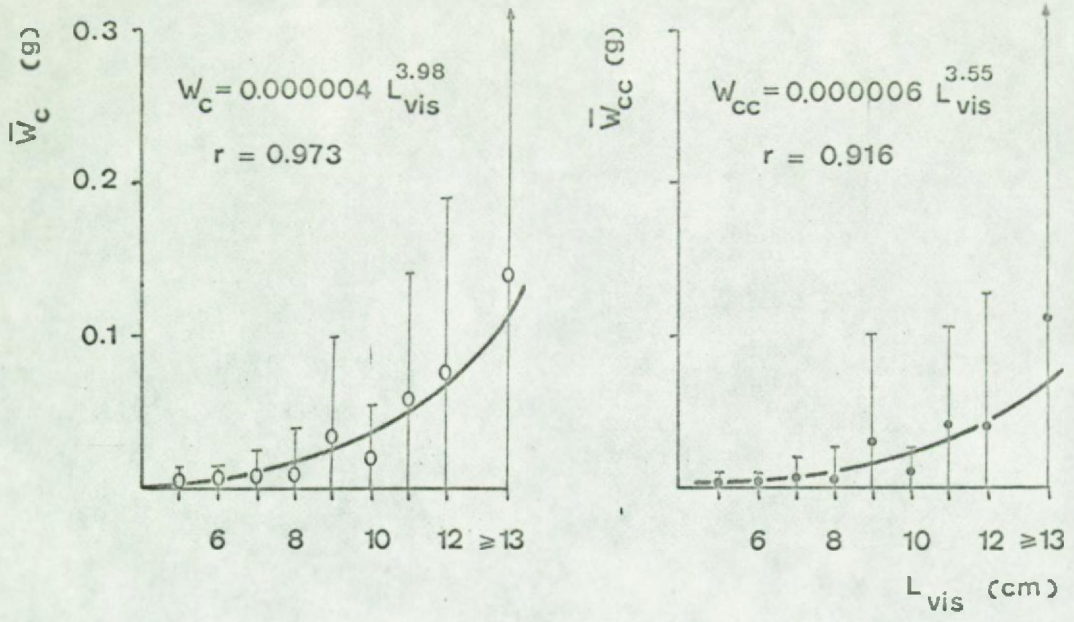
Figuur 8.40 - Gemiddeld gewicht van post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Gadus morhua L., in funktie van de lengte van de vissen.



Figuur 8.41 - Gemiddeld gewicht van post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Ciliata mustela (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

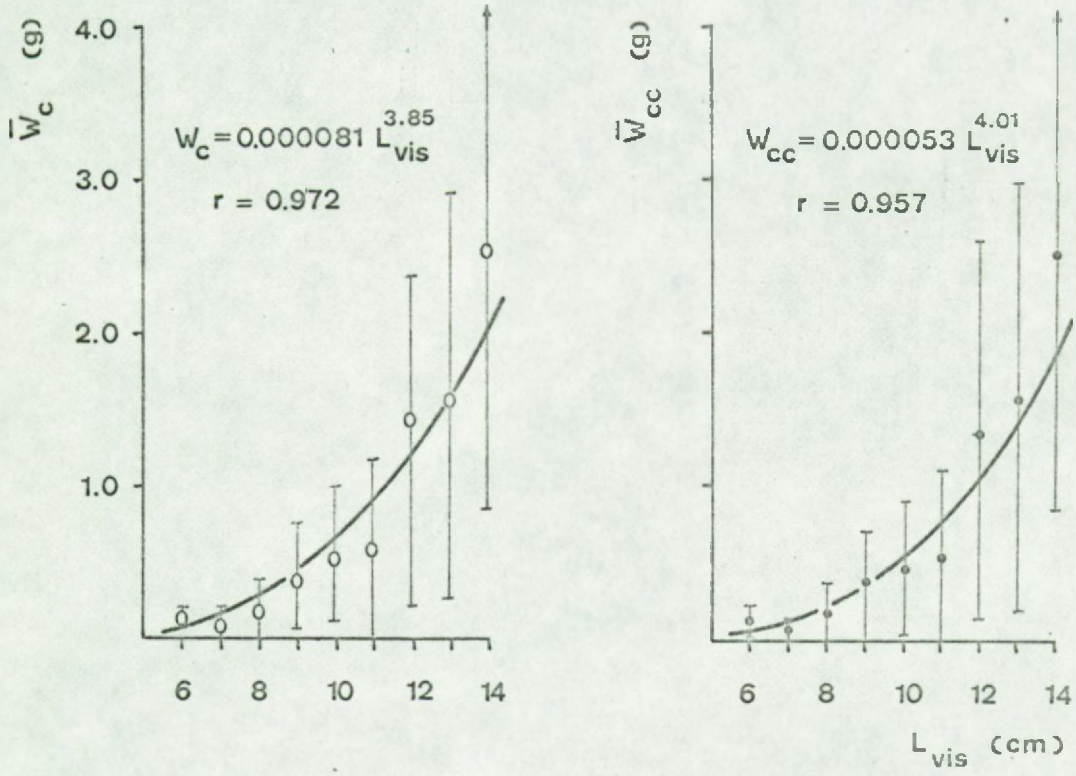


Figuur 8.42 - Gemiddeld gewicht van post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Trigla species, in funktie van de lengte van de vissen.

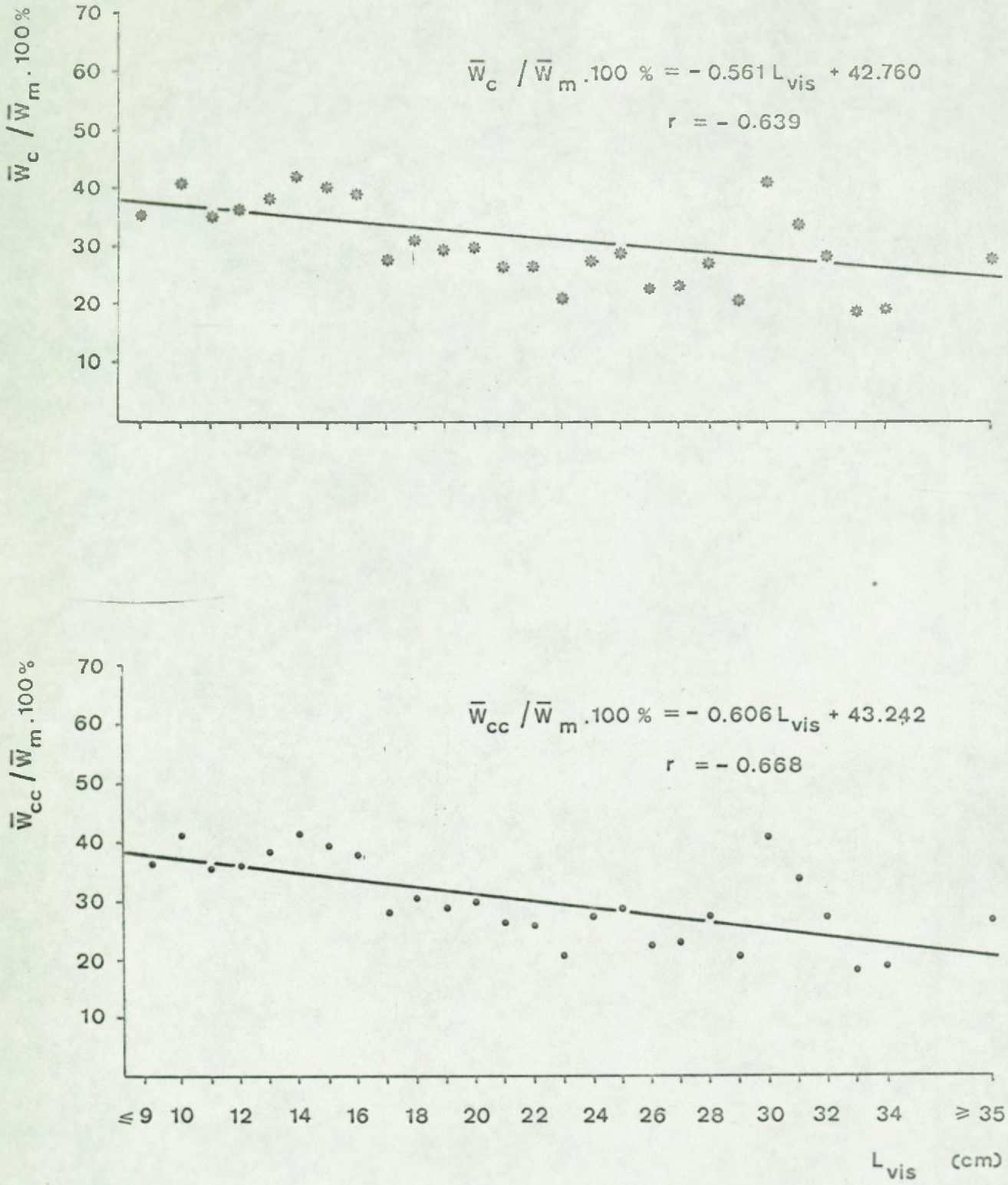


Figuur 8.43 - Gemiddeld gewicht van post-larvale Caridea (links) en Crangon crangon (L.) (rechts) in de maaginhouden van Agonus cataphractus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

