


OVERLEVING VAN MACOMA BALTHICA
OP HET BALGZAND

G.W.N.M. van MOORSEL



Verlagen
lands Instituut voor
ek der Zee, Texel

12826/11765

All rights reserved

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

printed by  *texel*

OVERLEVING VAN MACOMA BALTHICA
OP HET BALGZAND*

door

G.W.N.M. van MOORSEL

INHOUD

I. Summary en Samenvatting	1-3
II. Inleiding	4
III. Materiaal en methoden	6
IV. Resultaten	21
V. Diskussie	37
VI. Literatuur	45

De bijlagen van I tot IX zijn niet in dit verslag opgenomen; ze zijn te raadplegen op het NIOZ (Beukema).

I. SUMMARY

Data concerning the numerical density, biomass and growth of *Macoma balthica* (L.) on the Balgzand (Western Dutch Wadden Sea) are quite well known. This study deals with another aspect: the survival of *Macoma* in this area. The data used, had been collected from 1969 to 1978 inclusive.

In winter many of the youngest specimens of *Macoma* are being transported by tidal currents away from the coastal area where spatfall in early summer is heaviest. The most important question of this paper is connected with a functional explana-

* Intern verslag over werk verricht als doctoraal studie in de dier oecologie voor de Rijks Universiteit Groningen bij Dr. R.H. Drent, in het tijdvak maart - juni 1978 aan het NIOZ te Texel, onder supervisie van Dr. J.J. Beukema.

tion for this migration. Do the chances to survive increase when they have migrated and settled elsewhere on the Balgzand? Only those individuals that were carried to the edge of the Balgzand area (more than six kilometers from the place where spatfall took place) were found to survive longer than the individuals that had remained in the coastal area.

Besides, an explanation was sought for the differences in survival that were found in different places. It appeared to be correlated negatively with the growth rate of *Macoma* at these places. Moreover, predation and parasitism will have an influence on survival.

To investigate whether a density dependent survival took place, it was necessary to know details about the dispersion pattern of *M. balthica*. Generally this species appeared to be dispersed randomly over substrate of the Balgzand, tending to aggregation specially where the character of the sediment was heterogeneous. No density dependent survival was found when a comparison of different years on one place was made.

From 1972 onwards, the survival during a year was found to be correlated positively with the growth in the preceding year. A significant positive correlation was found between the survival of *Macoma* and biomass of *Cerastoderma* in a certain year. This correlation was best in regard to the year classes of the cockle that are eaten by oystercatchers. Possibly oystercatchers could change over to *Macoma* as a prey in years when cockles were in poor supply.

The survival of *Macoma* after the first year of life was independent of age. So in the above mentioned cases it was justified to take these animals together.

SAMENVATTING

Er is vrij veel bekend over de numerieke dichtheid, biomassa en groeisnelheid van *Macoma balthica* (L.) op het Balgzand. Dit onderzoek gaat in op een ander facet: de overleving van *Macoma* in dit gebied. De gegevens hiervoor werden verzameld van 1969 tot en met 1978.

In de winter laten de jongste *Macoma*'s zich door de getijstromen meevoeren vanuit de broedvalgebieden langs de kust. De belangrijkste vraag die bij deze studie werd gesteld hield verband met een functionele verklaring voor deze migratie: Stijgt de overlevingskans van *Macoma*'s wanneer zij migreren en zich elders op het Balgzand vestigen? Alleen de individuen die terecht kwamen aan de rand van het Balgzand gebied (meer dan zes kilometer van het broedvalgebied) bleken langer te overleven dan de dieren die achterbleven in het broedvalgebied langs de kust.

Verder werd gezocht naar een verklaring voor de gevonden verschillen in overleving van plaats tot plaats. Zij bleek negatief gekorreleerd te zijn met de groeisnelheid van *Macoma*. Daarnaast zouden predatie en parasitisme van invloed kunnen zijn.

Om te onderzoeken of de overleving dichtheidsafhankelijk was, was het noodzakelijk om iets over het verspreidingspatroon van *M. balthica* te weten. Op het Balgzand bleek deze soort in het algemeen vrijwel random over het substraat verspreid te zijn, met enige neiging tot aggregatie, i.h.b. daar waar de bodem gesteldheid heterogeen was.

Bij vergelijking van jaar tot jaar op een plek werd geen dichtheidsafhankelijke overleving gevonden.

De overleving van jaar tot jaar was vanaf 1972 positief

gekorreleerd met de groei in het voorafgaande jaar. Er werd een significante positieve korrelatie gevonden tussen de overleving van *Macoma* en de biomassa van *Cerastoderma* in een bepaald jaar. Deze korrelatie was het best v.w.b. de jaarklassen van de kokkel die door Scholeksters worden gegeten. In een jaar met een geringe beschikbaarheid aan kokkels, schakelden Scholeksters mogelijk over op *Macoma* als prooi-dier.

De overleving van *Macoma* na het 1^e levensjaar was niet afhankelijk van de leeftijd. In de bovengenoemde gevallen konden deze oudere dieren dus worden samengenomen.

II. INLEIDING

Macoma balthica, een tweekleppig weekdier (Tellinacea, Mollusca) leeft ingegraven in de bodem en voedt zich door met een siphon voedsel partikeltjes van de bodem op te zuigen (Depositfeeding). Zij is algemeen langs de Nederlandse kust en wordt onder andere gevonden op de platen van de Waddenzee. Op het Balgzand in het westen van de Waddenzee is *Macoma* een van de zes soorten die samen meer dan 90 procent van de totale biomassa van het macrozoobenthos uitmaken (BEUKEMA 1976).

Macoma is een relatief goed onderzochte soort. Veel onderzoek is voornamelijk gericht op biomassa bepalingen en dichtheidsgegevens. Voor *Macoma* op het Balgzand zie BEUKEMA (1976) en BEUKEMA et al. (1978). Daarnaast werd ook de groei bestudeerd (BEUKEMA, CADEE & JANSSEN, 1977). Dit was mogelijk dankzij de ritmische schelpgroei bij *Macoma* waardoor jaarringen ontstonden.

Eerder werd naar de migratie van *Macoma* gekeken. Men kwam daarbij tot het volgende beeld (de VLAS, 1971): In de voorzomer (april-juni) vindt de broedval van de jonge *Macoma*'s plaats op

het hoge slikwad. SHAW (1965) en de VLAS (1971) spreken bovendien van een najaarsbroedval (augustus-november). In de winter erop (februari-maart) worden grote aantallen jonge *Macoma's* waargenomen die met de getijstroom naar diepere gedeelten van de Waddenzee worden getransporteerd. Deze migratie wordt voornamelijk waargenomen tijdens strenge winters (van der BIJ, 1973). Na de groei in het tweede levensjaar zijn de dieren waarschijnlijk te zwaar om nog te kunnen migreren.

Het is interessant om te kijken of er oecologische voordelen zijn verbonden aan deze migratie. Met andere woorden: Is de kans op overleving bij de dieren die gemigreerd zijn groter dan bij de dieren die achterblijven in het broedvalgebied?

Door te bepalen hoe groot de overleving is nadat een definitieve settling heeft plaats gevonden op verschillende plaatsen en in verschillende jaren kan wellicht ook een inzicht worden verkregen in de verschillen in overleving in ruimte en tijd.

Het feit, dat er gegevens beschikbaar zijn, die werden verzameld gedurende tien opeenvolgende jaren op vijftien stations op het Balgzand, maakt het aantrekkelijk om aan deze problematiek te werken.

Gebruikt men voor een dergelijke studie gegevens over de dichtheid, dan is het noodzakelijk dat er iets bekend is over het verspreidingspatroon van *Macoma*. Het type verspreidingspatroon bepaalt namelijk welke transformatie gebruikt moet worden om de variantie van de dichtheidswaarden te stabiliseren. Hiertoe wordt een analyse uitgevoerd waarbij variantie en gemiddelden op alle stations op het Balgzand met elkaar worden vergeleken.

Van der BIJ (1973) berekende reeds sterftepercentages en deed dit met behulp van regressie lijnen. Daarbij werd de dichtheid van een bepaalde jaarklasse logaritmisches uitgezet tegen de

opeenvolgende maanden. Dit kon alleen als aan de voorwaarde werd voldaan dat de mortaliteit onafhankelijk was van de leeftijd. Dit wordt eerst onderzocht, alvorens de totale sterfte van plaats tot plaats en van jaar tot jaar te bekijken.

Dankbetuiging

Op deze plaats zou ik mijn dank willen uitspreken aan Dr. J.J. Beukema die mij het basis materiaal verstrekke en mij waardevolle adviezen verstrekke ten aanzien van de bewerking ervan. Drs N.M.J.A. Dankers, W.G. van Arkel en R. Dapper hielpen mij met statistische aanwijzingen en in het gebruik van de computer.

III MATERIAAL EN METHODEN

Bemonstering

Alvorens in te gaan op het gebruikte getallen materiaal zal eerst worden toegelicht op welke manier de gegevens werden verzameld.

Lokatie.- Alle monsters waren afkomstig van het Balgzand, een getijdengebied in de Westelijke Waddenzee tussen Den Helder en Den Oever ($4^{\circ}51'$ O.L. en $52^{\circ}56'$ N.B.).

Er werd gemonsterd op een 15 tal stations : 12 raaien en 3 kwadraten. (Zie kaartje fig. 1).

Raaien.- De raaien konden worden ingedeeld in een drietal typen:

Hoog en Slikkig :	G H en N.
Overgangsgebied :	B E K en L.
Laag en Zandig :	J F C D en M.

De lengte van de raaien bedroeg 1 km. Met een monsterbuis werd om de 20 m een kern met een oppervlak van 200 cm^2 uitgestoken. Hieruit werd het macrobenthos geselecteerd d.m.v. een

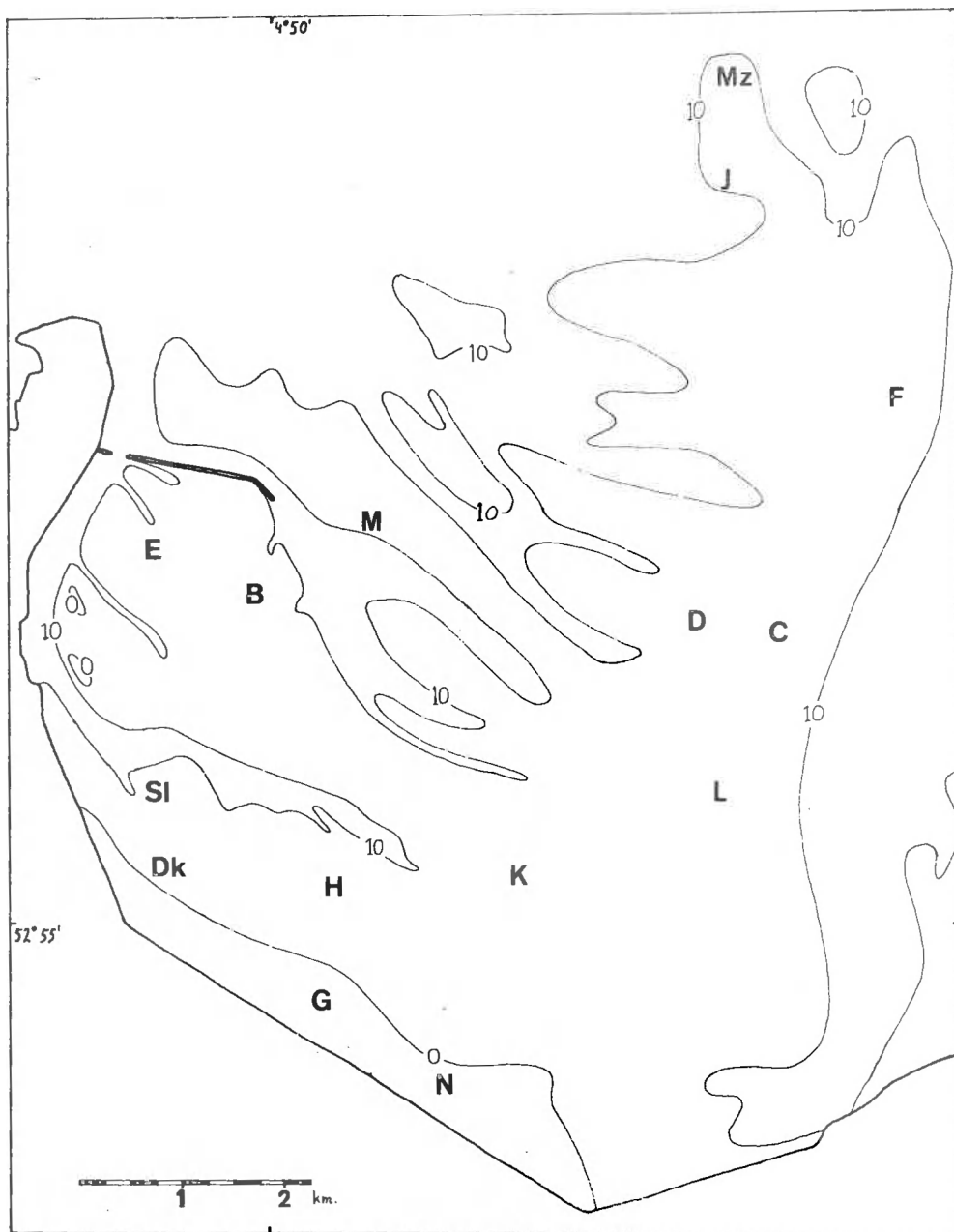


Fig. 1. Diepte kaart van het Balgzand gebied. Diepte in dm. t.o.v. NAP. De positie van de verschillende monsterstations is aangegeven. (naar Ente (1969).

zeef met een maaswijdte van 1 mm. Vijf opeenvolgende "sub-samples" werden telkens samen gevoegd, zodat 10 monsters ontstonden die ieder $0,1 \text{ m}^2$ representeren.

