

Handwritten signature

DE VOEDSELOPNAMEN VAN DE STRANDKRAB
CARCINUS MAENAS (L.)

BERT P. AFMAN

1
1980-4

verslagen
s Instituut voor
der Zee, Texel

12926

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.

DE VOEDSELOPNOME VAN DE STRANDKRAB
CARCINUS MAENAS (L.)*

door

BERT P. AFMAN

INHOUD

I.	Summary	1
II.	Samenvatting	2
III.	Inleiding	2
IV.	Materiaal en methoden	4
V.	Resultaten	7
	1. Breedte-gewichts relatie	7
	2. De consumptie per 24 uur (daily ration=DR)	12
	3. De biomassa en voedselopname van de natuurlijke populatie op het Balgzand	18
	4. Voedselsamenstelling van de strandkrab	21
	5. Voedselopnameritmiek van de strandkrab	22
VI.	Discussie	23
VII.	Literatuur	27

I. SUMMARY

During April till November 1979 the food consumption of the adult shore crab, *Carcinus maenas* (L.), in de Dutch Wadden Sea has been investigated.

Daily ration (DR) was determined at 22.04 mg ash-free dry weight per g ash-free dry weight crab.

During 24 hours two periods of maximum foodintake were observed: the first period starts at the beginning of the night, the second about 12 hours later, probably depending on the digestion rate.

* Intern verslag over werk verricht als praktijktijd voor de doctoraal studie in de dierkunde voor de Landbouw Hogeschool te Wageningen bij Drs. J.H. Kuchlein in het tijdvak april tot november 1979 aan het NIOZ te Texel onder leiding van Dr. B.R. Kuipers.

The food of the shore crabs, examined in July and September, merely existed of macrozoöbenthos (e.g. *Crangon crangon*, molluscs and polychaetes).

The total consumption of the shore crabs on the Balgzand area amounted in 1978 to 1.39 g ash-free dry weight $m^{-2}.y^{-1}$ and in 1979 to 0.66 g ash-free dry weight $m^{-2}.y^{-1}$.

II. SAMENVATTING

In de periode van april tot en met november 1979 is de voedselopname van de strandkrab, *Carcinus maenas* (L.), in de Waddenzee onderzocht.

De voedselopname per day (DR=daily ration) werd bepaald op 22.04 mg AVD per g AVD krab. (AVD=asvrijdrooggewicht).

Gedurende 24 uur werden twee perioden van maximale voedselopname waargenomen: de eerste periode start aan het begin van de nacht, de tweede ca 12 uur later, waarschijnlijk afhankelijk van de verteringssnelheid.

Het voedsel van de strandkrabben die in juli en september werden onderzocht bestond voornamelijk uit makrozoöbenthos (o.a. *Crangon crangon*, mollusken en polychaeten).

De totale consumptie van de strandkrabben op het Balgzand bedroeg in 1978 1.30 g AVD $m^{-2}.j^{-1}$ en in 1979 0.66 g AVD $m^{-2}.j^{-1}$.

III. INLEIDING

De laatste jaren is veel onderzoek verricht aan de verschillende onderdelen van het benthische systeem van de Waddenzee. Mineralisatieprocessen (v. BENNEKOM et al., 1974; VOSJAN, 1977) evenals sedimentatie, primaire en secundaire produktie (POSTMA & ROMMETS, 1970; Cadée & HEGEMAN, 1974 en 1977;

BEUKEMA, 1970, 1974 en 1976) werden gekwantificeerd.

Speciale aandacht kregen ook carnivoren, zoals de schol, *Pleuronectes platessa* (KUIPERS, 1973, 1975a en b en 1977), de grondel, *Pomatoschistus minutes* en *P. microps* (FONDS, 1973; v. BEEK, 1976 en v.d. GAAG, 1977), de strandkrab, *Carcinus maenas* (KLEIN BRETELER, 1975a, b, c, d en 1976a, b), de garnaal, *Crangon crangon* (v. LISSA, 1977; JANSSEN & KUIPERS, 1980; JANSSEN, 1980; KUIPERS & DAPPER, in prep.) en de wadvogels (SWENNEN, 1975; HULSCHER, 1975).

Hoewel er naast deze publikaties nog talloze andere over de diverse onderdelen van het bentische systeem van de Waddenzee bestaan, blijkt men toch nog verwijderd van het opstellen van een energiestroom diagram (ODUM, 1971). Dit vindt zijn oorzaak o.a. in het feit dat de organismen die deel uitmaken van de te beschrijven levensgemeenschap niet zonder meer in een voedselketen met diverse trophische nivo's zijn in te passen (WYATT, 1976). Een voedselweb, zoals b.v. door HARDY (1936) voor de haring is opgesteld, geeft de onderlinge relaties weliswaar ~~better~~ weer, maar lijkt in de praktijk voor de wadplaten nog niet haalbaar. Er ontbreken nog te veel schattingen van consumptie en produktie in de diverse nivo's.

In dit onderzoek is getracht de voedselopname van de strandkrab direkt in het veld te meten.

Ik dank al diegenen die mij bij mijn onderzoek behulpzaam waren en door wier aanwezigheid mijn verblijf op het NIOZ mij steeds aangenaam was. De volgende mensen wil ik speciaal bedanken; hun namen in alfabetische volgorde: Rob Dapper, Gerard Janssen, Bouwe Kuipers, Govert van Noort.

IV MATERIAAL EN METHODEN

Om een schatting van de consumptie en biomassa van de strandkrab, *Carcinus maenas* (L.) (Fig. 1) op het Balgzand te geven, is een aantal proeven gedaan met strandkrabben op de Schanserwaard, een zandplaat grenzend aan de NIOZ-haven (Fig. 2).