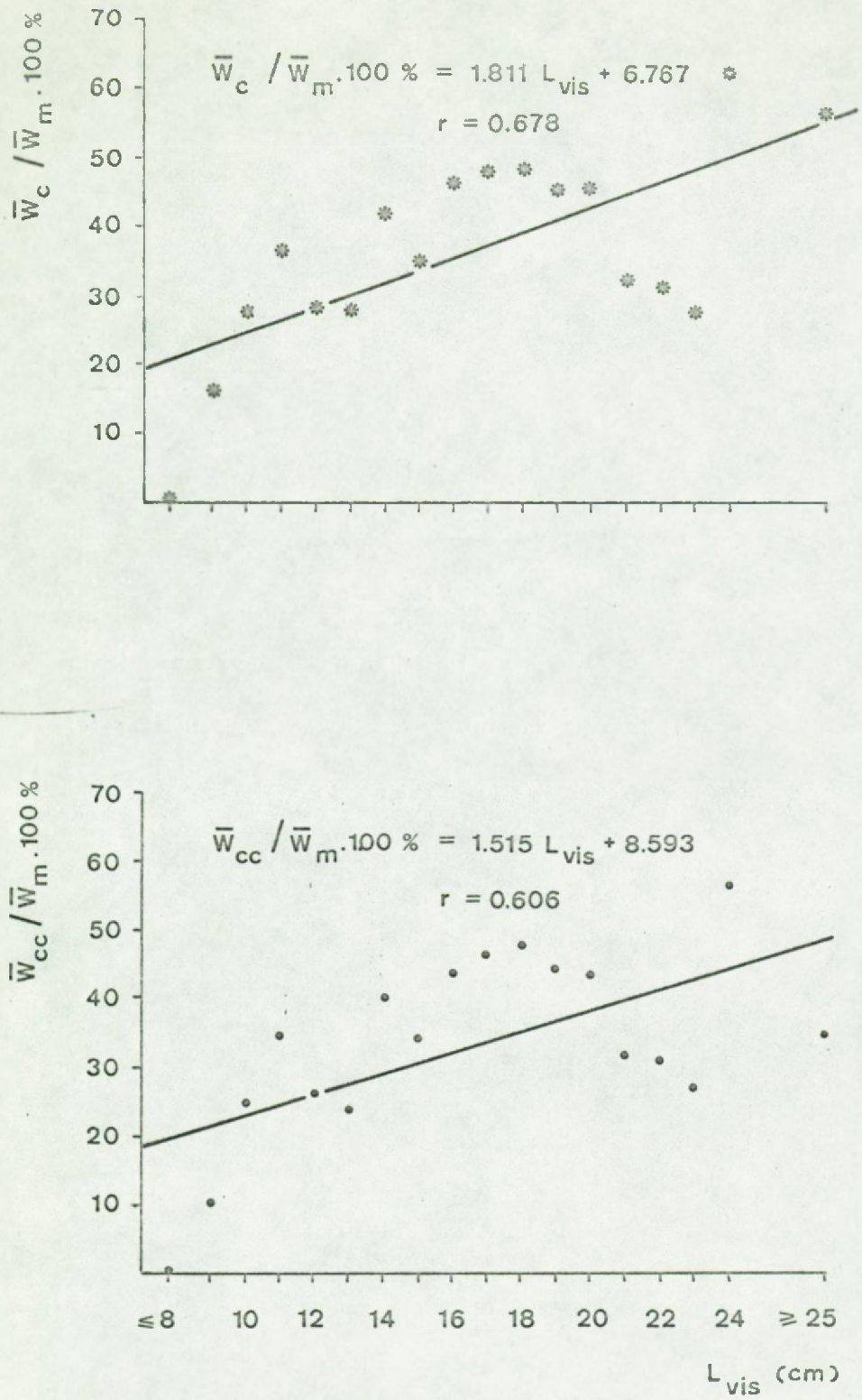
Naar GABRIELS (1977).



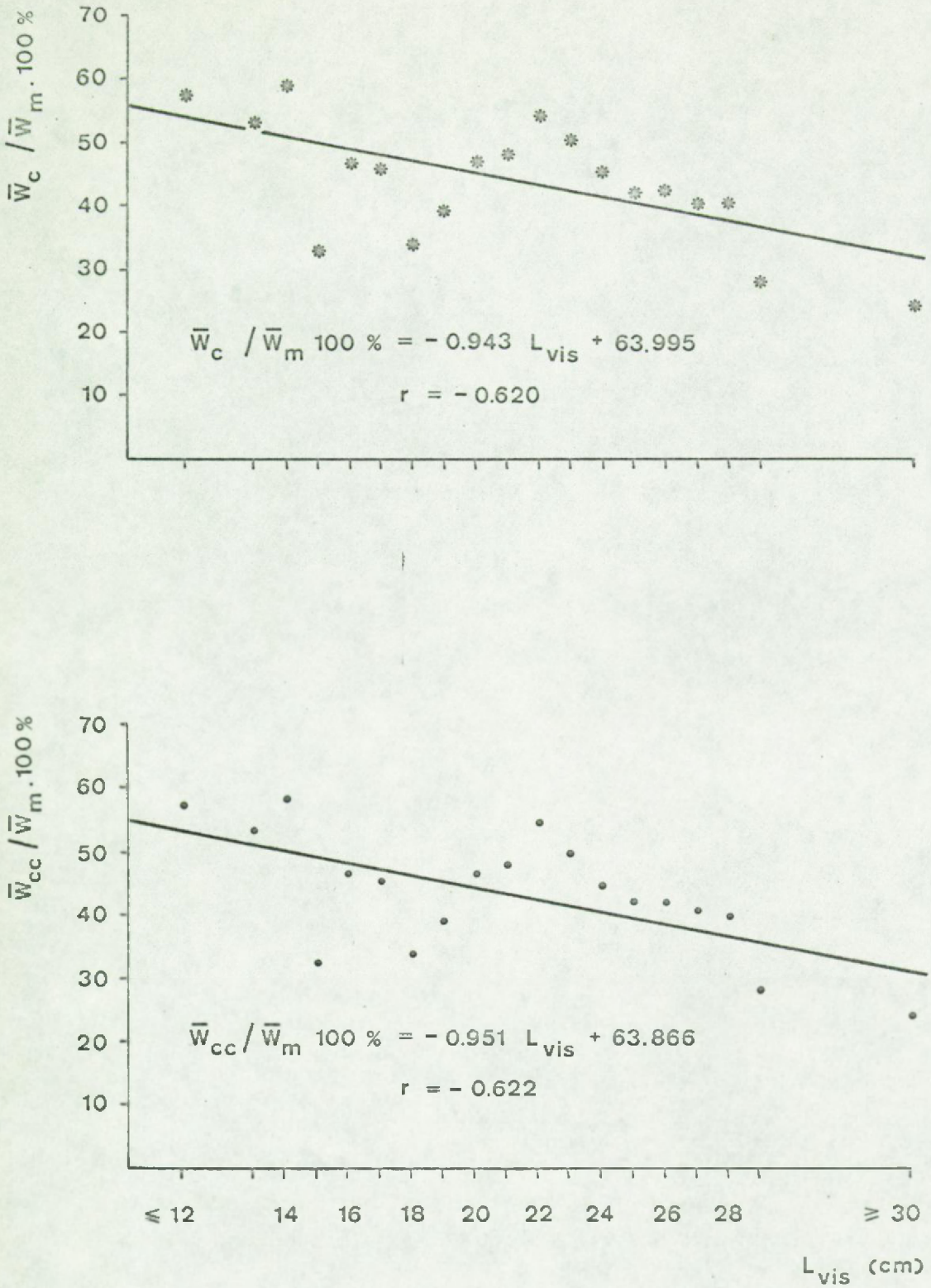
Figuur 8.44 - Gemiddeld gewicht van post-larvale Caridea (links) en Crangon crangon (L.) (rechts) in de maaginhouden van Liparis liparis (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



