AANTALLEN, VERDELING, GROEI EN VOEDSELOPNAME VAN TWEE GRONDELSOORTEN OP HET BALGZAND IN 1975 EN 1976

M. VAN DER GAAG

nterne verslagen
ederlands Instituut voor Onderzoek der Zee
exel
977-9

12812 | 11.675

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 NIOZ *texel*

AANTALLEN, VERDELING, GROEI EN VOEDSELOPNAME VAN TWEE GRONDELSOORTEN OP HET BALGZAND IN 1975 EN 1976*

door

M. VAN DER GAAG

INHOUD

Inleiding 3

I. Bepaling van de efficiency van het gebruikte standaardnet 4
Methode 4
Resultaten 5
Discussie 7

II. Bemonstering op het Balgzand
Methode 9
Resultaten
A. *P. microps*
a. Aantallen 10
b. Verspreiding over het Balgzand 10
c. Groei van 0-*P. microps* op het Balgzand 11
B. *P. minutus*
a. Aantallen 13
b. Verspreiding over het Balgzand 14
c. Groei 14
C. Aantallenverhouding *P. microps/P. minutus* op het Balgzand
a. Inleiding 15
b. Resultaten 16
D. Discussie 17

III. Voedselopname
A. Inleiding 21
B. Bepaling van de voedselopname in het veld 22
a. Resultaten 23
b. Discussie 25
C. Laboratoriummetingen
a. Methoden 26

*Intern verslag over werkzaamheden verricht als doctorale studie in het tijdvak 1975-1976 aan het NIOZ te Texel onder begeleiding van Dr. J.J. Zijlstra en Dr. M. Fonds

b. Groei, discussie 31
c. Voedselopname, discussie 32
IV. Biomassa, voedselopname en conversie van *P. microps* op het Balgzand 39
a. Methode 39
b. Resultaten 40
c. Discussie 41
Literatuur 44
Tabellen
Figuren

DANKWOORD

Met dank aan Dr. J.J. Zijlstra en Dr. M. Fonds voor hun begeleiding van het onderwerp. Tevens wil ik al diegenen danken die mij geholpen hebben bij de uitvoering van het praktische werk, met name Hans Witte, Rob Dapper, John van Lissa, Peter v.d. Puyl, het havenpersoneel en al diegenen die het zegennet aan de grond hielden. Ik ben Rob Dapper en Lidy Everhardus zeer erkentelijk voor het bewerken van de computergegevens in 1975, resp. het uittypen van dit manuscript.

INLEIDING

In het kader van het NIOZ-onderzoek van de voedselketens in het benthische ecosysteem van de westelijke Waddenzee, werd aandacht besteed aan de funktie van vissen als predatoren en voedselproducenten in het Balgzandgebied. Na eerder soortgelijk onderzoek aan schol, *Pleuronectes platessa* (KUIPERS, 1973), werd in 1975 en 1976 gekeken naar de produktie en voedselopname van grondels (VAN BEEK, 1976). Twee soorten grondels komen in de Waddenzee in zodanige hoeveelheden voor, dat zij enigszins invloed hebben op de voedselconsumptie op de platen (VAN BEEK, 1976). Deze twee soorten, de zandgrondel (*Pomatoschistus minutus minutus*, Pallas; voortaan *P. minutus*) en de wadgrondel (*Pomatoschistus microps*, Krøyer; voortaan *P. microps*)hebben echter een verschillend gedrag, waardoor hun biotoop en hun voedselvoorkeur onderling van elkaar afwijken. In tegenstelling tot *P. minutus*, die ook in dieper water voorkomt en op de Noordzee paait (FONDS, 1973) heeft *P. microps* een voorkeur voor ondiep water, waarin hij ook paait (JONES & MILLER, 1966; HEALY, 1972). Van beide soorten overleven maar weinig vissen de eerste winter, en slechts een zeer klein aantal is in staat om nog in een tweede levensjaar te paaien (JONES & MILLER, 1966; HEALY, 1972; FONDS, 1973; VAN BEEK, 1976).

VAN BEEK (1976) volgde in 1975 met korte tijdsintervallen het aantalsverloop van beide grondelsoorten op het Balgzand. Hiernaast heeft deze auteur ook getracht een schatting te maken van de omvang van de voedselopname van *P. minutus* en *P. microps* met laboratoriumproeven. Tengevolge van de intensieve werkzaamheden in het veld, bleek het niet mogelijk uitgebreide laboratoriumproeven op te zetten. Er bleven vragen open na dit

onderzoek, vooral met betrekking tot de vangbaarheid van grondels met het gebruikte vistuig. Het onderzoek in 1976 was gericht op het aanvullen van de gegevens uit 1975, met gevolg, dat dit verslag uitsluitend in samenhang met de gegevens van VAN BEEK (1976) gelezen kan worden.

I. BEPALING VAN DE EFFICIENCY VAN HET GEBRUIKTE STANDAARDNET

Voor het schatten van de populatiedichtheid van vissen is het altijd noodzakelijk om zo nauwkeurig mogelijk te bepalen, hoe groot de vangstkans is voor bepaalde vissen, met het gebruikte vistuig. Er bestaan veel methodieken om tot een dergelijke schatting te komen. In dit geval werd gekozen voor het afsluiten van een gebied met een fijnmazig zegennet, terwijl in de nabijheid ervan trekken werden gemaakt met het standaardvistuig.

Methode

De efficiency van het net werd bepaald op 25/8/76 door langs de geulrand van de Mokbaai, bij laagwater, alternerend met de rubberboot-boomkornet combinatie (voortaan standaardnet) en een fijnmazig zegennet te vissen (Fig. 1). De standaard-net combinatie was identiek aan die welke op het Balgzand gebruikt werden, en bestond uit een rubberboot met een buitenboordmotor (20 pk) die, met een snelheid van 45 m/min, de 2 m boomkor trok, aan een touw van 7 tot 10 m lengte. Het net was van knooploos nylon, met een maaswijdte van 10 mm, gestrekte mazen.

De diepgang van de rubberboot bedroeg 0.40 m. Het zegen-

net was 31 m lang, 1 m hoog en had een maaswijdte van 1 mm. Aan de bovenzijde waren om de 15 cm drijvers bevestigd, terwijl de onderzijde lateraal met een ketting was verzwaard, en in het midden, waar de vangst werd verzameld zelfs met twee kettingen. Zowel met het zegennet als met het standaard-net werd getracht oppervlaktes van ongeveer 100 vierkante meter af te vissen. Het zegennet werd vanaf een motorloze rubberboot te water gelaten en door 11 man aan de grond gehouden, om ontsnapping onder de ketting door te voorkomen. Ontsnapping bovenlangs was niet mogelijk.

De vangsten werden op 4% formaline bewaard en op het laboratorium uitgezocht. Waar dat noodzakelijk bleek, door de omvang van de vangst, werd alleen een subsample uitgezocht. De grondels werden na het uitzoeken van de vangst in halve centimeter-lengteklasses ingedeeld.

Vanwege het arbeidsintensieve karakter van deze proef werd hij slechts éénmaal uitgevoerd, waardoor vooral waarnemingen met grotere grondels en bij lagere temperaturen achterwege bleven. Om meer gegevens te verzamelen, werden betrouwbare gegevens van VAN BEEK (1976) overgenomen en bewerkt.

Resultaten

Bij zes opeenvolgende lengteklassen werden voldoende grondels met het zegennet en met de boomkor gevangen, om vergelijkingen mogelijk te maken tussen de vangsten van de zegen en het standaardnet (Tabel 1a). In tabel 1b. staan de gegevens van de efficiency-proef van VAN BEEK die bij de gegevens van dit jaar verwerkt werden (VAN BEEK, 1976). Het verloop van de aantallen langs de geulrand was erg groot, variërend van 100

P. microps/m^2 achterin de Mokbaai tot 25/m^2 voorin. Om de invloed van dit verloop op de vergelijkingen tussen de zegentrekken en de kortrekken zoveel mogelijk uit te schakelen, werd elke zegenvangst vergeleken met het gemiddelde van de twee omliggende kortrekken. Daardoor werd de efficiency van het kornet bepaald volgens de volgende formule:

$$E(\%) = \tfrac{1}{2}(T_n + T_{n+1}) \times 100/Z_n$$

waarbij E de efficiency van het standaardnet in % is, T_n en T_{n+1} zijn de vangsten met het standaardnet en Z_n is de tussenliggende zegenvangst. De zodanig bepaalde efficiency-waarden voor de lengteklassen 17,5 mm t/m 42,5 mm worden gegeven in Tabel 2. De netefficiency is uitgedrukt als het percentage gevangen vissen uit de gehele populatie van de betreffende lengteklasse. De uiteindelijke efficiency werd verkregen door het gemiddelde van alle afzonderlijke waarnemingen te bepalen. De gegevens uit 1975 werden op dezelfde wijze verwerkt (Tabel 2). Met behulp van de gevonden waarden werd eveneens een efficiency bepaald voor die lengteklassen die tijdens het experiment niet in voldoende mate gevangen werden (Tabel 3). Dit was vooral van belang voor de lengteklassen van 47,5 mm tot en met 62,5 mm, aangezien een groot deel van de populatie van *P. minutus* binnen deze grenzen valt. De beste correlatie tussen de efficiencywaarden van de lengteklassen 32,5 t/m 42,5 werd weergegeven in de formule (Fig. 2):

$$E_{32,5-42,5} = 1081,26.L^{-1,6413} \quad (n = 3;\ r = 0,99998)$$

Bij de kleine lengteklassen werd een lineaire correlatie gevonden, nl.:

$$E_{12,5-27,5} = 12,62.L - 6,12$$

Discussie

De gebruikte methode voor de bepaling van de efficiency van het boomkornet, namelijk door het gemiddelde van twee boomkortrekken te vergelijken met de tussenliggende zegenvangst, maakt een statistische toetsing van deze resultaten moeilijk. Toch werd deze methode gehandhaafd om de efficiency van het net te bepalen, omdat hiermee het nadelige effect van het dichtheidsgradient in de geul van de Mokbaai wordt opgeheven. De net-efficiency wordt door vele factoren beïnvloed, en houdt, op deze wijze bepaald, alleen rekening met de maaswijdte selectie enerzijds en de ontsnapping bij een bepaalde temperatuur anderzijds. Daar de proef in augustus plaatsvond, was de temperatuur het meest in overeenkomst met de geldende temperatuur gedurende de maximale uitbreiding van de grondelpopulatie. Andere factoren die zeer zeker van invloed zijn, zoals het dichtslibben van het net met zeesla in de zomer, de diepte waarop gevist werd, het weertype, het tijdstip op de dag en de stroomrichting zijn niet in een eenvoudige proefopzet te vatten. De verkregen efficiency-waarden zijn het beste toepasbaar op *P. microps* om twee redenen. Ten eerste werd voornamelijk deze soort bij de efficiencyproeven gevangen en ten tweede omdat het grootste deel van de populatie van *P. microps* een lengte heeft tussen 20 mm en 45 mm, binnen de grenzen vallend van de reëel bepaalde efficiency.

Er zijn verschillende redenen, om de toepasbaarheid van deze efficiency-waarden op *P. minutus* in twijfel te trekken. Tijdens de proeven werd in 1975 weinig en in 1976 nagenoeg geen *P. minutus* gevangen, waardoor het bepalen van een afzonderlijke efficiency voor deze soort achterwege moest blijven.

P. minutus heeft een slankere bouw en een relatief lagere zwemsnelheid dan *P. microps*, zodat enerzijds waarschijnlijk tot grotere lengtes een ontsnapping door de mazen mogelijk blijft, anderzijds zal wegvluchten voor het net moeilijker zijn.

Bovendien valt de lengte van het grootste deel van de populatie van *P. minutus* tussen 30 en 65 mm. Omdat voor de lengteklassen vanaf 47,5 mm niet meer met gemeten waarden, maar met geëxtrapoleerde waarden gewerkt moest worden, wordt de extrapolatie-methode van groot belang. Juist daarom werd voor een log/log-extrapolatielijn gekozen: deze lijn vlakt naar grotere LK's toe het snelste af, zodat relatief hoge efficiency-waarden verkregen worden. Dit heeft als belangrijkste gevolg, dat de correctie op de vangstgegevens relatief laag blijft, zodat een al te grote overschatting van de dichtheden van lange vissen voorkomen wordt. KUIPERS (1975) was eerder bij de schol, voor eenzelfde soort vistuig, tot een gelijksoortige beschrijving van de ontsnapping gekomen. Ondanks alle bezwaren die eraan kleven, werd de verkregen efficiency-extrapolatielijn tóch bij gebrek aan beter, op *P. minutus* toegepast.

Bij alle verdere gegevens in dit verslag zijn de aantallen, na correctie op de efficiency van het net gebruikt. Dit geldt met name voor het berekenen van de groei, het uitzetten van de verspreiding en het vergelijken van de dichtheden van wad- en zandgrondels.

Over het algemeen geldt dat deze ringzegenmethode om de net-efficiency te bepalen erg bevredigend werkt voor vissenpopulaties , die in grote aantallen op een klein oppervlak in ondiep water voorkomen.

II. BEMONSTERING OP HET BALGZAND

Methode

Voor het bemonsteren van het Balgzand werd op 36 plaatsen gevist, verdeeld over 9 oost-west geöriënteerde raaien, die elk vier trekken omvatten. Vijf van deze raaien waren aan de oostkant van het Balgzand gelegen, vier aan de westkant (Fig. 3). Er werd gevist met twee standaardnet-combinaties volgens de methode, die eerder bij de efficiencyproef is beschreven. De lengte van de trekken variëerde tussen 100 en 200 meter. Deze afstand kon worden nagegaan aan de hand van een meterwiel, dat aan het net bevestigd was.

Er werd uitsluitend overdag gevist, gedurende een periode van vier uur rond hoogwater. De oostkant en de westkant werden op twee verschillende dagen afgevist. De vangsten werden dezelfde dag vers in het laboratorium uitgezocht. Van de oostkant werden de vangsten van vijf trekken op 4% formaline bewaard en later uitgezocht. Waar de omvang van de vangst dit noodzakelijk maakte, werden subsamples uitgezocht. Na het uitzoeken van de vangst werden de vissen gemeten en in halve-centimeter-lengteklassen ingedeeld. De aantallen grondels in de vangsten werden omgerekend naar een standaard-oppervlakte van 1000 vierkante meter en gecorrigeerd voor de efficiency van het gebruikte net.

Bij *P. microps* zowel als bij *P. minutus* traden in de loop van 1975 en 1976 aanzienlijke fluctuaties op in aantallen en verspreiding. De resultaten voor beide soorten zullen hierna apart behandeld worden.

Resultaten

A. *P. microps*

a. Aantallen

Bij *P. microps* vertoonde het verloop van de aantallen binnen de Balgzandpopulatie in 1976 veel overeenkomst met hetgeen in 1975 werd waargenomen (Tabel 4 en 5, Fig. 4a en 4b). De juveniele *P. microps* werden in beide jaren voor het eerst eind juli gevangen. In 1975 werden toen ook de grootste dichtheden gevonden (1929 Pmc./1000 m^2). Begin september werd echter in beide jaren een gelijke dichtheid gevonden (1526/1000 m^2 in 1975 en 1641/1000 m^2 in 1976). Na dit tijdstip bleek de mortaliteit in 1976 aanzienlijk kleiner dan in het voorgaande jaar, aangezien de populatie-omvang in oktober 1976 meer dan het dubbele bedroeg van het voorgaande jaar, terwijl in november de verhouding nog 3/2 was.

De invloed van de net-efficiency vertoonde weinig verschillen in de loop van het jaar. Tabel 5 geeft de aantallen weer van de vangsten in 1976, zonder correctie voor de net-efficiency. Hieruit blijkt dat de dichtheid het hele jaar door ongeveer tweemaal zo groot was, als de vangst. Dit was niet het geval in mei, juni en juli, toen alleen grote vissen aanwezig waren, en de correctie op de vangst groter was.

b. Verspreiding over het Balgzand

Bij het bekijken van de verdeling over het Balgzand, blijkt dat gedurende nagenoeg het hele jaar tweemaal zoveel wadgrondels aanwezig zijn op de westkant, als op de oostkant (Tabel 4 en 5; Fig. 5). Slechts in het voorjaar van 1976 was de verhouding van de dichtheden aan de oostzijde en de westzijde 1/1, maar toen waren er zeer weinig *P. microps* aanwezig.

In beide jaren werden veertien maal zoveel *P. microps* op de westelijke kant gevangen als op de oostzijde, bij de eerste bemonstering van de juveniele grondels. Opvallend was wel het feit, dat op dit tijdstip de grondels aan de oostzijde langer waren dan aan de westzijde (Fig. 6, Tabel 5). De O-groep was vooral aanwezig op het hooggelegen gebied achter de strekdam, op de westelijke delen van raaien 7 en 8. De dichtheden waren hier plaatselijk zeer hoog (38/m^2 op raai 7-1, 29/7/75) maar lagen over het algemeen boven de 2 per 1 m^2 (Fig. 7, 8 en 9). Naast deze westelijke concentratie was ook nog plaatselijk aan de oostzijde een dichter bevolkt gebied aanwezig. Dit lag in 1975 op de hooggelegen platen langs het Amsteldiep, bij de raaien 2 en 3 en was in 1976 terug te vinden bij de raaien 3 en 4. In dit laatste gebied blijft bij laagwater een ondiep binnenmeer achter.

Ook het aantalsverloop van oost en west vertoont typische verschillen: in beide jaren vond gedurende de maand augustus een geleidelijke toename van de dichtheid van *P. microps* aan de oostzijde van het Balgzand plaats, waarbij de maximale dichtheid medio september een feit was (Fig. 5). Het aanvankelijke lengteverschil, waarbij de grondels aan de westkant kleiner waren, verdween pas in oktober.

Opmerkelijk is ook het feit dat in oktober 1976 een redelijk gelijkmatige hoge dichtheid op het Balgzand aanwezig was, terwijl in 1975 op slechts één plaats meer dan 500 grondels/ 1000 m^2 werden gevangen.

c. Groei van 0-*P. microps* op het Balgzand

Vergelijken van de groei van de populatie *P. microps* in 1975 en 1976 kon alleen geschieden in het lengtegebied, waarin

de groeivertraging plaatsvond. Tabel 7 geeft de lengte aan van *P. microps* in beide jaren. Deze lengtes zijn m.b.v. Fig. 10 teruggerekend naar de 15e dag van elke maand. Hieruit blijkt dat tussen 15 oktober en 15 november 1975 nagenoeg geen groei meer plaatsvond. Aanvankelijk waren de wadgrondels in 1976 langer dan in 1975, maar dit verschil werd in een maand tijds ingelopen, waarna de groeistop in 1975 uiteindelijk toch een verschil van 1.1 mm in de eindlengtes veroorzaakte.

De groeivertraging werd uitgedrukt m.b.v. de Bertalanffy-vergelijking:

$$\alpha_t = \alpha_\infty \cdot (1 - e^{-k(t-t_o)})$$

waarin t = tijd (in dit geval maanden: 15 juli = 7, 15 aug. = 8, etc.), t_o = theoretische aanvang van de groei, -k = groeivertraging, α_t = lengte (in mm) op tijdstip t en α_∞ = theoretische bereikbare eindlengte (in mm). Deze parameters werden weergegeven in Tabel 8. Hieruit blijkt, dat in 1976 een grotere eindlengte werd bereikt, samenhangend met een geringere groeiremming. Bovendien begon de groei in 1976 bijna 2 weken eerder.

Het nadelig effect van de "groeistop" in 1975 kan worden nagegaan door een Bertalanffy-vergelijking uit te zetten m.b.v. de lengtes van juli t/m oktober, waarmee dan een theoretische lengte voor november berekend kan worden. In deze vergelijking zijn de waarden van de factoren:

$\alpha_\infty = 6.38$, $t_o = 6.38$ en $k = 0.881$.

De lengte in november zou dan uitkomen op 36.9 mm (in november 1976 was de theoretische lengte 36.6 mm), zodat kan worden gesteld, dat de groeistop eind 1975 bepalend geweest kan zijn voor het opgetreden groeiverschil tussen beide jaren. De net-efficiency-correctie had enigszins invloed op de gemiddelde

lengte. Als gevolg van deze correctie was de gemiddelde lengte begin augustus 1976 1,2 mm korter, terwijl in november deze correctie een langere lengte gaf (+ 1,3 mm).

B. *P. minutus*

a. Aantallen

Bij *P. minutus* werden aanzienlijke verschillen tussen de jaarklassen 1975 en '76 waargenomen, dit in tegenstelling tot *P. microps*.

In 1975 nam het aantal *P. minutus* op het Balgzand geleidelijk toe tot begin augustus, waarna, met enige schommelingen, de dichtheid een plafond van ± 400/1000 m^2 aanhield (Fig. 11 en Tabel 9). In 1976 werd de juveniele *P. minutus* pas een maand later gevangen dan het jaar daarvoor. Ook kwam de zandgrondel in 1976 alleen laat in het jaar in grote aantallen voor: met een langzame en geleidelijke toename van de dichtheid vanaf juli, werd in oktober een maximale dichtheid bereikt van ongeveer 400/1000 m^2 (Fig. 11 en Tabel 10).