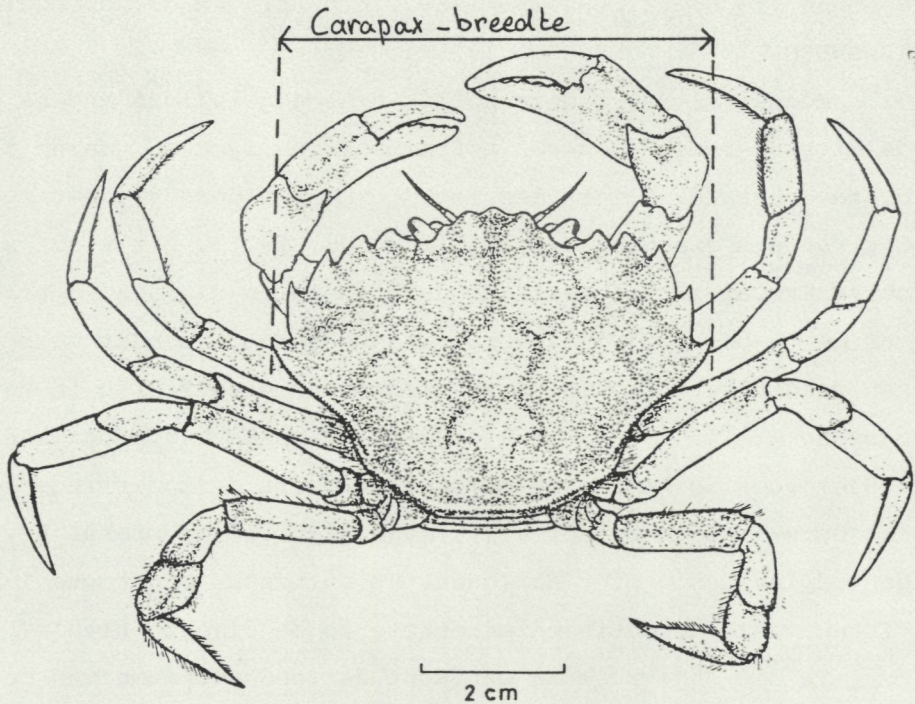


Fig. 1. De strandkrab *Carcinus maenas* (L.).

Tijdens de proeven met deze krabben werden toe- en afnames van maaginhoud gerelateerd aan het gewicht van de krabben (in grammen asvrijdrooggewicht, AVD). Dit werd gedaan via een voor deze krabbenpopulatie vastgestelde relatie tussen carapax-breedte en AVD; tijdens de proeven hoefde zo alleen met carapax-breedte te worden gewerkt.

In principe werd de voedselopname gemeten door in het veld gedurende 24 uurs-perioden van frekwent meten de toe- en afname in de gemiddelde maaginhoud te volgen.

Daarnaast werden, omdat er van uit gegaan mag worden dat de krabben continu voedsel verteren - dus ook tijdens perioden waarin de maaginhoud toeneemt - verteringsproeven gedaan met krabben in voedselloze omstandigheden. Hierbij werd dan een groot aantal krabben synchroon gevoerd en in voedselloze omstandigheden gebracht, waarna frekwent monsters werden genomen ter bepaling van de maaginhoud per gram AVD krab.

Tijdens het Balgzandprogramma, waarin in principe tweewekelijks 36-40 posities op het Balgzand werden bevist met de 2-meter boomkor, zijn o.a. gegevens verzameld over de krabbenpopulatie. Alleen in de afgelopen ~~de~~^{twee} jaar echter werden de krabben gemeten: in ~~1977~~ = 1978 op de 0.5 cm nauwkeurig; in 1979 op de mm. Deze gegevens zijn gecombineerd met de breedte-gewichts relatie en de consumptie per dag uit dit verslag. Hieruit kwamen schattingen voor de totale consumptie van de krabbenpopulatie op het Balgzand.

Voor het berekenen van de breedte-gewichts relatie van de strandkrab is dezelfde methode gebruikt als gegeven in KLEIN BRETELER (1975d). Krabben werden eerst gedroogd tot constant gewicht, 4 dagen bij 60°C en daarna gedurende 2 uur verast bij 575°C. Ter aanvulling van het materiaal met wat grote exemplaren werden op 30 en 31 mei en 1 juni 1979 krabben uit de NIOZ-fuik aan de Stuifdijk verzameld en in heet water gedood en ingevroren. Voordat ze verast werden, zijn alle krabben eerst van wier en zeepokken ontdaan. Op 18 en 22 augustus is op de Schanserwaard naar krabben gevist met de 2-meter boomkor (Fig. 3) met maaswijdte 0.5 cm getrokken door een rubberboot met een 20PK buitenboordmotor (naar KUIPERS, 1975). Deze zijn ook gedood, ingevroren, schoongemaakt en later verast.