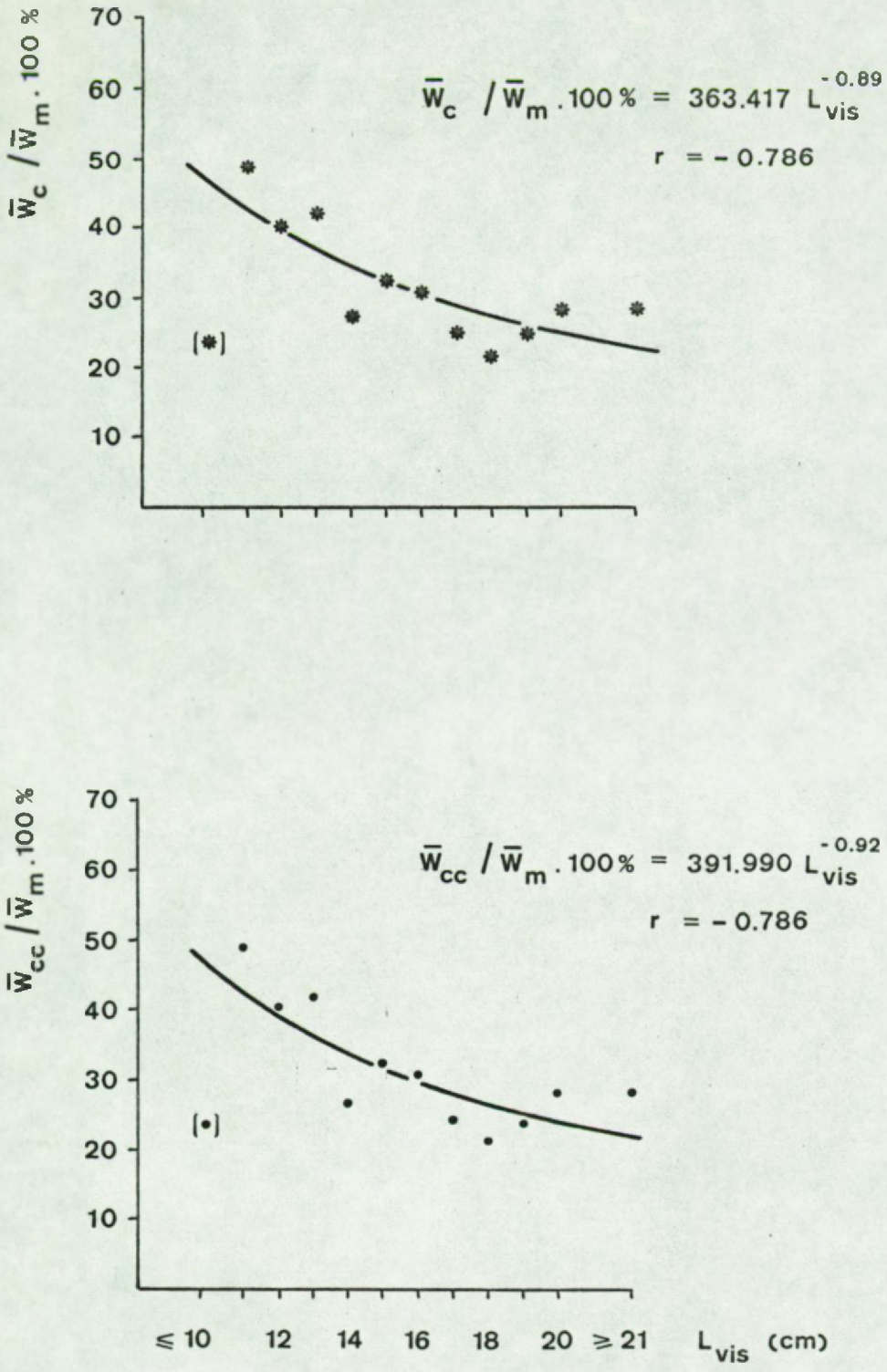
Figuur 8.45 - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de samenstelling van de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



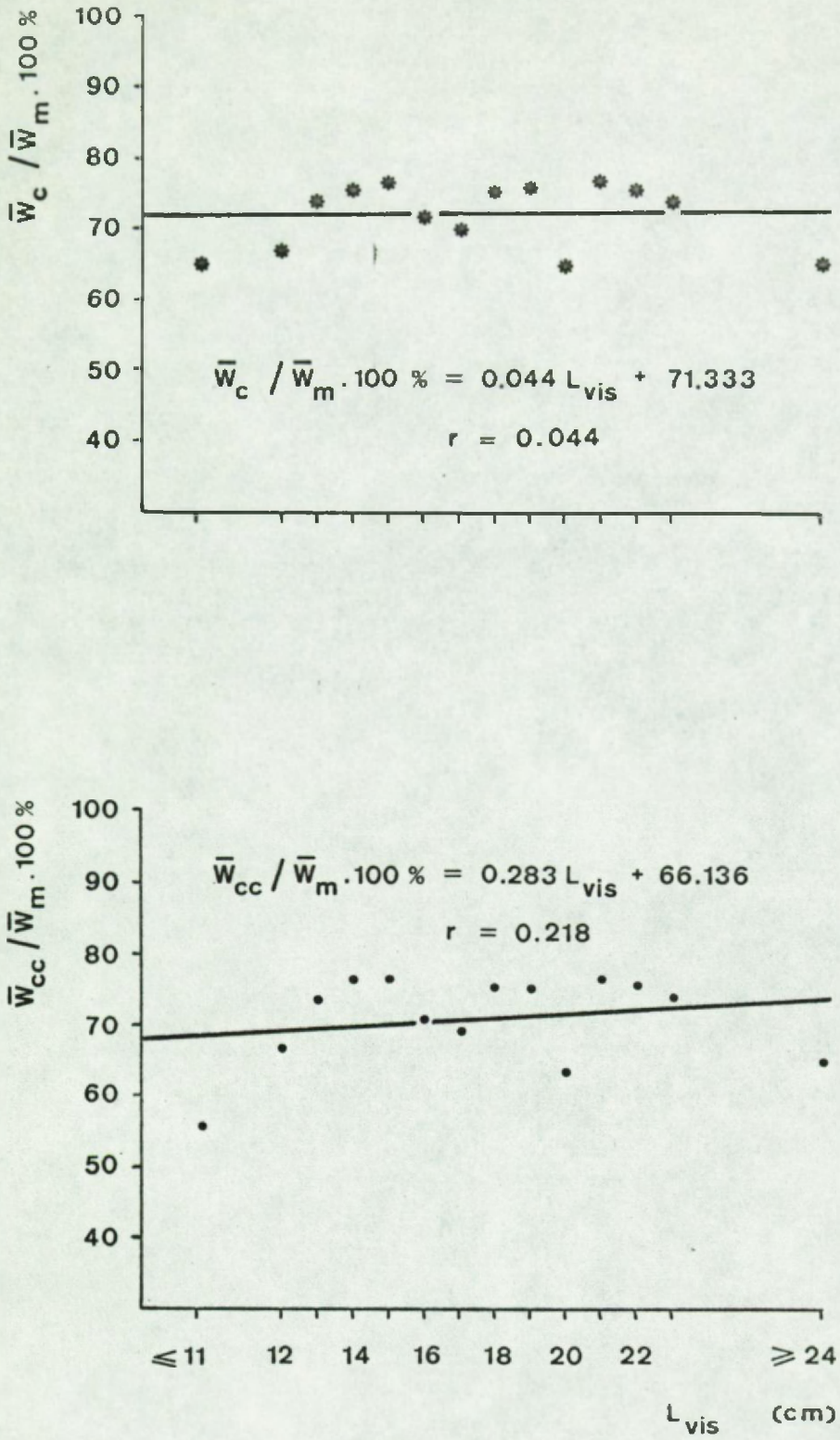
Figuur 8.46 - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de samenstelling van de maaginhouden van Trisopterus luscus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