In 1976 bestaan er duidelijke aanwijzingen voor de binnenkomst van twee "golven" van *P. minutus*. De eerste kwam eind juni binnen aan de westzijde en was een maand later voornamelijk aan de oostzijde terug te vinden. Een tweede golf kwam in de loop van september aan. Deze eerste golf aan de westzijde was ook in 1975 terug te vinden met een gelijke omvang: 121,5/1000 m^2 in 1976, 92,7/1000 m^2 in '75). In 1976 volgde hierop geen verdere toename in aantallen. De oorzaken van het verschil in aantallen zouden daarom vooral moeten worden gezocht in de omstandigheden gedurende de maand juli.

b. Verspreiding over het Balgzand

Als men de verspreiding van *P. minutus* over het Balgzand bekijkt, valt op dat het voorkomen van deze soort onderhevig is aan twee invloeden, namelijk de diepte van het water en de afstand tot de geul. In 1975 had deze soort een duidelijke voorkeur voor het geulenrijke en diepere noordelijk gebied. De eerste grote concentraties van de 0-jarige zandgrondels in 1975 werden duidelijk in het noordwesten aangetroffen, bij de raaien 6 en 7 (Fig. 12). Gedurende de rest van dat jaar werden de grootste dichtheden gevonden op de noordelijke raaien, nl. de raaien 1, 2 en 3 in het oosten en 6 en 7 in het westen (Fig. 12 en 13). In 1976 waren aanvankelijk veel minder *P. minutus* aanwezig en werden deze nagenoeg alleen in de randgebieden van het Balgzand gevangen (Fig. 14). Later in het jaar, op een tijdstip waarop vergelijkbare aantallen met 1975 werden gevonden was toch een gedeeltelijk verschillend verspreidingspatroon aanwezig t.o.v. 1975: dit uitte zich in minder lokale concentraties in het noorden en grotere dichtheden langs het Amsteldiep (Fig. 14).

c. Groei

In de uitdrukking van het groeipatroon, evenals in het voorgaande, werden grote verschillen gevonden tussen beide onderzochte jaarklassen. In 1976 werd een eindlengte berekend volgens de Bertalanffy-vergelijking, die 90% van de eindlengte van de jaarklasse '75 was (5,17 cm resp. 5,73 cm). Ook werd de groei in 1976 sterker vertraagd terwijl het theoretisch aanvangspunt van de groei in beide jaren nagenoeg gelijk uitkwam (Fig. 15). De berekende groeicurves waren als volgt:

$L_{75} = 5,73\ (1 - e^{-0,966(t - 6,47)})$ n=5, gem.%afw.=0.89%

$L_{76} = 5,17\ (1 - e^{-1,255(t - 6,32)})$ n=5, gem.%afw.=0.30%

Een bepaling van de produktie van *P. minutus* op het Balgzand is om verschillende redenen niet mogelijk. Allereerst is de populatie-aanwas erg geleidelijk, vooral in 1976 en ten tweede valt te betwijfelen of de toename van de biomassa op het Balgzand een gevolg is van het fourageren in dat gebied.

C. Aantallenverhouding *P. microps/P. minutus* op het Balgzand

a. Inleiding

Naast uitzetten van de aantallen van *P. microps* en *P. minutus* afzonderlijk op het Balgzand, bleek ook de verhouding van de aantallen van beide soorten, gecorreleerd aan de vangstplaats, zeer bruikbare gegevens te verschaffen over de voorkeursgebieden van beide soorten. Van alle afzonderlijke trekken werd de verhouding tussen de aantallen van *P. microps* en *P. minutus* als volgt uitgerekend:

$$\text{verhouding} = \frac{\text{aantallen } P.\ microps}{\text{aantallen } P.\ minutus}$$

Over een bepaalde periode werd het gemiddelde van deze verhoudingen N per trekplaats bepaald. De natuurlijke logaritme van N geeft aan, de mate waarin de ene of de andere vissoort in een gebied overheerst. Als beide soorten in een gebied in gelijke aantallen voorkomen, zal N = 1 zijn, en het lnN = 0. Zijn er meer *P. minutus* dan *P. microps* aanwezig, dan wordt ln N negatief, zijn er minder *P. minutus*, dan wordt ln N positief. De absolute waarde van ln N is hierbij een maatstaf voor de verhouding N.

N = 10 ——— ln N = +2,3

$N = 0{,}1 \longrightarrow \ln N = -2{,}3.$

b. Resultaten

Deze verhouding werd voor 1975 berekend over de periode van 29/7 t/m 11/9 en over 23-24 oktober '75 en 13-14 oktober '76 als "steekproef". In 1976 was alleen in oktober een steekproef mogelijk, doordat de populatie van *P. minutus* slechts toen een redelijke omvang had. In beide gevallen lag de standaardverhouding (verhouding *P. microps/P. minutus* over het gehele Balgzand) rond N = 3 (dus ln N $\sim$ 1,10) (aug/sept. 1975: N = 3,5, ln N = 1,25; oktober '75: N = 0,9, ln N $\sim$ 0; oktober 1976: N = 2,6, ln N = 0,96), ln N = 1 kon dus in twee gevallen als standaardscheidingslijn aangehouden worden. Deze standaardverhouding is sterk afhankelijk van de aantallen, zoals blijkt uit de gegevens van oktober '75. De gegevens van beide jaren komen zeer goed overeen, op enkele kleine verschillen na, die het gevolg kunnen zijn van het steekproefkarakter van de gegevens in 1976 (Fig. 17, 18, 19).

Ondanks zijn grotere dichtheid bleek dat *P. microps* slechts in een zeer beperkt gebied ($\pm$ 30% van het Balgzandoppervlak) in hogere verhouding voorkwam dan de standaardverhouding. Dit gebied omvatte in beide jaren het hele seizoen door de hooggelegen zandplaten, met name achter de strekdam, tussen het mosselgaatje en het kuitje en het gebied langs het Amsteldiep. Een ruime meerderheid *P. minutus* kwam voor over 32% van het oppervlak, voornamelijk in de noordelijke en oostelijke randgebieden. In het overige gebied, de geulenrijke noordelijke helft van het Balgzand, hielden de dichtheden van beide soorten elkaar in evenwicht.

D. Discussie

De bevindingen betreffende *P. microps* en *P. minutus* op het Balgzand wijzen erop, dat beide soorten een verschillende rol spelen in dit gebied.

P. microps is duidelijk een soort waarvan het voorkomen aan ondiepe gebieden gebonden is (JONES & MILLER, 1966; HEALY, 1972; FONDS, 1973). De populatie op het Balgzand kan worden beschouwd als één geheel, waarbij de emigratie en immigratie vermoedelijk een zeer geringe rol spelen. Uit de verspreiding over het gebied in de loop van het jaar en uit de grotere lengte van de juveniele wadgrondels in het oostelijk deel van het Balgzand in augustus, valt te concluderen dat de juveniele *P. microps*-populatie vanuit het westelijk gebied "uitzwermt" naar de rest van het Balgzand.

Algemeen kan worden gesteld, dat de hele Waddenzee als een groot larvenreservoir fungeert. Het settelen van de larve in een zeer klein gebied aan de westkant van het Balgzand, zou alleen verklaarbaar zijn door een voorkeur voor de *P. microps*-larven om in het laatste pelagische stadium in het geulenrijke westelijk gebied te blijven. Dit gebied biedt, na het settelen, tevens veel mogelijkheden om op de hoger gelegen platen te foerageren, tussen de talrijke mosselbanken.

Begin augustus 1976 was de gemiddelde lengte van de wadgrondels groter dan begin augustus 1975. Vele factoren kunnen hierbij een rol spelen. Allereerst was in 1976 de temperatuur in het voorjaar constant hoger dan in 1975: begin juli, tijdens de pelagische ontwikkelingsfase, was dat verschil zelfs zeer groot, tot bijna 5°C (17 v 22°C). Hierdoor zijn mogelijk de I-jaargrondels in 1976 eerder paairijp geweest. Dit kan

bevestigd worden door de veel grotere gemiddelde lengtes van de I-groep in '76, die midden juni bijna 4,5 mm langer was dan de I-groep van midden juni '75.

Deze factoren kunnen verantwoordelijk geweest zijn voor een lengtevoorsprong van 0-groep '76, die weer teniet gedaan kan zijn door de relatief lagere temperaturen in augustus '76 t.o.v. augustus '75. In elk geval was de situatie begin september in beide jaren gelijk ($\pm$ 1600/1000 m^2). Een verklaring voor het verschil in aantallen begin augustus is moeilijker te vinden. Zowel aan de oost- als aan de westkant werden begin augustus '76 veel minder wadgrondels gevangen dan in het voorgaande jaar. Dit zou een reëel verschil kunnen zijn, verklaarbaar door de latere komst van een tweede golf in 1976. Hiervan is echter niets terug te vinden in de lengteverdelingshistogrammen van september 1976.

In 1976 is echter wel de helft van de trekken overgeslagen aan de westkant, waar juist de grootste dichtheden voorkwamen in '75 (b.v. raai 7.1: 3800/1000 m^2), zodat dit het gemiddelde omlaag gehaald heeft.

Ook kunnen andere factoren, als een langere kuil, en het al of niet voorkomen van zeesla, een invloed hebben gehad op de selectie van het net. Op grond van de gelijke aantallen in september werd voor beide jaren een gelijke extrapolatie van het aanvankelijk aantal gesettelde wadgrondels gedaan, naar 2300/1000 m^2 voor het hele Balgzand, om de produktie en voedselopname te berekenen.

De kans dat vermenging optreed tussen de benthische Balgzandpopulatie van *P. microps* en andere benthische populaties in de Waddenzee mag klein worden geacht. In 1962 werden tussen juli en september vrijwel geen *P. microps* gevangen in de geu-

len van de Waddenzee (JONES & MILLER, 1966; FONDS, 1973). Bij hoogwater werden in 1975 nauwelijks wadgrondels gevangen in het Amsteldiep (VAN BEEK, 1976). Bovendien vertonen de wadgrondels die bij laagwater in het Amsteldiep aanwezig zijn een specifiek getijdemigratie-gedrag: het opkomend water is daar afkomstig van het westen, nl. van het Mosselgaatje naar het Amsteldiep,en de grondels trekken daar tegen de stroom in de plaat op (VAN DER VEER, pers. med.). Deze gegevens bevestigen eerdere waarnemingen van JONES en MILLER (1966), HEALY (1972) en FONDS (1973), waaruit blijkt dat *P. microps* zelden dieper voorkomt dan 2 m, en vooral in getijdengebieden te vinden is en tonen tevens aan dat de benthische populatie van *P. microps* op het Balgzand een redelijk afgesloten geheel vormt.

In tegenstelling tot *P. microps* geldt voor *P. minutus* dat deze soort meer als een toevallige maar regelmatige gast mag worden beschouwd. FONDS (1973) vond in 1967 en '68 vooral in de Noordzee veel zandgrondelnesten. Deze auteur ving ook grote aantallen pelagische *P. minutus*-larven van 10 tot 25 mm bij het lichtschip Texel tussen juli en september (1964) en in de Waddenzee (juli 1965). Dit komt overeen met het geleidelijk binnentrekken van de juveniele *P. minutus*, dat tot uitdrukking komt in een gelijk blijven van de gemiddelde lengte van deze groep op het Balgzand tussen mei en juli. Ook werden bij deze studie de eerste juveniele *P. minutus* op de noordwestelijke raaien gevangen (raaien 6 en 7). Volgens VAN BEEK (1976) bleven ook grote aantallen zandgrondels in de geul van het Amsteldiep achter bij hoogwater. In de geulen van de Waddenzee (FONDS, 1973) en in de ondiepere delen van de Noordzee (tot 30 m) (Fig. 20 en 21) werden ook grote vangsten gemaakt. Met name kwamen in de nabijheid van het Marsdiep grote dichtheden zandgrondels

voor (Fig. 20 en 21). Ook blijkt de voorkeur van zandgrondels voor het geulenrijke gebied van het Balgzand in overeenstemming met de algemeen bepaalde voorkeursdiepte van deze soort, nl. tussen diepten groter dan 1 m tot max. 30 m. De schijnbaar sterkere groeivertraging in 1976 kan ook met immigratie van zandgrondels uit de aangrenzende Noordzee samenhangen. Daar tot september weinig *P. minutus* op het Balgzand gevangen werd, zijn naderhand veel zandgrondels dit gebied binnengetrokken, die mogelijk vanwege hun verblijf in de Noordzee in groei achtergebleven waren bij de grondels die reeds op het Balgzand waren. Dit zou een verklaring kunnen zijn voor het teruglopen van de gemiddelde lengte in september (50,72 mm begin sept., 48,99 midden sept.), bij een stijging van de dichtheid.

Een verder onderzoek naar algemene omstandigheden zou uitsluitsel kunnen bieden over de factoren die in 1976 een latere intrek van de zandgrondels tot gevolg hadden. Mogelijk zouden de overheersende windrichtingen (b.v. oostenwind die de trek naar de Waddenzee remt) of stroomsterkten grote invloeden kunnen hebben. Ook de hoge temperatuur in juli 1976 zou van invloed kunnen zijn geweest.

Het geheel van argumenten maakt het waarschijnlijk dat de populatie van *P. minutus* op het Balgzand onderdeel is van een populatie die over de gehele Noordzee (per komdiepte) verspreid is.

De verhoudingen tussen de dichtheden van *P. microps* en *P. minutus* leveren veel informatie over de voorkeursdiepte. Onafhankelijk van de aantallen die aanwezig waren verliep de standaardlijn (i.e. de waarde van ln N voor de gemiddelde Balgzand-dichtheden) veelal evenwijdig aan de laagwatergrens,

zodat de voorkeur voor *P. microps* voor die gebieden die met laagwater droogstaan zeer duidelijk blijkt. Evengoed wordt het duidelijk dat *P. minutus* nooit in grote getale ver boven deze laagwatergrens komt. Dit is een bevestiging voor alle eerdere gegevens over de voorkeursdiepte van beide soorten.

De verder waargenomen verschillen tussen het voorkomen van beide soorten op het Balgzand in 1975 en '76 kunnen het gevolg zijn geweest van de verschillende temperaturenvoorkeuren (*P. microps* is een "warmwatervis") en andere externe factoren die eerder besproken werden.

III. VOEDSELOPNAME

Inleiding

P. microps mag worden beschouwd als een van de "vaste" bewoners van het Balgzandgebied die zijn voedsel grotendeels betrekt uit de benthische fauna van dit gebied (verslag Hfdst. I). Ook geldt deze soort als een voedselbron voor andere bewoners van dit getijdegebied, zodat het bepalen van de predatiedruk en de produktie van de wadgrondel op het Balgzand van groot belang zijn voor het vaststellen van de oecologische invloed van deze soort. Na het vaststellen van de produktie in 1975 en '76 was het daarom ook van belang om de predatiedruk te schatten. De omvang van de voedselopname is afhankelijk van een groot aantal factoren, zoals o.a. de grootte van de vis en de temperatuur.

In principe bestaan zowel in het veld als in het laboratorium mogelijkheden om de voedselopname van vissen na te gaan. Een veel gebruikte methode in het veld is het determineren van de maaginhoud waarna met behulp van calorische waarden van de

prooidieren een schatting kan worden gemaakt van de voedselopname (DAAN, 1975; VAN BEEK, 1976). Deze methode is echter zeer arbeidsintensief en vergt veel rekenwerk. HEALY (1972) onderzocht de voedselopname van *P. minutus* in het veld door tijdens regelmatige bemonstering over een dag de variaties in gewicht van de darminhoud na te gaan. Deze methode werd door KUIPERS wat betreft de schol uitgebreid door een onderzoek naar de verteringssnelheid door een deel van de vissen na een vangst tot het tijdstip van de volgende bemonstering te bewaren. In dit onderzoek werd de laatste methode gekozen vanwege de betrekkelijke eenvoud van het principe en de gemakkelijke uitwerkbaarheid, met name omdat van *P. microps* in korte tijd veel exemplaren te vangen zijn.

Ook onder laboratoriumomstandigheden bestaan veel mogelijkheden. Een onderzoek naar het voedselzoekgedrag en het verzadigingsverloop levert nuttige informatie op (HEALY, 1972; ELLIOTT, 1976). Deze methode is erg arbeidsintensief vanwege het observeren en het voeren op vaste tijden, enkele malen per dag. Daarom werd gekozen voor een werkwijze die lang vol te houden is en reeds veelvuldig met variaties toegepast is voor tong (FONDS, 1976), krab (KLEIN BRETELER, 1976) en grondels (VAN BEEK, 1976). Hierbij worden de vissen met een bekende overmaat gevoerd en na een dag wordt het restant van het voer gewogen, zodat de dagelijkse voedselopname kan worden berekend.

Bepaling van de voedselopname in het veld

De voedselopnameproef werd uitgevoerd op het wad bij de NIOZ-haven in de loop van 25 september 1976. Deze datum werd uitgezocht vanwege de nagenoeg gelijke lengte van dag en

nacht, zodat hoogwater (HW) en laagwater (LW) ieder eenmaal in het licht en in het donker voorkwamen. Er werd over een periode van ongeveer 20 uur met regelmatige tussenpozen gevist, met HW op de plaat en met LW in de geul. De grondels werden gevangen met een 1 m handgetrokken boomkornet en onmiddellijk na de vangst in twee groepen van gelijke omvang verdeeld. Een eerste groep werd direkt bij de vangst in MS 222 (Sandoz) verdoofd en in 4% formaline gefixeerd. De tweede groep werd tot de volgende visperiode in een krat in de haven levend gehouden, waarna ze eenzelfde behandeling ondergingen als de voorgaande groep. Dit krat was met zeer fijnmazig gaas bekleed zodat geen prooidieren konden binnendringen. Er werd voor deze vissen dan ook aangenomen dat ze gedurende deze periode geen voedsel opnamen. De gefixeerde grondels werden later op het laboratorium in ½ cm lengteklassen ingedeeld. Het maag-darmkanaal werd vervolgens uitgeprepareerd , waarna de maag van de darm gescheiden werd. Daar het niet mogelijk bleek om op bevredigende wijze de inhoud van deze organen te extraheren, werd het drooggewicht en het asvrijdrooggewicht van de organen met inhoud bepaald. Alvorens het drooggewicht (DG) en het asvrijdrooggewicht (AVDG) te bepalen, werden de monsters enkele malen gespoeld met aquadest. Daar het gewicht van een maag of darm te gering was werden ze gepoold in groepen van 50. Voor het bepalen van het DG en het AVDG ondergingen alle monsters gelijktijdig eenzelfde behandeling, om standaardfouten tussen series te vermijden.

a. Resultaten

De bemonstering voor deze serie werd uitgevoerd onder redelijk stabiele en gunstige weersomstandigheden. De temperatuur van het water variëerde tussen 14,0°C en 15,8°C. Alleen

om 5.00 uur 's ochtends werd de laagste temperatuur van 14°C gemeten. Later op de dag liep de temperatuur op tot 15,8°C bij LW om 14.30 uur om daarna geleidelijk aan af te nemen tot 14,9 graden om 00.30 uur. Zodoende bleef de voornaamste temperatuur schommeling binnen een marge van 1°C. Tijdens de bemonstering werden meestal genoeg grondels in een keer gevangen. Bij hoogwater en bij de eerste ochtendtrek om 5.00 uur werden echter minder grondels gevangen.

Het verloop van de inhoud van maag en darm werd alleen bij de meest voorkomende lengteklasse van *P. microps* nagegaan, nl. bij vissen van 30 tot 35 mm. Bij het vrijprepareren van de magen en darmen was het mogelijk om vast te stellen of deze leeg waren. In Tabel 11 en Fig. 22 is het percentage dieren met gevulde maag resp. darmkanaal weergegeven.

Hieruit blijkt dat het aantal magen met inhoud bij daglicht ± 3 uur na HW een maximum bereikte met 90%. Bij HW 's avonds werd wel een toename van het aantal magen met inhoud waargenomen, tot 72,7% een uur na HW, maar vier uur na HW was in tegenstelling tot overdag dit percentage afgenomen tot 52,1%. Bij de vissen die drie uur lang zonder voedsel bleven bleek het aantal magen met inhoud met bijna de helft te zijn teruggelopen (45,3% ± 17,7). Over het verloop van de darminhoud valt in dit verband weinig te zeggen (Tabel 11).

Het verloop van de gewichten van de maaginhoud bleek geheel niet overeen te komen met de visuele waarnemingen. Terwijl over het algemeen na de verteringstijd meer lege magen werden aangetroffen bleek het AVDG van magen na 3 uur verteren gelijk te zijn gebleven of zelfs in enkele gevallen significant groter te zijn geworden (Tabel 12, Fig. 23). De toename van het AVDG in de darmen valt nog te verklaren door een even-

tuele evaluatie van het voedsel uit de maag. Hier geldt echter ook weer dat er geen correlatie bestaat tussen het visueel waargenomen beeld en de gewichten. In tegenstelling hiermee openbaarde het verloop in het asgehalte van maag en darm een positieve correlatie met de getijderitmiek en de dag/nacht-cyclus (Tabel 12, Fig. 24). In de maag was het asgehalte direkt aan het getijde gecorreleerd: bij HW was de asinhoud van de maag het grootst (0,48 mg per vissemaag om 8.15 uur, 1,02 mg om 21.30 uur). Bij LW om 14.30 uur was de asinhoud van de maag afgenomen (0,25 mg/vis) terwijl ook in het donker het asgehalte snel afnam na HW.

Het verloop van het asgehalte in de darmen vertoont een verschillend patroon. Overdag nam het asgehalte in de darmen pas 3 uur na HW toe en trad pas 3 uur na LW een redelijke evaluatie van het as uit de darmen op. 's Nachts liep het asgehalte in de darmen al gelijk op tijdens HW. Zodoende waren de darmen met HW 's nachts al 3 uur eerder gevuld dan met HW overdag. Dit betekende echter niet dat de voedselopname 's nachts hoger is, omdat het asgehalte ook bepaald wordt door de opgenomen hoeveelheid zand die de grondel inneemt als hij bij het prooizoeken mishapt. 's Nachts werd ook vaak zand in het maag-darmstelsel teruggevonden.

b. Discussie

De proef met *P. microps* heeft niet de kwantitatieve gegevens kunnen verschaffen over de voedselopname in het veld die verwacht waren. Daar de individuele variatie van de gewichten van maag en darm te groot waren en de variatie van het gehalte aan verteerbaar voedsel binnen deze variatie viel was het niet mogelijk enige kwantitatieve gegevens over de voedselop-

name in het veld te verzamelen. Het asgehalte in maag en darm levert echter wel enige informatie over de dagelijkse ritmiek van de voedselopname in verband met het getij en het dag/nacht-ritme.

Het is duidelijk dat *P. microps* zowel overdag als 's nachts de plaat optrekt bij HW. Het hogere asgehalte dat bij HW 's nachts gevonden werd, kan het gevolg zijn geweest van vaker "mishappen" naar prooien, als gevolg van de slechtere lichtomstandigheden. Hierdoor zou dan meer zand opgenomen worden. Een dergelijk verschijnsel werd ook waargenomen bij de schol door KUIPERS (1976). Deze reeks trekken geschiedde echter met volle maan, zodat niets te zeggen valt over de ritmiek bij volkomen duisternis. Deze aktiviteit bij HW, zowel overdag als 's nachts werd ook al eerder door HEALY (1972) waargenomen bij *P. minutus*: bij juveniele *minutus* verliep het gewicht van de maaginhoud overdag en 's nachts gelijk met het getijde, terwijl bij oudere *P. minutus* deze ritmiek drie uur achterliep op het tij. HEALY maakte echter geen onderscheid tussen drooggewicht en asvrij drooggewicht, zodat niets bekend is over het verloop van het asgehalte. De dagelijkse ritmiek van *P. microps* zou dus in drie fasen kunnen worden onderverdeeld:

a. een periode met ruim voedselaanbod bij HW met een grotere vangstkans overdag dan 's nachts;
b. een periode met beperkt voedselaanbod bij LW.