Voor de 24 uurserie is gedurende 24 uur elke 2 uur gevist en zijn de krabben elke keer zo snel mogelijk in heet water

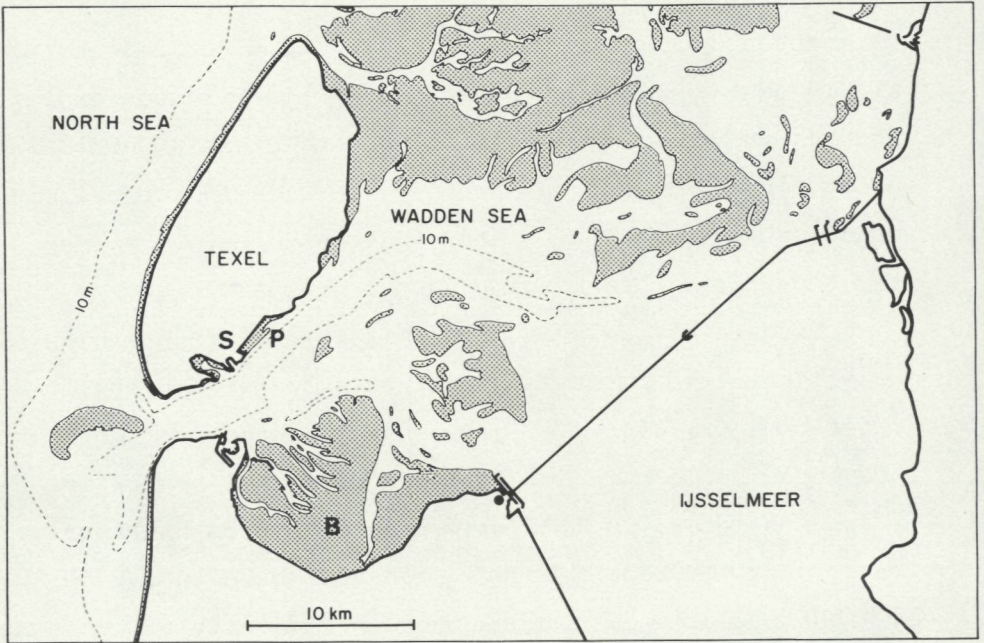


Fig. 2. De ligging van het monstergebied (P) langs de Schanserwaard (S) aan de zuid-oost zijde van Texel; en het Balgzand (B).

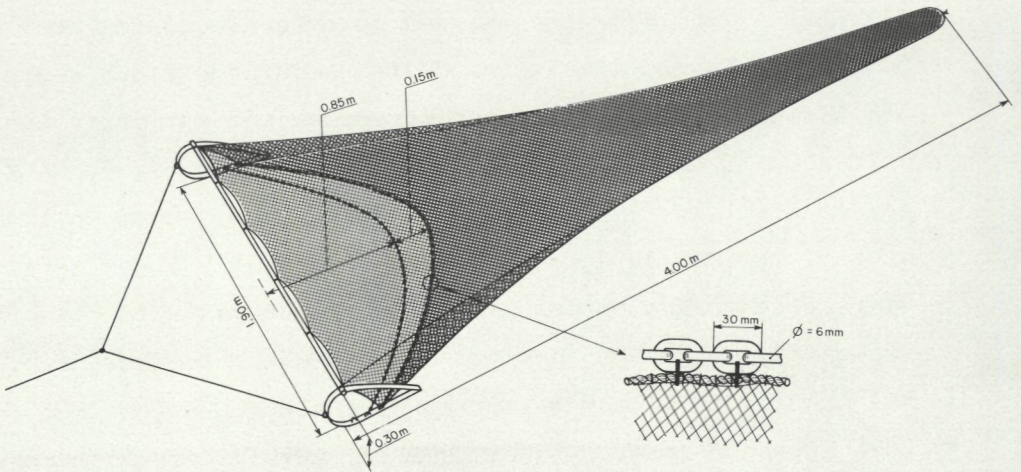


Fig. 3. De 2-meter boomkor (naar KUIPERS, 1975).

gedood, zijn de achterlijven er afgeknipt en zijn ze op 20% formaline gezet, waarna op het lab de maaginhoud per 2 uur bekeken, gedroogd, gewogen, verrast en weer gewogen werd.

Voor het verkrijgen van de verterings getallen is gebruik gemaakt van een proefopstelling. Deze was in de NIOZ-haven aan het ponton bevestigd. Er werden krabben uit de NIOZ-fuik voor gebruikt. Deze werden verdeeld in drie lengteklassen en gedurende ongeveer 24 in een kooi in de haven gehangen om te hongeren. Van de klasse 4 en 6 ongeveer 70 en van klasse 5 ongeveer 150 stuks. Daarna werden ze gedurende 2 uur gevoerd met dode vis o.a. greep en garnalen. Het voer werd verwijderd en, beginnend op dat tijdstip, werd er om de 2 uur gemonsterd. De krabben werden dan gedood, op formaline gezet en later verwerkt.

Om iets over de voedselsamenstelling van de strandkrab te weten te komen, werden op 10 september 1979 op het Balgzand krabben verzameld en volgens de gebruikelijke methode geconserveerd en later verwerkt. Ook gedurende de 24 uren serie werd gekeken wat er in de magen zat. Alle gegevens van voedselopname en vertering zijn omgerekend naar AVD maaginhoud per g AVD krab.

V. RESULTATEN

1. Breedte-gewichts relatie

Met de gegevens van KLEIN BRETELER (1975d) over kleine strandkrabben en de eigen verzamelde gegevens in mei, juni en augustus 1979 is Fig. 4 samengesteld. Via lineaire regressie is hier een zo goed mogelijke lijn door heen getrokken, maar deze blijkt toch niet helemaal te voldoen.