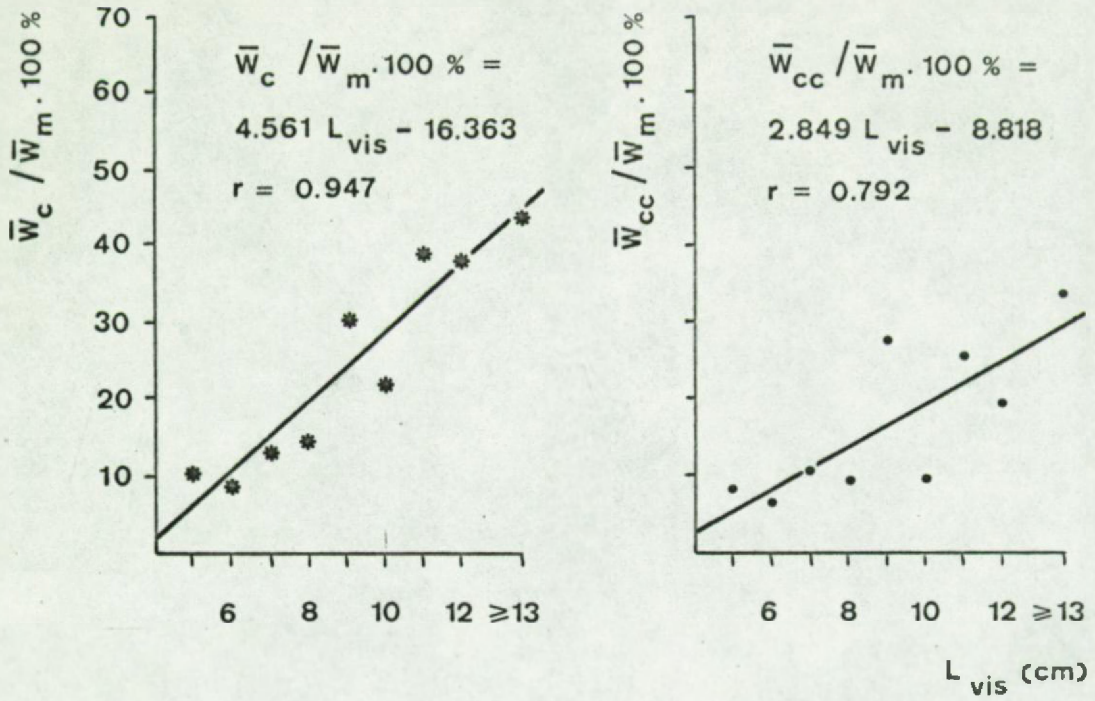
Figuur 8.47 - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Gadus morhua L., in funktie van de lengte van de vissen.



Figuur 8.48 - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Ciliata mustela (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

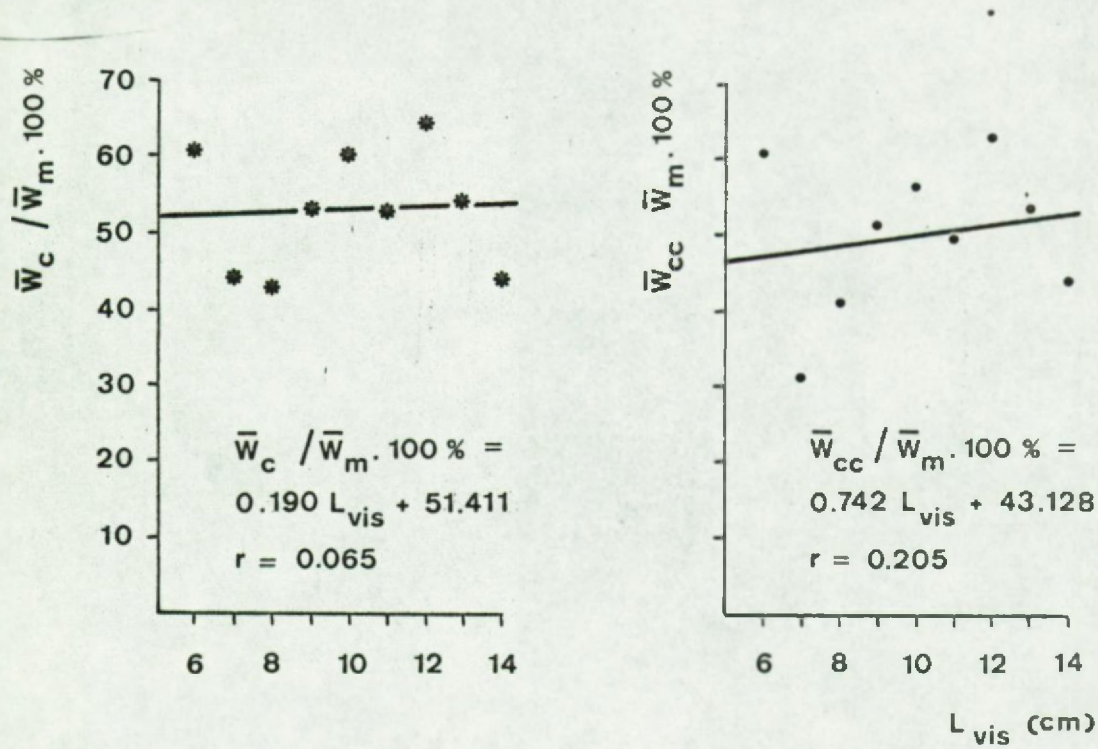


Figuur 8.49 - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van post-larvale Caridea (boven) en Crangon crangon (L.) (onder) in de maaginhouden van Trigla species, in funktie van de lengte van de vissen.