Laboratoriummetingen

a. Methoden

De voedselopname-proeven in het laboratorium werden bij vijf temperaturen uitgevoerd, nl. 12, 16, 20, 24 en 28°C. Bij deze groepen werd een overmaat aan voedsel aangeboden. Bij 16,

20 en 24°C werden proefgroepen om de dag met een overmaat aan voer gevoerd. De vissen werden gehouden in diepe lichtgroene bakken van 1 x 0,5 x 0,5 m, voorzien van een constante toevoer van vers water en goede beluchting. Deze bakken stonden in grotere bakken, waarvan de temperatuur constant werd gehouden (Fig. 25). Het voer bestond uit fijngehakte garnalen omdat dit een redelijke benadering is van het natuurlijke voedsel (VAN BEEK). De garnalen werden levend fijngehakt en in zeewater gespoeld, waarna de verkregen brij gedurende 15 minuten kon uitlekken op een scheefliggende plank. Bij elke temperatuurgroep werd eenzelfde hoeveelheid voer ingewogen voor de proefbakken en voor de controlemonsters.

Na 24 uur werd het overgebleven voer met een fijnmazig netje uit de bakken gevist en na een kwartier uitlekken gewogen. Van verzamelde monsters per temperatuur werd het drooggewicht en het asvrijdrooggewicht bepaald. Gedurende de twee laatste periodes werd het DG en het AVDG van elk monster apart bepaald. De hoeveelheid opgenomen voedsel per dag werd als volgt uitgedrukt:

$$V_d = (C_{24} - V_{24})/n \quad \text{(zie Fig. 2)}$$

waarbij C_{24} het gewicht van de controlemonsters na 24 uur was, V_{24} het gewicht van het overgebleven voedsel en n het aantal vissen in de bak. De grondels werden als pelagische larven gevangen halverwege de maand juli en gedurende minstens 10 dagen aan de temperatuur in het laboratorium geacclimatiseerd. Voor de bak met een temperatuur van 12°C werden grotere grondels gevangen daar de larven bij deze temperatuur nauwelijks konden groeien en omdat het vooral bij grotere vissen zinvol was om de voedselopname te meten bij deze temperatuur. Bij deze temperatuur werd een langere aanpassingstijd aangehouden (meer dan 14

dagen). Gedurende ongeveer 100 dagen werd de groei van de grondels gevolgd. Om de 10 tot 15 dagen werden de vissen gemeten en groepsgewijs gewogen. Hiervoor werden ze gedurende een nacht zonder voer gehouden. Om beschadiging gedurende deze handelingen te voorkomen werden de vissen vantevoren licht verdoofd met behulp van MS 222 (Sandoz), zodanig dat ze onmiddellijk in staat waren om weer te zwemmen als ze teruggeplaatst werden in vers water. In de loop van het experiment werden, om de lengtespreiding binnen de groep zo klein mogelijk te houden, enkele malen vissen met een extra snelle of trage groei verwijderd. Dit gebeurde op 6/8 in alle bakken en op 27/9 bij 16°C en 24°C, waarbij er op werd gelet, dat de gemiddelde lengte hetzelfde bleef (Fig. 27). De dichtheid in de bakken was ongeveer gelijk aan dichtheden die in het veld bij laagwater voorkwamen in de geul of bij hoogwater in enkele gebieden aan de westzijde van het Balgzand.

De lengtegroei en de gewichtsgroei vormen beide een belangrijke parameter in het vergelijken van de omstandigheden voor *P. microps* in het veld en in het laboratorium. Deze vergelijking is nodig om te bepalen of de laboratoriumomstandigheden enigszins overeenkomen met de veldomstandigheden, zodat, als dit blijkt, de voedselopname in het laboratorium als maatstaf kan gelden voor de voedselopname in het veld. Er bestaan verschillende methoden om de groei te becijferen. De Bertanlanffy-groeivergelijking kan gebruikt worden om de groeivertraging aan het einde van het seizoen te bepalen. Een andere mogelijkheid om de groei te vergelijken is het bepalen van de lineaire groei per dag. Om deze methode iets zuiverder te maken werd de gemiddelde dagelijkse lineaire groei bij het doorgroeien van elke lengteklasse bepaald (b.v. groei van een

gemiddelde lengte van 15 mm tot een gemiddelde lengte van 20 mm omvat het "doorgroeien" van LK 17,5 mm).

Over identieke groeiperiodes werd voor de laboratoriumvissen ook de gewichtsgroei bepaald. Hiervoor werd de specific growth rate (K) uitgerekend, zoals ELLIOTT (1976) die gebruikte voor de forel *Salmo trutta*:

$$K = \frac{\ln W_{tl+5} - \ln W_{tl}}{tl+5 - tl} \times 100$$

waarbij K = specific growth rate, W_{tl} = gemiddeld gewicht van de vissen op het tijdstip waarop de lengte l bedraagt, W_{tl+5} = gemiddeld gewicht van de vissen op het tijdstip waarop de lengte l+5 mm bedraagt, tl en tl+5 = tijd (dagen).De grondels in het laboratorium die bij 16, 20 en 24°C gehouden werden waren allemaal half juli als pelagische larven gevangen. Bij de selectie op 6/8 werden kleinere groepen overgehouden waarbij de lengtes in de bakken bij 16 en 20°C weinig uiteenliepen (17,79 resp. 17,88 mm) terwijl op dat moment de lengte in de 24°C-bak 18,50 mm was. Latere selecties werden zodanig uitgevoerd dat de gemiddelde lengtes voor en na de selectie gelijkbleven zodat ze geen invloed hadden op de groei. Daarom werd de B-vergelijking pas vanaf 15/8 berekend.

De lengte en het gemiddelde gewicht van de wadgrondels werden in het laboratorium om de 2 weken gemeten (Tabel 13). Voor het uitzetten van de Bertanlanffy-groeivergelijking werden de lengtes uit Fig. 28 geëxtrapoleerd naar de 15e van elke maand. De B.V. werd in het veld berekend tussen 15/7 en 15/10 (19,0 tot 35,9 mm),in het laboratorium tussen 15/8 en 15/11 (19,6 tot 36,6 mm). Zodoende kan de groeivertraging over eenzelfde tijdsspanne en eenzelfde lengtetoename vergeleken worden wat met de B.V. de enige mogelijkheid is. De gemiddelde

lengten van de grondels op de 15e dag van elke maand worden weergegeven in Tabel 14a. De waarden van de factoren K, L_∞ en to worden weergegeven in Tabel 14b. De theoretische aanvang van de groei ligt bij de laboratoriumvissen $\pm$ 20 dagen later dan het algemene veldgemiddelde. Voor de groep bij 24°C ligt dit punt wat eerder wat een gevolg zou kunnen zijn van de toegepaste selectie op 6/8. De asymptotische eindlengte ligt bij 20 en 24°C 2 mm hoger dan in het veld.

De B.V. dient voornamelijk om de groeivertraging te bekijken. Met behulp van de lineaire groeisnelheid:

$$SL\ (mm) = \frac{L_t - L_{to}}{t - to},$$

L_t = lengte op tijdstip t, L_{to} = lengte op tijdstip to, werd bepaald wat de groeisnelheid van de grondels was gedurende groeiperioden waarin de lengtetoename 5 mm bedroeg. Over eenzelfde interval werd ook de specifieke groeisnelheid berekend (Tabel 15, fig. 29, 30). Uit de lineaire groeisnelheidgegevens evenals uit de gewichtsgegevens blijkt dat er geen duidelijk temperatuuroptimum voor de groei bestaat: over een temperatuurgebied van 16-24°C verloopt de groei in de onderzochte lengteklassen nagenoeg gelijk. Er treden enigszins variaties op, maar niet zodanig dat daaruit blijkt dat steeds bij een bepaalde temperatuur een snellere groei optreedt.

Het is wel duidelijk dat de groeisnelheid afneemt naarmate de grondels groter worden. De specifieke groei neemt duidelijk in een log/log-verband af. Zowel bij de lineaire als bij de specifieke groei in fig. 29 en 30 werden de regressielijnen op het oog getrokken. De lineaire groei op het Balgzand ligt iets lager dan in het laboratorium. Bij de lengteklasse 20-25 mm is deze lineaire groei sterk afhankelijk van de extra-

polatiewijze die gebruikt werd ($0,180 < dl/dt < 0,400$). De groei bij $12^{o}C$ en $28^{o}C$ is niet zo gemakkelijk te vergelijken met de andere temperaturen. Voor deze bakken waren grotere dieren uitgezocht wat vooral duidelijk blijkt uit het aanvangstijdstip van de groei to bij $12^{o}C$ (5,58!): voor deze laatste groep was het groeiseizoen duidelijk langer, zodat de asymptotische eindlengte hier een direkt gevolg van is. De lineaire groeisnelheid en de specifieke gewichtsgroei bij $12^{o}C$ valt binnen de grenzen van de groeiparameters bij de andere temperaturen. Bij $12^{o}C$ werden deze parameters alleen bij grotere vissen gemeten, zodat een vergelijking met andere to bij alle LK niet mogelijk is. Bij $28^{o}C$ traden zoveel storingen op in de temperatuurcontrole dat de groei niet als een betrouwbaar gegeven kan worden beschouwd. Bij de grondels die om de dag gevoerd werden was zowel de lineaire als de specifieke groei laag. Vanaf LK 27,5 mm verliepen beide groeiparameters weer gelijk met die van de continu gevoerde vissen. Een groot verschil was echter dat de groei in oktober bij deze groep vissen nog nauwelijks vertraagd was, zodat het niet mogelijk bleek om een B.V. uit te rekenen. Dit is waarschijnlijk het gevolg van de korte duur van dit experiment.

b. Groei, discussie

Uit de gegevens over de groei blijkt dat er voor wadgrondels geen duidelijk temperatuuroptimum bestaat, waarbij de groei het snelst verloopt. Bij temperaturen tussen $16^{o}C$ en $24^{o}C$ zijn de uiteindelijke verschillen in lineaire groei, specifieke gewichtsgroei en asymptotische eindlengte betrekkelijk gering. De verschillen ten opzichte van de groei in het veld zijn ook gering. Dit zou erop kunnen wijzen dat de om-

standigheden in de bakken niet optimaal waren. De groei in het veld leek zelfs binnen het gebied tussen 15 en 20 mm lengte iets sneller te verlopen, hoewel die zeer sterk afhing van de extrapolatiewijze naar 15 mm en natuurlijk ook van de netselectie binnen de vangsten op het Balgzand.

Opvallend was dat zowel in het laboratorium als in het veld in de loop van november een groeivertraging is opgetreden. In de bakken, die om de dag gevoerd werden was dit niet het geval, maar deze waren daarvoor waarschijnlijk te vroeg opgeheven. De enige gemeenschappelijke externe faktor die hierop van invloed kon zijn was de daglengte. Dit is in tegenstelling met de literatuurgegevens waarin de groeisnelheid toe- en afname voornamelijk werd toegeschreven aan een combinatie van temperatuur en voedselaanbod (ALLEN, 1940, 1941), waarbij een minimumtemperatuur de noodzakelijke stimulus voor de groei zou zijn. Deze minimumtemperatuur zou per vissoort verschillend zijn. Deze temperatuurgrens zou dan invloed hebben op het biotoop in die zin dat de prooidieren dan ook in grotere mate voorkomen (LE CREN, 1958). Bij forel *Salmo trutta* werden echter ook aanwijzingen gevonden voor een endogene groeiritmiek (FROST & BROWN, 1967). Deze zou een optimaal gebruik van wisselende seizoensomstandigheden voor de groei mogelijk maken. Voor de forel geldt echter wel een zeer beperkt temperatuursgebied waarin optimale groei plaats kan vinden (SWIFT, 1961; ELLIOTT, 1976).

c. Voedselopname, discussie

De voedselopname werd gemeten gedurende maximaal 5 periodes van 10 tot 15 dagen lengte. Bij de bakken van 12 tot en met 24°C vertoonde het voer na 24 uur in het water nog vol-

doende samenhang om nauwkeurig te worden teruggewogen. Tijdens de proeven ontstond in de bakken geen vertroebeling van het water of andere vervuiling die toegeschreven kon worden aan ontbinding van het voer. De asvrij drooggewichten van het voer en van de controlemonsters ten opzichte van de uitgelekte monsters, namen af naarmate de temperatuur steeg (Tabel 4).

De dagelijkse voedselopname vertoonde een grotere spreiding naarmate de grondels ouder werden: dit wordt geïllustreerd door fig. 31, waarin de berekende voedselopname per dag bij 20°C is uitgezet tegen de tijd. Bij alle temperaturen bleek een verband te bestaan tussen de lengte van de grondels en de dagelijkse voedselopname. Om dit verband duidelijker te laten uitkomen, werden de dagelijkse schommelingen van de voedselopname genivelleerd, door de gemiddelde voedselopname gedurende de periode tussen twee meetdagen te correleren met de gemiddelde lengte gedurende deze periode. Voor de bakken die elke dag met een overmaat voer gevoerd werden zijn de voedselopname en de lengte van de grondels voor deze periodes in Tabel 5 uiteengezet. De lengte van de wadgrondels werd om diverse redenen als parameter gebruikt. Ten eerste was dit omdat bij de bemonstering op het Balgzand een lengteklassenindeling was gemaakt, zodat de voedselproefgegevens sneller omgezet konden worden naar een voedselconsumptie in het veld wanneer ze als functie van de lengte waren berekend. Een andere reden was dat de lengte i.t.t. het gewicht individueel voor elke grondel gemeten werd, zodat de spreiding binnen de proefgroep ongeveer gelijk kon worden gehouden aan de spreiding binnen een lengteklasse. Op deze wijze werd voor de grondels die elke dag in overmaat gevoerd werden een algemene relatie tussen voedselopname en lengte bepaald:

$$V = aL^b$$

waarbij V de voedselopname per dag is, in mg AVDG garnaal, L. de gemiddelde lengte van de grondels in mm en a en b coefficiënt en exponent van deze lengte. Bij de verschillende temperaturen luiden a en b als volgt:

12^oC: a = 0,0000114; b = 3,661; n = 3; r = 0,9997

16^oC: a = 0,000178 ; b = 2,956; n = 5; r = 0,987

20^oC: a = 0,00133 ; b = 2,474; n = 5; r = 0,991

24^oC: a = 0,003999 ; b = 2,125; n = 5; r = 0,986

28^oC; a = 0,000269 ; b = 2,829; n = 5; r = 0,887

Uit deze gegevens bleek eveneens dat de coëfficiënten en exponenten bij verschillende temperaturen konden worden gerangschikt in een onderling verband. Op deze wijze was het mogelijk om een algemene vergelijking op te stellen, waarin de voedselopname voor alle lengteklassen kon worden uitgedrukt voor temperaturen tussen 12 en 24^oC. Deze formule werd volgens eenzelfde patroon samengesteld als voor elke temperatuur apart maar de parameters a en b werden bovendien nog als functie van de temperatuur uitgedrukt:

$$V = (cT^d) \cdot L^{(eT^f)}$$

Hierbij was de relatie van de coëfficiënt a met de temperatuur:

$$a_{12-24} = 7{,}2124.10^{-15} \cdot T^{8{,}581}, \; n = 4; \; r = 0{,}9963.$$

Voor de exponent b was deze relatie:

$$b_{12-24} = 25{,}8062 \cdot T^{-0{,}7839}, \; n = 4; \; r = 0{,}9997.$$

Met behulp van deze formule werd, voor verschillende lengteklassen, de omvang van de voedselopname bepaald, afhankelijk van de temperatuur. Deze gegevens werden in een grafiek uiteengezet om het verloop van de voedselopname duidelijk te maken (fig. 32).

Tussen 12 en 24°C neemt de voedselopname van *P. microps* toe in de extremen van deze temperatuurreeks. Tussen deze temperaturen valt voor alle lengteklassen boven de 17,5 mm een minimum voor de voedselopname. Voor de lengteklassen waarvan de voedselopname daadwerkelijk is gemeten liggen deze minima tussen 12,8°C voor LK 22,5 en 16,0°C voor LK 42,5. Alleen voor LK 17,5 ligt deze minimum temperatuur lager dan 12°C (fig. 32). Bij 28°C is de voedselopname lager dan bij 24°C.

Als de voedselopname uitgezet wordt als een percentage van het gewicht, blijkt de relatieve voedselopname bij hogere temperaturen voor kleine vissen het gunstigst (fig. 33). Tussen 12 en 16°C wordt de situatie echter omgedraaid: bij 12° nemen grotere vissen relatief meer voedsel op. De verschillen zijn hier echter gering. Voor de LK's 17,5 tot en met 42,5 is de gemiddelde relatieve voedselopname bij 12° ongeveer 11,25%. Voor het omzetten van de voedselopname gegevens naar het Balgzand bij temperaturen tussen 9 en 12°C kan daarom een "daily ration" (DR) van 10% van de biomassa als benadering worden aangehouden.

De hierboven gebruikte beschrijving van de voedselopname komt niet overeen met de algemeen geldende formule:

$$V = c.e^{\alpha T}.L^{(f - gT)}$$

Hiervoor werden voor *P. microps* de volgende relaties met de temperatuur gevonden:

$a = 4 \times 10^{-8} \cdot e^{0,49T}$; n = 4; r = 0,983

$b = 5,095 - 0,1273\ T$; n = 4; r = 0,988.

Door de voedselopname op deze wijze te berekenen wordt de schijn van een dubbel temperatuur optimum bij grotere lengte opgeheven (fig. 34, 35). Met deze bewerking blijkt de optimale temperatuur voor de voedselopname bij toenemende lengte

naar lagere temperaturen te verschuiven.

Voor het berekenen van de voedselopname in het veld, werd de eerste formule gebruikt. Het verschil voor de praktische toepassing van beide formules is namelijk gering, omdat ze beiden uitgaan van identieke meetwaarden. Voor lengteklassen boven de 45 mm werd de voedselopname op 10% van de biomassa geschat, evenals bij alle lengteklassen voor de temperaturen tussen 9 en 12°C.

Bij vissen die slechts om de dag met een overmaat gehakte garnaal gevoerd werden, trad een gewijzigd opnamepatroon op. De voedselopname voor deze groepen is steeds in een DR uitgedrukt die is bepaald door de voedselopname op voerdagen door twee te delen. Dit werd gedaan om de vergelijkbaarheid van de resultaten te vergroten. Dit experiment was minder uitgebreid dan het voorgaande en werd slechts gedurende 3 (bij 16°) of 4 periodes uitgevoerd. Ook de temperatuurreeks waarbij gemeten werd was kleiner, nl. van 16 tot en met 24°C. De kortere duur van het experiment maakte ook een extrapolatie van de gegevens naar grotere lengteklassen moeilijker, daar de vissen in de loop van de experimenten niet langer werden dan $\pm$ 26 mm. De gemiddelde voedselopname en lengte worden weergegeven in Tabel 17.

Deze post-larvale grondels namen minder voedsel op dan de vissen die elke dag gevoerd werden maar er bestond een neiging tot een snelle toename van de voedselopname naarmate de grondels groeiden. Hierdoor zou mogelijk de voedselopname per dag (DR) van de grondels die om de dag gevoerd werden hoger kunnen uitkomen dan bij de vissen die doorlopend werden gevoerd. De voedselopname-vergelijkingen werden op dezelfde wijze verwerkt als in het voorgaande deel, nl.: $V = aL^b$.

$16^{o}C$: $V = 0{,}000000154\ L^{5{,}4956}$, $n = 3$, $r = 0{,}9845$
$20^{o}C$: $V = 0{,}0000210\ L^{3{,}7396}$, $n = 4$, $r = 0{,}9445$
$24^{o}C$: $V = 0{,}00171\ L^{2{,}3023}$, $n = 4$, $r = 0{,}978$

Gezien het geringe aantal waarnemingen over een kort lengtegebied werd geen extrapolatiecurve voor andere temperatuur en lengte berekend.

Uit deze gegevens blijkt wel dat de grondels die om de dag gevoerd werden, na een bepaalde tijd in een dag evenveel of meer voedsel konden opnemen als de continu gevoerde grondels in 2 dagen.

De vraag die zich voordoet betreffende de voedselopname, is of de laboratoriumgegevens in een berekening van de voedselopname in het veld gebruikt mogen worden. Verschillende factoren spelen hierbij een rol, zoals de parameter waaraan de voedselopname gecorreleerd werd, de extrapolatie die bij deze correlatie gebruikt werd en de beschikbaarheid van het voedsel in het veld. De lengtegroei in het veld verschilde weinig van de lengtegroei in het laboratorium.

De lengte van de grondels diende als parameter voor de voedselopname. Daar de lengte een morphologisch criterium is, dat in tegenstelling tot het gewicht niet beïnvloed wordt door reservestoffenopslag, werd de lengte als referentie aangehouden voor het bepalen van de voedselopname. De gewichtstoename was in het laboratorium groter dan in het veld (conditiefactor in het lab groter dan 3,6 en in het veld gelijk aan 3,5), hetgeen kan worden toegeschreven aan een geringere aktiviteit van de laboratoriumvissen, die geen getijdemigratie vertonen en weinig energie besteden aan voedsel zoeken.

De keuze voor een logarithmische beschrijving van de relatie tussen de lengte van de vis en de voedselopname werd door

verschillende argumenten versterkt. Ten eerste was de correlatie voor deze lineaire regressie zeer hoog en was de methode minder omslachtig dan het berekenen van een tweedegraads vergelijking (VAN BEEK). Ook zijn in de literatuur verschillende bevestigingen voor deze rekenwijze bij uiteenlopende diersoorten als *Carcinus* (KLEIN BRETELER, 1975) en *Solea* (FONDS, 1976). De correlatie van de voedselopname aan de temperatuur leverde twee mogelijke curves, die elkaar in de praktische toepassing weinig ontliepen. Een extrapolatie naar lagere temperaturen leek met deze gegevens nogal twijfelachtige resultaten op te leveren. Daarom werd bij lagere temperaturen een voedselopname aangehouden die 10% van de biomassa bedroeg.

De invloed van de beschikbaarheid van het voedsel als gevolg van het tij is vermoedelijk klein. Bij de grondels die om de dag gevoerd werden was de groei en de voedselopname eerst gering. Na een bepaalde tijd waren beide echter nagenoeg gelijk aan de groei en voedselopname bij continu gevoerde grondels. Dit zou een gevolg kunnen zijn van een morphologische aanpassing van het maag-darmkanaal: maag en darm zouden uitgerekt worden en daardoor meer voedsel in een keer kunnen opnemen. Deze gedachtengang wordt ondersteund door de "aanpassingsperiode" die deze grondels vertoonden voordat hun groeisnelheid overeenkwam met de groeisnelheid van grondels van dezelfde lengte, continu gevoerd. Deze tijd zou nodig zijn voor de morphologische aanpassing. Dit zou een optimale aanpassing zijn aan de getijderitmiek.