We zien in de figuur, dat de lijn niet goed de gewichten bij vooral de grotere krabben beschrijft; er zou a.h.w. voorbij breedte 20 mm een knik omhoog moeten zitten. Blijkbaar

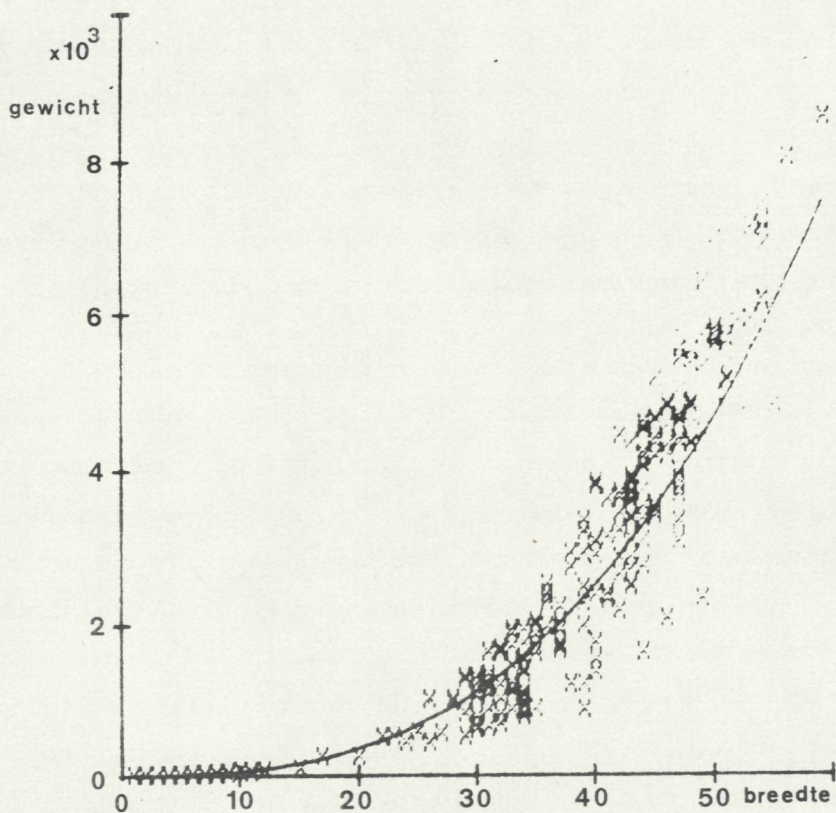


Fig. 4. De breedte-gewichts relatie; breedte in mm en gewicht in mg.

nemen grotere krabben relatief meer in gewicht toe dan kleinere en is er sprake van allometrische groei. Dit zou veroorzaakt kunnen worden doordat het bereiken van de geslachtsrijpheid het krabbenleven is twee "stanza's" verdeelt: juveniel en adult. In de Waddenzee wordt de geslachtsrijpheid na 1 jaar bij ongeveer 20 mm carapax-breedte bereikt (KLEIN BRETELER, mond. comm.). In de Zuidelijke Noordzee wordt de geslachtsrijpheid binnen een jaar bereikt en in de Gullmar Fjord in Zweden in 2 jaar en de carapax-breedte varieert dan van 15 tot 30 mm (ERIKSON & EDLUND, 1977).

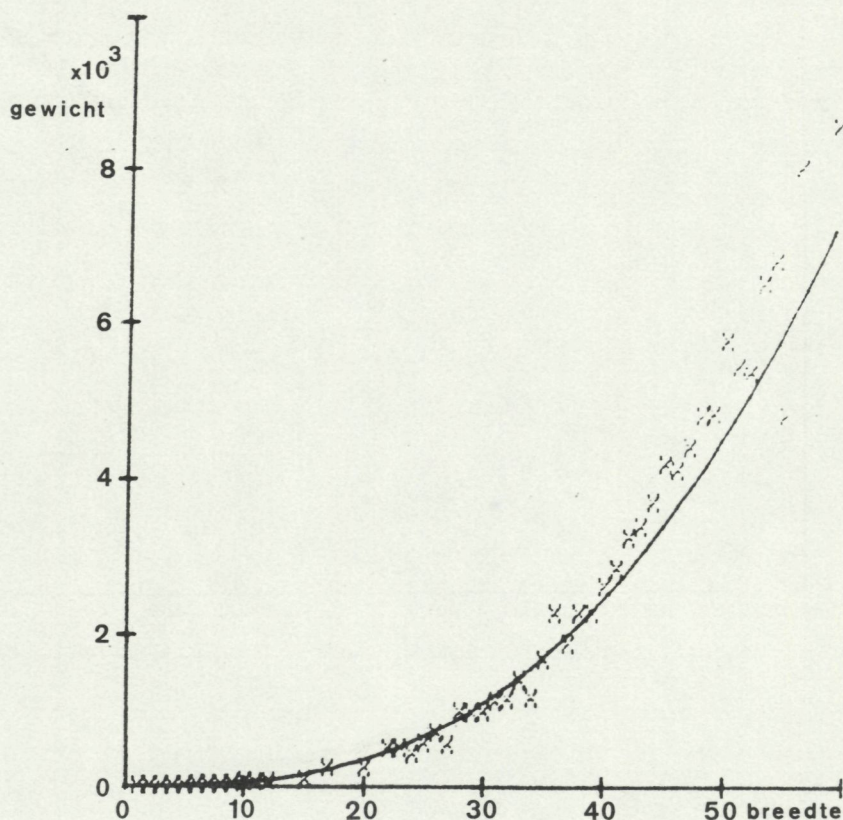


Fig. 5. De breedte-gewichts relatie met gemiddelde gewichten; breedte in mm; gewicht in mg.

In Fig. 5 zijn weer de carapax-breedtes tegen het AVD uitgezet, maar nu is bij elke breedteklasse, in mm, het gemiddelde AVD uitgezet. Dit om klassen die in grote aantallen vertegenwoordig zijn niet te zwaar te laten mee tellen. Ook nu is de knik in de puntenvolk nog te zien. Om de plaats van dit knikpunt op de lengte as te vinden, zijn in Fig. 6 de breedte en het gewicht gelogaritmiseerd.