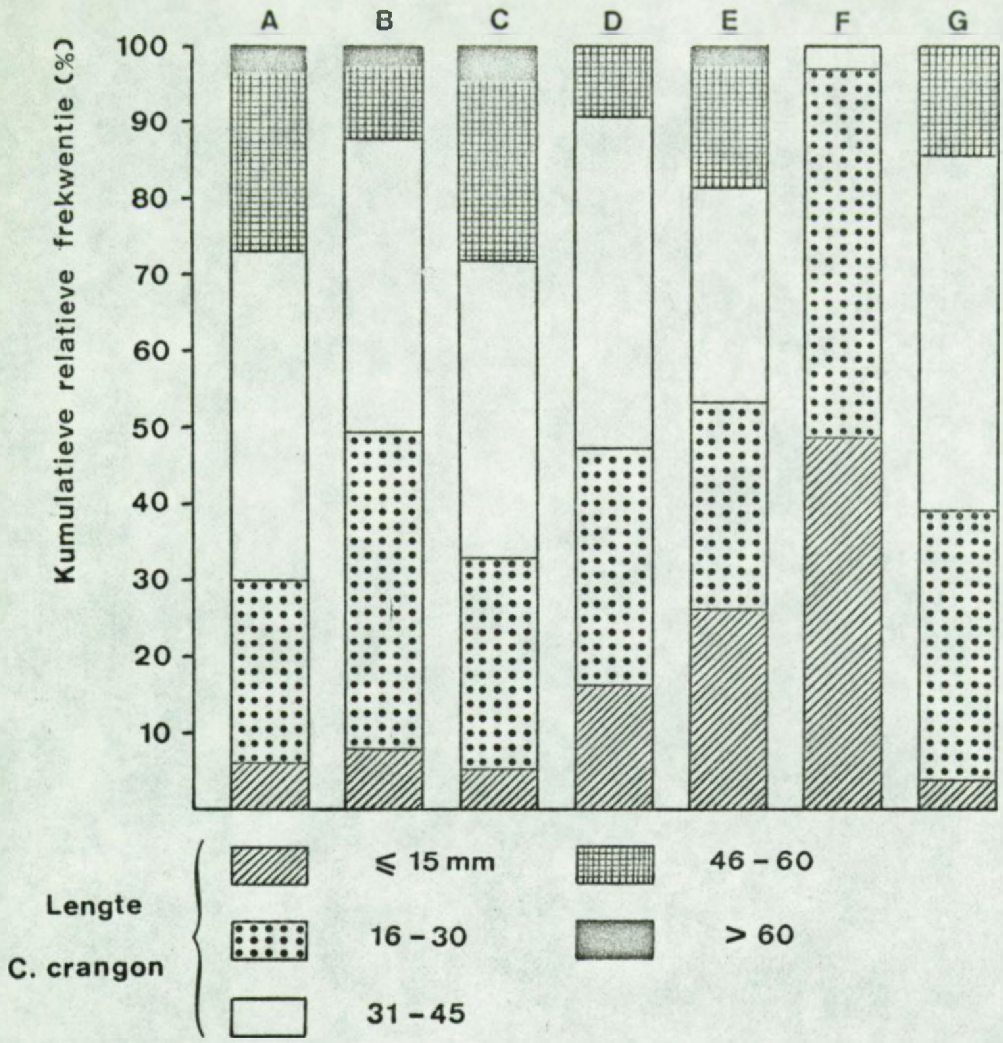


Figuur 8.50 - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van post-larvale Caridea (links) en Crangon crangon (L.) (rechts) in de maaginhouden van Agonus cataphractus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

Naar GABRIELS (1977).

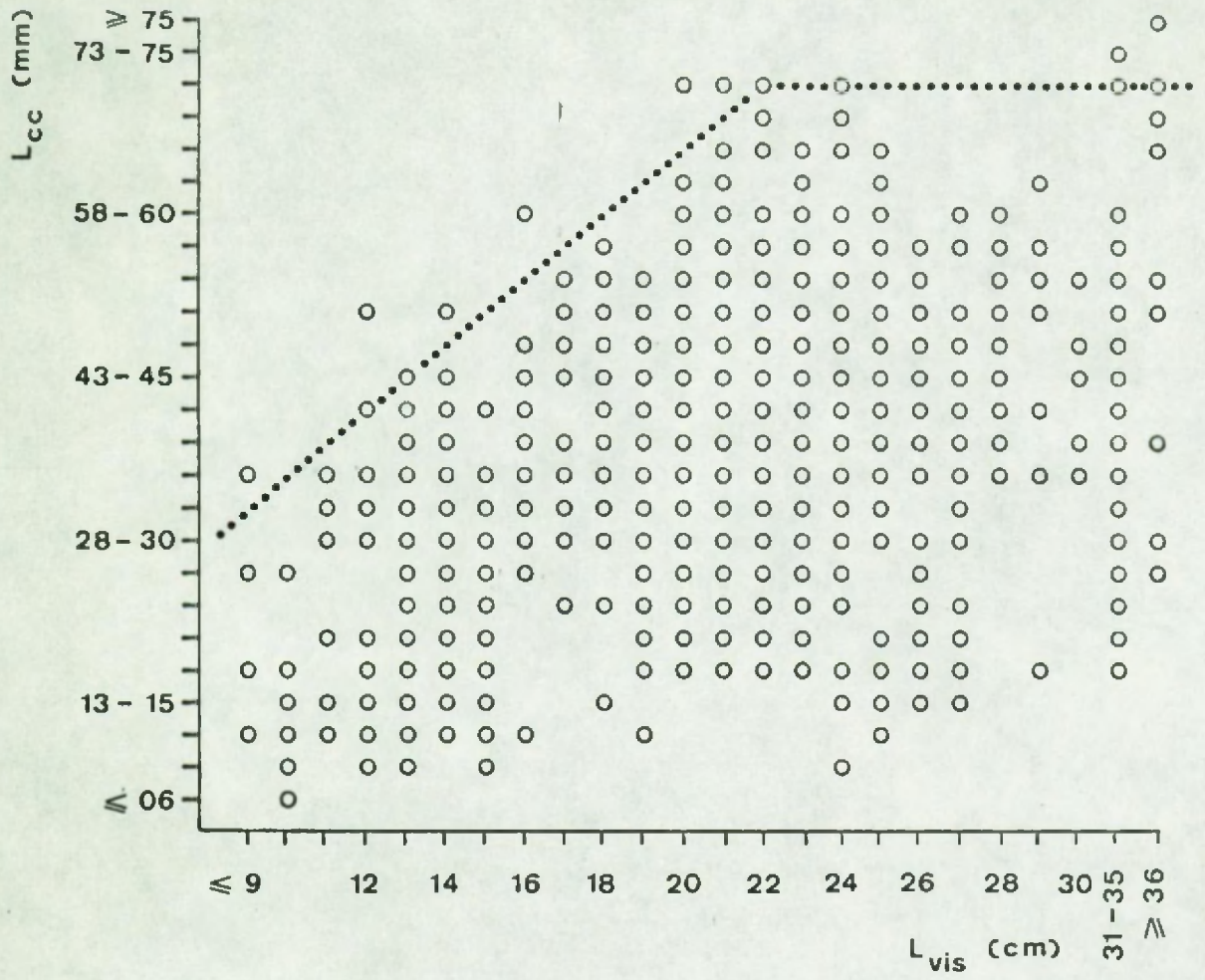


Figuur 8.51 - Gemiddeld procentueel gewichtsaandeel van post-larvale Caridea (links) en Crangon crangon (L.) (rechts) in de maaginhouden van Liparis liparis (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

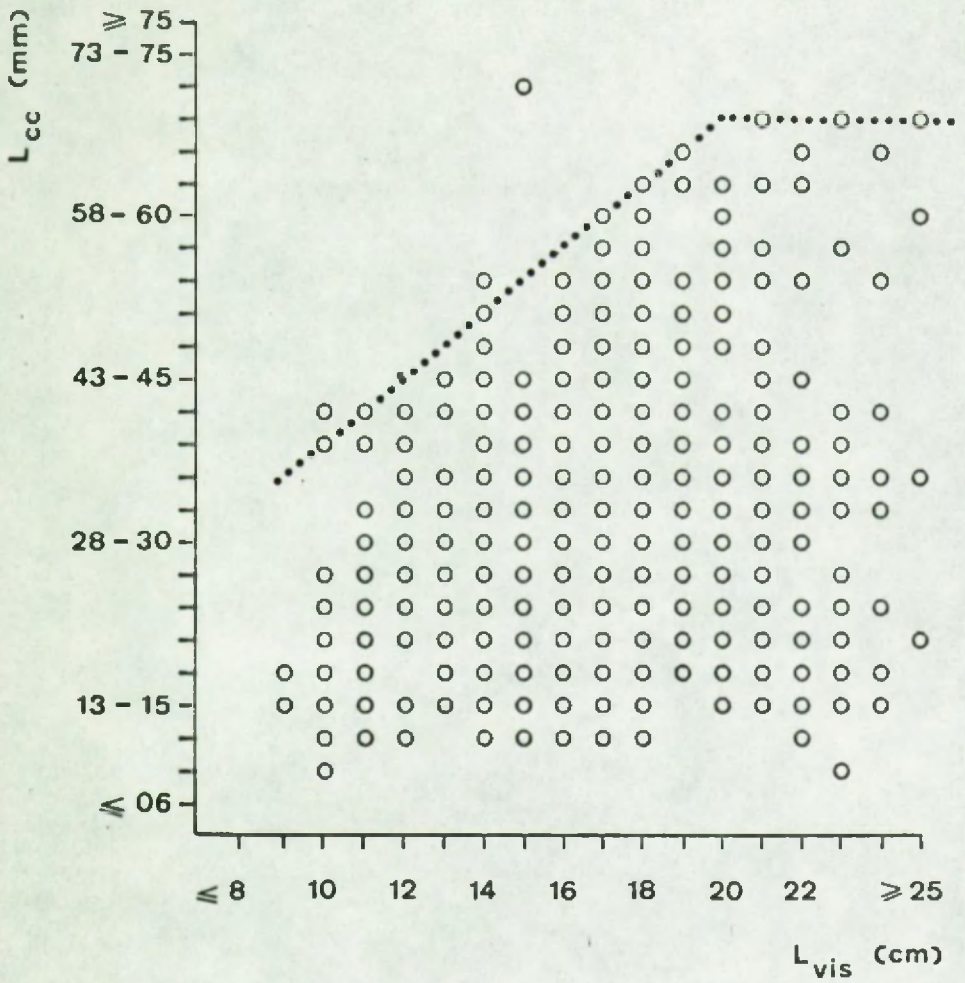


Figuur 8.52 - Kumulatieve relatieve frekwentie van de lengteklassen van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van (A) Odontogadus merlangus (L.), (B) Trisopterus luscus (L.), (C) Gadus morhua L., (D) Ciliata mustela (L.), (E) Trigla species, (F) Agonus cataphractus (L.) en (G) Liparis liparis (L.).