Het ontzenuwt voorlopig wel het argument dat een beschikbaarheid van voedsel gedurende 1/3 van de tijd van de dag een evenredige afname van de voedselopname tot gevolg zou hebben,

zoals door VAN BEEK (1976) werd gesteld. Daardoor kan de voedselopnamevergelijking van de grondels die met een overmaat gevoerd werden zonder al teveel bezwaar op de gegevens in het veld worden toegepast.

P. microps kwam bij LK 27,5 tot een voedselopname die tussen 50 en 80% bedroeg van de schatting volgens VAN BEEK (1976). Al is vergelijkbaarheid van deze gegevens niet zonder meer mogelijk op basis van gewicht, doordat VAN BEEK met mosselvoer werkte, komen deze gegevens wel overeen met de conclusie van VAN BEEK, dat zijn berekening om verschillende redenen tot een overschatting zou kunnen leiden.

IV. BIOMASSA, VOEDSELOPNAME EN CONVERSIE VAN P. MICROPS OP HET BALGZAND

P. microps speelt slechts een belangrijke ecologische rol gedurende de eerste levenszomer van de "0"-jaar groep. Deze invloed kan worden uitgedrukt in aantallen, maar ook in biomassa die een betere vergelijkingsmogelijkheid bieden met andere soorten op het Balgzand. Belangrijk in dit verband zijn de biomassa (als voor het aanwezige voedsel voor eventuele predatoren) samen met de produktie en de omvang van de voedselopname, die een indruk moet geven van de predatiedruk van *P. microps* op het Balgzand. In dit laatste deel van het verslag worden deze factoren gedurende de zomer en het najaar van 1975 en 1976 wekelijks becijferd.

a. Methode

De biomassa werd berekend aan de hand van de aantallen en

de lengteverdeling van *P. microps* op het Balgzand. De aantallen en de lengteverdeling werden geschat door telkens een lineaire afname te berekenen tussen de twee hoogste opeenvolgende monsterpunten (Tabel 17). Voor de beginwaarden in juli/augustus werd uitgegaan van een gelijk aantal in 1976 en 1975. Hierbij werd gebruik gemaakt van de lengte-gewicht relatie, zoals berekend door VAN BEEK:

$W = 0{,}0037 \cdot L^{3,5}$ (W in g; L in cm).

Per lengteklasse werd het gewicht bepaald door het middelen van de gewichten van elke mm lengtegroep binnen deze LK. Het asvrij drooggewicht was het hele jaar door constant op 17% van het natgewicht.

De produktie werd wekelijks gemeten volgens de Allen-curve (Chapman, 1968).

De dagelijkse voedselopname werd berekend met behulp van de formule:

$V = 7{,}2124 \cdot 10^{-15} \cdot T^{8,581} \cdot L^{(25,8062 \cdot T^{0,7839})}$

De wekelijkse temperatuurgemiddelden werden berekend aan de hand van opnames in de NIOZ-haven door het RIVO.

b. Resultaten

De resultaten worden weergegeven in Tabel 18 en fig. 36. In 1975 lagen de gemiddelde weektemperaturen gedurende augustus en september ruim 2 graden hoger dan in 1976. In oktober was juist het omgekeerde het geval: toen waren de watertemperaturen in 1976 hoger.

De biomassa was in 1976 steeds veel groter dan in 1975. Het kleinste verschil trad in september op (15 mg/m^2), en het grootste in oktober (ruim 40 mg/m^2) als in 1976 bijna het dub-

bele van de biomassa van'75 op het Balgzand aanwezig is. Dit verschil is ook terug te vinden in de berekende voedselconsumptie, waar, ondanks de minder gunstige temperatuur, in 1976 ruim 40% meer werd opgenomen dan in het voorgaande jaar. Dit verschil ontstond vooral in de maanden september en oktober. Deze grote verschillen in biomassa en voedselopname zijn echter niet meer terug te vinden in de omvang van de produktie. In 1975 zou bijna evenveel zijn geproduceerd als in 1976; de grootste produktie in 1975 geschiedde in augustus en september, terwijl de produktie in 1976 volgens de gevolgde methode ruim drie weken langer doorliep.

Dit heeft wel gevolgen gehad voor de conversie: volgens de berekening werd in 1975 16,6% van het opgenomen voer in grondelvlees omgezet tijdens het groeiseizoen, terwijl dit in 1976 maar 11,6% was. De conversie was in beide jaren aanvankelijk zeer hoog, maar nam onmiddellijk in de tweede week af tot een redelijk stabiele fase: hierin nam de conversie geleidelijk af van 20% naar 5 tot 2% in de loop van 2 maanden.

De voedselopname van I-jaar wadgrondels in het voorjaar is gering vergeleken met de totale jaarlijkse voedselopname. Bij een gemiddelde populatie van $\pm$ 20 grondels/1000 m^2 over die periode (een ruime overschatting) zou de totale voedselopname op $\pm$ 0,02 g avdg/m^2.jaar uitkomen, een waarde die binnen de afrondingsnormen van het hele jaargewicht valt.

c. Discussie

Gedurende 2 waarnemingsjaren blijkt de voedselopname van *P. microps* met een factor 1½ te variëren. De berekende voedselopname voor 1975, nl. 0,50 g avdg/m^2.jaar blijkt een stuk la-

ger uit te komen dan de voedselopname die VAN BEEK (1976) voor dezelfde jaarklasse had gevonden (0,8 g avdg/m^2.jaar). Van Beek paste echter ook nog een correlatie toe, gebaseerd op de beschikbaarheid van voedsel tijdens het getijdeverloop, waardoor hij op een voedselopname van 0,53 g avdg/m^2.jaar uitkwam, die redelijk overeenkomt met de gegevens uit dit verslag. Van Beek veronderstelde in zijn gegevens dat de overschatting van de voedselopname door de onderschatting van de populatieomvang zou worden opgevangen. Uit dit verslag blijkt echter dat dit niet geheel opgaat. De gegevens van deze auteur kunnen echter wel gebruikt worden om een indruk te geven van de omvang van de voedselopname van *P. minutus*, die in 1975 na aanpassing van de gegevens ongeveer 0,4 g avdg/m^2.jaar zou bedragen.

De conversie bij juveniele *P. microps* ligt volgens onze berekening tussen 11,6% en 16,6%. Deze waarde kwam redelijk overeen met eerder bepaalde omzettingsefficiency in het veld. HEALY (1972) vond bij *P. minutus* in het veld, omgerekend naar deze gegevens, een efficiency van 16 tot 32%. Op het Balgzand was de conversie voor de drie jongste jaarklassen van schol, *Pleuronectes platessa*, 12,5 à 15% (KUIPERS, 1976) zodat de conversie die hier voor wadgrondels bepaald werd, redelijk overeenkomst met algemeen gevonden waarden. De conversie bij vissen in gevangenschap ligt over het algemeen hoger, daar voor *P. microps* zowel als voor de tong (FONDS) in het laboratorium een conversie van 20 à 25% werd gemeten. Dit is mogelijk een gevolg van de mindere mate van lichaamsbeweging, waardoor meer energie wordt opgeslagen in voorraad weefsel. Hierdoor was, zoals eerder al gebleken was, de conditiefaktor voor vissen in gevangenschap hoger dan voor vissen in het veld. Met behulp van de gecorrigeerde voedselopname van *P. minutus* op het Balgzand in

1975 kon een schatting worden gemaakt van de predatiedruk van beide grondelsoorten op het Balgzand. Zodanig berekend was de voedselopname voor beide soorten in 1975 ongeveer 0,9 g avdg/m^2/jaar. In 1976 was de consumptie voor *P. microps* 0,2 g/m^2/jaar groter, maar waren veel minder zandgrondels op het Balgzand aanwezig, zodat de gezamenlijke voedselopname ongeveer gelijk zal zijn gebleven.

Binnen het geheel van de predatiedruk op het Balgzand is de rol van de grondelsoorten betrekkelijk klein. Voor verschillende soorten werd deze predatiedruk berekend, o.a. voor schol ($\pm$ 2 g avdg/m^2/jaar; KUIPERS, 1976), voor de strandkrab (1,5 g avdg/m^2/jaar; KLEIN BRETELER, 1976) en de garnaal (26 g avdg/m^2/jaar; VAN LISSA, 1977). Voor de voedselopname van vogels werd het getal van $\pm$ 5 g avdg/m^2/jaar aangehouden, zodat de beide grondelsoorten samen minder dan 5% van de totale voedselopname op het Balgzand voor hun rekening nemen.

V. LITERATUUR

ALLEN, K.R., 1940. Studies on the biology of the early stages of salmon *Salmo salar*, I. Growth in the river Eden.- J. Anim. Ecol. 9: 1-23.

ALLEN, K.R., 1941. Studies on the biology of the early stages of salmon *Salmo salar*, II.

BEEK, F.A. van, 1976. Aantallen, groei en voedselopname van de zandgrondel en de wadgrondel op het Balgzand.- NIOZ-verslag nr. 1976-9.

CHAPMAN, D.W., 1968. Production. In: Methods for assessment of fish production in fresh water (W.E.Richer, ed.). IBP-handbook nr. 3, Blackw. Oxf.

E CREN, E.D., 1958. Observations on the growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) over twenty two years, with special reference to temperature and changes in population density.- J. Anim. Ecol. 27: 287-334.

ELLIOTT, J.M., 1975. Number of meals a day, maximum weight of food consumed, and maximum rate of feeding for brown trout, *Salmo trutta* L.- Freshwat. Biol. 5: 287-303.

ELLIOTT, J.M., 1976a. The growth rate of brown trout fed on maximum ration.- J. Anim. Ecol. 44(3): 805-821.

ELLIOTT, J.M., 1976b. The growth rate of brown trout fed on reduced rations.- J. Anim. Ecol. 44(3): 823-842.

FONDS, M., 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden Sea.- Neth. J. Sea Res. 6(4): 417-478.

GIBSON, M.B. & B. HIRST, 1955. The effect of salinity and temperature on the pre-adult growth of guppies.- Copeia 3: 241-243.

HEALY, M.C., 1971. The distribution and abundance of Sand Gobies in the Ythan estuary.- J. Zool. Res., Lond. 163: 177-229.

HEALY, M.C., 1972. On the population ecology of the common goby in the Ythan estuary.- Jnl. Nat. Hist. 6: 133-145.

HOHENDORF, K., 1966. Eine Diskussion der Bertalanffy Funktionen und ihre Anwendung zur Charakterisierung des Wachstums von Fischen.- Kieler Meeresforschung 22(1): 70-97.

JONES, D. & P.J. MILLER, 1966. Seasonal migrations of the common goby in Morecamb Bay and elsewhere.- Hydrobiologia 27: 515-528.

KLEIN BRETELER, W.C.M., 1975. Food consumption, growth and energy metabolism of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*.- Neth. J. Sea Res. 9(3-4): 255-272.

KLEIN BRETELER, W.C.M., 1976. Settlement, growth and production of the shore crab, *Carcinus maenas*, in the western Wadden Sea.- Neth. J. Sea Res. 10(3): 354-376.

KUIPERS, B.R., 1973. On the tidal migration of young plaice in the Wadden Sea.- Neth. J. Sea Res. 6: 376-388.

KUIPERS, B.R., 1975. Experiments and field observations on the daily food intake of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa* L.- Proc. 9th Eur. Mar. Biol. Symp.: 1-12.

KUIPERS, B.R., 1975. On the efficiency of a two-metre beam trawl for juvenile plaice.- Neth. J. Sea Res. 9(1): 69-85.

Tabel I

P. microps. Aantallen per 1000 m^2 gevangen in de Mokbaai, bij de bepaling van de efficiency van het standaard boomkornet in 1975 (a) en 1976 (b). Lk = de lengteklasse van de grondels in mm, Tr = trek met het boomkornet, Ze = vangst met de zegen.

a.

LK (mm)	22/8/1975 Tr'.1	Ze'.1	Tr'.2	Ze'.2	Tr'.3
12.5	-	1200	-	160	-
17.5	-	1800	348	800	649
22.5	1276	13500	8699	10400	3463
27.5	5603	25500	21227	25760	14069
32.5	2743	9000	6612	8640	6378
37.5	1116	5100	2435	3680	1948
42.5	425	1800	348	1120	649
47.5	255	300	-	320	216

b.

LK (mm)	25/8/1976 Tr.1	Ze.1	Tr.2	Ze.2	Tr.3	Ze.3	Tr.4
12.5	163	240	-	-	-	280	670
17.5	1410	3480	733	2420	1057	4690	3454
22.5	5910	7440	3486	9920	3383	14200	2732
27.5	4988	6240	3022	5020	3277	8270	928
32.5	4554	5160	1969	2120	1163	4830	567
37.5	2109	3840	687	730	288	2070	232
42.5	325	1560	412	420	160	970	-
47.5	-	240	-	120	-	-	-

Tabel II

De % efficiency EFF. + variantie van het standaard boomkornet in relatie tot de lengteklassen van de grondels. EFF(%) = $\frac{1}{2}(T_n + T_{n+1})$ 100/Zn.

LK	T_1,Z_1,T_2	T_2,Z_2,T_3	T_3,Z_3,T_4	T'_1,Z'_1,T'_2	T'_2,Z'_2,T'_3	EFF.	VAR
17.5	30.79	36.98	18.41	9.67	62.31	31.63	325.5
22.5	65.56	36.44	24.07	36.94	68.51	44.30	235.6
27.5	64.18	62.74	36.33	52.60	68.51	56.87	132.7
32.5	63.21	73.87	21.65	51.97	74.59	57.06	381.5
37.5	37.18	66.78	20.65	34.81	59.55	44.44	277.9
42.5	23.62	68.10	20.21	21.47	44.51	35.58	343.1

Tabel III

De gemeten efficiency (met standaarddeviatie) van het standaardnet (zie Tabel II) en de berekende % efficiency waarden voor 5 mm lengteklassen van grondels van 12.5-82.5 mm

LK	$\bar{L}$ (mm)	% vangst	SD (n=5)	ber. vangst
2	12.5	-		19.03
3	17.5	31.63	18.04	31.65
4	22.5	44.30	15.35	44.27
5	27.5	56.87	11.52	56.86
6	32.5	57.06	19.52	57.11
7	37.5	44.44	16.67	44.35
8	42.5	35.58	18.52	35.62
9	47.5	-		29.36
10	52.5	-		24.70
11	57.5	-		21.12
12	62.5	-		18.31
13	67.5	-		16.06
14	72.5	-		14.22
15	77.5	-		12.69
16	82.5	-		11.42

Tabel IV

Pomatoschistus microps. Gecorrigeerde aantallen per 1000 m^2 en de gemiddelde lengte (mm) op het oostelijk en het westelijk deel van het Balgzand in 1975 (a) en 1976 (b). D/V = berekende dichtheid van de grondels t.o.v. de werkelijke vangst. De eerste kolom geeft begin, midden en eind van de maand en de leeftijdsgroepen (0-jarig en I-jarig in juli-augustus '75). Voor 1976 is ook de biomassa berekend in mg asvrij drooggewicht (AVDG).

a. datum	Oost	Leng. mm	West	Leng. mm	W/O	Hele Balgzd	Leng.
be 4	17.16	38.17	56.42	38.36	3.3	36.79	38.30
mi 4	34.93	35.92	-		-	-	
be 5	5.80	38.16	-		-	-	
mi 5	8.89	40.46	15.64	41.60	1.8	12.26	41.25
ei 5	2.08	43.47	-		-	-	
mi 6	5.11	43.60	17.98	42.71	3.5	11.55	42.90
be 7	8.79	46.04	15.26	45.64	1.7	12.03	45.80
mi 7	1.40	42.34	29.90	43.92	21.4	15.65	43.80
ei 7 "0"	250.06	21.81	3608.66	21.39	14.4	1929.36	21.40
ei 7 "I"	27.78	42.61	23.40	46.22	0.8	25.59	44.25
mi 8 "0"	303.49	28.79	1659.75	28.47	5.5	981.62	28.50
mi 8 "I"	1.16	47.48	0	-	0	0.58	47.50
ei 8	665.99	33.00	2386.27	30.46	3.6	1526.13	31.00
mi 9	1199.66	33.93	1453.81	34.62	1.2	1326.73	32.95
ei 9	732.93	34.38	-		-	-	
mi 10	210.38	40.82	818.44	34.98	3.9	480.63	36.15
ei 10	112.97	36.05	251.94	35.40	2.2	182.15	35.60
mi 11	125.93	36.46	288.46	36.17	2.3	202.22	36.25

b. datum	Oost	West	West / Oost	Gehele Balgz.	D/V	Leng. (mm)	Biomas. mg avdg.
be/4	3.12	3.62	1.2	3.4	2.2	37.12	230.5
be/5	5.75	6.23	1.1	6.0	2.3	37.98	450.5
mi/5	11.15	6.32	0.6	8.7	2.7	42.48	975.5
be/6	4.98	11.08	2.2	8.0	3.3	43.94	974.0
mi/6	2.18	4.93	2.3	3.6	3.0	47.36	734.5
ei/6	3.36	8.99	2.7	6.2	3.1	47.18	972.5
be/8	123.88	1525.95	12.3	824.9	2.0	26.72	20785.0
be/9	-	2582.86	3.7	1641.4	2.0	31.92	74317.0
mi/9	723.88	-	3.3	1537.8	2.0	33.81	81787.0
mi/10	568.94	1681.80	3.0	1125.4	2.1	35.79	22605.5
mi/11	191.83	440.12	2.3	315.0	2.1	37.27	

Tabel V

P. microps en *P. minutus*. Vangsten (ongecorrigeerd) per 1000 m^2 en de gemiddelde lengten van I-jarige en 0-jarige grondels op het oostelijke en westelijke deel van het Balgzand in 1976.

I-jarig	Aantal/$_2$ n/1000m	$\bar{L}$(mm)	west / oost	0-jarig$_2$ n/1000m	$\bar{L}$(mm)	aantal west	aantal oost
P. microps							
2-4/4	1,54	38,75	1,20	-			
5-6/5	2,68	41,28	1,01	-			
18-19/5	3,26	41,55	0,58	-			
1-2/6	2,77	44,08	2,37	-			
15-16/6	1,11	47,06	2,34	-			
29-30/6	3,86	46,29	2,22	-			
2-4/8	-			405,29	27,32	746,38	64,19
1/9	-			-	31,34	1259,89	-
15/9	-			-	33,14	-	368,82
13-14/10	-			563,87	34,87	849,37	278,17
9-11/11	-			151,00	36,00	214,74	87,25
P. minutus							
2-4/4	4,55	51,79	0,82	-		-	-
5-6/5	6,57	53,20	0,90	-		-	-
18-19/5	7,69	50,65	0,82	-		-	-
1-2/6	6,49	51,75	0,93	-		-	-
15-16/6	4,86	52,16	1,17	0,82	17,50	0,97	0,66
29-30/6	5,38	55,26	1,32	24,48	17,86	45,53	3,44
2-4/8	2,73	56,01	0,48	43,81	35,52	20,62	67,00
1/9				-		40,67	-
15/9					46,29		65,54
13-14/10	-			124,50	47,88	121,72	127,28
9-11/11	-			89,44	48,09	96,51	82,26

Tabel VIII

P. microps. Lengtegroei op het Balgzand in 1975 en 1976. De gemiddelde lengten op de 15e van iedere maand zijn geëxtrapoleerd uit de groeicurven (Fig. 10, Tabel IV). De parameters van de Bertalanffy curve zijn berekend uit:

$L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-to)})$, waarbij L_∞ de eindlengte bereikt aan het einde van het groeiseizoen, t de tijd in maanden.

Datum	Gemiddelde lengten, mm	
	1975	1976
15-8	28,8	29,2
15-9	33.5	33.8
15-10	36.2	35.9
15-11	36.3	37.5
Bertalanffy vergelijking:		
L_∞	37.5	37.6
K	0.881	0.793
to	6.38	6.11
Lnov.	36.9	36.6

Tabel IX

Pomatoschistus minutus. Aantallen per 1000 m^2 en de gemiddelde lengte (mm) van I-jarige en 0-jarige grondels op het oostelijke en westelijke deel van het Balgzand in 1975.

datum	Balgz. "I"	Leng. mm	W/O	Oost "O"	Leng. mm oost	West "O"	Leng. mm west	W/O	Balg. "O"	Leng. mm
be 4	91.20	61.01	2.4	-		-			-	
mi 4	21.71	60.08	-	-		-			-	
be 5	15.23	63.54	-	-		-			-	
mi 5	22.75	59.52	1.4	0.87	22.31	0	-	0	0.44	22.31
ei 5	11.34	63.32	-	3.87	18.94	-	-		-	
mi 6	7.17	64.34	0.6	1.29	34.83	9.66	22.82	7.5	5.48	24.25
be 7	4.77	61.78	2.9	10.84	26.17	92.69	26.32	8.6	51.77	26.30
mi 7	13.71	55.85	0.8	197.72	23.26	252.83	23.32	1.3	225.27	23.30
ei 7	47.67	54.91	4.0	253.85	38.29	482.66	40.25	1.9	368.25	39.55
mi 8	18.17	62.46	0.1	203.85	42.47	674.63	44.62	3.3	439.03	44.10
ei 8	-			295,50	50,62	215,76	54,05	0,7	255.63	52.05
mi 9	-			389.55	52.22	391.01	53.30	1.0	390.28	52.75
ei 9	-			370.50	53.51	-				
mi 10	-			401.55	56.29	521.02	55.78	1.3	461.28	56.00
ei 10	-			246.18	53.80	352.64	54.19	1.4	299.41	54.00
mi 11	-			523.19	56.79	261.43	53.59	0.5	392.31	56.05

Tabel X

P. minutus. Aantallen per 1000 m^2 en de gemiddelde lengte (mm) van I-jarige en 0-jarige grondels op het oostelijke en westelijke deel van het Balgzand in 1976.