In Fig. 7 en 8 is de grafiek van Fig. 6 in twee delen gesplits, respectievelijk van breedteklasse 1-20 en van breedteklasse 21-60. Aan de formules van de lijnen is te zien dat

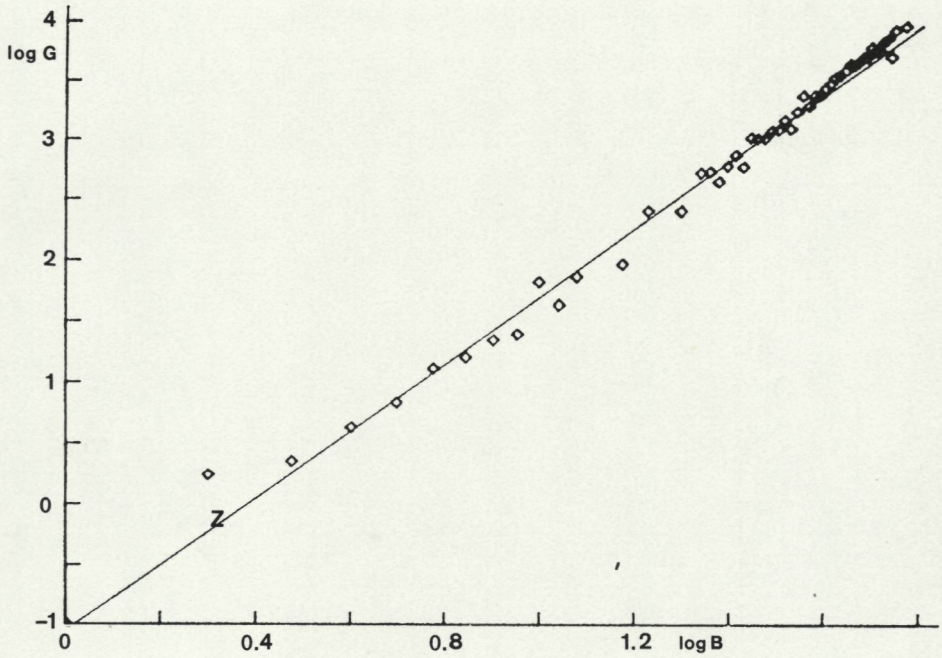


Fig. 6. De breedte-gewichts relatie, waarin B en G zijn gelogarithmiseerd; B in mm en G in mg.

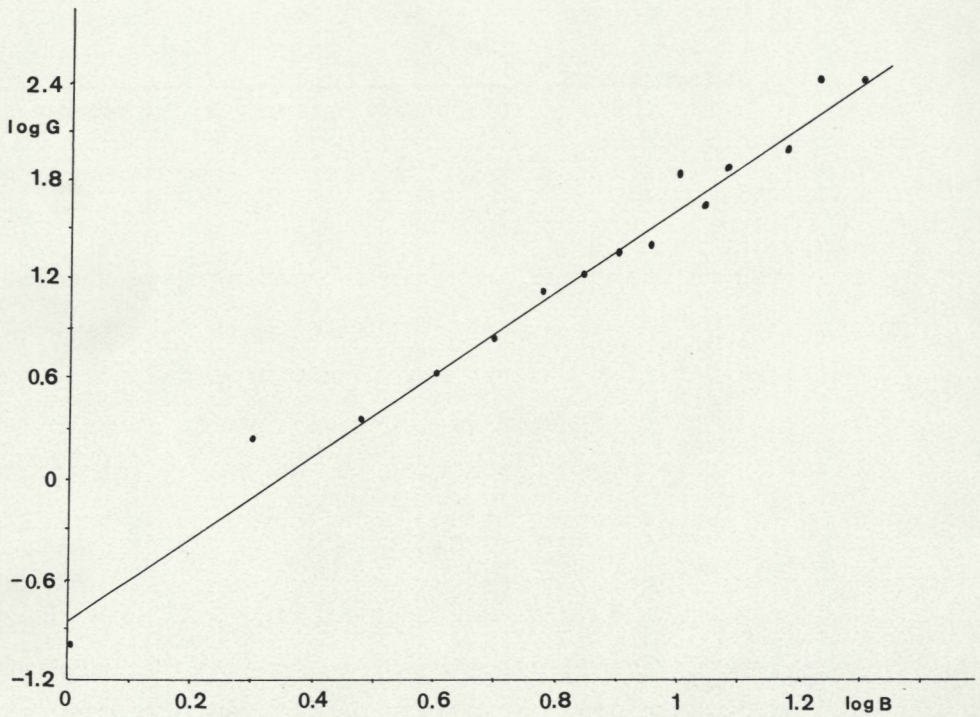


Fig. 7. De breedte-gewichts relatie voor breedteklasse 1-20.