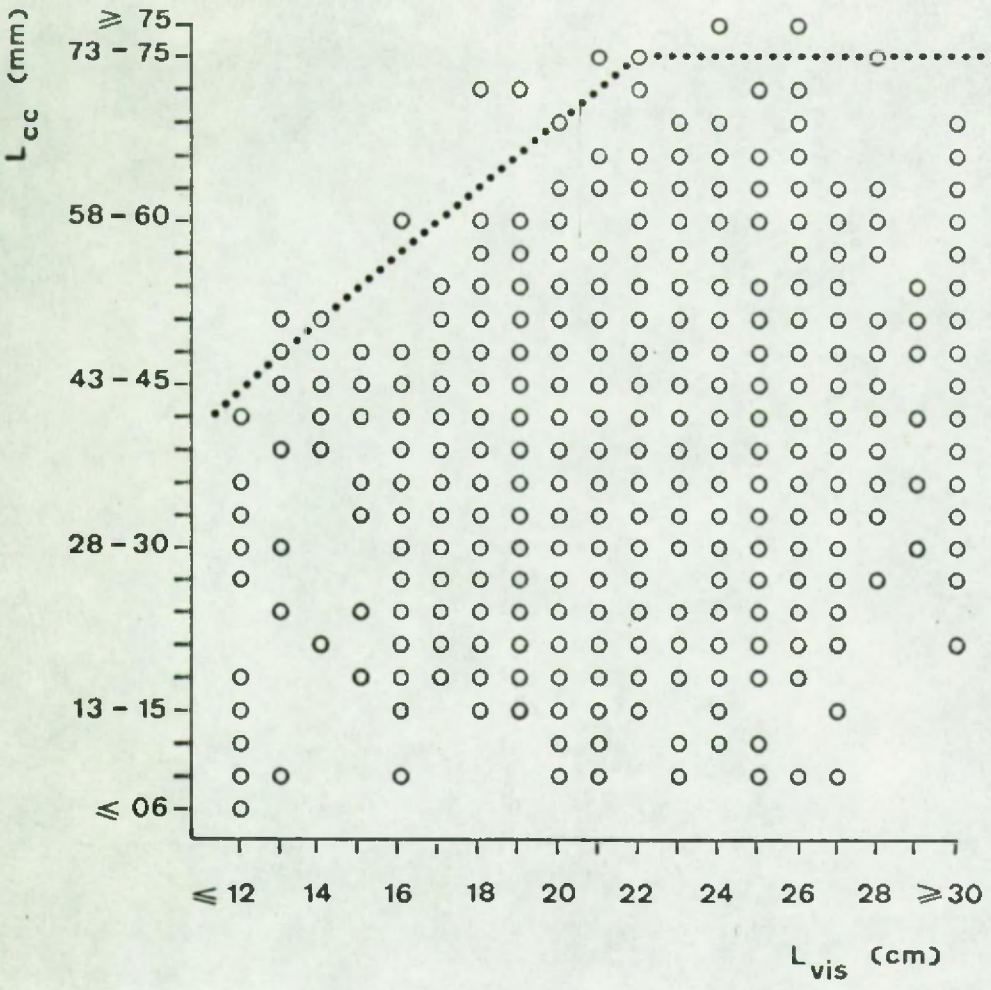
Gegevens voor Agonus cataphractus (L.) naar GABRIELS (1977).



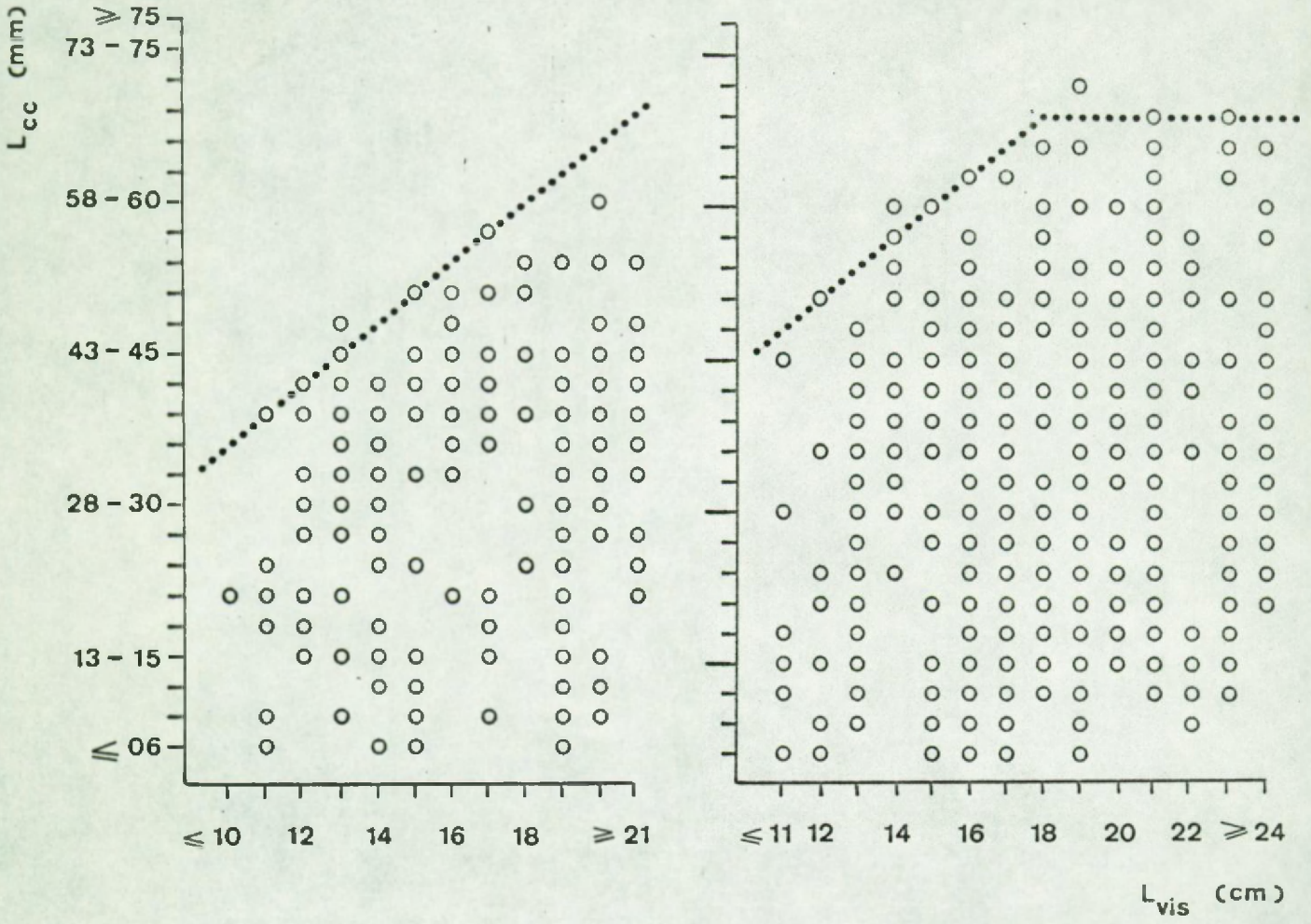
Figuur 8.53 - Lengteklassen van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van Odontogadus merlangus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.