Datum	Balgzd I	Leng. (mm)	Oost "0"	Leng. "0"o	West "0"	Leng. "0"w	Balgzd "0"	Leng.	W/O "I"	W/O "0"
Be/4	18,19	53,60	-	-	-		-		0,9	-
be/5	27,72	56,09	-	-	-		-		0,9	-
mi/5	32,42	52,22	-	-	-		-		0,7	-
be/6	25,85	53,51	-	-	-		-		0,8	-
mi/6	19,56	52,96	2,09	17,50	3,06	17,50	2,58	17,50	1,1	1,5
ei/6	24,40	58,10	8,08	21,89	121,53	17,26	64,81	17,55	0,5	15,0
be/8	13,91	64,55	176,49	41,89	54,20	41,17	115,35	41,72	1,9	0,3
be/9	32,94	70,77	-	-	128,67	50,72	128,67	50,72	-	-
mi/9	-	-	204,29	48,99	-		204,29	48,99	-	-
mi/10	-	-	423,33	50,56	430,60	52,33	426,97	51,45	-	1,0
mi/11	-	-	293,28	50,97	342,05	51,75	317,67	51,39	-	1,2

Tabel XI

P. microps. Resultaten van de Baïkov-serie op 24/9/'76. Percentages magen en darmen met inhoud direkt na het vangen (A) en na 3 uur verteren (B). hw = hoogwater, lw = laagwater, n = aantal onderzochte grondels.

Tijd		Magen: % met inh.	Darmen: % met inh.	n_0	Magen: % met inh.	Darmen: % met inh.	n_3
	05.00	59,3	71,4	27	9,3	76,7	43
hw.	08.15	82,4	76,5	17	33,3	100,0	18
	11.30	90,0	98,0	50	46,0	92,0	50
lw.	14.30	62,0	100,0	50	26,2	47,5	42
	18.00	58,0	92,0	50	40,0	82,0	50
hw.	21.30	72,7	97,0	33	38,7	96,7	31
	00.30	52,1	91,7	48	-	-	-

Tabel XII

P. microps. Resultaten van de Baïkov-serie op 25/9/'76. Het gehalte aan as en organisch materiaal (asvrij drooggewicht) van magen en darmen, in mg per 100 grondels.

tijd	MAAG op T = 0		MAAG op T = 3		DARM op T = 0		DARM op T = 3	
	AVDG	as	AVDG	as	AVDG	as	AVDG	as
05.00	97,11	18,89	96,44	18,14	64,19	54,81	75,72	49,77
08.15	83,76	47,65	97,06	12,78	49,12	60,59	59,72	72,22
11.30	96,28	36,40	98,16	36,00	54,80	90,80	54,06	104,40
14.30	87,74	24,80	94,56	13,95	63,46	88,60	62,91	77,44
18.00	89,06	27,40	99,24	26,80	58,38	48,20	68,76	52,80
21.30	94,33	102,42	115,4	62,58	67,85	121,82	76,61	157,74
00.30	92,27	63,54	-	-	69,75	104,58	-	-

Tabel XIII

P. microps. De groei in lengte (mm) en in gewicht (mg Nat Gewicht) van grondels in het laboratorium bij verschillende constante temperaturen. a. dagelijkse overmaat gevoerde dieren, b. om de dag gevoerde dieren - S.D. = standaard deviatie, * geeft aan dat extreem grote of kleine dieren zijn weggeselecteerd.

Datum	Dag	Lengte (mm)	±S.D	Gewicht mg NG	Datum	Dag	Lengte	S.D	Gewicht
12°C					16°C				
18/8	26	32,00	0,74	265,9	23/7	1	13,86		15,7
30/8	38	33,94	1,39	348,2	6/8	15	17,79*	1,43	43,4
15/9	54	36,69	1,30	458,1	18/8	26	20,56	2,27	80,0
27/9	66	38,75	1,88	550,7	30/8	38	23,92	2,48	113,5
5/10	74	39,93	1,75	590,0	15/9	54	27,77*	1,99	183,0
15/10	84	41,00	1,96	641,4	27/9	66	30,41	2,58	257,7
2/11	102	41,92	2,66	669,0	5/10	74	31,59	2,12	279,41
					15/10	84	33,23	2,12	331,8
					2/11	102	33,85	2,35	333,6
20°C					24°C				
23/7	1	13,86		15,7	23/7	1	13,86		
6/8	15	17,88*	1,40	48,9	6/8	15	18,50*	1,63	15,7
18/8	26	21,40	1,32	89,6	18/8	26	22,06	1,88	60,9
30/8	38	24,75	1,70	130,4	30/8	38	24,43	2,16	89,7
15/9	54	29,45	1,44	235,0	15/9	54	27,81*	1,50	126,1
27/9	66	32,14	1,55	300,9	27/9	66	29,90	1,79	193,8
5/10	74	32,68	1,70	319,5	5/10	74	31,05	1,88	256,6
15/10	84	34,35	1,69	383,0	15/10	84	33,30	2,38	362,0
2/11	102	36,28	1,67	434,4	2/11	102	35,15	2,39	398,5

vervolg Tabel XIII

Datum	Dag	Lengte (mm)	±S.D	Gewicht mg NG	Datum	Dag	Lengte	S.D	Gewicht
28°C									
18/8	26	24,74	1,41	106,3	5/10	74	33,71	1,49	351,2
30/8	38	28,89	1,73	216,3	15/10	84	34,88	1,45	426,5
15/9	54	32,63	1,46	306,3	2/11	102	35,38	1,66	313,8
27/9	66	33,94	1,26	348,8					

b.

Datum	Dag	Lengte	±S.D	Gewicht	Datum	Dag	Lengte	S.D	Gewicht
16°C					20°C				
23/7	1	13,86		15,7	23/7	1	13,86		15,7
6/8	15	15,82*	1,33	25,4	6/8	15	16,06*	1,24	30,3
18/8	26	17,68	2,32	48,6	18/8	26	18,83	2,10	50,4
30/8	38	19,86	2,73	66,2	30/8	38	20,50	2,63	71,8
15/9	54	23,29	2,92	100,0	15/9	54	24,35*	1,49	114,7
24°C					27/9	66	26,39	1,91	147,6
23/7	1	13,86		15,7	5/10	75	28,21	2,25	192,1
6/8	15	17,73*	1,73	46,2	15/10	84	29,82	1,88	235,3
18/8	26	19,91	1,76	65,7					
30/8	38	21,56	2,17	86,4					
15/9	54	24,92*	1,44	123,8					
27/9	66	27,25	1,29	167,5					
6/10	75	28,83	1,47	213,3					
15/10	84	31,83	1,59	303,3					

Tabel XIV

P. microps. De lengtegroei van dagelijks gevoerde grondels in het laboratorium in vergelijking met de groei op het Balgzand. De lengten zijn geëxtrapoleerd naar de 15e van elke maand uit de groeicurven. De parameters van de Bertalanffy vergelijking zijn berekend uit

$L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t - t_o)})$, waarin t = tijd in maanden vanaf januari (dus t = 6 op 15 juni etc.).

Datum t=maand nummer	12°	16°	20°	24°	28°	Balgzand 1976
		Lengten in mm				
15-8		19,9	20,6	21,4		29,2
15-9		27,8	29,4	27,8		35,8
15-10		33,3	34,4	33,3		35,9
15-11		34,2	36,6	35,5		37,5

Tabel VII

P. *microps*. De lengteverdeling in 5 cm klassen van de grondels op het ıele Balgzand in 1975 en 1976, na correctie voor de efficiency van het standaardnet.

A) 1975 week	12.5	17.5	22.5	27.5	32.5	37.5	42.5	47.5	52.5	57.5	Biom. 100 vis
jul 5	3.7	36.4	45.2	10.1	3.4	0.2	0.6	0.4			1234.6
aug 1	2.8	27.3	38.3	14.0	9.4	6.5	1.5	0.2			1933.1
aug 2	1.9	18.2	31.4	17.9	15.4	12.7	2.4	0.1			2640.2
aug 3	0.9	9.1	24.5	21.8	21.3	19.0	3.3	0.1			3365.0
aug 4			17.6	25.7	27.3	25.2	4.2				4072.1
sep 1	0.1	0.2	10.1	26.3	29.8	28.6	4.7	0.2			4414.3
sep 2	0.2	0.4	2.9	26.8	32.3	31.9	5.1	0.3			4725.3
sep 3	0.2	0.3	3.0	23.8	32.4	31.1	7.2	1.0	0.6	0.4	5179.8
sep 4	0.1	0.2	3.0	30.9	32.4	30.2	9.3	1.7	0.8	0.8	5721.9
okt 1		0.1	3.1	17.7	32.5	29.4	11.4	2.4	1.2	1.6	6407.2
okt 2			3.1	14.7	32.6	28.5	13.5	3.1	1.4	2.4	6950.2
okt 3			2.1	14.2	32.6	29.9	15.3	2.2	1.0	2.4	6824.8
okt 4			1.2	13.8	32.4	31.2	17.1	1.3	0.6	2.3	6667.7
nov 1			0.2	13.3	32.1	32.6	18.9	0.4	0.3	2.2	6582.8
B) 1976											
aug 1		9.0	37.0	21.8	25.6	6.2	0.5				2074.9
aug 2		7.4	31.2	21.9	26.5	20.3	2.2	0.6			3025.4
aug 3		5.8	25.3	21.9	27.3	14.4	4.2	1.1			3541.9
aug 4		4.1	19.5	22.0	28.2	18.5	6.0	1.7			4060.1
aug 5		2.5	13.6	22.1	29.1	22.6	7.8	2.8			4577.7
sep 1		1.3	8.7	21.0	33.3	24.1	10.0	1.7			4900.2
sep 2			3.9	19.8	37.5	25.7	12.2	1.0			5212.5
sep 3			3.2	17.7	36.5	28.3	12.0	2.2	0.1		5473.6
sep 4			2.5	15.6	35.6	30.8	11.8	3.4	0.3		5453.7
okt 1			1.7	13.6	34.7	33.4	11.6	4.7	0.5		6054.6
okt 2			1.0	11.4	33.7	35.9	11.5	5.9	0.7		6340.9
okt 3			0.8	9.9	31.4	38.4	12.8	5.7	0.9		6533.6
okt 4			0.5	8.5	29.4	41.0	14.1	5.5	1.1		6761.3
nov 1			0.3	7.0	27.3	43.5	15.3	5.3	1.3		6912.4
nov 2			0.1	5.5	25.1	46.0	16.6	5.2	1.5	0.1	7145.8

Tabel VI

P. microps. De lengteverdeling in 5 mm klassen op het oostelijk en het westelijk deel van het Balgzand in 1976.

Lengte kl.mm.	17.5 ±2.5	22.5 ±2.5	27.5 ±2.5	32.5 ±2.5	37.5 ±2.5	42.5 ±2.5	47.5 ±2.5	52.5 ±2.5	57.5 ±2.5
Oost									
7/4	-	-	.25	.74	.95	1.18	-	-	-
5/5	-	-	.30	.88	2.25	2.32	-	-	-
19/5	-	-	-	-	4.27	4.34	.58	1.16	.80
2/6	-	-	-	-	.33	2.10	2.04	.51	-
16/6	-	-	-	-	-	.48	1.12	.58	-
30/6	-	-	-	-	.33	2.52	.51	-	-
2/8	8.75	27.11	43,80	34,64	9.58	-	-	-	-
15/9	-	28.26	144.65	274.13	188.41	89.03	7.22	-	-
13/10	-	3.91	57.57	218.26	198.06	72.79	18.35	-	-
11/11	-	.38	6.22	54.05	78.24	40.08	8.62	3.44	.80
West									
2/4	-	-	-	.99	2.09	.54	-	-	-
6/5	-	-	.95	.32	2.44	2.52	-	-	-
18/5	-	-	-	.42	1.08	4.00	.82	-	-
1/6	-	-	-	-	1.94	6.05	2.35	.75	-
15/6	-	-	-	-	-	1.63	1.97	1.33	-
29/6	-	-	-	-	.61	.76	4.53	1.81	1.28
4/8	140.03	582.81	315.45	387.08	92.02	8.56	-	-	-
1/9	64.96	350.30	569.96	751.67	583.97	202.63	58.62	.75	-
14/10	-	19.47	197.94	539.08	609.85	186.98	113.80	14.68	-
9/11	-	-	28.46	104.62	212.31	64.99	23.95	5.79	-

vervolg Tabel XIV

Datum t=maand nummer	12°	16°	20°	24°	28°	Balgzand 1976
	Lengten in mm					
L_∞	45,2	36,9	39,4	39,4	35,8	37,6
K	0,497	0,655	0,640	0,501	1,248	0,793
t_o	5,58	6,83	6,83	6,42	6,06	6,11

Tabel XV

P. microps. De groei in lengte en gewicht in het laboratorium voor afzonderlijke 5 mm lengteklassen. v.a. = voedselaanbod, 1/1 = dagelijks gevoerd, 1/2 = om de andere dag gevoerd, dL/dt = lengtegroei (mm/dag) en k = dlnW/dt (mg/dag).

T° (°C)	v.a	15-20 mm		20-25 mm		25-30 mm		30-35 mm		35-40 mm	
		dL/dt	k	dL/dt	k	dL/dt	k	dL/dt	k	dL/dt	k
12	1/1							0,182	1,86	0,167	1,39
16	1/1	0,278	5,24	0,263	3,34	0,238	2,75	0,164	1,61		
16	1/2	0,172	3,78	0,200	2,09	0,286	2,55				
20	1/1	0,294	5,74	0,278	3,62	0,285	3,40	0,147	1,39		
20	1/2	0,182	3,56	0,222	2,79	0,179	2,39				
24	1/1	0,313	5,73	0,238	3,16	0,200	2,45	0,182	1,65		
24	1/2	0,217	4,42	0,182	2,29	0,270	2,95				
Balgzand				0,180-0,400		0,192		0,136			

Tabel XVI

De invloed van de watertemperatuur op het asvrij drooggewicht (AVDG) als % van het Natgewicht (N.G.) van teruggewogen voedsel. Vergelijking van de controles en het voedsel toegediend aan grondels.

T°	Controle	Voedsel
12	12,43 ± 1,20	11,31 ± 1,06
16	11,99 ± 0,81	11,27 ± 1,14
20	11,82 ± 1,58	9,94 ± 1,20
24	10,80 ± 1,30	9,87 ± 1,35
28	9,68	8,54 ± 1,82

Tabel XVII

P. microps. Dagelijkse voedselopname van grondels in het laboratorium bij verschillende constante temperaturen. a. dagelijks overmaat gevoerde dieren, metingen van 23/7-15/10, 1976. b. om de andere dag gevoerde dieren, metingen van 23/7-27/9, 1976.

a.

Periode	12°C L(mm)	V/vis/d (mgavd)	16°C L	V/v/d	20°C L	V/v/d	24°C L	V/v/d	28°C L	V/v/d
I										
23/7-6/8			15,6	0,513	16,1	1,20	16,6	1,46	27,1	2,72
(24/8-27/8)				±0,15		±0,85		±0,52		±2,58
II										
7/8-18/8			18,8	1,26	19,4	2,25	19,5	2,35	28,2	3,91
(28/8-31/8)				±0,37		±0,80		±0,50		±1,17
III										
19/8-30/8	33,1	4,15	21,7	1,57	22,5	3,12	22,2	3,03	32,7	5,78
(15/9)		±1,56		±0,56		±1,24		±0,40		
IV										
15/9-27/9	37,6	6,69	28,5	3,87	29,7	5,05	28,5	4,73	33,2	4,41
(20/9-24/9)		±1,22		±1,00		±0,83		±1,77		±4,26
V										
5/10-15/10	40,5	8,73	33,0	4,90	34,4	9,04			33,6	6,06
(25/9-27/9)		±3,32		±1,24		±3,36				±0,16

b.

Periode	16°C L mm	V/v/d mg AVDG	20°C L mm	V/v/d mg AVDG	24°C L mm	V/v/d mg AVDG
I						
23/7-6/8	14,4	0,34 ±0,13	14,8	0,38 ±0,12	15,7	0,89 ±0,46
II						
7/8-18/8	16,8	0,97 ±0,40	17,4	1,07 ±0,46	18,3	1,42 ±0,35
III						
19/8-30/8	19,0	1,49 ±0,68	19,7	2,03 ±0,53	20,6	2,09 ±0,49
IV						
15/9-27/9			25,3	2,95 ±0,37	26,2	2,89 ±1,23

Tabel XVIII

P. microps op het Balgzand in 1975 en 1976. Schattingen van de wekelijkse aantallen grondels per 1000 m^2, de biomassa (asvrij drooggewicht/1000 m^2), de voedselconsumptie (mg AVDG/1000 m^2/week), de produktie (mg AVDG/1000 m^2/week) en de conversie van voedsel in grondel (% AVDG voedsel). De eerste kolom geeft de maanden en weken aan, de onderstreepte weeknummers zijn de visweken. Bij * zijn geëxtrapoleerde waarden gebruikt.

week	aantal/ 1000 m^2	biomas. g AVDG / 1000 m^2	cons./w g AVDG / 1000m^2.w	prod./w g AVDG / 1000m^2.w	conv. %	temp. °C
1975						
J.4*	2300,0	28,396	28,060	16,077	57,3	18,0
A.1	2106,5	40,722	51,463	14,209	27,6	21,4
A.2*	1913,1	50,510	66,229	13,169	19,9	22,5
A.3	1719,6	57,864	53,390	11,474	21,5	19,7
A.4	1526,1	62,134	55,626	5,086	9,1	19,7
S.1	1448,1	63,923	49,409	4,384	8,9	18,0
S.2*	1370,0	64,747	45,623	5,560	12,2	16,2
S.3	1073,9	55,626	38,069	5,016	13,2	15,7
S.4	777,3	44,477	30,044	4,306	14,3	14,8
0.1	480,6	30,794	21,152	1,473	7,0	13,8
0.2	411,0	28,152	19,708	0,0	0,0	10,3
0.3*	341,4	23,300	16,310	0,0	0,0	9,8
0.4	271,8	18,123	12,687	0,0	0,0	9,4
N.1	202,2	13,301	9,317	-	-	9,3
			497,087	80,754		
1976						
A.1*	2300,0	47,721	26,828	21,068	78,53	17,6
A.2	2135,4	64,603	66,195	10,614	16,0	20,0
A.3	1970,7	69,801	68,238	9,782	14,3	20,4
A.4	1806,1	73,330	59,638	8,929	15,0	18,7
A.5	1641,4	78,421	53,711	5,202	9,7	16,9
S.1	1589,6	77,893	53,360	4,894	8,5	15,3
S.2	1537,8	80,158	57,757	3,879	6,9	14,9
S.3	1434,7	78,530	56,249	3,873	6,9	14,3
S.4	1331,6	76,616	52,207	3,853	7,4	14,5
0.1	1228,5	74,381	51,123	3,366	6,6	14,1
0.2	1125,4	71,361	51,091	1,977	3,9	13,4
0.3	923,1	60,312	42,235	1,866	4,4	11,4
0.4	720,7	48,728	34,110	0,936	2,7	9,8
N.1	518,4	35,834	25,084	0,976	3,9	9,6
N.2	316,0	22,581	15,807	-	-	8,2
			713,633	84,242		

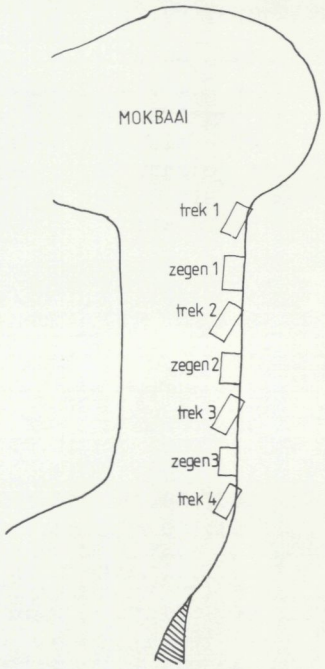


Fig. 1. Bepaling van de efficiency van het standaard boomkornet. De situering in de Mokbaai (Texel) van de trekken met het kornet (Tr) en met de zegen (Z).

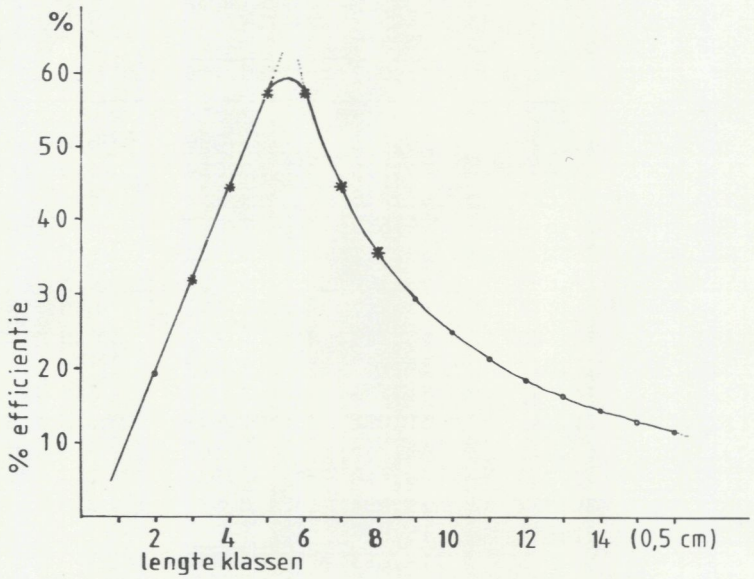


Fig. 2. De berekende % efficiency van het standaard boomkornet voor 5 mm lengteklassen van grondels. De gemiddelde lengte van de grondels in iedere klasse is (5 x LK) + 2,5 mm.

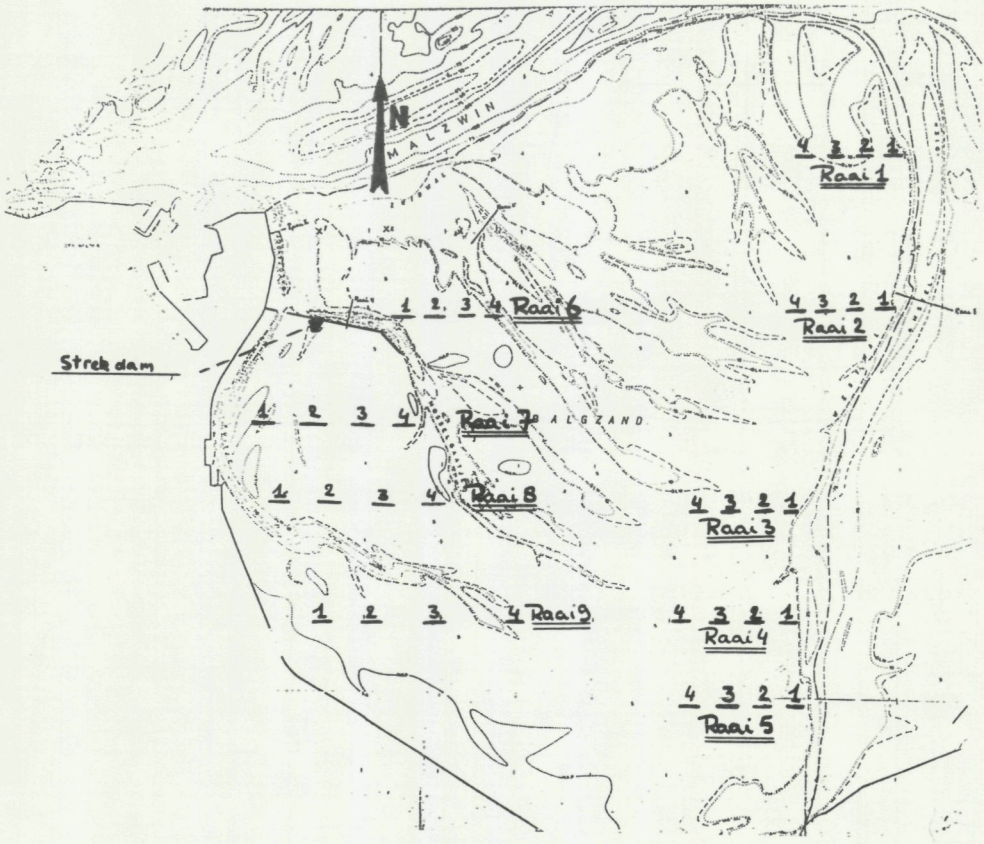


Fig. 3. Balgzand. Situering van de raaien en de stations waar gevist werd.