De getallen die geanalyseerd werden waren afkomstig uit voorjaars bemonsteringen.

Kwadraten

De kwadraten Dk ("Dijk"), Sl ("Sluisje") en Mz ("Malzwin") werden frequenter bemonsterd. Vanaf mei 1968 gebeurde dit op de volgende manier: Uit een kwadraat van 900 m^2 , verdeeld in 9 vakken van $10 \times 10 \text{ m}$ werden telkens 16 monsters van $0,1 \text{ m}^2$ gestoken. De monsters werden random gekozen, maar met een maximum van twee per vak van 100 m^2 . Na juli 1975 werden in het Dk en Sl kwadraat 9 i.p.v. 16 monsters genomen.

De kwadraat gegevens die werden verwerkt zijn afkomstig uit zomer (half juni - half augustus) en winter (eind januari - begin april) bemonsteringen.

Getallen materiaal

Er werd uitgegaan van getallen materiaal, dat van 1968 t/m 1978 is verzameld door BEUKEMA en medewerkers. Dit ligt vastgelegd in lijsten met de diverse basis gegevens. De eerste bewerking hiervan resulteerde in een aantal tabellen, die als bijlage (Bijl.) bij dit verslag zijn gevoegd.

Voor de analyse van het verspreidingspatroon van oudere jaars exemplaren van *M. balthica* werden de tabellen I en II (Bijl.) samengesteld. Hierin staat telkens het totale aantal oudere jaars (individuen van de jaarklassen 1 en ouder) dat per monster werd aangetroffen. Zowel voor wat betreft de raaien

Tabel I

Gemiddelde (\bar{x}) en variantie (s^2) van de aantallen oudere jaars individuen van *Macoma balthica* (per 0,1 m²) in opeenvolgende jaren (hor.) in de verschillende raaien (vert.). Voor de oorspronkelijke getallen zie Bijl. I. n=10 (Beh. E71 t/m 78 n=9). Wanneer de coefficient van Dispersie (s^2/\bar{x}) duidt op clustervorming (χ^2 toets) is dit aangegeven met *.

	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	$\Sigma\bar{x}$	Σs^2	$\Sigma s^2/\Sigma\bar{x}$	(s^2/\bar{x})
N	\bar{x}	2.9	.9	1.2	2.7	2.5	1.3	4.9	2.0	3.3	3.9	25.6	2.74	
	s^2	2.32	.54	3.51	8.90	2.50	1.34	22.77	5.78	15.34	7.21	70.21		
	s^2/\bar{x}	.80	.60	2.93*	3.30*	1.00	1.03	4.63*	2.89*	4.65*	1.85			2.37
G	\bar{x}	1.5	1.4	.5	1.5	2.7	3.0	6.7	5.9	5.6	6.2	35.0		
	s^2	1.39	.93	.50	1.61	5.34	4.00	4.90	4.77	4.04	12.40	39.88	1.14	
	s^2/\bar{x}	.93	.66	1.00	1.07	1.98	1.33	.73	.81	.72	2.00			1.12
H	\bar{x}	8.3	6.0	4.2	5.0	10.4	5.8	9.9	6.9	9.0	5.7	71.2	1.64	
	s^2	27.79	11.11	7.07	6.20	25.6	11.29	9.66	4.99	11.56	1.79	117.06		
	s^2/\bar{x}	3.35*	1.85	1.68	1.24	2.46*	1.95	.98	.72	1.28	.31			1.58
K	\bar{x}	9.8	6.8	6.2	4.9	7.8	5.9	3.8	3.8	5.1	3.7	57.8	1.57	
	s^2	21.1	2.84	6.40	3.43	23.70	4.54	3.96	6.84	11.21	6.68	90.70		
	s^2/\bar{x}	2.15*	.42	1.03	.70	3.04*	.77	1.04	1.80	2.20*	1.81			1.50
E	\bar{x}	11.0	7.6	5.22	5.00	6.33	6.56	3.98	1.89	4.56	6.89	58.94	3.21	
	s^2	58.9	11.38	9.94	12.50	27.00	15.28	8.61	4.86	16.28	24.61	189.36		
	s^2/\bar{x}	5.35*	1.50	1.90	2.50*	4.27*	2.33*	2.21*	2.57*	3.57*	3.57*			3.16
B	\bar{x}	7.4	5.4	4.4	5.6	3.9	3.1	4.0	3.1	3.8	3.5	44.2	1.53	
	s^2	14.04	7.37	1.37	10.71	9.21	5.43	6.44	6.32	3.07	3.83	67.79		
	s^2/\bar{x}	1.90	1.36	.31	1.91	2.36*	1.75	1.61	2.04	.81	1.09			1.52
L	\bar{x}	18.1	13.5	8.9	7.0	8.0	3.9	4.4	2.8	6.1	7.0	79.7	1.37	
	s^2	13.66	11.17	10.77	8.67	25.30	9.43	4.04	9.96	7.21	9.11	109.32		
	s^2/\bar{x}	.75	.83	1.21	1.24	3.16*	2.42*	.92	3.56*	1.18	1.30			1.66

Tabel I vervolg

Gemiddelde (\bar{x}) en variantie (s^2) van de aantallen oudere jaars individuen van *Macoma balthica* (per 0,1 m²) in opeenvolgende jaren (hor.) in de verschillende raaien (vert.). Voor de oorspronkelijke getallen zie Bijl. I. n=10 (Beh. E71 t/m 78 n=9). Wanneer de coefficient van Dispersie (s^2/\bar{x}) duidt op clustervorming (χ^2 toets) is dit aangegeven met *.

	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	$\Sigma\bar{x}$	Σs^2	$\Sigma s^2 / \Sigma \bar{x}$	(s^2/\bar{x})
M \bar{x}	5.6	5.6	4.5	2.8	2.7	4.5	3.7	3.3	10.2	10.4	53.3		2.00	
s^2	8.04	4.27	3.83	1.73	3.12	6.94	4.23	11.12	29.96	33.60		106.84		
s^2/\bar{x}	1.44	.76	.85	.62	1.16	1.54	1.14	3.37*	2.94*	3.23*				1.70
D \bar{x}	7.1	5.5	5.9	4.2	3.6	2.7	1.7	1.1	6.5	4.2	42.5		2.46	
s^2	2.10	13.39	5.88	12.40*	6.71	4.46	1.79	2.10	50.5	5.29		104.62		
s^2/\bar{x}	.30	2.43*	1.00	2.95*	1.86	1.65	1.05	1.91	7.77*	1.26				2.22
C \bar{x}	6.8	5.1	5.4	5.5	3.7	3.3	2.5	2.5	4.8	4.0	43.6		1.52	
s^2	7.29	5.21	6.93	3.17	7.57	2.68	6.50	2.28	15.73	8.89		66.25		
s^2/\bar{x}	1.07	1.02	1.28	.58	2.05*	.81	2.60*	.91	3.28*	2.22*				1.58
F \bar{x}	3.6	3.4	3.2	3.5	2.9	1.7	2.3	1.4	3.0	3.3	28.3		1.07	
s^2	5.16	2.49	2.18	2.28	3.88	1.79	1.34	1.38	4.67	5.12		30.29		
s^2/\bar{x}	1.43	.73	.68	.65	1.34	1.05	.58	.99	1.56	1.55				1.06
J \bar{x}	1.9	3.9	2.9	1.8	2.0	1.1	1.5	.6	.8	1.1	17.6		1.33	
s^2	2.10	9.88	2.10	2.18	.67	.77	2.06	1.16	.40	2.10		23.42		
s^2/\bar{x}	1.11	2.53*	.72	1.21	.34	.70	1.37	1.93	.50	1.91				1.23

Tabel II

Gemiddelde (\bar{x}) en variantie (s^2) van de aantallen oudere jaars individuen van *Macoma balthica* (per 0.1 m²) in opeenvolgende jaren (vert.) in de verschillende kwadraten (Dk, Sl en Mz) in het voorjaar (v) en de zomer (z) (hor.). 1 en 2 : duplos verzameld binnen een seizoen. Voor de oorspronkelijke getallen zie Bijl. II. n=16 (Beh. Sl.74 z₂ n=15). Wanneer de coefficient van Dispersie (s^2/\bar{x}) duidt op clustervorming is dit aangegeven met *.

	Dk									Sl						Mz					
	v			z			v			z			v			z					
	\bar{x}	s^2	s^2/\bar{x}	\bar{x}	s^2	s^2/\bar{x}	\bar{x}	s^2	s^2/\bar{x}	\bar{x}	s^2	s^2/\bar{x}	\bar{x}	s^2	s^2/\bar{x}	\bar{x}	s^2	s^2/\bar{x}			
68 1				5.44	4.00	.73				13.81	16.56	1.20				4.06	4.06	1.00			
2				5.50	3.60	.65				13.81	20.16	1.34				3.44	1.86	.54			
69 1	5.50	7.20	1.31	5.62	3.18	.57	11.44	10.00	.87	10.31	12.36	1.20	2.56	1.20	.47	2.50	2.67	1.07			
2	3.94	2.60	.66	8.19	10.03	1.22	9.56	10.40	1.09	10.25	29.00	2.83*	1.63	1.72	1.06	3.13	3.58	1.15			
70 1	4.00	2.27	.57	4.00	7.07	1.77	6.12	3.32	.51	4.81	5.50	1.14	2.63	2.12	.81	2.56	3.73	1.45			
2	3.38	6.38	1.89*	4.38	2.25	.51	4.88	4.12	.84	4.50	3.20	.71	1.63	2.38	1.47	2.19	1.36	.62			
71 1	3.31	4.36	1.32	3.44	2.13	.62	5.81	7.50	1.29	6.19	4.30	.69	2.31	3.43	1.48	1.06	1.40	1.31			
2	2.75	1.93	.70	3.88	2.12	.55	5.56	4.40	.79	5.38	11.58	2.15*	1.88	1.45	.77	1.44	1.20	.83			
72 1	3.25	3.53	1.09	9.75	11.13	1.14	5.63	7.05	1.25	7.38	16.52	2.24*	1.25	1.67	1.33	1.94	1.93	1.00			
2	4.19	6.30	1.50	8.75	6.73	.77	4.88	2.25	.46	6.38	5.72	.90	1.13	1.32	1.17	1.38	1.72	1.25			
73 1	7.50	9.60	1.28	8.00	6.27	.78	5.12	8.43	1.62	6.81	11.50	1.69	1.25	.60	.48	1.31	1.30	.99			
2	7.13	6.92	.97	6.63	8.92	1.35	5.06	6.06	1.20	5.31	4.50	.82	.63	.52	.83	.60	.69	1.14			
74 1	5.31	6.23	1.17	10.31	12.23	1.19	5.25	8.07	1.54	6.62	6.65	1.00	1.44	1.46	1.02	1.13	1.04	.93			
2	6.06	3.93	.65	11.50	16.93	1.47	3.31	6.36	1.92	6.00	5.00	.78	1.19	1.76	1.48	.75	.73	.98			
75 1	7.94	17.80	2.24*	10.31	8.23	.80	6.13	10.92	1.78	5.75	7.80	1.36	.94	1.66	1.77	.81	.70	.86			
2	7.81	11.10	1.42	10.38	11.32	1.09	4.19	7.63	1.82	5.19	10.96	2.11*	.94	1.00	1.06	.50	.27	.53			
76 1													.44	.40	.90	.88	.65	.74			
2													.75	.87	1.16	.63	.52	.83			
77 1													.56	.40	.70	1.38	.92	.67			
$\Sigma\bar{x}$	72.07			116.08			82.94			118.50			23.97			33.07					
Σs^2		90.15			109.14			96.51			171.31			24.66			31.79				
$\Sigma s^2/\Sigma\bar{x}$		1.25			.94			1.16			1.45			1.03			.96				
(s^2/\bar{x})			1.20			.95			1.22			1.39			1.05			.95			

(Tabel I) als de kwadraten (Tabel II) waren dit aantallen per 0,1 m² .