Figuur 8.54 - Lengteklassen van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van Trisopterus luscus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

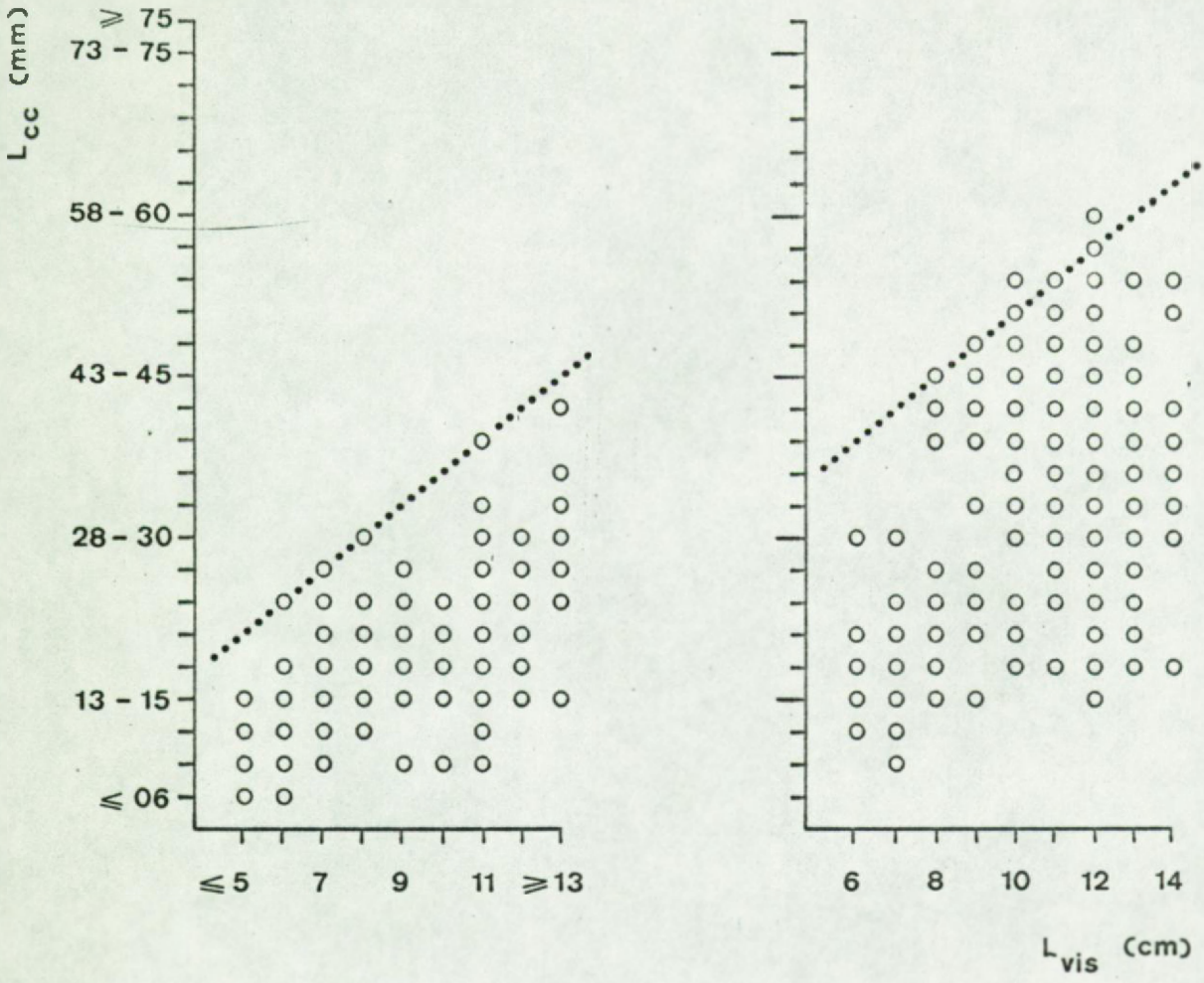


Figuur 8.55 - Lengteklassen van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van Gadus morhua L., in funktie van de lengte van de vissen.



Figuur 8.56 (links) - Lengteklassen van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van Ciliata mustela (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

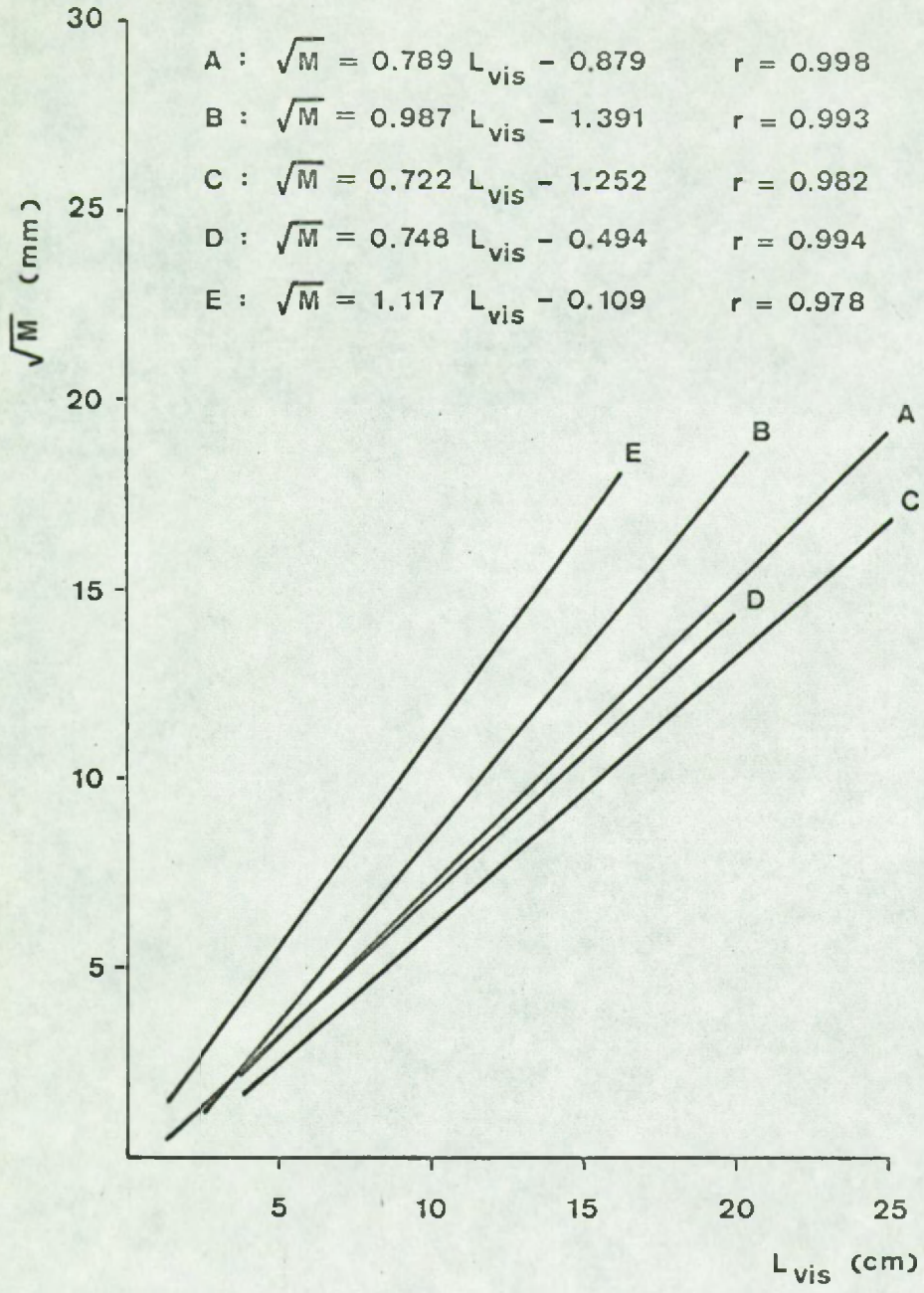
Figuur 8.57 (rechts) - Lengteklassen van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van Trigla species, in funktie van de lengte van de vissen.