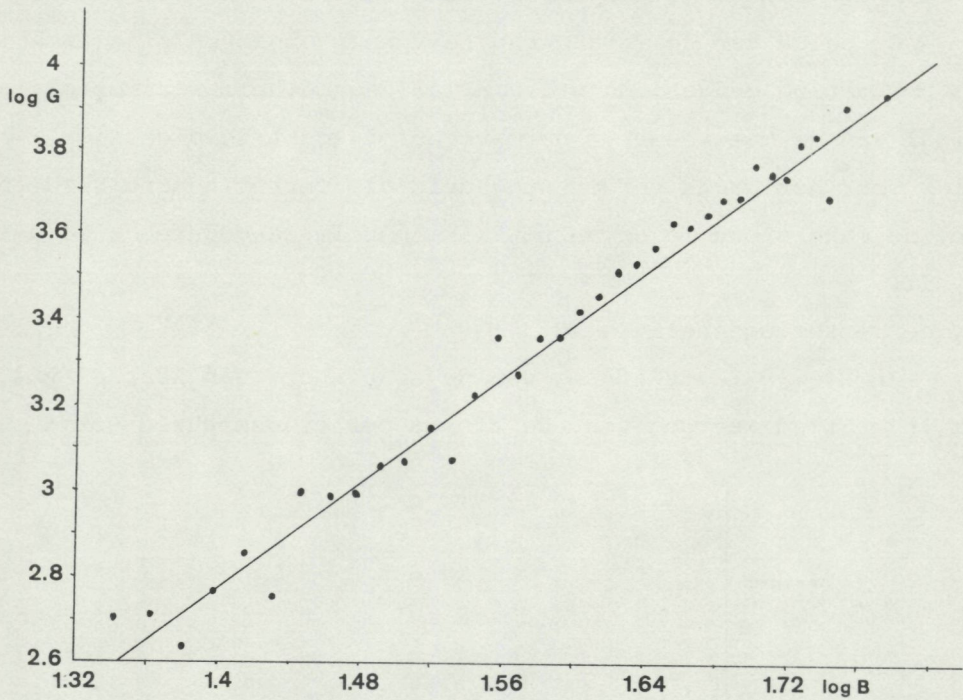


Fig. 8. De breedte-gewichts relatie voor breedteklasse 21-60.

deze niet gelijk zijn en er dus een knik optreedt bij ongeveer 20 mm, het bereik van de geslachtsrijpheid.

Breedteklasse 1-20: $\log G = -0.83986 + 2.47462 * \log B$

Breedteklasse 21-60: $\log G = -1.57709 + 3.11200 * \log B$

G is het gewicht van de krab in mg AVD.

B is de breedte van de carapax in mm.

Voor de omrekening in verdere proeven is van deze twee formules gebruikgemaakt, als een beste oplossing voor het probleem om gewicht te schatten uit gemiddelde lengte, terwijl er geen isometrische groei is.

2. De consumptie per 24 uur (daily ration = DR)

Om de DR van de strandkrab te kunnen schatten zijn twee soortenmeting gedaan, en wel aan (a) de snelheid waarmee materiaal van de maag naar de darm verhuist (gastric digestion); hier voor het gemak verder aangeduid als verteringssnelheid en (b) de maaginhoud in de natuurlijke populatie gedurende 24 uur cycli.

a. de verteringssnelheid

In Fig. 9 is de afname van de maaginhoud van krabben ≥ 3.5 cm in de tijd weergegeven. De afname per tijdseenheid wordt

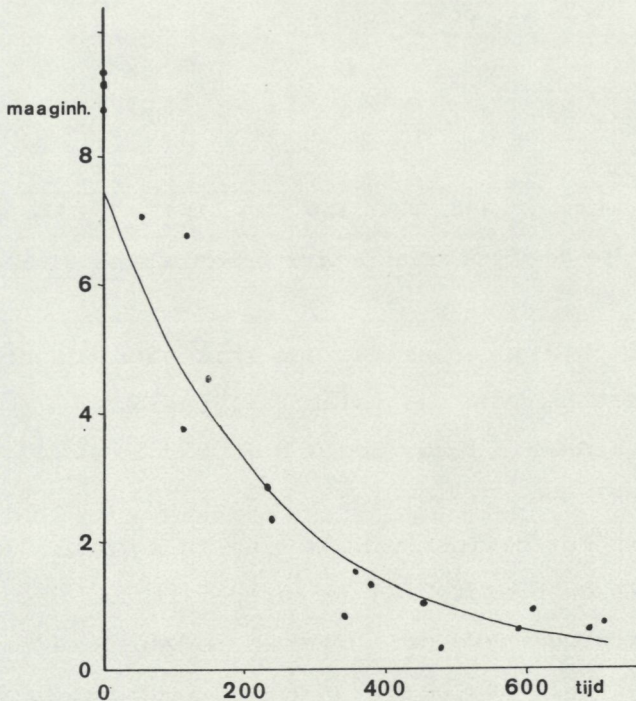


Fig. 9. De afname van de maaginhoud van krabben ≥ 3.5 cm in de tijd; tijd in minuten en maaginhoud in mg AVD per g AVD krab ($T=18^{\circ}\text{C}$).

goed beschreven door de formule: $y = ae^{-bx}$, waarin y = de maaginhoud in mg AVD per g AVD krab op tijdstip x , a = de maaginhoud in mg AVD per g AVD krab op $x=0$, b = de verterings-

snelheid in minuten⁻¹ en x = de tijd in minuten. Hierbij is er vanuit gegaan, dat de afname met een constant percentage b afhankelijk is van de maag inhoud: $dy/dx = -by$.

In Tabel I zijn de tijd, de gemiddelde breedte en de maaginhoud per breedteklasse weergegeven.

Tabel I
Afname van de maaginhoud in de tijd bij 3 carapax breedteklassen ($T=18^{\circ}\text{C}$).

Breedte klasse (cm)	Tijd(min)	Carapax breedte(mm)	Maaginhoud (mg AVD/g AVD krab)
4	0	40.7	8.7
	120	39.3	6.7
	240	39.8	2.3
	380	39.8	1.3
	450	37.8	0.0
	690	40.6	0.6
5	0	51.1	9.3
	55	50.0	7.0
	150	52.3	4.5
	345	49.5	0.8
	455	49.8	1.0
	591	47.8	0.6
6	0	60.2	9.1
	115	59.6	3.7
	235	58.5	2.8
	360	57.7	1.5
	480	57.5	0.3
	610	57.0	0.9
	715	57.2	0.0

Met behulp van de Textronic-4051-terminal werd de best passende relatie $y = a \cdot e^{-bx}$ uitgerekend d.m.v. de methode der kleinstenkwadraten. De gevonden waarde voor $a = 7.4657$ en voor $b = 0.0042$.