M. balthica werd tot de jaarklasse 1 gerekend vanaf de zomer van het jaar, volgend op het jaar waarin de broedval plaats vond.

Voor elk van de raaien waren 10 series (1969 t/m 1978) van 10 getallen beschikbaar. In het geval van de kwadraten (Dk, Sl en Mz) waren er 16 getallen en wel in 4 series per jaar (2 per seizoen). De gegevens uit de kwadraten Dk en Sl waren afkomstig uit 8 monsterjaren (68 t/m 75), die uit het

Tabel III

Taylor's Power law per station (vert.) - bij kwadraten tevens per seizoen, voorjaar (v) of zomer (z). N: aantal waarnemings paren. B: regressie coëfficiënt (s^2 als functie van \bar{x}). R²: kwadraat van de correlatiecoëfficiënt. v: Geometric Mean : helling (B/R). Sv: Standard error van Geometric Mean. 95 % betr. int. v: 95 % betrouwbaarheids interval van v. Wanneer dit laatste duidde op clustervorming is dit aangegeven met *.

Raai kwadraat	N	B	R ²	v	Sv	95 % betr. int. v.
N	10	1.70	.68	2.07	.42	1.11 - 3.04*
G	10	1.03	.83	1.13	.16	.75 - 1.51
Dk v	14	1.34	.60	1.72	.31	1.04 - 2.40*
z	16	1.45	.75	1.68	.23	1.19 - 2.16*
tot.	30	1.23	.62	1.56	.18	1.18 - 1.93*
Sl v	14	.57	.14	1.50	.40	.63 - 2.37*
z	16	1.34	.57	1.79	.31	1.11 - 2.46*
tot.	30	1.09	.43	1.68	.24	1.18 - 2.17*
H	10	1.44	.31	2.60	.77	.84 - 4.37
K	10	1.15	.27	2.22	.67	.67 - 3.76
E	10	1.24	.71	1.47	.28	.83 - 2.12
B	10	1.09	.20	2.42	.76	.66 - 4.18
L	10	.35	.19	.83	.26	.22 - 1.22
M	10	1.69	.71	2.01	.38	1.12 - 2.89*
D	10	.96	.33	1.69	.49	.56 - 2.82
C	10	.64	.13	1.75	.58	.42 - 3.08
F	10	1.09	.46	1.60	.41	.64 - 2.55
J	10	1.05	.47	1.54	.40	.62 - 2.46
Mz v	18	.96	.64	1.19	.18	.82 - 1.57
z	20	1.06	.84	1.16	.11	.93 - 1.38
tot.	38	1.01	.76	1.16	.10	.97 - 1.35

kwadraat Mz uit 10 jaren (68 t/m 77). Voor 1968 waren geen voorjaars getallen beschikbaar.

Om een inzicht te krijgen in de overleving van de diverse jaarklassen van *M. balthica* van plaats tot plaats en in de verschillende jaren werd Tabel III van de Bijlage gemaakt. Deze is samengesteld uit getallen die elk het totaal vormen van het aantal individuen van een jaarklasse in een hele raai ($10 \times 0,1 \text{ m}^2 = 1 \text{ m}^2$). De kwadraat gegevens werden op dezelfde manier verwerkt en omgerekend van 1,6 naar 1 m^2 . Teneinde te kunnen werken met voldoende grote getallen en in verband met de uniformiteit werden de 5^e jaars en oudere jaarklassen samengevoegd tot één klasse (5+). Bovendien is de leeftijdsaflezing bij *Macoma* tot het 5^e jaar goed mogelijk.

De getallen waren afkomstig van bemonsteringen die in maart/april werden uitgevoerd. (Behalve 1978 : januari gegevens).

Statistische Methoden

Ruimtelijke verspreiding van *Macoma balthica*

Het verspreidingspatroon van volwassen exemplaren van *Macoma balthica* werd onderzocht door middel van de volgende methodes:

Coefficient van Dispersie

Van de aantallen individuen die bij de bemonstering van een raai of kwadraat werden aangetroffen werd het gemiddelde (\bar{x}) en de variantie (s^2) berekend volgens:

$$\bar{x} = \frac{\sum x}{n} \quad (1) \quad \text{en} \quad s^2 = \frac{\sum (x^2) - (\sum x)^2/n}{n-1} \quad (2)$$

n = het aantal monsters.

Het quotiënt van s^2 en \bar{x} is de zg. coefficient van Dispersie (BLACKMAN, 1942). Wanneer er sprake is van een willekeurige

(random) verspreiding over het substraat, dan zal de coëfficiënt van Dispersie gelijk zijn aan 1. (Poisson- verdeling: $s^2 = \bar{x}$). De gevonden waarde zal echter een afwijking van 1 vertonen die kan worden uitgedrukt in de vorm van een Standaard deviatie S_d . De grootte van S_d is afhankelijk van het aantal waarnemingen, waarop \bar{x} en s^2 zijn gebaseerd. Hoe meer waarnemingen, deste kleiner de afwijking van s^2/\bar{x} nog van 1 mag zijn om niet statistisch te worden verworpen ten gunste van een ander type verdeling: In de richting van een regelmatige verdeling indien kleiner dan 1 of in de richting van een verdeling in groepjes (clustervorming) indien groter dan 1.

Hiervoor bestaan verschillende toetsen:

De t- toets.

Onderzocht wordt of de coefficient van Dispersie valt binnen het 95 % betrouwbaarheids interval, dat wordt aangegeven door $1 \pm t \times S_d$ (ANGEL & ANGEL, 1976). S_d kan worden berekend volgens:

$$S_d = \sqrt{\frac{2}{n-1}} \quad (3a) \quad \text{of} \quad S_d = \sqrt{\frac{2n}{(n-1)^2}} \quad (3b).$$

t kan worden gevonden bij n-1 vrijheids graden.

De t toets veronderstelt een symmetrische verdeling rond 1. Pas indien $n-1 \geq 10$ is de ondergrens van het 95 % betrouwbaarheids interval positief en zou een verdeling als regelmatig kunnen worden bestempeld. Vanwege deze laatste eigenschap werd de voorkeur gegeven aan de onderstaande χ^2 toets.

De χ^2 toets.

Een andere manier om te onderzoeken of de coefficient van Dispersie significant afwijkt van 1, volgt uit het feit dat $s^2/\bar{x} (n-1)$ een χ^2 verdeling volgt als er sprake is van een random verspreiding. Wanneer $s^2/\bar{x} (n-1)$ buiten het 95 % betrouwbaarheidsinterval van χ^2 valt (bij n-1 vrijheids graden), kan

s^2/\bar{x} als significant afwijkend van 1 worden beschouwd ($p < 0.05$).

Daar steeds met $n=10$ (raaien) of $n=16$ (kwadraten) werd gewerkt, is het in dit geval het eenvoudigst de χ^2 grenswaarden te delen door $n-1$. (Alleen bij E 71 t/m 78 was $n=9$ en bij S1' 74 z_2 was $n=15$). Deze staan rechts in onderstaande tabel.

Grenswaarden 95 % betrouwbaarheids interval χ^2 toets

n	G		G/n-1	
	Regelmatig	Clusters	Regelmatig	Clusters
9	< 2.18	> 17.53	< .27	> 2.19
10	< 2.70	> 19.02	< .30	> 2.11
15	< 5.63	> 26.12	< .40	> 1.87
16	< 6.27	> 27.49	< .42	> 1.83

Taylor's Power Law

Een andere manier om een verdelingspatroon te onderzoeken is een test d.m.v. de Taylor's Power Law:

$$s^2 = a \bar{x}^b \quad (4) \quad (\text{SOUTHWOOD 1966})$$

a is een "sampling faktor"

b is een index voor de aggregatiekarakteristiek. Als Dispersie index verdient b de voorkeur boven s^2/\bar{x} . Uit b kan worden afgeleid op welke manier de oorspronkelijke getallen getransformeerd moeten worden om een gestabiliseerde variantie te verkrijgen: de getransformeerde waarde z moet worden uitgedrukt als $z = \bar{x}^p$ (5) met $p = 1 - \frac{1}{2}b$.

Uit (4) volgt $\log s^2 = \log a + b \log \bar{x}$ (6). Door s^2 dubbellogaritmisch uit te zetten tegen \bar{x} kan b worden afgelezen uit de helling van de lijn door deze punten. Uit het intercept met de ordinaat ($\bar{x}=1$) kan a worden berekend.

Met het Tektronix 4051 graphic system werd s^2 tegen \bar{x} uitgezet voor elk station. (In het geval van de kwadraten, zowel

de voorjaars- als zomer getallen alsmede het totaal).

De regressie coëfficiënt van de lijn door deze punten (B) heeft het nadeel dat alleen de kwadraatsom van de afstand van de punten tot de lijn in verticale richting wordt geminimaliseerd. De regressie lijn waarbij de kwadraatsom in horizontale richting het kleinst is heeft een andere waarde van B. Een "funktionele" regressie, die een centrale trend aangeeft wordt gevonden door middel van de lijn die de som van de produkten van de verticale en horizontale afstand van elke punt tot de lijn minimaliseert. De richtings coëfficiënt van deze "geometric mean" regressielijn (v) is gelijk aan B/R (7) (RICKER 1973) waarbij R = correlatie coëfficiënt. R^2 was bekend uit de regressie berekening. De Standaard fout van v (S_v) kon worden berekend volgens
$$S_v = \sqrt{\frac{v^2 (1-R^2)}{n-2}} \quad (18) \quad (\text{RICKER 1973})$$
 (N is het aantal bemonsteringen).

Het 95 % betrouwbaarheidsinterval van v werd berekend door S_v te vermenigvuldigen met de Student t waarde bij $N-2$ vrijheidsgraden.

Gemiddelde Coëfficiënt van Dispersie

Om op een andere manier een indruk van de verspreiding op een station te krijgen, werd de gemiddelde waarde van de coëfficiënt van Dispersie over de verschillende jaren (s^2/\bar{x}) berekend. Uit een tabel met F waarden (F_{∞}^N) kon door interpolatie berekend worden hoe groot de kans was dat de gevonden waarde duidde op een random verdeling (van Arkel, mond. komm.).

Sterfte van *Macoma balthica*

Leeftijdafhankelijke sterfte

Het optreden van een leeftijdafhankelijke sterfte werd als

volgt onderzocht:

Voor elk jaar werden alle individuen van een bepaalde jaarklasse (y) uit alle stations bij elkaar geteld. (A_y) Als van deze jaarklasse het jaar erop A_{y+1} werden gevonden dan wordt de verandering als percentage van A_y berekend volgens:

$$M = \frac{A_y - A_{y+1}}{A_y} \times 100\% \quad (9)$$

Wanneer de verandering alleen het gevolg is van sterfte, dan is dit percentage gelijk aan de Mortaliteit (M). De verandering wordt hier voor het gemak M genoemd.

De gemiddelde waarde van M (\bar{M}) werd berekend uit een aantal percentage's. Deze waren niet ieder even nauwkeurig en het was dan ook niet mogelijk de waarden van \bar{M} voor de verschillende jaarklassen zonder meer te vergelijken. Hier bood de Friedman test uitkomst. De waarden van M in een bepaald jaar kregen op volgorde van grootte een rangnummer. Was het totaal aan rangnummers van een jaarklasse T_j en het gemiddelde van de T_j waarden \bar{T} , dan kon uit $K = \sum (T_j - \bar{T})^2$ (10) worden afgeleid of er een jaarklasse was die significant afweek van het gemiddelde (de JONGE 1963).