Figuur 8.58 (links) - Lengteklassen van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van Agonus cataphractus (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

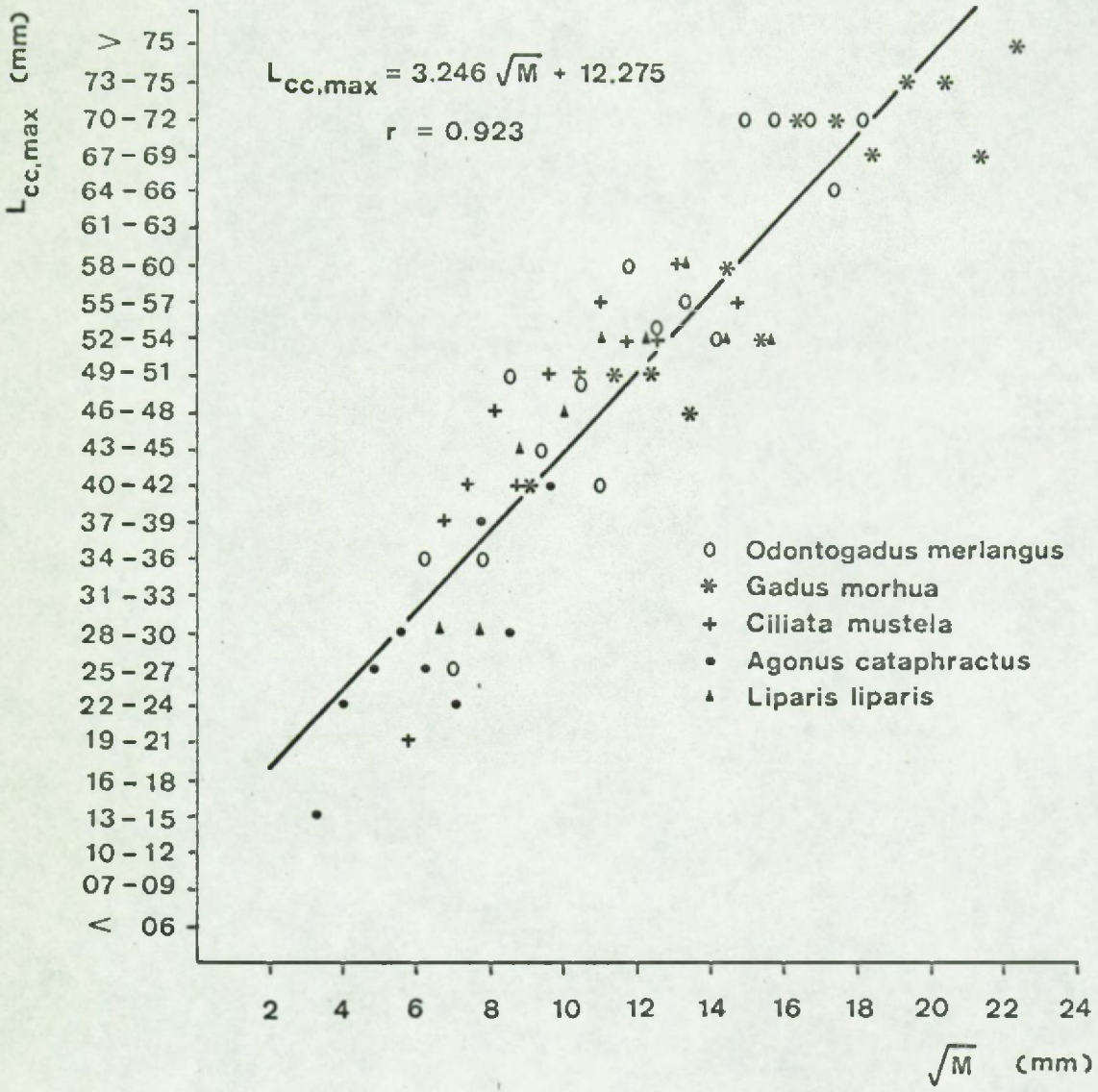
Naar GABRIELS (1977).

Figuur 8.59 (rechts) - Lengteklassen van post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden van Liparis liparis (L.), in funktie van de lengte van de vissen.

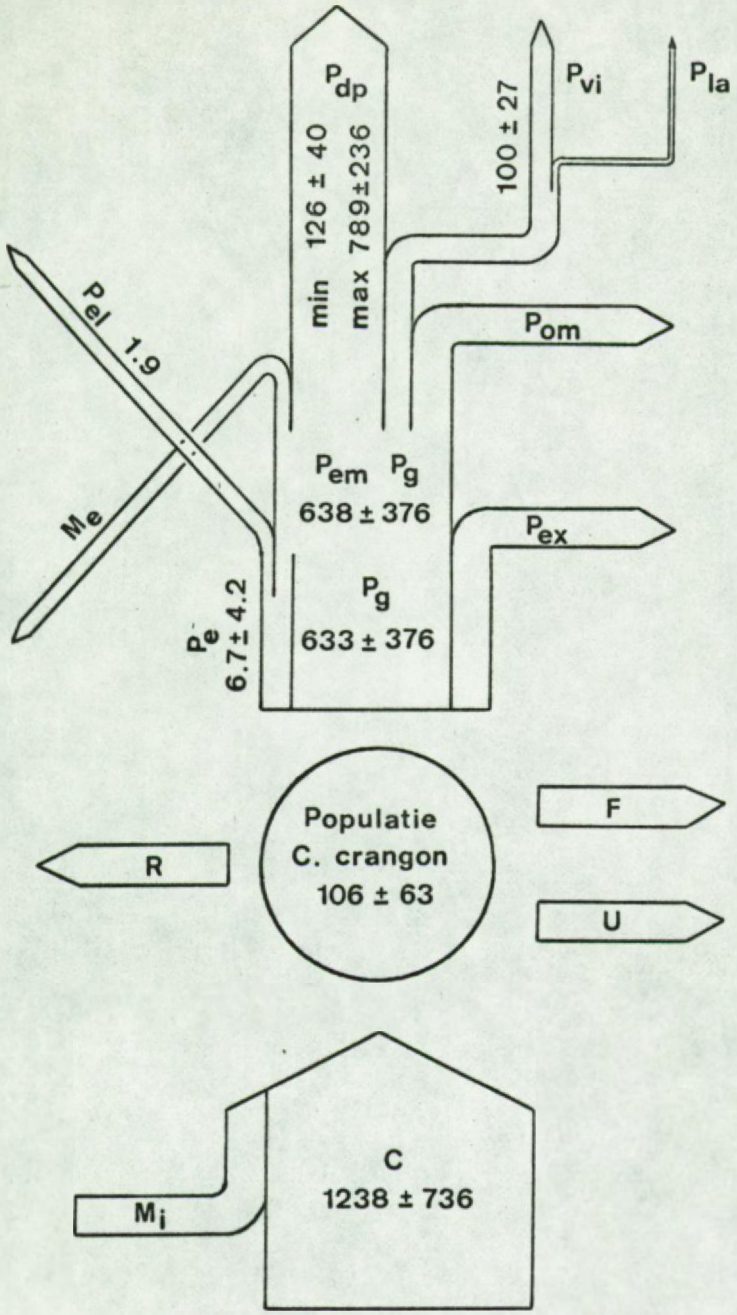


Figuur 8.60 - Relatie tussen de wortel uit de mondopper-vlakte en de totale lichaamslengte van (A) Odontogadus merlangus (L.), (B) Gadus morhua L., (C) Ciliata mustela (L.), (D) Agonus cataphractus (L.) en (E) Liparis liparis (L.).

Naar originele gegevens van KUHL (1961 en 1973).



Figuur 8.61 - Relatie tussen de maksimum lengte van de post-larvale Crangon crangon (L.) in de maaginhouden en de wortel uit de mondoppervlakte van enkele demersale vissen.



Figuur 10.1 - Kwantitatief konsumptie-produktie-model van de populatie post-larvale Crangon crangon (L.) in de Belgische kustwateren.

Biomassa in mg C/m^2, fluksen in mg C/m^2/jaar.