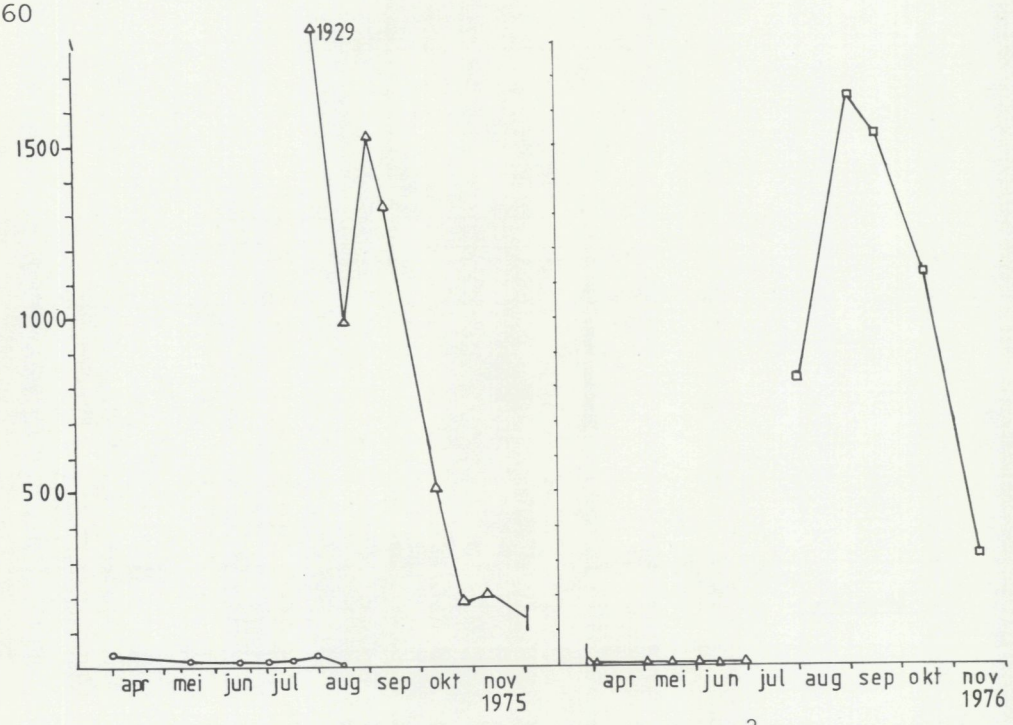


Fig. 4. *P. microps*. De gemiddelde aantallen per 1000 m^2 op het hele Balgzand in 1975 (links) en 1976 (rechts) voor de jaarklassen 1974 (●), 1975 (▲) en 1976 (■).

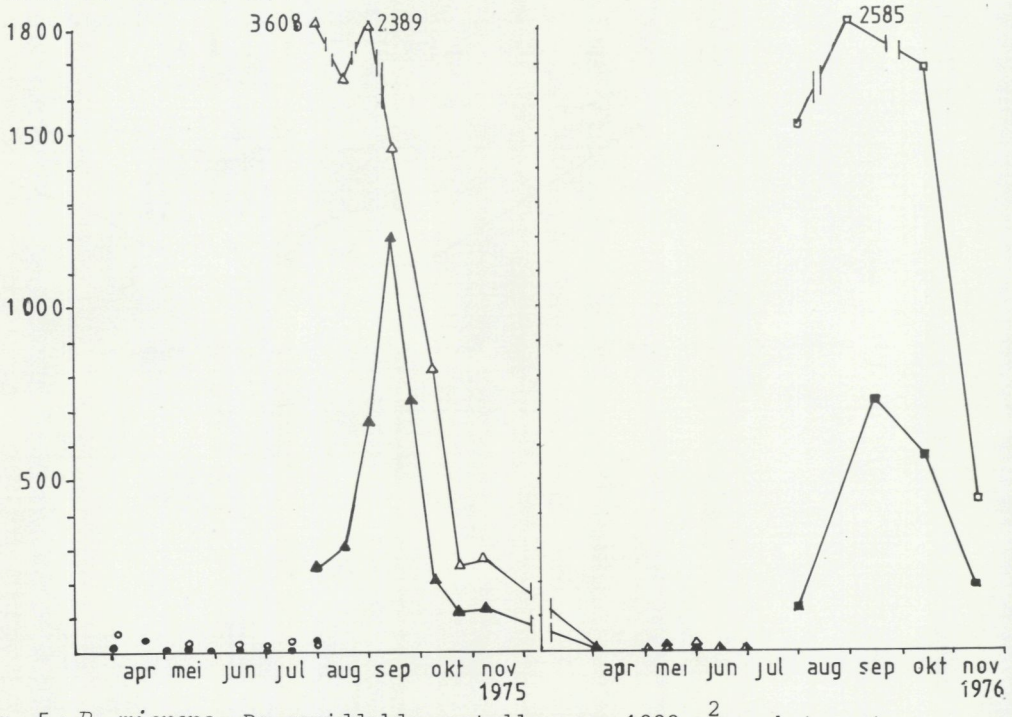


Fig. 5. *P. microps*. De gemiddelde aantallen per 1000 m^2 op het westelijke deel (▣) en het oostelijke (▣) deel van het Balgzand voor de jaarklassen 1974 (o), 1975 (Δ) en 1976 (□) in 1975 en 1976.

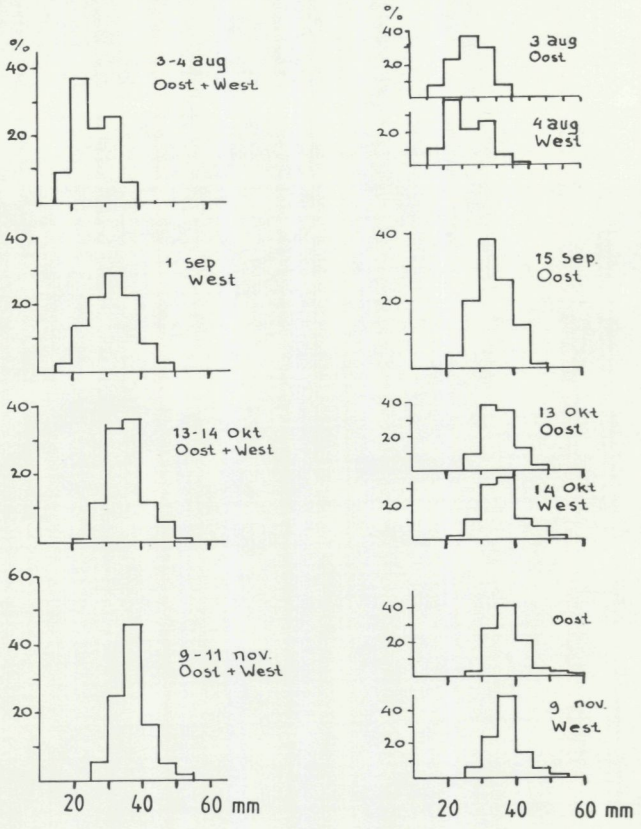


Fig. 6. *P. microps*. De lengteverdeling van de grondels op het Balgzand in 5 mm lengteklassen in 1976.

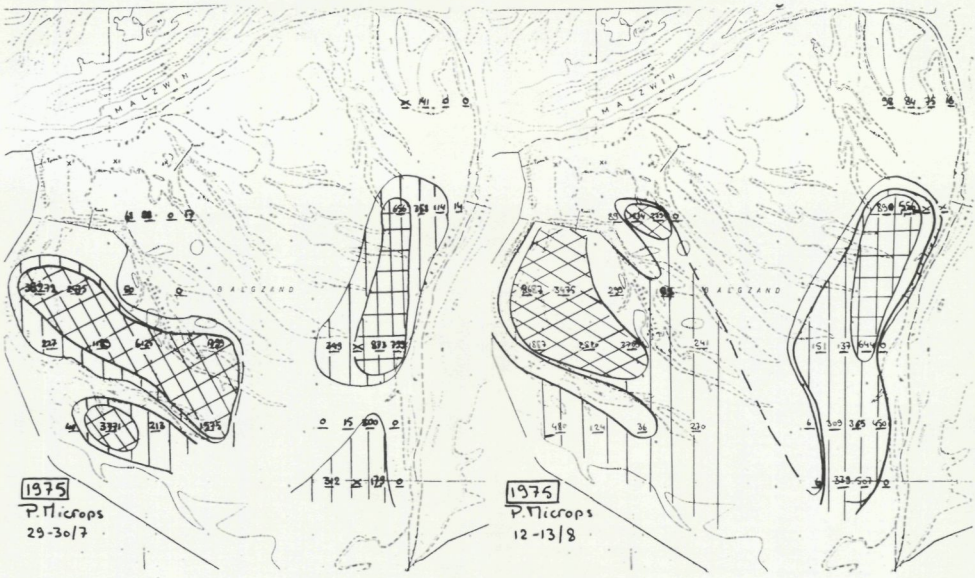


Fig. 7. *P. microps*. De geografische verspreiding van de grondels (aantallen/1000 m^2) op het Balgzand in 1975.

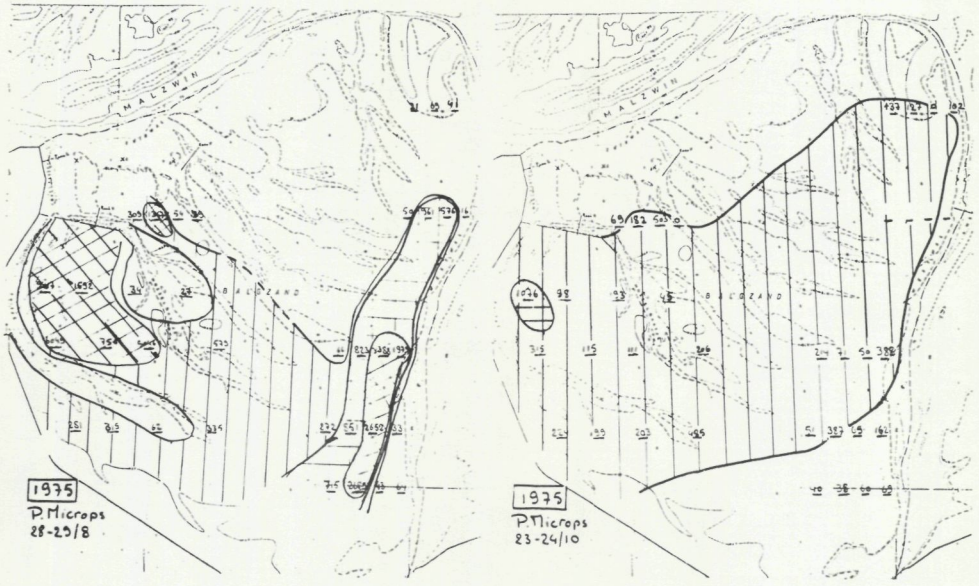


Fig. 8. *P. microps*. De geografische verspreiding van de grondels (aantallen/1000 m^2) op het Balgzand in 1976.

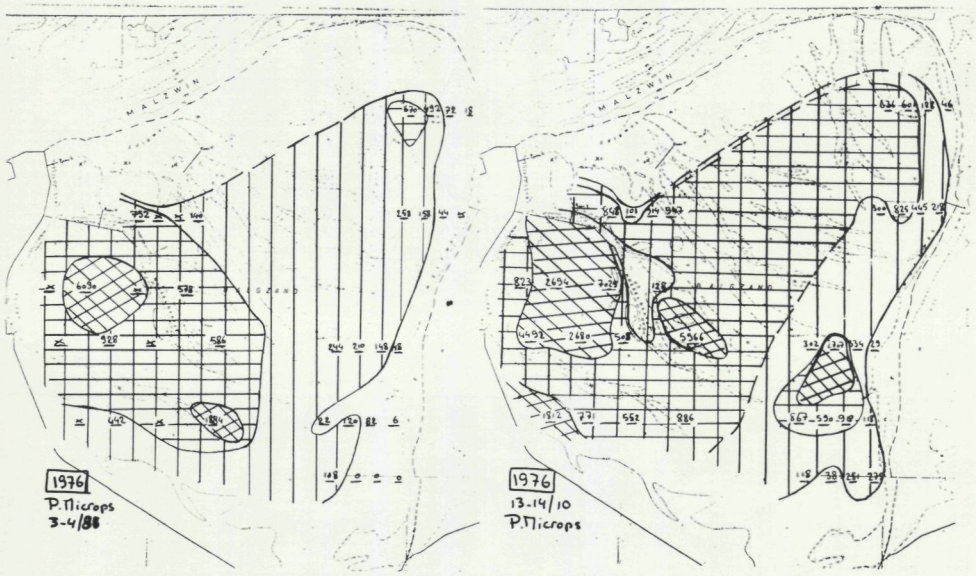


Fig. 9. *P. microps*. De geografische verspreiding van de grondels (aantallen/1000 m^2) op het Balgzand in 1976.

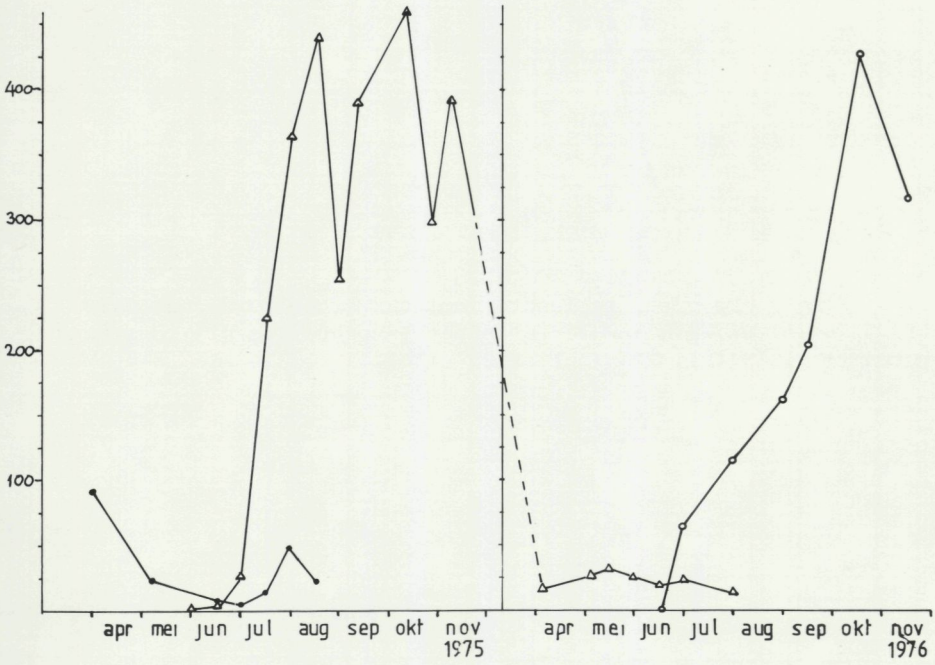


Fig. 11. *P. minutus*. Gemiddelde aantallen per 1000 m^2 op het Balgzand in 1975 en 1976, voor de jaarklassen 1974 (••), 1975 (ΔΔ) en 1976 (oo).

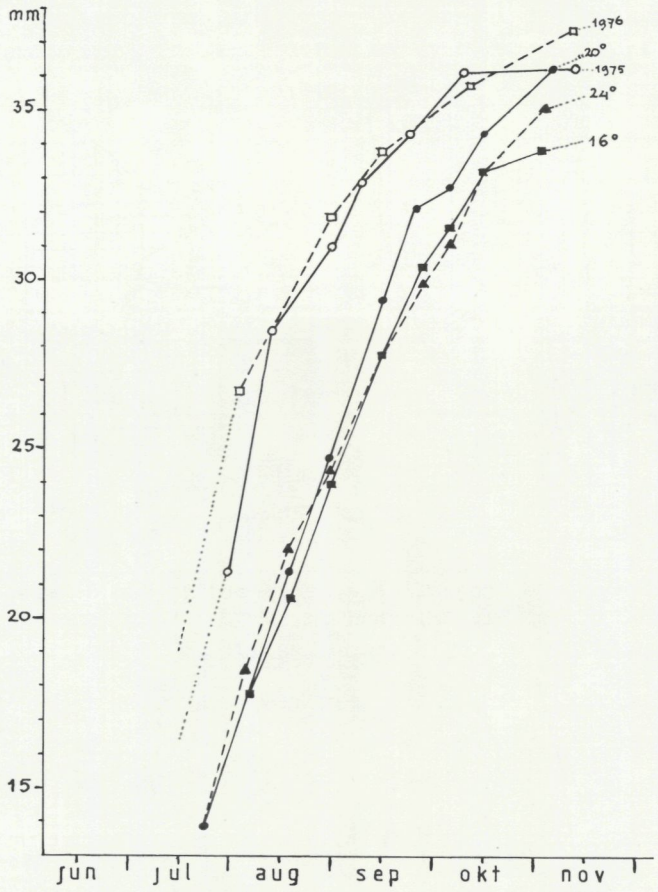


Fig. 10. *P. microps*. De groei in lengte (mm) van grondels op het Balgzand in 1975 (———) en 1976 (----) en in het laboratorium bij constante temperaturen van 16° (□), 20° (oo) en 24° (ΔΔ).

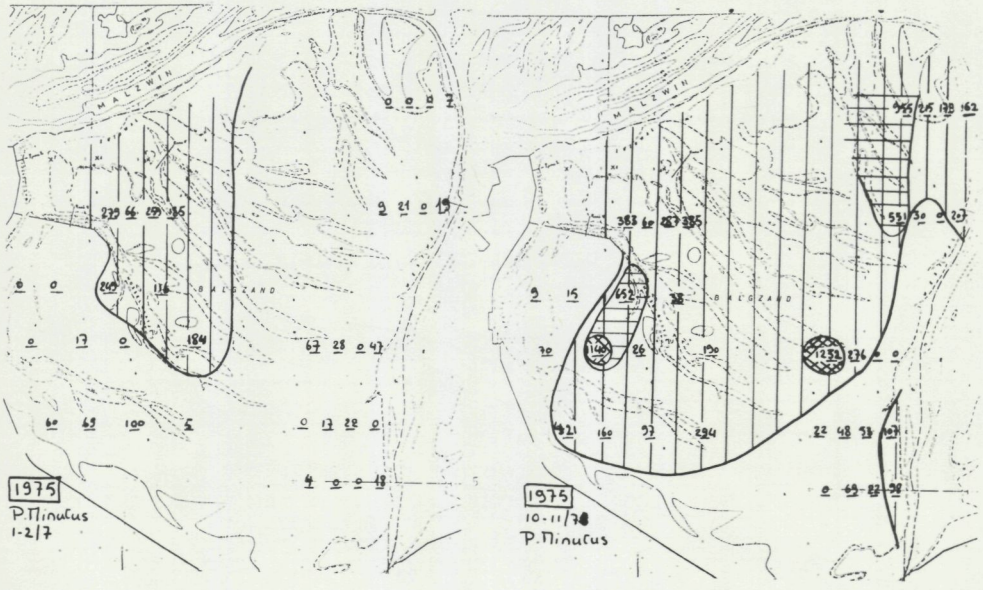


Fig. 12. *P. minutus*. Aantallen grondels per 1000 m^2 op het Balgzand in 1975.

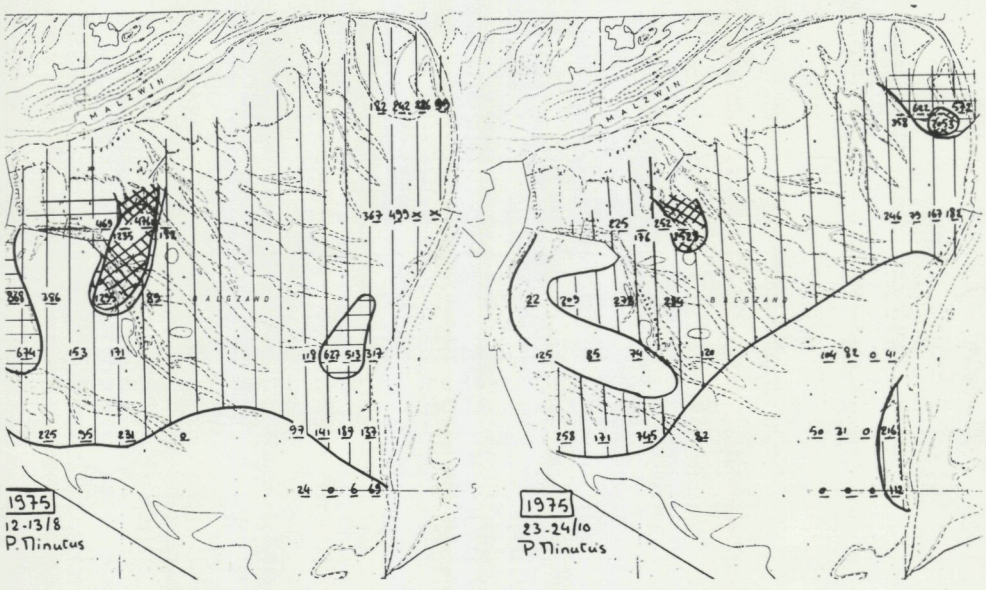


Fig. 13. *P. minutus*. Aantallen grondels per 1000 m^2 op het Balgzand in 1975.