Dichtheidafhankelijke overleving

De relatie tussen de aantalsterktes P van een groep organismen in twee opeenvolgende jaren (n en $n+1$) kan worden uitgedrukt als:

$$P_{n+1} = S \cdot P_n^d \quad (10)$$

$$\text{hieruit volgt: } \log P_{n+1} = \log S + d \log P_n \quad (11)$$

S is de fractie die overleeft ("survival" $S = 1 - M$, het geen overblijft na mortaliteit, M als fractie van 1). In een

dubbel logaritmische plot met P_{n+1} als functie van P_n kan S worden gevonden als de antilog van P_{n+1} bij $\log P_n = 0$.

De helling d geeft aan of er een dichtheidafhankelijke sterfte optreedt. Voor $d=1$ is de sterfte onafhankelijk van de dichtheid. d kan evenals v in het geval van de Taylors Power Law worden berekend door middel van de geometric mean (G.M.) methode.

Overleving op een bepaald plaats

Daar de voornoemde extrapolatie methode ter bepaling van S niet voldeed, werd de volgende methode gebruikt. Voor het gemiddelde van de waarden op de abcis ($\overline{\log P_n}$) werd de bijhorende waarde $\log P_{n+1}$ berekend. Hiervoor konden de waarden A (intercept met de ordinaat) en B (helling) van de lineaire regressie van $\log P_{n+1}$ als functie van $\log P_n$ worden gebruikt, want deze regressielijn snijdt de G.M. regressielijn op het punt ($\overline{\log P_n}, \overline{\log P_{n+1}}$) :

$$\log \overline{P_{n+1}} = A + B \overline{\log P_n} \quad (12) \quad \text{hieruit volgt}$$

$$\text{dat } \overline{S} = \frac{\overline{P_{n+1}}}{\overline{P}} = \text{antilog } A + (B-1) \overline{\log P_n} = 10^A \times \overline{P_n}^{(B-1)}$$

$$(\text{met } \overline{P_n} = \text{antilog } \overline{\log P_n}) \quad (13)$$

Korrelatie van overleving met diverse factoren

Om te onderzoeken of \overline{S} per station of per jaar gekorreleerd kon worden met abiotische factoren en met de dichtheid en groei van de populatie, zoals die ter plekke of in dat jaar werden gevonden, werd de rangkorrelatie van Spearman gebruikt (de JONGE, 1963): Alle waarden van \overline{S} en de factoren ontvangen een rangnummer. De verschillen van de rangnummers die op de stations of in de jaren gevonden worden, worden gekwadeerd

en opgeteld. Uit de aldus verkregen waarde R kan een rangkorrelatie coefficient R worden berekend volgens:

$$r_R = 1 - \frac{6R}{n(n^2-1)} \quad (14) \quad (\text{de JONGE 1963})$$

(n: het aantal paren)

Uit R kan ook de kans p worden bepaald, dat de korrelatie berust op een willekeurige rij verschillen.

Tweevoudige variantieanalyse (ANOVA)

Wanneer de gemiddelde overleving \bar{S} in een bepaald station wordt berekend zoals boven uit de getallen P_n en P_{n+1} , of simpeler uit het gemiddelde van een serie ratio's, dan wordt voorbijgegaan aan het feit dat de getallen een variatie van jaar tot jaar vertonen. Voor de berekening van \bar{S} in een bepaald jaar geldt een analoge redenering.

Wanneer met rangnummers wordt gewerkt om in T_j een maat voor de overleving te vinden verliest het getallen materiaal veel aan informatie.

Een methode die tegemoet komt aan deze bezwaren is de tweevoudige variantieanalyse (two way ANOVA).

De voorwaarden voor toepassing zijn:

- (1) De steekproef uitkomsten moeten onderling onafhankelijk zijn.
- (2) De verzamelingen waaruit de steekproeven afkomstig zijn moeten een gelijke spreiding hebben.
- (3) Binnen de steekproeven moet een normale verdeling bestaan.

De ratio's moeten additief zijn. Dit wordt bereikt door op deze getallen een arc sin $\sqrt{\quad}$ transformatie toe te passen (SNEDECOR 1956). Nu wordt aangenomen dat elke waarde van S

bestaat uit (a) een komponent μ die alle waarden van S gemeen hebben (b) een komponent ξ_i die alle waarden van S in een jaar gemeen hebben en (c) een komponent η_j die alle waarden van S op een station gemeen hebben.

Er kan met ANOVA worden gewerkt als de restwaarden (de residuele deviaties) normaal verdeeld zijn. De restwaarden kunnen worden berekend door van de getransformeerde waarden x_{ij} zowel μ (het gemiddelde \bar{x} van alle waarden) als ξ_i ($= \bar{x}_i - \bar{x}$) als η_j ($= \bar{x}_j - \bar{x}$) af te trekken. \bar{x}_i en \bar{x}_j zijn respectievelijk de gemiddelden van jaar i en station j. Van deze waarden kan een frequentieverdeling worden gemaakt die vergeleken wordt met een normale verdeling. Met een χ^2 toets kan bepaald worden of er een significant verschil bestaat. (ELLIOT 1973). Een andere manier is de additiviteitstest van Tukey. Hiervoor wordt verwezen naar SNEDECOR (1956).

Wanneer de gemiddelde overleving op een bepaald station of in een jaar als ratio bekend moet zijn, dan kan het gemiddelde van getransformeerde ratios (bijvoorbeeld x_i) teruggetransformeerd worden met de formule

$$\bar{s} = \frac{\sin^2 \bar{x}_i - \frac{1}{2}}{2(1 - 1/N)\sigma^2} + \frac{1}{2} \quad (15)$$

N = het aantal waarnemingen waarop x_i berust; σ^2 = de residuele variantie. $\sin^2 x_i$ kan worden opgezocht in de tabel van DRYBURGH et al. 1967.

De gemiddelden van de getransformeerde ratios in een station of jaar kunnen onderling worden vergeleken met een F test. Hieruit kan gekonkludeerd worden tussen welke stations of jaren significante verschillen bestaan.

Multipele lineaire Regressie

Om de oorzaken van de verschillen in overleving op te sporen werd een vergelijking tussen de gemiddelden van de getransformeerde ratios en de factoren die al eerder ter sprake kwamen bij de Spearman rangkorrelatie (zie boven). Hiervoor was het Multiple Linear Regression programma (zoals aanwezig in het Textronix 4051 statistisch pakket) te gebruiken.

Een multipele lineaire regressie veronderstelt een lineaire relatie tussen een afhankelijke variabele y (de overleving) en een set onafhankelijke variabelen (x_i) :

$$y = a_0 + a_1 x_1 + a_2 x_2 + \dots + a_k x_k \quad (16)$$

Bovengenoemd programma bepaalt de waarde van de coëfficiënten a_i (met standaardfout). Verder wordt R^2 berekend, die aangeeft hoe goed de "fit" is.

Daar een aantal factoren onderling afhankelijk waren (bv. de hoogte boven NAP en de afstand tot de kust) was het interessant om na te gaan hoe groot de R^2 bleef na weglaten van een of meer factoren. Op die manier konden de factoren worden gevonden die het sterkst gekorreleerd waren met de overleving.

IV. RESULTATEN

Ruimtelijke verspreiding van *Macoma balthica*

Coefficient van Dispersie

Het gemiddelde (\bar{x}) en de variantie (s^2) van de aantallen oudere jaars die bij de bemonstering van een station werden gevonden (Bijl I en II) staan in de Tabellen I en II (respekt. raaien en kwadraten). Hierin is ook de coefficient van Dispersie (s^2/\bar{x}) opgenomen. Zie p. 9 - 11.

Tabel IV

Mate van clustervorming per station. N: aantal waarnemingsparen. % Clustering: Percentage bemonsteringen waarbij significante clustervorming werd gekonstateerd. (zie tabellen I en II). $b (=v)$: Geometric mean: helling (zie ook tabel III). $b > 1$: Een + teken geeft aan dat v duidt op clustervorming (95% betr. int. v (Tab. III) > 1). s^2/\bar{x} : gemiddelde coefficient van Dispersie (zie tabellen I en II). p : kans dat s^2/\bar{x} duidt op een random verspreidingspatroon (F_{∞}^n toets).

Raai		N	% Clustering	$b (=v)$	$b > 1$	s^2/\bar{x}	P
	N	10	50	2.07	+	2.37	0.009
	G	10	-	1.13		1.12	> 0.25
DK	v	14	14.3	1.72	+	1.20	> 0.25
	z	16	-	1.68	+	.95	> 0.25
	tot.	30	6.7	1.56	+	1.07	> 0.25
Sl	v	14	-	1.50		1.22	0.25
	z	16	25.0	1.79	+	1.39	0.15
	tot.	30	13.3	1.68	+	1.31	0.13
	H	10	20	2.60		1.58	0.11
	K	10	30	2.22		1.50	0.13
	E	10	80	1.47		3.16	< 0.001
	B	10	10	2.42		1.52	0.12
	L	10	30	.83		1.66	0.09
	M	10	30	2.01	+	1.70	0.09
	D	10	30	1.69		2.22	0.014
	C	10	40	1.75		1.58	0.11
	F	10	-	1.60		1.06	> 0.25
	J	10	10	1.54		1.23	> 0.25
Mz	v	18	-	1.19		1.05	> 0.25
	z	20	-	1.16		.95	> 0.25
	tot.	38	-	1.16		1.00	> 0.25

Toepassing van de χ^2 methode (zie grenswaarden M.E.M.) op deze coefficienten leverde de resultaten op als vermeld in Tabel IV. In 20 van de 100 gevallen (raaien zonder N en E - zie integraal resultaat) werd een significante afwijking van 1 gevonden (in de Tabellen I en II aangegeven met *). Deze duidde altijd in de richting van een clustervorming. Bij de kwadraten was dit slechts in 2 van de 42 keren (voorjaar) het geval. Dit zou het gevolg kunnen zijn v.e. toevalskwestie. De grens van de χ^2 betrouwbaarheids interval lag namelijk bij 5%.

In 84 van de 120 getallen (raaien) werd een coefficient

van Dispersie gevonden die groter was dan 1, in 33 gevallen was zij kleiner. Volgens een teken toets (SIEGEL, 1956) was s^2/\bar{x} dan ook zeer significant groter dan 1 ($p \ll 0.00006$). Bij de kwadranten werd in 28 van de 42 gevallen (voorjaar) een coëfficiënt van Dispersie gevonden, groter dan 1. Deze ratio bleek niet significant zijn ($p = 0.044$).

Taylor's Power Law

De grafische presentatie van de regressie berekeningen waarbij $\log s^2$ werd beschouwd als functie van $\log \bar{x}$ is als Bijlage bij dit verslag gevoegd (Bijl. IV (raaien) en Bijl. V (kwadraten)). De richtings coëfficiënt van de regressie lijn door deze punten (B) staat in Tabel III. Hierin staan ook de correlatiecoëfficiënt (in het kwadraat: R^2), het geometric mean (v), de standaardfout van v (Sv), alsmede het 95 % betrouwbaarheidsinterval van v .

Volgens deze methode werd in het voorjaar in 3 van de 15 gevallen een waarde $b(v)$ gevonden die duidde op clustervorming (v signif. ($p > 0.05$) groter dan 1 - in Tabel III aangegeven met *). Deze gevallen staan ook in Tabel IV. In 14 van de 15 stations was $v > 1$. Dit was zeer significant ($p = 0.002$).

De waarden van b die met de Taylor's Power Law werden berekend zijn in het algemeen niet erg betrouwbaar.

Gemiddelde coëfficiënt van Dispersie

In Tabel IV staan zowel de gemiddelde coëfficiënt van Dispersie (zie ook Tabel I en II) als de kans (p) dat deze duidde op een random verspreidingspatroon. In 3 van de 15 gevallen was deze kans kleiner dan 5 %. Dit is vaker dan op grond van het toeval mag worden verwacht. De gemiddelde coëfficiënt van Dispersie

(voorjaar) was in alle gevallen groter dan 1 (teken toets: $p < 0,00032$).

Ruimtelijke verspreiding - Integraal Resultaat

In de raaien N, E en D leek clustervorming op te treden (Tabel IV $p < 0.05$).