De vertering van alle materiaal uit een volle maag duurt 6 à 7 uur (zie Fig. 9). Deze waarde is echter ook afhankelijk van de temperatuur en de tijd die voordien in voedselloze toestand werd doorgebracht (WALLACE, 1973 en KLEIN BRETELER,

1975d).

b. De maaginhoud in de natuurlijke populatie

Gedurende twee keer 24 uur, op 4, 5 juli en 18, 19 juli 1979 is de maaginhoud van de strandkrabben op de Schanserwaard gevolgd. Hierbij werd in principe gehandeld volgens de methode van BAJKOV (1935). Er werd om de twee uur gevist en de gevangen krabben werden gedood en geconserveerd, waarna later in het lab het asvrijdrooggewicht van de maaginhouden werd bepaald. De totale voedselopname in een gegeven tijdsinterval wordt bepaald door de toename van de maaginhoud te vermeerderen met de afname die in periode ten gevolge van vertering optreedt. Op dit punt is van de Bajkov-methode afgeweken. Er is niet telkens aan het begin van een volgend tijdsinterval een afname door vertering bepaald (BAJKOV, 1935), maar deze is in een aparte proef (zie V2a) éénmalig bepaald, als functie van de maaginhoud.

In Tabel II en Fig. 10 en 11 is het resultaat weergegeven van de bepaling van de maaginhoud gedurende 24 uur.

Uit beide grafieken blijkt een periodiciteit, n.l. 2 eetperioden afgewisseld met 2 "verterings"-perioden. Voor verdere berekeningen is alleen gebruik gemaakt van de gegevens van Fig. 11, omdat op 18, 19 juli per punt meer krabben (20-60 stuks, gemiddeld 37) zijn verwerkt dan op 4, 5 juli (1-20 stuks, gemiddeld 9).

Om nu de consumptie per dag (DR) per g AVD krab te bepalen werd de toename van de maaginhoud over 24 uur (Tabel II) vermeerderd met de massa die gedurende die 24 uur verteerd was. (Voor het Basic-programma dat hiertoe geschreven werd, zie Tabel III, blz. 16). Het resultaat van deze berekening is grafisch weergegeven in Fig. 12. De voedselopname per 24 uur werd zo bepaald op 22.04 mg AVD/g AVD krab. Alles is uitgevoerd bij een watertemperatuur van 17^o à 18^oC.

Tabel II

De maaginhoud van strandkrabben gedurende 24 uur; waarbij de breedte de gemiddelde breedte is 4, 5 juli en 2b van 18, 19 juli is ($T=15^{\circ}\text{C}$ voor 4/5 juli en $T=17^{\circ}\text{C}$ voor).

Datum	Tijd (uur)	Breedte (mm)	Maaginhoud (mg AVD/g AVD krab)
4/5 juli	11.15	41.0	1.3
	13.00	42.3	2.6
	15.00	39.2	2.2
	17.00	39.6	1.4
	19.00	36.5	2.8
	22.20	51.0	0.0
	0.30	38.7	10.1
	2.30	39.3	7.1
	3.35	38.1	8.8
	5.00	36.5	8.3
	7.00	38.6	5.6
	9.00	41.8	6.9
	11.00	38.0	1.8
	18/19 juli	13.20	42.3
15.20		40.9	4.5
17.10		39.3	4.0
19.10		42.8	2.2
21.15		41.3	1.4
23.10		40.3	1.6
1.10		38.8	3.1
3.15		40.6	6.6
5.20		38.2	5.7
7.10		40.0	4.8
9.25		39.5	2.2
11.25		42.1	1.3
13.20		41.3	1.4

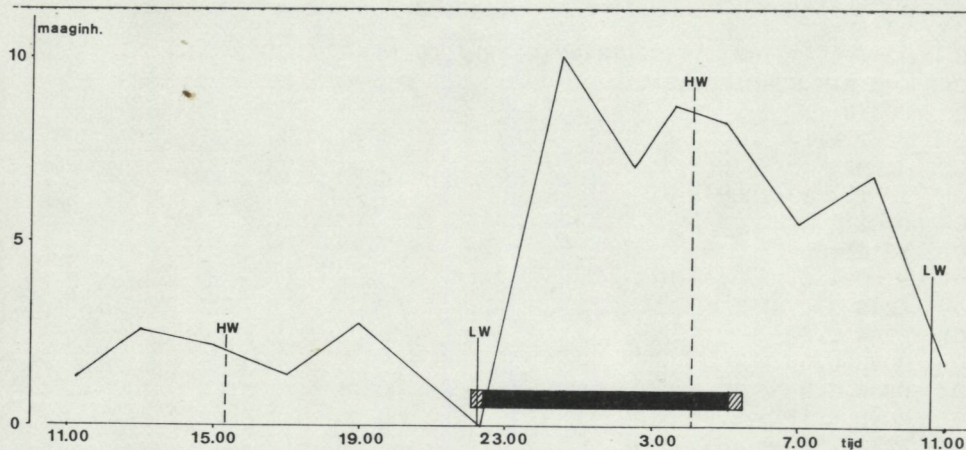


Fig.10. De maaginhoud gedurende 24 uur; tijd in uren en maaginhoud in mg AVD/g AVD krab. HW = hoogwater, LW = laagwater (4, 5 juli 1979, $T=15^{\circ}\text{C}$).