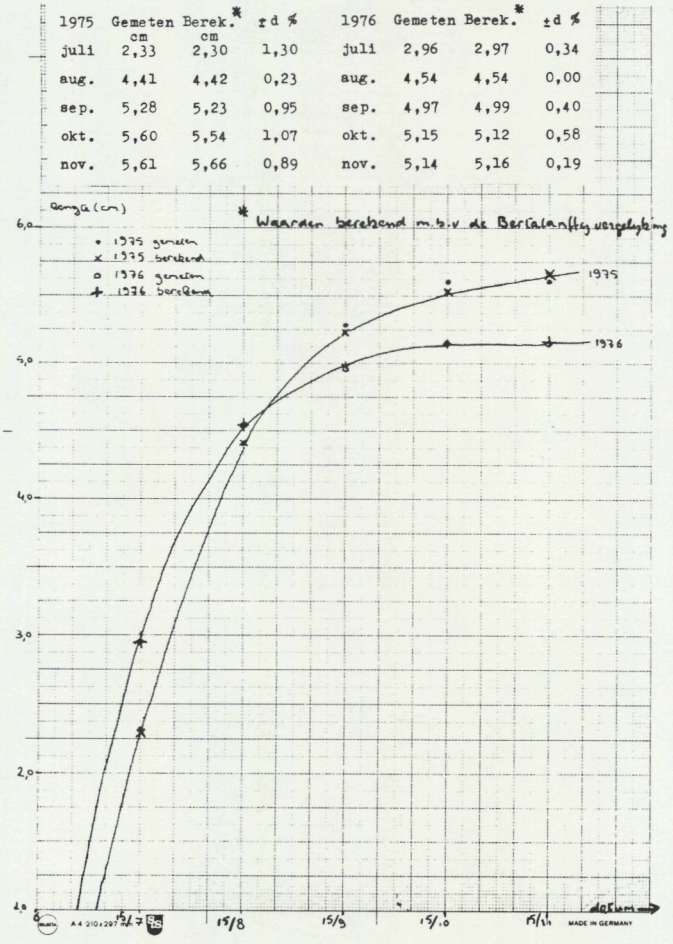


Fig. 15. *P. minutus*. Groei op het Balgzand. De maandelijkse gemeten gemiddelde lengte in cm voor 1975 (••) en 1976 (oo), en de lengten berekend m.b.v. de Bertalanffy vergelijking voor 1975 (x) en 1976 (+).

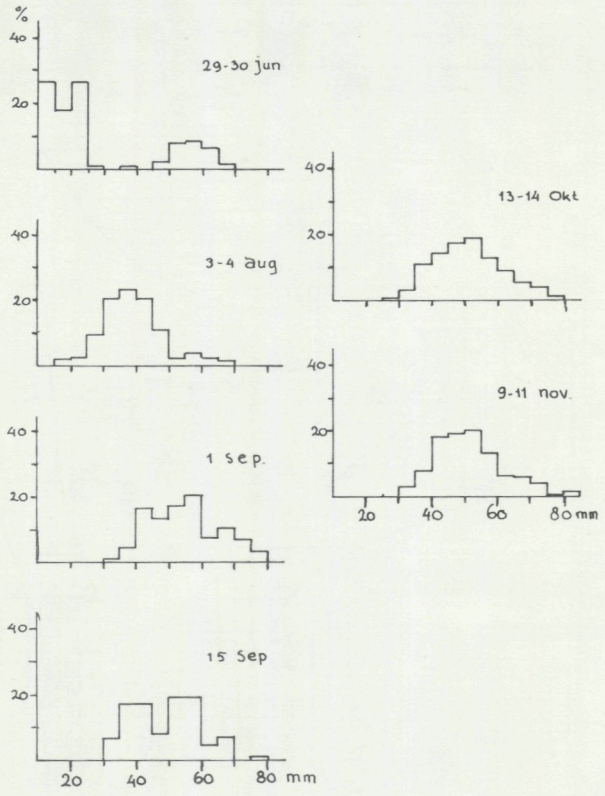


Fig. 16. *P. minutus*. Lengteverdeling van de grondels op het Balgzand in cm klassen in 1976.

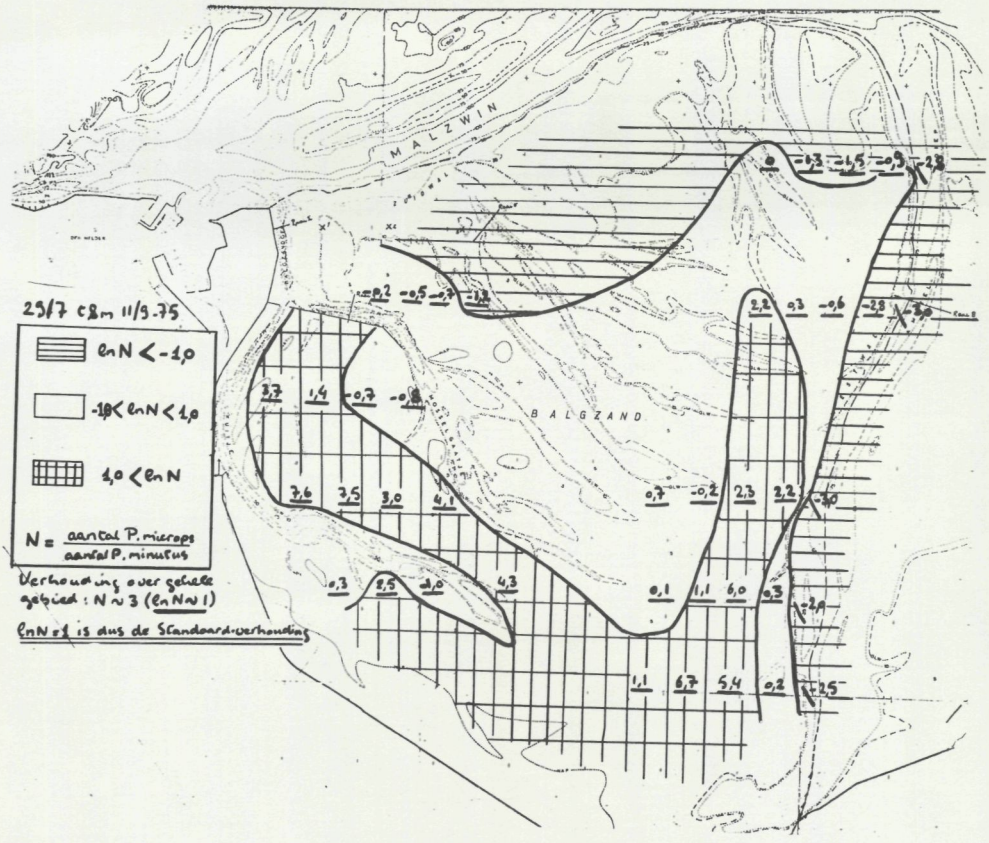


Fig. 17. Verspreiding van de verhouding (N) van de aantallen *P. microps*/ aantallen *P. minutus* op het Balgzand in de periode 29-7 tot 11-9-1975 : ln N < -1 (gearceerd); -1 < ln N < 1 (wit) en 1,0 < ln N (geblokt).

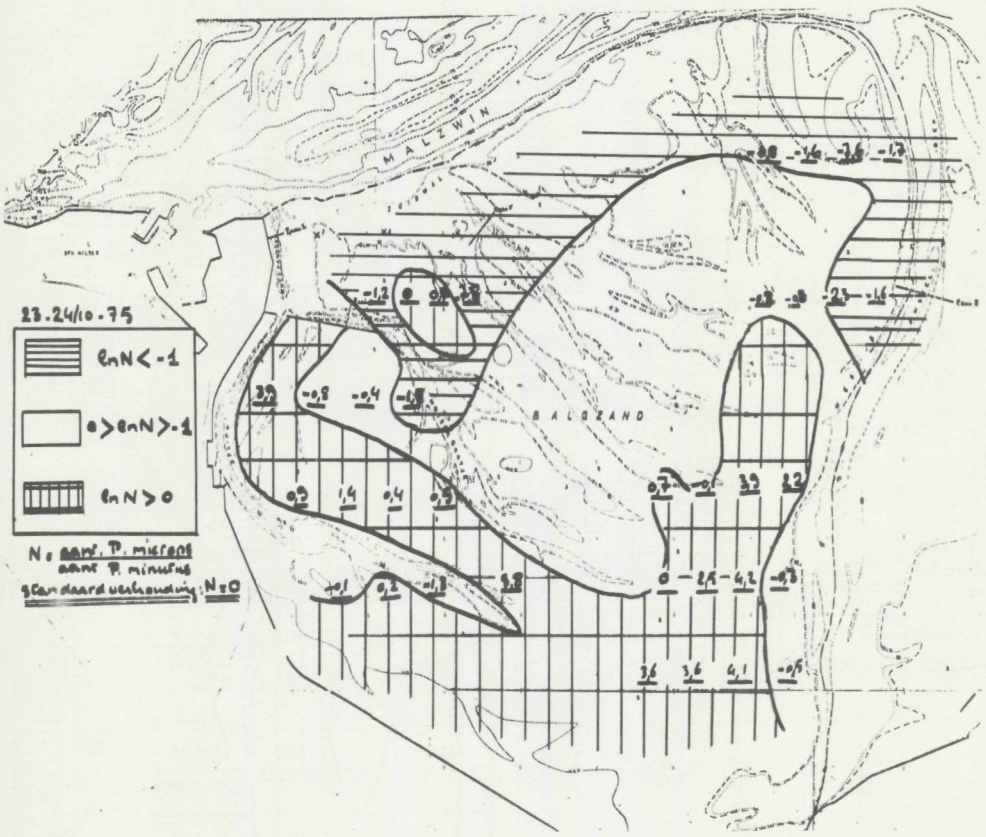


Fig. 18. Verspreiding van de verhouding (N) van de aantallen *P. microps*/ aantallen *P. minutus* op het Balgzand in de periode 23/24-10-1975: ln N < -1 (gearceerd); -1 <ln N <0 (wit) en 0 <ln N (geblokt).

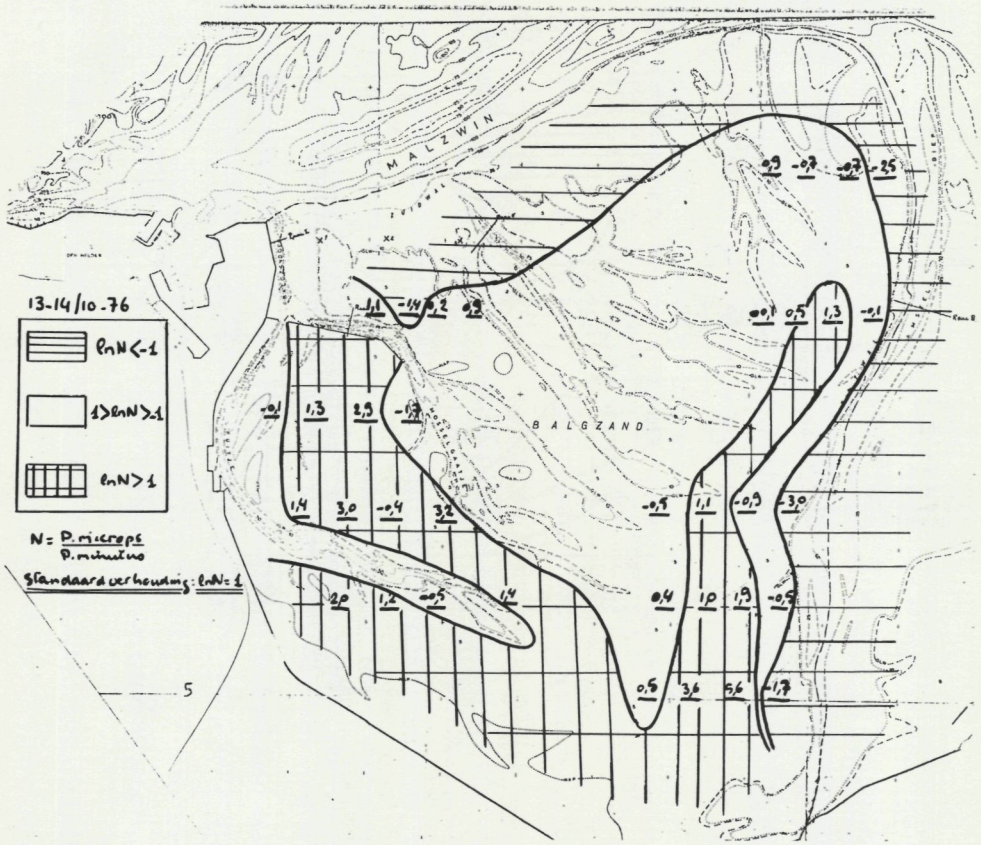


Fig. 19. Verspreiding van de verhouding (N) van de aantallen *P. microps*/ aantallen *P. minutus* op het Balgzand in de periode 13/14-10-1976: ln N <-1 (gearceerd); -1 <ln N <1 (wit) en 1 <ln N (geblokt).

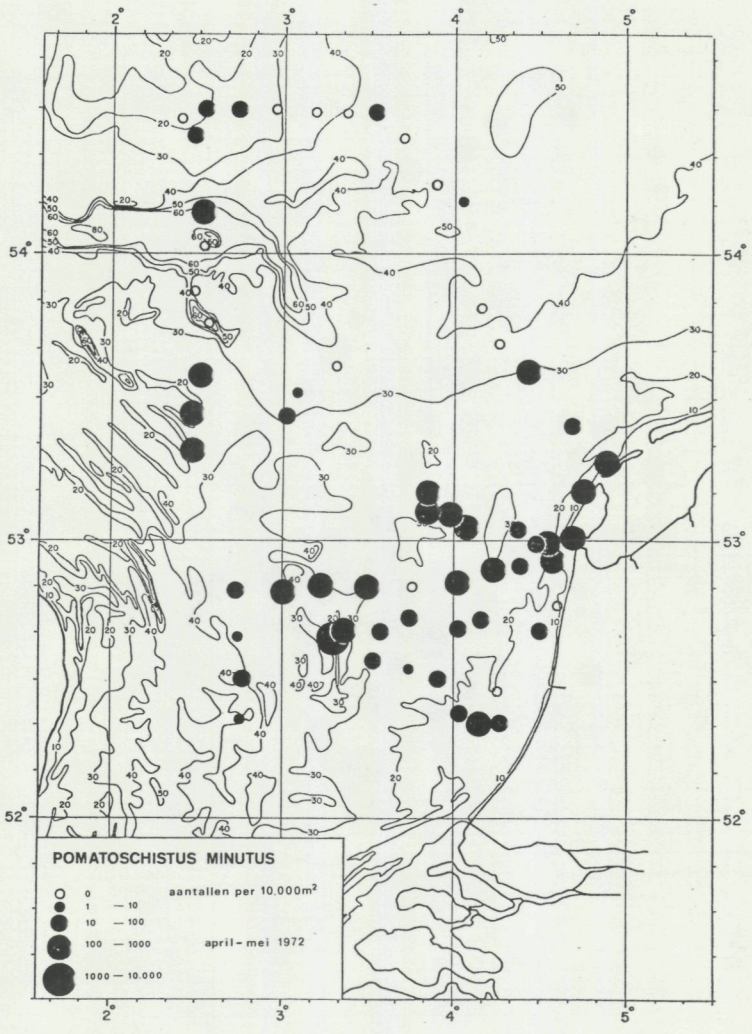


Fig. 20. *P. minutus*. De verspreiding van *P. minutus* in de Zuidelijke Noordzee. Gegevens van vaartochten met m.s. Aurelia in 1972.

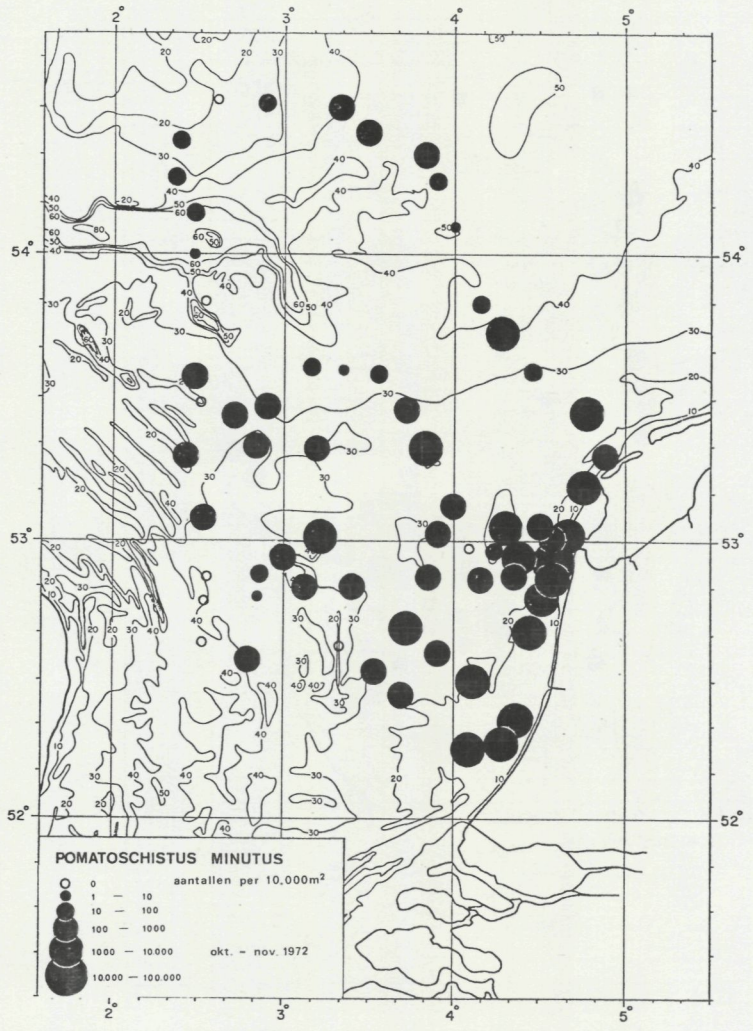


Fig. 21. *P. minutus*. De verspreiding van *P. minutus* in de Zuidelijke Noordzee. Gegevens van vaartochten met m.s. Aurelia in 1972.

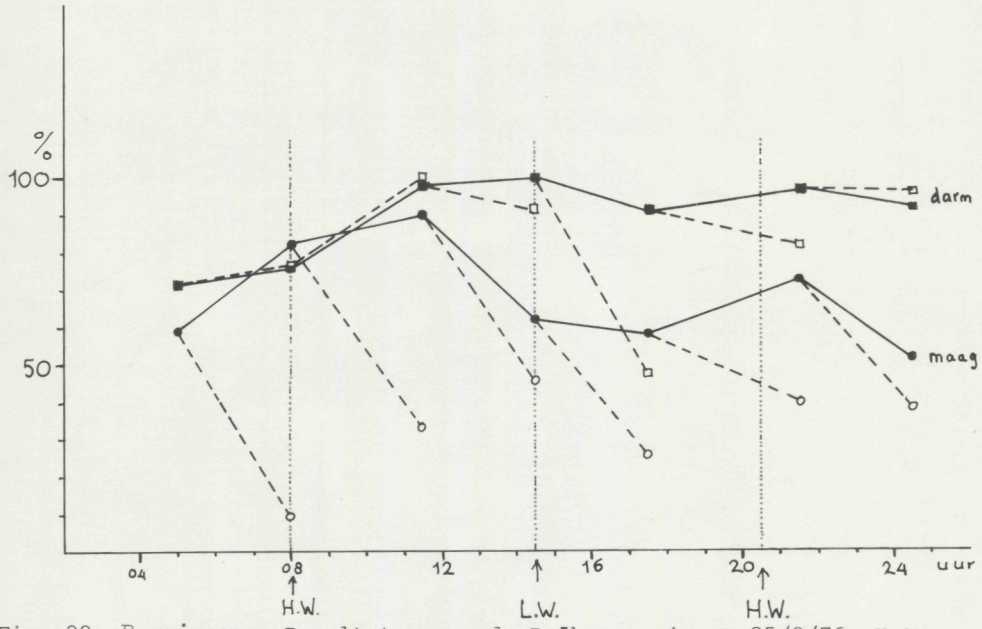


Fig. 22. *P. microps*. Resultaten van de Baïkov serie op 25/9/76. Het percentage met gevulde magen (●—) en met gevulde darmen (■—) in relatie tot de tijd van monstername, direkt na vangst gemeten; tevens situatie 3 uur later (o □). HW is hoogwater, LW is laagwater.

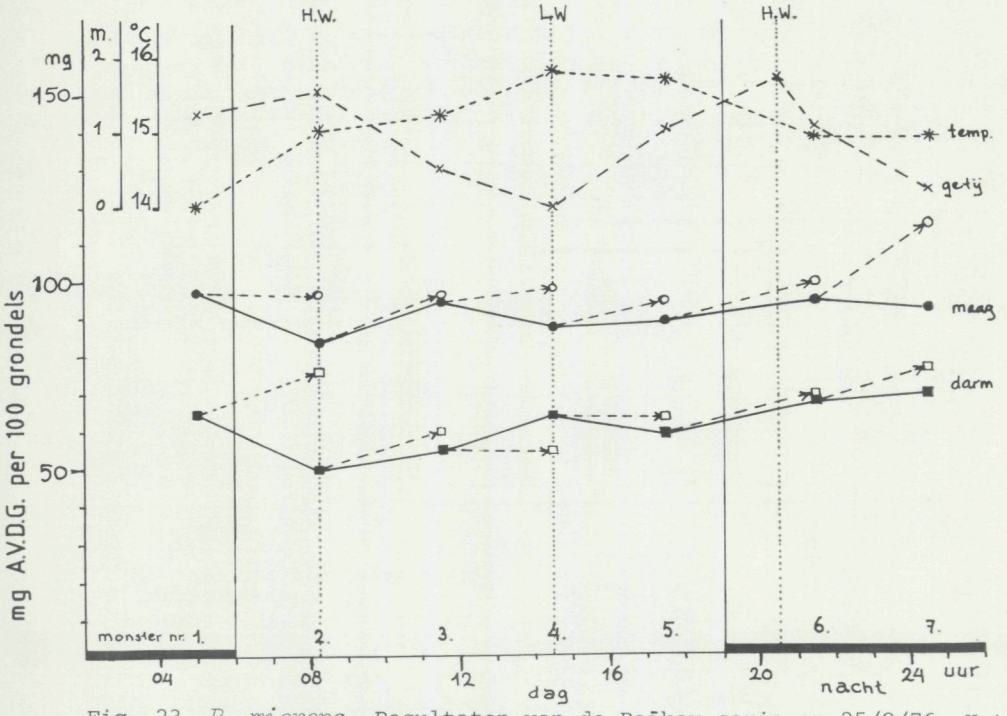


Fig. 23. *P. microps*. Resultaten van de Baïkov-serie op 25/9/76. Het verloop van de hoeveelheid organisch materiaal (mg AsVrijDrooggewicht per 100 grondels) van maag (oo) en darm (□) in relatie tot de getijhoogte (xx), de temperatuur (✱) en de tijd van dag en nacht (▬▭) Metingen direkt bij monstername (———), 3 uur later.