De hoge s^2/\bar{x} waarde in raai D was echter alleen het gevolg van de bemonstering in 1977. De coefficient van Dispersie bedroeg daar toen 7.77 (Tabel I) door dat in één monster (nr. 3, Bijl I) aanzienlijk meer exemplaren werden aangetroffen dan in de andere monsters van die raai. Voor het overige waren er geen aanwijzingen te vinden (Tabel IV) dat er in raai D clustervorming zou optreden.

Ten aanzien van de raaien N en E moet worden opgemerkt dat zij niet in een homogeen gebied lagen. In de eerste twee stations van raai N werden vrijwel nooit *Macoma's* aangetroffen. Raai E ligt in een gebied met afwisselend slib en grof zand van platen en geulen. Hier werden vooral bij de monsters 8 (in geulen met grof zand) weinig *Macoma's* gevonden. (Bijl I). De "clustervorming" in de raaien N en E was waarschijnlijk het gevolg van dichtheidverschillen langs het traject van de raaien.

Ondanks het feit dat de dispersie coefficient in de raaien veelal groter was dan 1, is het waarschijnlijk dat *M. balthica* in qua bodem gesteldheid betrekkelijk homogene gebieden willekeurig (random) over het wad is verspreid.

De monsters van de raaien werden verkregen door samenvoeging van vijf opeenvolgende subsamples. Het is theoretisch mogelijk dat door deze wijze van bemonstering een eventuele clustervorming werd gekamoufleerd.

De waarde die aan de kwadraat resultaten toegekend kon worden is dan ook groter dan in het geval van de raai resulta-

ten : Ten eerste was het door de grootte van de kwadraten (30 x 30 m) waarschijnlijker dat in een gebied met een kleine milieu variantie werd gemonsterd. In de kwadraten werd in 66 % van de gevallen (voorjaar) een coëfficiënt en dispersie gevonden > 1 . Bij de raai was dit percentage 72 %. Ten tweede waren de monsters geen samengevoegde subsamples.

De gemiddelde coëfficiënt van Dispersie week voor de kwadraten niet significant af van 1 (Tabel IV $p > 0.05$). Op grond van de Taylors Power Law vormdende kwadraten Dk en S1 (beh. in het voorjaar) een gebied waarin clustervorming optrad ($b > 1$). Gezien de geringe betrouwbaarheid van b leek het niet verantwoord te besluiten dat dit inderdaad het geval was. Wel wees de lage waarde van p (0.13 - 0.25) in het S1 kwadrant op een mogelijk geringe mate van groepsvorming.

Er werd geen eenduidig seizoensafhankelijk verschil in de mate van dispersie gevonden.

De gemiddelde coëfficiënt van Dispersie was niet gekorreleerd met de dichtheid.

Sterfte van *Macoma balthica*

Leeftijdafhankelijke sterfte

Het totale aantal individuen van een bepaalde jaarklasse uit alle stations (berekend uit de waarden in Bijlage III) staat voor elk jaar in Tabel V. De mortaliteit (M) die hieruit berekend werd staat in Tabel VI en varieerde van 20 tot 60 % van een jaarklasse per jaar. (Van 1976 naar 1977 nam de jaarklasse 3 \rightarrow 4 toe met 8 %. Deze "negatieve" mortaliteit werd bij de berekening van \bar{M} (in Tabel VI) niet mee gerekend). Voor de laatst genoemde toename (M neg.) zou een verklaring gezocht kunnen worden in de kleine aantallen waarop M is gebaseerd. Het

Tabel V

Jaarklassterkte van v.l.n.r. 5^e jaars en ouder (5+), 4^e, 3^e, 2^e, 1^e en 0^e jaars van *Macoma balthica* in opeenvolgende jaren (vert.) in alle stations bij elkaar (aantal individuen per 15 m²). Boven de getallen staat het jaar waarin de broedval van de betreffende jaar klasse heeft plaatsgevonden.

	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77
69	415	116	102	349	424									
70	197	73	68	170	235	219								
71		162	44	101	154	157	270							
72			123	66	106	114	158	604						
73				117	52	45	91	388	207					
74					86	27	59	210	158	887				
75						68	36	116	65	349	339			
76							66	60	38	175	131	575		
77								86	41	139	98	436	574	
78									81	64	78	242	389	683

Tabel VI

Mortaliteit in % van de verschillende jaarklassen (hor.) in de verschillende jaren (vert.) zoals die berekend is uit tabel V. M: gemiddelde mortaliteit per jaarklasse, bij de berekening van \bar{M} werden de waarden met een "*" weggelaten. M gew.: gewogengemiddelde: 1-Quotient v.h. teller- en noemer totaal.

	0→1	1→2	2→3	3→4	4→5+
69	44.6	51.3	33.3	37.1	52.5
70	28.3	34.5	40.6	35.3	40.0
71	41.5	27.4	31.2	34.7	40.0
72	35.8	42.4	60.5	50.9	38.1
73	23.7	45.9	35.2	40.0	49.1
74	60.7	58.9	44.8	39.0	39.8
75	61.4	49.9	49.2	48.3	41.3
76	24.2	25.2	20.6	- 8.0*	28.9
77	32.2	44.5	20.4	54.0	37.7
\bar{M}	39.1	42.2	37.3	42.5	40.9
M gew.	41.4	44.1	36.8	40.5	43.3

geringe aantal 3^e jaars in 1976 kon een toevalskwestie zijn, die samenhang met een geringe geaggregeerde dispersie. (Berekening van het gewogen gemiddelde (M gew. Tabel VI), waarbij

geen getallen werden weggelaten gaf voor de mortaliteit van 3 → 4 en 4 + → 5 + geen afwijkende waarde). Het is niet waarschijnlijk dat er sprake was van een fout in de aflezing van jaarringen, want andere jaarklassen vertoonden in deze jaren geen verhoogde mortaliteit. Een systematische fout in het uitzoeken lag ook niet voor de hand, want dan zouden de verschillende waarden van M in 1976 sterker overeenkomen.

De gemiddelde mortaliteit per leeftijdsgroep (\bar{M}) varieerde van 37,3 tot 42.5 % (het gewogen gemiddelde van 36.8 - 44.1 %). \bar{M} was niet gekorreleerd met de leeftijd: Tussen de verschillende leeftijdsgroepen bestond geen significant verschil (Friedman test tussen 1 → 2 t/m 4 + → 5 + $K_0 = \frac{24}{9} \ll K_\alpha = 0.05 = 118$). De mortaliteit van de 0^e jaarklasse kan groter zijn geweest als gevolg van onderbemonstering.

De waarden van M werden in sterke mate bepaald door de stations waarin de grootste aantallen voorkwamen. Wel waren deze aantallen nauwkeuriger dan de aantallen die werden gevonden in de individuen armste raaien. Dit verschijnsel kon ondervangen worden door eerst percentages per station te berekenen en deze te middelen, maar in zo'n geval zouden de onnauwkeurige percentages even zwaar mee tellen.

Wanneer in een station voornamelijk jonge dieren stierven en in een andere station oudere exemplaren, dan zouden deze verschillen verdoezeld kunnen worden door sommatie van de stations.

Daar de mortaliteit gedurende het leven van *Macoma balthica* waarschijnlijk konstant was konden de verschillende jaarklassen bij elkaar geteld worden om de mortaliteit van jaar tot jaar en van station tot station te bestuderen.

Dichtheidafhankelijke overleving

Van elk station werden alle eerste en oudere jaarklassen per jaar bij elkaar geteld (P_{1+}). Zo ook alle tweede en oudere jaars (P_{2+}). (Voor basis gegevens zie Bijlage III). Hiermee werden per station 10 paren getallen verkregen (Tabel VII) P_{2+} werd dubbel logaritmisch tegen P_{1+} van het jaar er voor uitgezet en hierdoor werd de best passende rechte lijn berekend. De korresponderende grafieken zijn als bijlage bij dit verslag gevoegd (Bij. VI). De richtingscoëfficiënt van de geometric mean (G.M.) regressie met 95 % betrouwbaarheid interval staan in Tabel IX.

Er bleek nergens een significante afwijking van 1 te bestaan zodat kon worden aangenomen dat de overleving van *M. balthica* op een bepaald station niet dichtheid afhankelijk was.

Plaatsafhankelijke overleving

Door de vaak kleine korrelatie coëfficiënt (R 0,36 - 0,90) was het niet verantwoord de overleving \bar{S} door extrapolatie te berekenen. Er werd dan ook geïnterpoleerd bij $\log P_{1+}$ ($\log P_{1+}$ en de overlevingswaarde \bar{S} die hieruit resulteerde staan eveneens in Tabel IX.)

Volledigheidshalve moet hier gewezen worden op een inkonsekventie: Uit eerdere resultaten bleek dat *Macoma* waarschijnlijk random over het wad is verspreid. Om tot een normale verdeling van de waarden van P_{1+} te komen, een van de voorwaarden voor het gebruik van de G.M. methode, zouden zij dus een worteltransformatie moeten ondergaan (SOUTHWOOD 1966). Om te komen tot een waarde van \bar{S} volgens formule (13) (MEM) werd echter gewerkt met een logtransformatie. In de praktijk bleek dit geen bezwaar te zijn en was een log transformatie toegestaan (W. van Arkel, mond. meded.).

Tabel VII

Eerste en oudere jaars (1+) en tweede en oudere jaars (2+) individuen in de verschillende stations (vert.) en in de verschillende jaren (hor.). Gegevens afgeleid uit Bijl. III. Uit het gemiddelde van de waarden 1+ werd de gemiddelde dichtheid per station berekend (aantallen per m²).

Raai/ kwadr.	Jaar- klasse	Dichtheden per monster jaar										Gem. dichth.
		69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	
N	2+	(21)	7	7	14	14	9	12	21	14	26	26.0
	1+	30	10	12	27	22	13	50	23	33	(40)	
G	2+	(13)	9	3	7	6	20	12	39	38	34	35.8
	1+	15	14	5	15	27	29	79	56	57	(61)	
Dk	2+	(35)	28	24	33	30	57	35	46	81	76	68.9
	1+	45	35	27	40	75	62	86	65	121	(133)	
Sl	2+	(42)	35	35	28	23	28	24	13	20	33	58.6
	1+	98	49	56	52	57	36	44	31	56	(107)	
H	2+	(54)	42	34	27	34	45	41	54	55	38	70.9
	1+	81	58	42	50	104	58	100	70	90	(56)	
K	2+	(54)	42	48	39	21	36	18	23	13	23	57.4
	1+	93	66	61	49	79	59	41	38	50	(38)	
E	2+	(71)	50	39	20	20	31	20	16	14	35	55.4
	1+	107	75	50	45	56	59	35	21	41	(65)	
B	2+	(50)	34	34	30	20	24	20	21	18	18	43.0
	1+	72	55	42	40	46	31	40	33	39	(32)	
L	2+	(100)	94	74	66	44	21	11	21	25	22	79.2
	1+	176	133	87	70	78	45	44	28	61	(70)	
M	2	(28)	29	26	15	11	21	24	22	33	56	53.6
	1+	53	56	45	28	27	45	36	23	101	(112)	
D	2+	(56)	43	40	34	25	17	16	10	12	31	42.0
	1+	70	54	58	40	34	27	17	13	65	(42)	
C	2+	(54)	32	37	41	24	27	14	21	14	30	42.6
	1+	68	49	54	49	37	33	25	24	47	(40)	
F	2+	(20)	22	21	30	18	16	19	11	19	20	29.0
	1+	36	34	32	35	26	27	23	14	31	(32)	
J	2+	(18)	30	22	17	15	10	10	6	7	11	17.4
	1+	20	38	28	18	20	11	14	6	8	(11)	
Mz	2+	(17)	11	17	11	4	8	9	8	7	8	12.2
	1+	18	17	19	12	6	11	10	9	8	(12)	

Met de Friedman test werd een andere maat verkregen om de overleving van plaats tot plaats te onderzoeken.

De overleving S zoals die van plaats tot plaats en van jaar tot jaar werd berekend uit de getallen P_{1+} en P_{2+} het jaar erop (Tabel VII) staat in Tabel VIII. Na aan elke waarde van S in de stations van een jaar een rangnummer (1 t/m 15) te hebben

Tabel VIII

Overleving (S) op de verschillende stations (vert.) in de opeenvolgende jaren (hor.), berekend uit $P1+$ van dat jaar en de P^2+ van het jaar erop (zie tabel VII). $S = P^2+/P1+$.