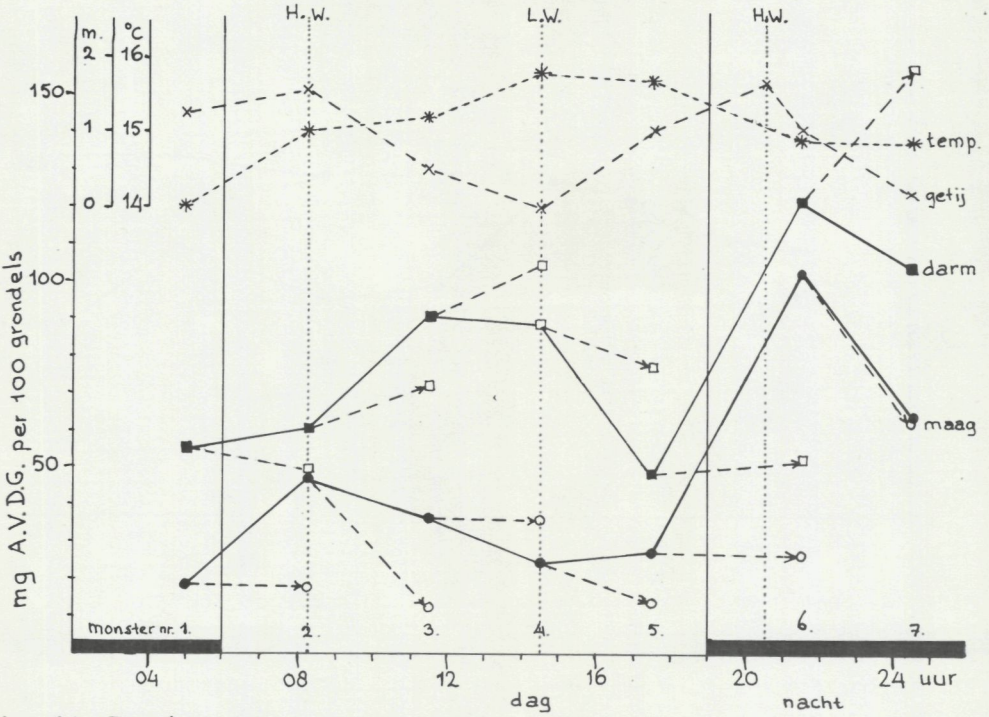


Fig. 24. *P. microps*. Resultaten van de Baïkov-serie op 25/9/76. Het verloop van het asgehalte (mg per 100 grondels) van maag (oo) en darm (□) in relatie tot de getijhoogte (xx), de temperatuur (✱✱) en de tijd van dag en nacht (▭▬). Metingen direkt bij monstername (—●—■—), 3 uur later(--o--□-)

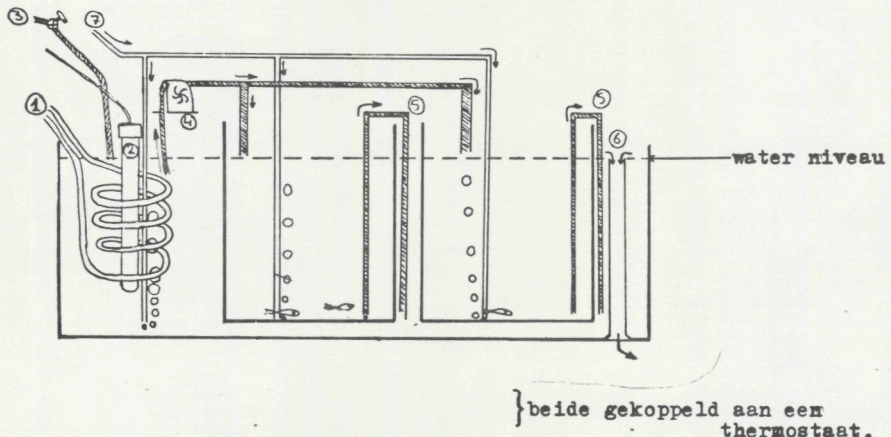


Fig. 25. *P. microps*. Opstelling voor de bepaling van de dagelijkse voedselopname van grondels in het laboratorium: 1. koelsysteem gevuld met methanol, 2. verwarmingselement, 3. zeewatertoevoer, 4. hevelpomp voor de watertoevoer naar de proefbakken, 5. afvoerhevel, 6. afvoer waarmee de waterhoogte ingesteld kan worden, 7. beluchting.

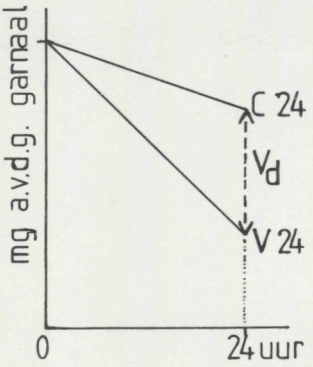


Fig. 26. De relatie tussen de afname in gewicht van controles (C_{24}) en toegediend voedsel (V_{24}).

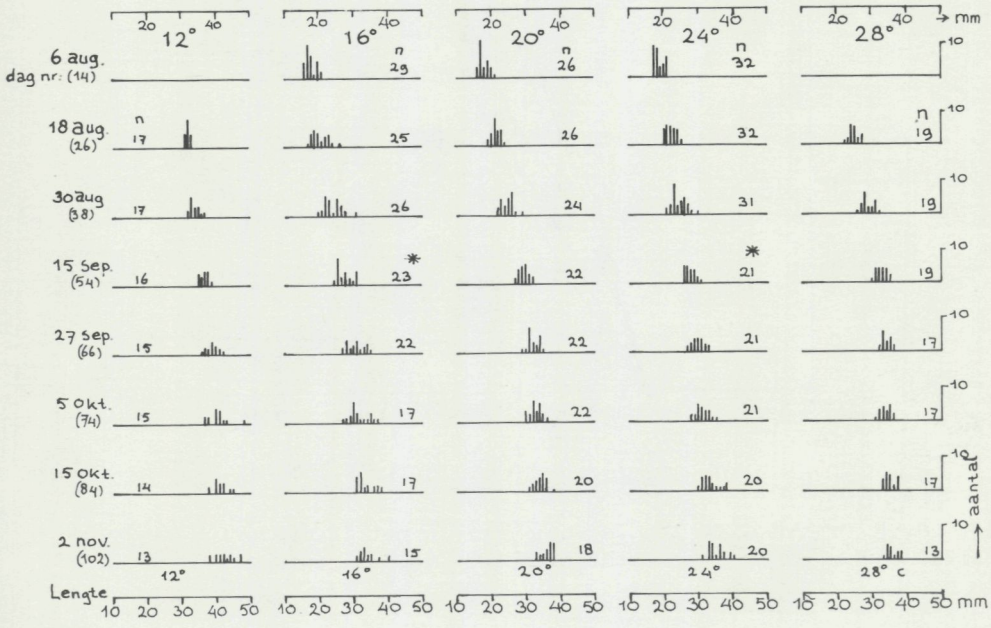


Fig. 27. *P. microps*. De lengteverdeling in mm (en aantallen) van de grondels tijdens de proeven over groei bij constante voedseltoediening en verschillende temperatuur.

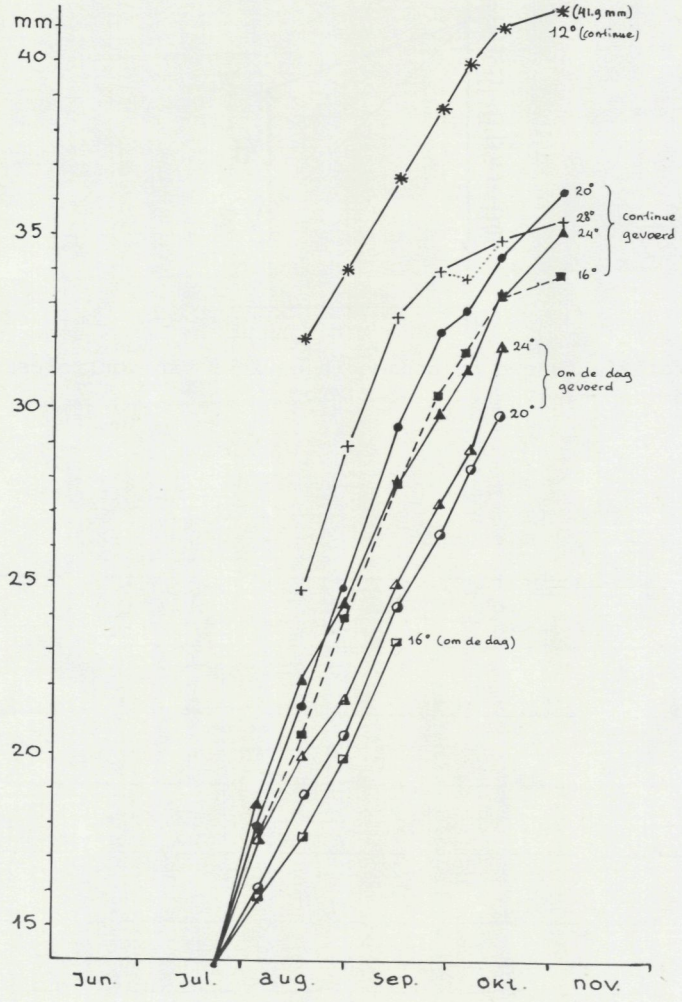


Fig. 28. *P. microps*. De lengtegroei (mm) in het laboratorium bij verschillende constante temperaturen en twee voedselregimes.

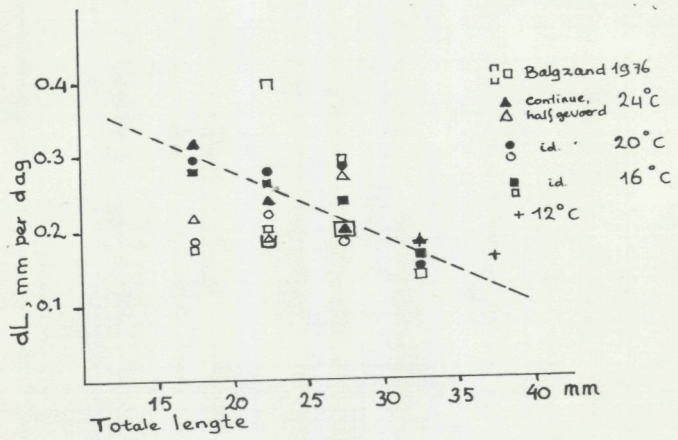


Fig. 29. *P. microps*. De lineaire relatie tussen de lengtegroei (mm/dag) en de lengte (5 mm klassen) van de grondels tijdens de groeiproeven.

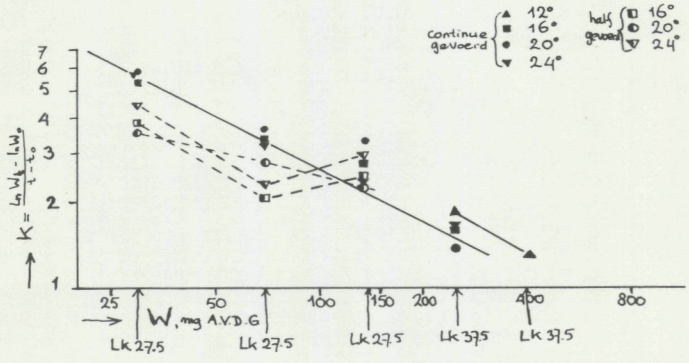


Fig. 30. *P. microps*. De groeiconstante $K = 100 (\ln W_t - \ln W_o)/(t - t_o)$ i.r.t. het asvrijdroog gewicht (mg) van de grondels van de verschillende lengteklassen (LK) tijdens de groeiproeven.

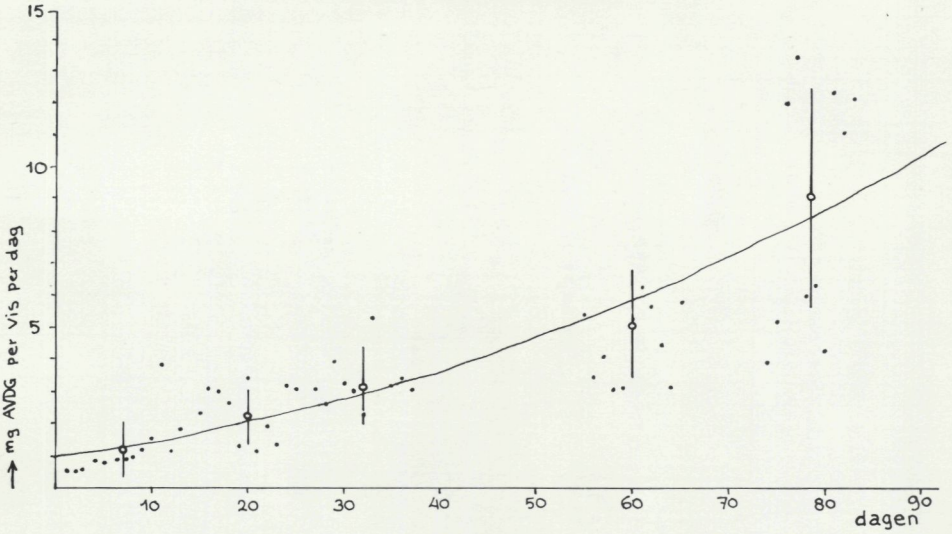


Fig. 31. *P. microps*. De dagelijkse voedselopname van de grondels (mg AVDG per vis per dag) gemeten in het laboratorium bij 20°C. $V_{20} = 0{,}00133.\ L^{2{,}474}$; n = 5; r = 0,991.

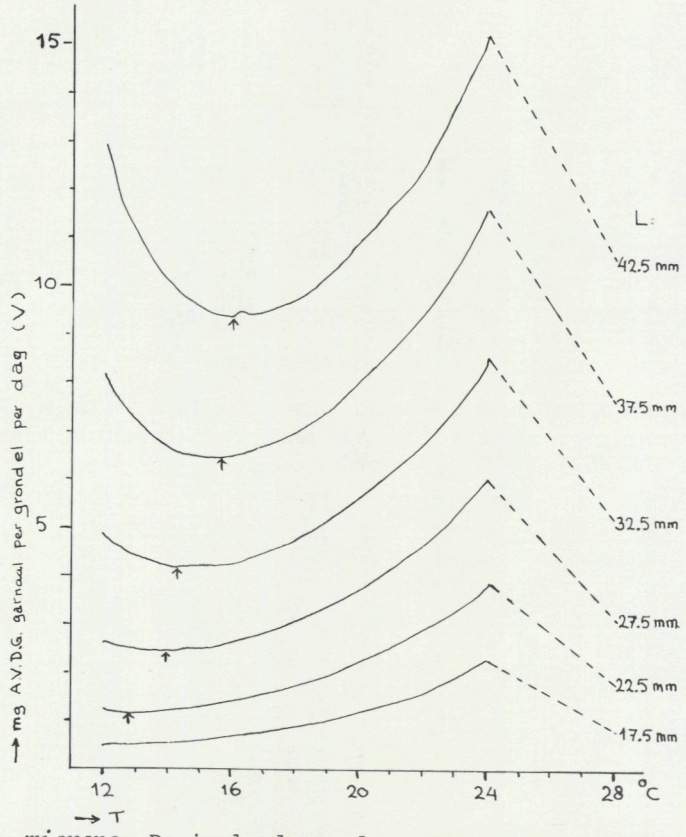


Fig. 32. *P. microps*. De invloed van de watertemperatuur (T in °C) op de dagelijkse voedselopname (V in AVDG) van de grondels in het laboratorium, in relatie tot hun lengte (L in mm) voor de 5 mm klassen: $V_{812-24°C} = 7{,}2125 \times 10^{-5} \cdot T^{8{,}581} \cdot L^{25{,}806\ T\ -0{,}7839}$.

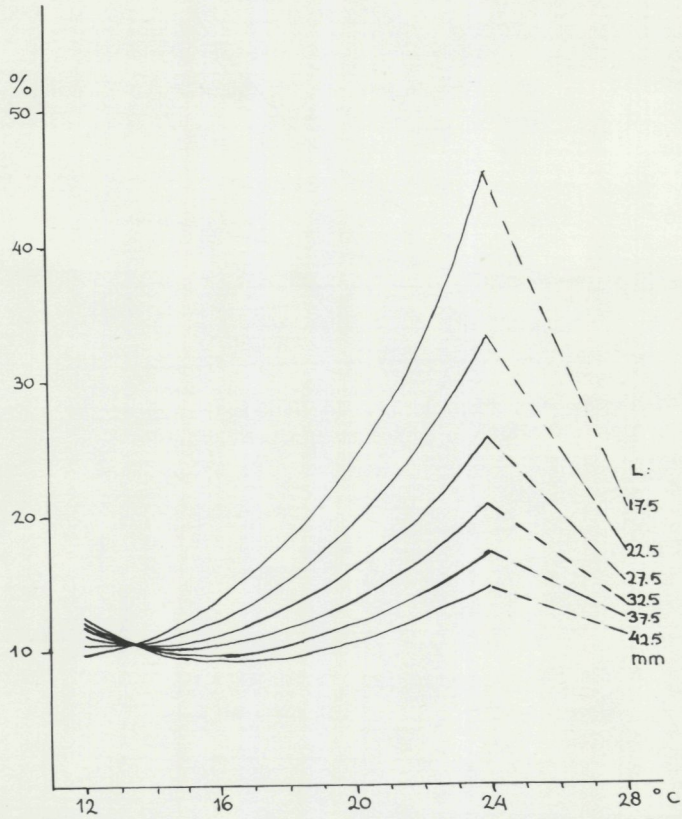


Fig. 33. *P. microps*. De invloed van de temperatuur op de dagelijkse voedselopname (AVDG) uitgedrukt als een percentage van het asvrij drooggewicht van de vis.

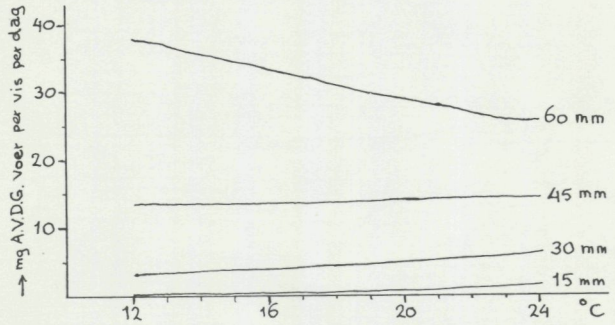


Fig. 34. *P. microps*. De invloed van de temperatuur op de dagelijkse voedselopname (V, mg AVDG/vis) berekend volgens de formule:

$$V = 4.10^{-8} . e^{0,49T} . L^{(5,095 - 0,127\ T)}$$

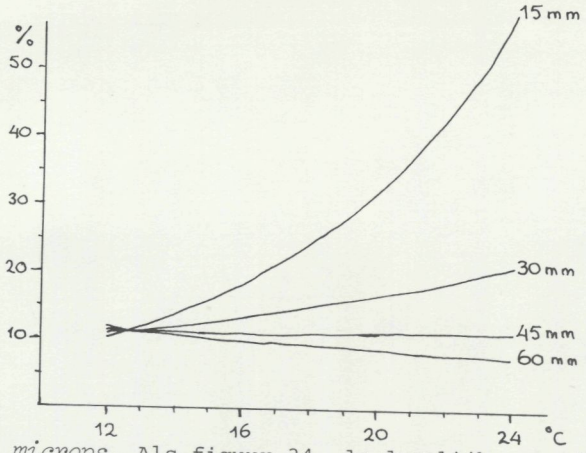


Fig. 35. *P. microps*. Als figuur 34, de dagelijkse voedselopname (AVDG) uitgedrukt als een percentage van het gewicht van de vis (AVDG).

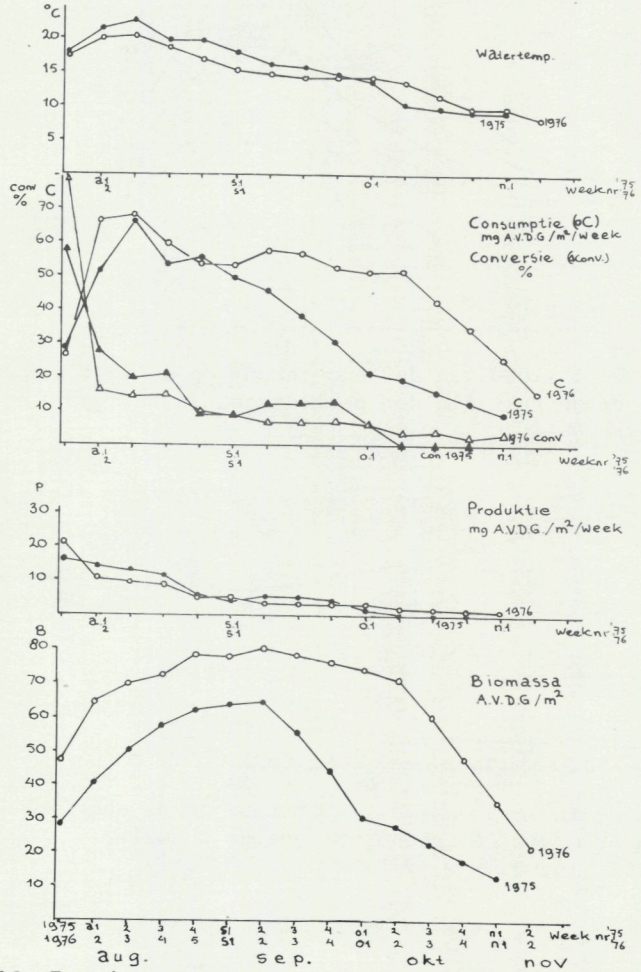


Fig. 36. *P. microps*. Waarden op het Balgzand in 1975 (●) en 1976 (○)a. Temperatuur (°C), b. Voedselconsumptie (mg AVDG/m²/week; cirkeltjes) en voedselconversie (% AVDG; driehoekjes), c Produktie (mg AVDG/m²/week), d. Biomassa (mg AVDG/m²).