Raai/ kwadr.	Overleving in de jaren								
	69	70	71	72	73	74	75	76	77
N	.233	.700	1.17	.519	.409	.923	.420	.609	.788
G	.600	.214	1.400	.400	.741	.414	.494	.679	.596
Dk	.622	.686	1.220	.750	.760	.565	.535	1.246	.628
Sl	.357	.714	.500	.442	.491	.667	.295	.645	.589
H	.519	.586	.643	.680	.433	.707	.540	.786	.422
K	.452	.727	.639	.429	.456	.305	.561	.342	.460
E	.467	.520	.400	.444	.554	.339	.457	.667	.854
B	.472	.618	.714	.500	.522	.645	.525	.545	.462
L	.534	.556	.759	.629	.269	.244	.477	.893	.361
M	.547	.464	.333	.393	.778	.533	.611	1.000	.554
D	.614	.741	.586	.625	.500	.593	.588	.923	.477
C	.471	.755	.759	.490	.730	.424	.840	.583	.638
F	.611	.618	.938	.514	.615	.704	.478	1.357	.645
J	1.500	.579	.607	.833	.500	.909	.429	1.167	1.375
Mz	.611	1.000	.579	.333	1.330	.818	.800	.778	1.000

toegekend werd het totaal van deze rangnummers (T_j) per station berekend. Deze waarde T_j staat in Tabel IX.

Uit een Friedman test bleek dat de T_j waarden zich niet volgens een toevalsverdeling gedragen (15 kolommen : $K_o = 4818,6 > K_\alpha = 0.05 = 4264$). Het is dus onwaarschijnlijk dat de overleving overal op het Balgzand gelijk is.

Om uit te zoeken of er een bepaalde milieufactor aansprakelijk gesteld kon worden voor de verschillen in overleving werden de beide waarden \bar{S} en T_j gebruikt in een Spearman rangkorrelatie (de JONGE, 1963). Zij werden vergeleken met:

- (1) de afstand van het station tot de Zuid West kust
waar de broedval plaats vond
- (2) de hoogte t.o.v. NAP van het station
- (3) het slibgehalte van het station

Bovendien werden \bar{S} en T_j gekorreleerd met:

(4) de dichtheid van de jaarklassen 1+

(5) de groei van *M. balthica* op deze stations. (BEUKEMA et al. 1977). Helaas zijn al factoren ook onderling gekorreleerd.

Voor de dichtheid werd het gemiddelde gebruikt van de waarden P1+ in Tabel VII. Voor (1) t/m (5) zie Tabel IX.

Tabel IX

Plaatsafhankelijke overleving. d: richtingscoëfficiënt van de Geometric Mean regressie van log P2+ als functie van log P1+ met 95% betrouwbaarheidsinterval. Bij dichtheidsafhankelijkheid van de overleving : $d \neq 1$. $\log \bar{P1+}$: het gemiddelde van de logaritmen van de P1+ waarden in tabel VII. \bar{S} : De overleving berekend met de G.M. methode, per station. Tj : Rangnummertotaal : een maat voor de overleving per station. Afst. kust, Hoogte (in dm. t.o.v. NAP) en Slib : zie tekst. Dichtheid : Gemiddelde van de waarden 1+ in tabel VII. Groei : Gemiddelde lengtetoeename tijdens het 2^e groeiseizoen van een standaard dier met een lengte van 6 mm aan het begin van het groeiseizoen (naar BEUKEMA et al. 1977).

Raai Kwa- draat	d	95% betr. int. d	$\log \bar{P1+}$	\bar{S}	Tj	Afst. kust	Hoogte	Slib	Dicht- heid	Groei
N	.851	.215-1.487	1.336	.581	69	.5	+1.9	29.8	26.0	4.36
G	1.048	.549-1.547	1.388	.548	67	.6	-.7	21.4	35.8	4.72
Dk	.930	.418-1.442	1.748	.744	103	1.0	-3.0	9.9	68.9	5.48
Sl	.978	.280-1.676	1.705	.504	49	1.3	-1.0	2.8	58.6	5.92
H	.718	.295-1.141	1.842	.580	70	1.5	-4.0	7.7	70.9	5.42
K	1.506	.697-2.315	1.758	.469	47	2.5	-4.6	4.7	57.4	6.60
E	.943	.465-1.421	1.695	.504	50	3.4	-4.2	4.2	55.4	6.40
B	1.199	.735-1.663	1.632	.565	61.5	3.5	-5.4	5.8	43.0	6.48
L	1.288	.292-2.284	1.774	.563	52.5	4.0	-3.8	6.2	79.2	6.16
M	1.128	.443-1.813	1.637	.550	65	5.0	-4.8	1.4	53.6	6.00
D	.890	.638-1.142	1.563	.615	84.5	6.0	-6.7	2.0	42.0	5.92
C	1.095	.505-1.685	1.609	.616	80.5	5.8	-7.0	2.2	42.6	5.80
F	.902	.169-1.635	1.443	.683	93	8.0	-4.6	1.9	29.0	5.76
J	.892	.318-1.466	1.195	.803	92.5	9.5	-7.5	0.8	17.4	5.24
Mz	.995	.236-1.754	1.058	.755	95.5	10	-7.0	0.2	12.2	5.82

De S waarden waren positief gekorreleerd met de afstand tot de kust ($r_R = .528$ $P_{\text{tweez.}} < 0.05$) en negatief met de hoogte van het wad ($r_R = -.480$ $0.05 < p < 0.10$). Er was een slechte korrelatie met het slibgehalte ($r_p = -.124$). Zowel met de dichtheid als de groei bestond een negatieve korrelatie

(respektievelijk $r_R = -.528$ en $r_R = -.533$, $0.02 < p < 0.05$).

De T_j waarden waren minder goed gekorreleerd met de afstand en de hoogte (respektievelijk $r_R = .396$ en $.453$ $p > 0.10$) en slecht met het slibgehalte ($r_R = .268$ $p > 0.10$). De negatieve korrelatie met de dichtheid was minder goed ($r_R = .482$ $0.05 < p < 0.10$), maar de negatieve korrelatie met de groei was beter ($r_R = .606$ $0.02 < p < 0.05$).

Voor wat betreft de abiotische factoren kan gekonkludeerd worden dat een grote afstand tot de kust en in mindere mate een lage positie van een station samen gingen met een hoge overleving. Een kleine overleving werd gevonden bij hoge dichtheden en op stations met een sterke groei. (Beide zijn sterk gekorreleerd met de afstand tot de kust en nivo in de getijdenzone). Er is dus geen eenduidige oorzaak aanwijsbaar.

Jaarafhankelijke overleving

De overleving van jaar tot jaar werd op analoge wijze onderzocht. De rangnummers werden nu aan de jaren van een station toegekend. De Friedman test die uitgevoerd werd op de totalen van een jaar (T_j , Tabel X) wees uit dat er significante verschillen bestonden in overleving ($K_o = 2142.5 > K_{\alpha} = 0.05 = 1745$). De overleving op het Balgzand was dus niet elk jaar gelijk.

Omdat bekend is dat *Macoma* een verhoogde sterfte vertoont bij een water temperatuur hoger dan 20°C (de WILDE, 1975), werden de T_j waarden in een Spearman rangkorrelatie vergeleken met de volgende factoren:

- (1) Het aantal zomerse dagen
- (2) Het aantal tropische dagen

en bovendien met

(3) De dichtheid van de jaarklassen 1+ (total 1+ horizontaal Tabel VII)

(4) De groei van *M. balthica* in deze jaren.

Voor deze waarden zie Tabel X.

Tabel X

Jaar afhankelijke overleving. T_j: rangnummertotaal : een maat voor de overleving. Zom. d. : aantal dagen per jaar met een max. temperatuur boven de 20°C. Trop. d. : aantal dagen per jaar met een max. temperatuur boven de 25°C. (Zom. d. en Trop. d. : zie Bijlage VII). Dichtheid: Gemiddelde waarde van de aantallen eerste jaars en ouder als genoemd onder 1+ in tabel VII, (per jaar). Groei : als in tabel IX, maar nu per jaar (naar BEUKEMA et al. 1977). \bar{S} : gemiddelde overleving in een bepaald jaar (gem. uit Tabel VIII).

Jaar	T _j	Zom.d.	Trop.d.	Dichtheid	Groei	\bar{S}
68					6.1	
69	59	46	15	65.5	5.26	.574
70	87.5	45	2	42.9	5.38	.632
71	90	38	2	41.2	5.28	.750
72	58	19	1	38.0	5.70	.532
73	72	45	9	46.3	5.52	.606
74	69	18	2	36.4	5.15	.586
75	60	49	11	42.9	6.50	.537
76	104	64	16	30.9	6.01	.815
77	75.5	23	1	53.9	5.17	.657

De korrelatie tussen T_j, een maat voor de overleving en het aantal zomerse of tropische dagen was slecht (respektievelijk $r_R = .271$ en $r_R = .179$ $p > 0.10$). Er werd nog getracht om verschillen in overleving te verklaren door te kijken naar de maanden waarin de meeste warme dagen vielen (zie Bijl. IX). Het was namelijk voorstelbaar dat een serie warme dagen in het begin van de zomer minder effect sorteerde dan zo'n periode in augustus. Dit in verband met de nog koude zeewater temperaturen in de vroege zomer. Dit levende niets op.

De negatieve korrelatie tussen T_j en de dichtheid was ook niet significant ($r_R = -.317$). De korrelatie met de groei (uit Beukema, 1977) was erg slecht ($r_R = 0.00$). De korrelatie met de

groei in het jaar ervoor was echter beter ($r_R = .267$). Vanaf 1972 is er zelfs een korrelatie tussen T_j en de groei in het jaar ervoor met een p van 0.10 ($r_R = 0.9$).

De mogelijkheid dat de verschillen in overleving van jaar tot jaar werden veroorzaakt door fluctuaties in de aantallen predatoren (vogels) en of parasieten komt in de discussie ter sprake.

Tweevoudige variantieanalyse (ANOVA)

Voor de uitvoering van de variantieanalyse werd een programma van het Tektronix 4051 Graphic System gebruikt. De informatie die op het display zichtbaar werd gemaakt, werd omgezet in een hard copy vorm die als bijlage (X) bij dit verslag's is gevoegd.

De overlevingsratios S in Tabel VIII werden omgezet door middel van een arc $\sin \sqrt{\quad}$ transformatie. De getallen die groter of gelijk waren aan 1 werden hiertoe teruggebracht tot 0,99999.

Nadat de gemiddeldes van de jaren en stations alsmede van het totaal bekend waren werd voor elke getransformeerde overlevingswaarde de residuele deviatie berekend. Deze waarden bleken niet geheel normaal verdeeld te zijn ($\chi^2 = 23.12$, terwijl $\chi^2_{.99} = 21.67$, dan $p < 0.01$). Volgens de nonadditiviteits test van Tukey bestond er echter weinig twijfel tenaanzien van de additiviteit. ($F_{111}^1 = 1,40$, terwijl $F_{0.95} = 3.92 \rightarrow p > 0.05$). Hieruit bleek ook dat de juiste transformatie was toegepast.

De gemiddelde waarden per jaar en per station werden terug getransformeerd. Deze waren vrijwel gelijk aan de ratio-gemiddelden in Tabel VIII. Daar de waarde van \bar{S} (Tabel IX) het voordeel hebben dat P_{2+}/P_{1+} niet teruggebracht behoefde te worden tot 0.99999 indien ≥ 1 werd hieraan de voorkeur gegeven.

Tabel XI

Vergelijking van de overleving in de verschillende stations (Anova - F test) na arc sin $\sqrt{\quad}$ transformatie. De waarden geven de kans p aan dat de stations niet van elkaar verschillen. Sign. : Het aantal malen dat een station significant ($p < 0.05$) van een ander station afwijkt.

Raai/ kwadr.	N	G	Dk	Sl	H	K	E	B	L	M	D	C	F	J	M _Z
G	.562														
Dk	.222	.073													
Sl	.187	.457	.012												
H	.513	1	.062	.503											
K	.097	.276	.004	1	.310										
E	.199	.480	.013	1	.527	1									
B	.316	1	.027	1	1	.505	1								
L	.212	.501	.014	1	.549	1	1	1							
M	.628	1	.089	.401	1	.236	.422	.603	.442						
D	1	1	.144	.280	1	1	.297	.447	.313	1					
C	1	1	.149	.272	1	.150	.289	.436	.305	1	1				
F	.573	.254	.509	.061	.225	.027	.066	.119	.071	.296	.421	.431			
J	.057	.014	.489	.0015	.011	.0005	.0017	.004	.0019	.0177	.033	.034	.177		
Mz	.054	.013	.474	.0014	.011	.0004	.0016	.004	.0018	.0166	.031	.032	.170	1	
Sign.	0	2	5	3	2	4	3	3	3	1	2	2	1	10	10

Vergelijking van de overleving in de verschillende stations (F test) leverde een resultaat op als in Tabel XI. Uit het aantal andere stations waar mee een station significant verschilt bleek dat de kwadraten Dk en Mz alsmede raai J een nogal afwijkende (hoge) overleving hadden. Raai K week nogal af door zijn lage overleving. De betrouwbaarheid van de bemonsteringen kan worden getoetst aan de stations die dicht bij elkaar lagen (G en H, E en B, D en C en J en Mz). Zij vertoonden een sterke onderlinge overeenkomst.

Uit een dergelijke vergelijking van de jaren onderling bleek dat 1976/77 en in mindere mate 1971/72 gekenmerkt waren door een relatief hoge overleving (Tabel XII).

Multipele Lineaire Regressie

De station gemiddelden van de overlevingswaarden na arc sin $\sqrt{\quad}$ transformatie werden beschouwd in een lineaire regres-

Tabel XII

Vergelijking van de overleving in de verschillende jaren, overigens als tabel XI.

Jaar	69/70	70/71	71/72	72/73	73/74	74/75	75/76	76/77	77/78
70/71	.252								
71/72	.015	.186							
72/73	1	.153	.0066						
73/74	.571	.562	.058	.394					
74/75	.635	.501	.047	.447	1				
75/76	1	.171	.0078	1	.427	.483			
76/77	.0006	.018	.284	.0002	.0034	.0026	.00025		
77/78	.164	1	.281	.094	.408	.358	.106	.033	
Signif.	2	1	4	2	1	2	2	7	1

sie als funktie van de factoren die al ter sprake kwamen bij de Spearman rangkorrelatie. De dichtheidswaarden werden omgezet volgens een $\sqrt{\quad}$ transformatie, omdat eerdere resultaten wezen op een random verspreiding.

De "best fit" korrelatie met alle factoren had een coëfficiënt R van 0.85. De gekombineerde korrelatie met de factoren afstand tot de kust en groei was 0.83, maar weinig minder.

De korrelatie van de overleving met de afzonderlijke factoren gaf een resultaat te zien vergelijkbaar met de Spearman rangkorrelatie (Bijl. IX, en Tabel XIII korrelatiematrix). De sterkste korrelatie was een negatieve met de dichtheid: $r = -0.687$. Er bleek echter ook een sterke korrelatie van de dichtheid met de faktor afstand tot de kust te bestaan ($r = .61$). De korrelatie tussen overleving en dichtheidhoefde dus niet het gevolg van een direkt verband te zijn. In combinatie met de faktor afstand tot de kust of groei was de korrelatie van de dichtheid met de overleving relatief klein (respektievelijk 0.73 en 0.70). In figuur 2 is het verband tussen overleving en de faktor afstand van het station tot de kust grafisch uitgezet.

Tabel XIII

Multipele Lineaire Regressie : korrelatiematrix factoren als in Tabel IX.

	Overl.	Afst. kust	Hoogte	Slib	Dichtheid
Afst. kust	.608				
Hoogte	-.329	-.795			
Slib	-.104	-.660	.832		
Dichtheid	-.687	-.615	.191	-.074	
Groei	-.429	-.214	-.535	-.738	.418

Een restrictie die gemaakt moest worden ten aanzien van de Multipele lineaire regressie, is dat factoren die van belang zouden kunnen zijn niet altijd als zodanig herkend behoeven worden als ze te onnauwkeurig bekend zijn.

V. DISKUSSIE

Ruimtelijke verspreiding van *Macoma balthica*

Aggregatie of clustervorming komt bij mariene benthische evertibrata veel voor (HEIP 1975), maar is bij verscheidene tweekleppigen niet gevonden. Dit zou verband kunnen houden met het ontbreken van kopulatiegedrag (het zoek proces waar mee dat gepaard gaat kan namelijk aanleiding geven tot clustervorming) en met het feit, dat de eieren niet in groepjes worden afgezet. Veel bivalven vertoonen een random of willekeurige dispersie (Connel 1956, Koster 1968, Jackson 1968, Levinton 1972 in Heip 1975). Als Bivalven toch in groepjes worden aangetroffen dan kan nogal eens een verklaring gevonden worden in de bescherming van broed of in een associatie met andere Evertibrata die Clusters vormen (Bijvoorbeeld Lie 1968, en Franz 1973 bij *Mysella* in Heip 1975). *Tellina tenuis* da Costa vormt één van de zeldzame gevallen waarbij zelfs een meer regelmatige

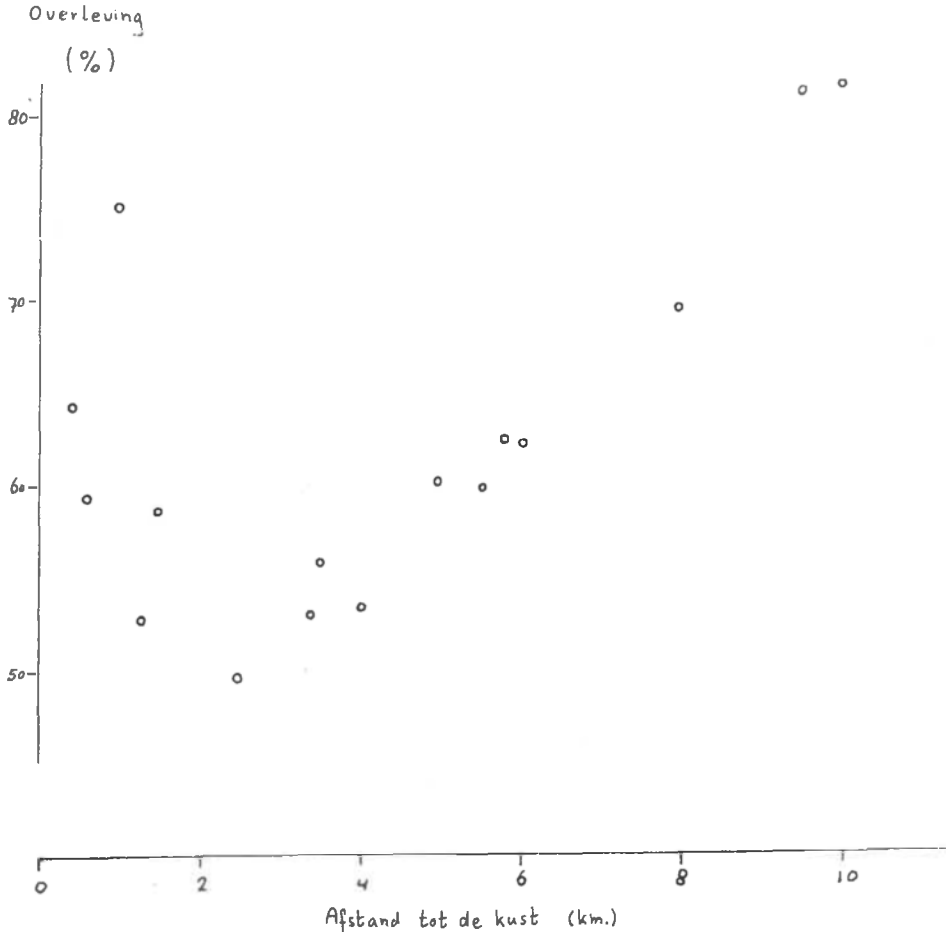


Fig. 2. Overleving (Gemiddelde van $\arcsin\sqrt{\quad}$ getransformeerde waarden in opeenvolgende jaren - teruggetransformeerd) in % per jaar van 1^e en oudere jaars individuen van *Macoma* als functie van de afstand tot de kust van de stations.

(of uniformere) verdeling dan random wordt aangetroffen (Holme 1950 in Heip 1975). Die zou het gevolg van voedselcompetitie kunnen zijn: *Tellina tenuis* heeft als deposit feeder een voedsel territorium. Ook Wilson (1977) vond bij deze soort een random verspreiding met een neiging tot uniformiteit. Bij de verwante *Tellina fabula* werd door Wilson echter een random patroon

met een neiging tot clustervorming gevonden. Suspension feeders komen meer dan deposit feeders voor in een random of geaggregeerde vorm (Wilson, 1977). BEUKEMA (1976) vond ook een sterkere clustervorming bij suspension feeders dan bij deposit feeders.

Bij *Macoma balthica* mag dus een random verspreidingspatroon worden verwacht met bij hoge dichtheden mogelijk een neiging tot een meer regelmatige verdeling. Het random verspreidingspatroon werd inderdaad gevonden. Bij de hoogste dichtheden werd echter geen neiging tot een regelmatige verdeling waargenomen. Misschien was de dichtheid hiervoor te klein (zelden meer dan 20 ouderejaars *Macomas* per 0,1 m²). Bovendien blijkt *Macoma* zich op het Balgzand lang niet altijd als deposit feeder te gedragen (HUMMEL, pers. meded.). Dat er in een aantal gevallen een neiging tot clustervorming bestond hangt waarschijnlijk samen met heterogeniteiten in het milieu (zie ook Resultaten raai N en E). De kans hierop is veel groter dan in het geval dat aangrenzende monsters worden gestoken. In de kwadraten werd inderdaad minder vaak een clustervorming aangetroffen dan in de raaien.

Sterfte van *Macoma balthica*

Leeftijdafhankelijke sterfte

De sterftes \bar{M} die werden gevonden kwamen goed overeen met de 40 % die van der BIJ (1973) berekende voor het Malzwin en het Molengat. Voor het "Sluisje" noemde van der BIJ (1973) een sterfte van juvenielen en oudere jaars *Macoma's* van respectievelijk 45 en 60 %, maar het was niet zeker dat dit verschil werkelijk bestond. Bovendien stammende gegevens van van der BIJ uit de maanden mei - september. Uit de resultaten van dit onder-

zoek bleek dat de mortaliteit waarschijnlijk onafhankelijk was van de leeftijd, hoewel het mogelijk bleef dat dit niet altijd het geval hoefde te zijn op de afzonderlijke stations.

Om te voorkomen dat informatie over leeftijdafhankelijke sterfte verloren ging door het optellen en middelen van verschillende stations en jaren was een 3voudige variantieanalyse wellicht beter geweest. Daarmee zou het effect van plaats en tijd op de overleving van de verschillende jaarklassen kunnen worden onderzocht. De getallen van de afzonderlijke jaarklassen per station en per jaar waren hiervoor echter te klein.

Dichtheidafhankelijke overleving

Per station werd geen dichtheidafhankelijke sterfte waargenomen. Het is mij niet bekend of er andere onderzoekers zijn die hierover gegevens voor *Macoma* verstrekken. Daar er ook geen dichtheidsafhankelijke dispersie werd gevonden lag het voor de hand dat ook dit te maken had met het ontbreken van een intraspecifieke voedsel concurrentie. De afgelopen 10 jaar kwamen op het Balgzand nergens hogedichtheden van oudere jaars (1+) *Macoma's* voor.

Plaatsafhankelijke overleving - integrale discussie

De verschillen in overleving tussen de stations waren niet aan het toeval toe te schrijven. Er bleek een significante ($p < 0.05$) positieve korrelatie te bestaan met de afstand tot de kust. Hieruit zou gekonkludeerd kunnen worden dat het gunstig was voor *Macoma* om te emigreren uit de broedvalgebieden van het hoge slikwad. Toch lag de zaak niet zo eenvoudig. De overleving in de raaien N en G op het hoge slikwad was niet bepaald laag. In het Dk kwadraat werd zelfs de op twee na groot-

ste overleving gevonden. Dit laatste kan echter als volgt worden verklaard: Het Dk kwadraat lag in een kom en het was daarom niet denkbeeldig dat het hoge "overlevingspercentage" wat hier werd gevonden gedeeltelijk te wijten was aan het inspoelen van volwassen *Macomas*. Een aanwijzing hiervoor, vormen de vondsten van tweekleppigen in het "Dijk" kwadraat met een groeipatroon, dat niet op deze monsterplaats kon zijn ontstaan (BEUKEMA, mond. meded.). Voor wat betreft immigratie over korte afstand vermelden BRAFIELD & NEWELL (1961) en YOUNGE & THOMPSON (1976) dat *Macoma* over het oppervlak kan kruipen (decimeters per dag). Parasieten die een warmbloedige tussen-gastheer (vogels) nodig hebben kunnen *Macoma* hiertoe "dwingen". (SWENNEN, 1974). Onder deze omstandigheden zal een dunne waterlaag in combinatie met een sterke wind voldoende kunnen zijn om te resulteren in een transport over vele meters per dag naar beschutte plaatsen op het wad. Dergelijke rollende *Macoma*'s zijn ook weleens waargenomen (BEUKEMA, mond. meded.). Het is niet waarschijnlijk dat een dergelijk verschijnsel ook de oorzaak is geweest van de hoge overlevingsratio's op het lage wad. *Macoma* zou daar eerder worden ingevangen in de geulen dan bijvoorbeeld op het Malzwin kwadraat of de J raai. Voor de kokkel *Cerastoderma edule* vond KRISTENSEN (1957) een transport van de platen naar de geulen.

De overleving op het hoge slikwad was even groot of iets groter dan op de meeste stations op het Balgzand. Alleen in de stations het verst uit de kust (F, J en Mz) was de overleving relatief hoog. Wil de emigratie van eerste jaars *Macoma*'s van uit het hoge slikwad voordelig zijn ten aanzien van de overleving, dan zou hier voor een transport afstand van ten minste 6 km nodig zijn. Dergelijke transport afstanden bij de wintermigratie van dieren van een half jaar oud zullen bij *Macoma*

veel voorkomen (de VLAS 1973). Het is echter niet bekend of de overleving van *Macoma* op het hoge slikwad kleiner zou zijn geweest als de migratie niet zou hebben plaatsgevonden. Dit kan wellicht onderzocht worden door jaren met een sterke en zwakke migratie met elkaar te vergelijken en of door kunstmatig de dichtheid plaatselijk te vergroten.

Dat er bij hoge dichtheden geen grote sterfte optrad wanneer er binnen een station werd gekeken kwam al eerder ter sprake. Dat op de stations met de hoogste dichtheid een lage overleving werd aangetroffen, was waarschijnlijk het gevolg van andere factoren, die ook met de afstand tot de kust gekorreleerd waren.

BEUKEMA et al. (1977) vermelden een afname van de primaire produktie, chlorofyl a en het slibgehalte bij toename van de afstand tot de kust. Onder de kust was tweemaal zoveel voedsel op het wad aanwezig als bij de zandige rand van het Balgzand. Anderszins nam de onderdempelingstijd, de tijd waarin *Macoma* zich kon voeden, toe bij een grotere afstand tot de kust. Door combinatie van deze twee factoren, hoeveelheid voedsel en tijd om dit voedsel te konsumeren, vonden BEUKEMA et al. (1977) een verklaring voor de optimale groei van *Macoma* op een afstand van 2 tot 4 km van de kust.

De resultaten van dit onderzoek wijzen op een duidelijke negatieve korrelatie tussen groei en overleving. Wellicht zijn het dezelfde factoren als aangevoerd door BEUKEMA et al. (1977) die via de groei verantwoordelijk zijn voor de verschillen in overleving. LAMMENS (1967) vond door vergelijking van geografisch zeer verschillende gebieden, dat snelle groeiers eerder sterven dan langzaam groeiende *Macoma*'s. Dit kwam overeen met de "groei kompensatie" die in *Notovola meridionalis* werd aange-

troffen (FAIRBRIDGE, 1952 in LAMMENS, 1967).

Verder kunnen factoren als predatie en parasitisme niet verwaarloosd worden. Hiervan kan slechts een ruw beeld worden geschetst: De grootste hoeveelheid parasieten worden bij de kust aangetroffen (bijvoorbeeld SWENNEN & CHING, 1974). Dit geldt ook voor een aantal predatoren zoals de bergeend, wulp, kanoetstrandloper en tureluur. De predatie door zeeeeden en eidereeden die vanaf het oppervlak van het water fourageerden is juist het grootst in de laag gelegen gedeeltes in het Balgzand. (SWENNEN mond. meded.). Wanneer een zoekbeeld voor *Macoma* ontstaat dan kan daarmee de dichtheidsafhankelijke overleving (bij vergelijking tussen de stations) worden verklaard.

Jaarafhankelijke overleving

Er bleek alleen een mogelijk positief verband te bestaan tussen de groei in een jaar en de overleving het jaar erop. Waarschijnlijk is een sterke groei een indicatie voor een goede voedingstoestand, waardoor *Macoma* het jaar erop beter bestand is tegen nadelige invloeden van het abiotische en biotische (parasieten) milieu. De overleving is dan te korreleren met verschijnselen die zich het jaar er voor hebben afgespeeld. (zie BEUKEMA et al. 1977).

Wellicht zijn de significante verschillen in overleving van jaar tot jaar te wijten aan verschillen in predatiedruk. Deze zullen weer afhankelijk zijn van de temperatuur e.d. maar ook van de dichtheid van andere bentische prooi organismen; Als een vogel door het schaarse voorkomen van zo'n prooi overschakelt op *Macoma*, dan zal hiervoor een zoekbeeld kunnen ontstaan, zodat een verhoogde mortaliteit in de populatie teweeggebracht kon worden.

Een aanwijzing hiervoor wordt gevonden wanneer de overleving van *Macoma* wordt vergeleken met de biomassa van kokkels (*Cerastoderma*) in een bepaald jaar. Dit levert een positieve korrelatie (SPEARMAN rangkorrelatie) op wanneer de volgende jaarklasse combinaties van de kokkel worden beschouwd: broed + $2^e j.$ + $3^e j.$, $r_R = 0.82$ ($p < 0.02$), $2^e j.$ + $3^e j$ en $2^e j$ + 3^e + ouder, $r_R = 0,72$ ($p < 0.05$). Van de afzonderlijke jaarklassen wordt alleen een zwak significante positieve korrelatie gevonden met de jaarklasse 2, $r_R = 0.65$ ($p < 0.10$). Met andere woorden, wanneer er veel kokkels zijn, is de sterfte van *Macoma* kleiner. Dit zou het gevolg kunnen zijn van predatie door de scholekster (*Haematopus ostralegus*). Hiervan is bekend dat overgeschakeld wordt op *Macoma* als *Cerastoderma* in onvoldoende mate beschikbaar is. (HANCOCK, 1971). De overleving van *Macoma* varieert van 53,2 tot 81,5% per jaar (Tabel X). Wanneer de sterfte van *Macoma* in een bepaald jaar met 30% zou zijn verhoogd a.g.v. Scholekster predatie, dan zouden deze vogels het volgende moeten eten: Asvry Drooggewicht *Macoma* 2 g m^{-2} , Oppervlak van de platen van het Balgzand 50 km^2 , de hoeveelheid gepredeerde *Macoma* is dus $0,3 \times 2 \times 50 \times 10^6 \text{ g} = 3 \times 10^7 \text{ g. jr}^{-1}$. De consumptie van een scholekster is $30 \text{ g A.D.G. dag}^{-1} = 11 \times 10^3 \text{ g jr}^{-1}$. Per jaar fourageren gemiddeld 10^4 scholeksters op het Balgzand (BOER et al. 1970), de totale consumptie is dus $11 \times 10^7 \text{ g jr}^{-1}$. Door zijn dieet voor ongeveer een kwart te laten bestaan uit *Macoma* is *Haematopus* dus potentieel in staat om een extra sterfte van 30 % van de populatie van *Macoma* te veroorzaken.

Overleving : betekenis

Tenslotte zou ik willen vermelden dat de overleving van een soort niet het enige criterium is waaraan succes kan worden

afgemeten. Het is niet onmogelijk dat "snelle groeiers" een hogere eiproduktie zouden bezitten dan "lange overlevers". In dat geval zou *Macoma* niet helemaal tot de rand van het Balgzand hoeven te migreren om een wezenlijke bijdrage te kunnen leveren aan de vergroting van zijn nakomelingschap. Infectie met parasieten kan overigens tot sterfiteit leiden, zodat migratie alleen al hierom van nut kan zijn.

VI. LITERATUUR

- ANGEL, H.H. & M.V. ANGEL, 1967. Distribution pattern analysis in a marine benthic community.-Helg. Wiss. Meeresunters. 15: 445-454.
- BEUKEMA, J.J., 1976. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea.-Neth. J. Sea Res. 10: 236-261.
- BEUKEMA, J.J., G.C. CADEE & J.J.M. JANSEN, 1977. Variability of the growth rate of *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea in relation to availability of food. In: Keegan, B.F., P.O. Ceidigh & P.J.S. Boaden (ed.): Biology of benthic organisms. Pergamon Press. Oxford, N.Y. pp. 69-77.
- BEUKEMA, J.J., W. de BRUIN & J.J.M. JANSEN, 1978. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea: long-term changes during a period with mild winters.-Neth. J. Sea Res. 12: 58-77.
- BLACKMAN, G.E., 1942. Statistical and ecological studies on the distribution of species in plant communities I. Dispersion.-Ann. Bot. Lond. N.S. 6: 351-370.
- BOER, P. et al., 1970. Het Balgzand, bedreigd gebied. Wet. Meded. K.N.N.V. VOL. 86.
- BRADFIELD, A.E. & G.E. NEWELL, 1961. The behaviour of *Macoma balthica* (L.).-J. Mar. Biol. Ass. U.K. 41: 81-87.
- BIJ, R.J. van der, 1973. Leeftijdssamenstelling van enkele *Macoma*-populaties in Noord- en Waddenzee. Verband tussen zeewatertemperatuur en jaarklassesterkte. Intern Verslag Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel 1973-10: 1-22. (mimeo).
- DRYBURGH, J.R., J.A. THOMSON & D.F. ALDERDICE, 1967. Extended tables of the transformation $Q = 2 \arcsin \sqrt{x}$. Techn. Rep. 45 v.d. Fish. Res. Board of Canada.
- ELLIOT, J.M., 1973. Some methods for the Statistical analysis of samples of Benthic Invertebrates (2nd ed.) Scientific Publication No. 25 of the Freshwater Biological Association.
- HANCOCK, D.A., 1971. The role of predators and parasites in a fishery for the mollusc *Cardium edule* L. In: den Boer, P.J. & G.R. Gradwell (ed.). Dynamics of Populations: 419-439, Centre for Agricultural Publishing and Documentation Wageningen.
- HEIP, C., 1975. On the significance of aggregation in some benthic marine invertebrates. Proc. 9th. Europ. Mar. Biol. symp. Harold Barnes (ed.) Univ. Press Aberdeen pp. 527-538.

- JONGE, H. de, 1963. Inleiding tot de medische statistiek I (2nd.). Verh. Ned. Inst. prev. Geneesk. 41: 1-421.
- KRISTENSEN, I., 1957. Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea.-Arch. Néerl. de Zool. 12: 351-453.
- LAMMENS, J.J., 1967. Growth and reproduction of a tidal flat population of *Macoma balthica* (L.).-Neth. J. Sea Res. 3: 315-382.
- RICKER, W.E., 1973. Linear regressions in fishery research.-J. Fish. Res. Board Can. 30: 409-434.
- SHAW, W.N., 1965. Seasonal setting patterns of Five Species of Bivalves in the Fred Avon River, Maryland.-Chesapeake Science 6: 33-37.
- SIEGEL, S., 1956. Nonparametric statistics for the behavioural sciences. Mc Graw Hill, New York.
- SNEDECOR, G.W., 1956. Statistical Methods (5th ed.). The Iowa State University Press, Ames. Iowa.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1966. Ecological methods. Methuen & Co. Ltd. London.
- SWENNEN, C. & H.L. CHING, 1974. Observations on the trematode *Parvatrena affinis*, causative Agent of crawlingtracks of *Macoma balthica*.-Neth. J. Sea Res. 8: 108-115.
- VLAS, J. de, 1973. Migratie via getijstroom van jonge nonnetjes *Macoma balthica* L., op en rond het Balgzand. Intern Verslag Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel 1973-14: 1-30.
- WILDE, P.A.W.J. de, 1975. Influence of temperature on behaviour, energy metabolism, and growth of *Macoma balthica* (L.). Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp., Harold Barnes (ed.) Aberdeen University Press: 239-256.
- WILSON, J.G., 1977. The distribution of two closely related species of *Tellina* (*T. tenuis* da Costa & *T. fabula* Gmelin)-Progress in underwater science 2 M.S.: 35-45.
- YOUNGE, C.M. & T.E. THOMPSON, 1976. Living Marine Molluscs. William Collins Sons & Co. Ltd. London e.o.