Tabel III

Het basic-programma voor het berekenen van de, voor de vertering gecor-
rigeerde, consumptie per dag.

```

1   GO TO 100
4   GO TO 290
8   PAGE
9   GO TO 490
12  GO TO 170
16  GO TO 250
100  INIT
170  PRINT "hoeveel punten?";
180  INPUT N
190  DIM T(N), M(N), S2(N)
200  PRINT "seef tijdserie? ";
210  INPUT T
230  PRINT "seef maasserie?";
240  INPUT M
250  PRINT "rel. verteringssneleid?";
260  INPUT B
270  PRINT "tijdstap?";
280  INPUT T1
290  S2(1)=M(1)
300  T2=T1/2
310  M1=0
320  S=0
330  T9=T(N)
340  I=1
350  T4=T(1)
360  T5=T(2)
370  IF T2<=T5 THEN 420
380  I=I+1
390  T4=T5
400  T5=T(I+1)
410  S2(I)=S
420  M2=((T5-T2)*M(I)+(T2-T4)*M(I+1))/(T5-T4)
430  H=0 MAX M2-M1+B*M2*T1
440  S=S+H
450  T2=T2+T1
460  M1=M2
470  IF T2<=T9 THEN 370
480  PAGE
490  S2(N)=S
500  WINDOW 0,T9,0,S2(N)
510  AXIS
520  DRAW T,S2
530  MOVE 0,0
540  DRAW T,M
550  MOVE 0.1*T9,8.8*S2(N)
560  PRINT "som=";S
570  END

```

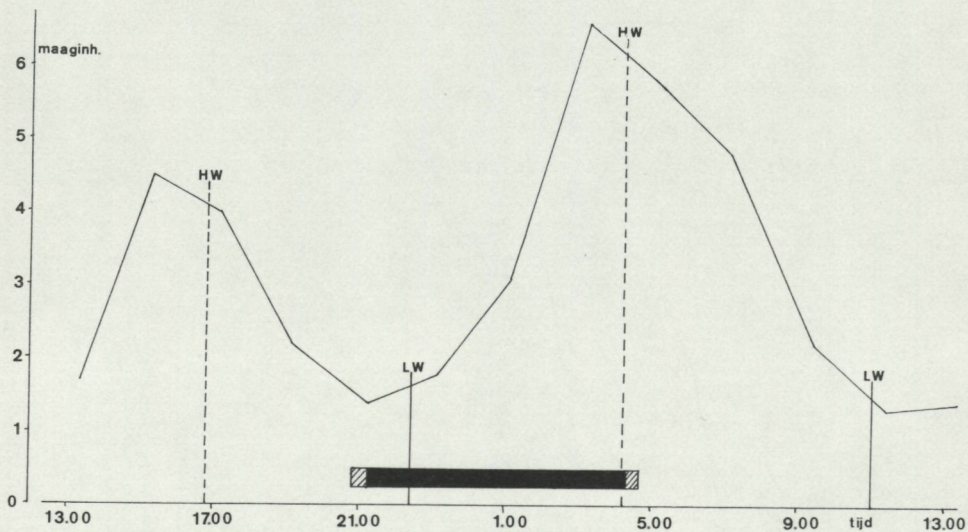


Fig. 11. De maaginhoud gedurende 24 uur; tijd in uren en maaginhoud in mg AVD/g AVD krab. HW = hoogwater, LW = laagwater (18, 19 juli 1979, $T=17^{\circ}\text{C}$).

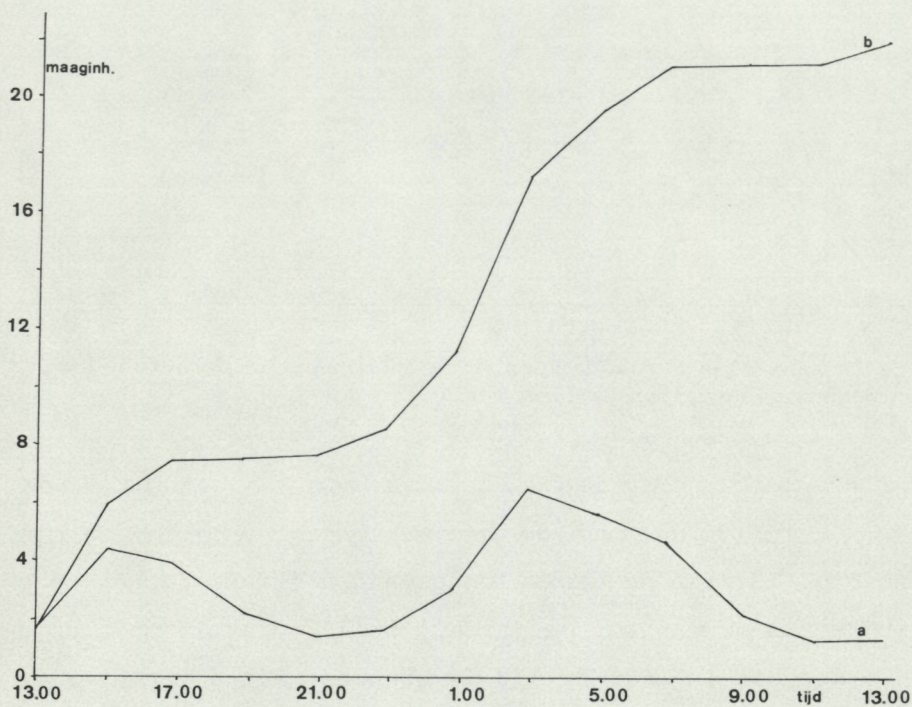


Fig. 12. De verandering in maaginhoud gedurende 24 uur (a) en de totale cumulatieve maaginhoud, met de correctie voor de vertering (b).

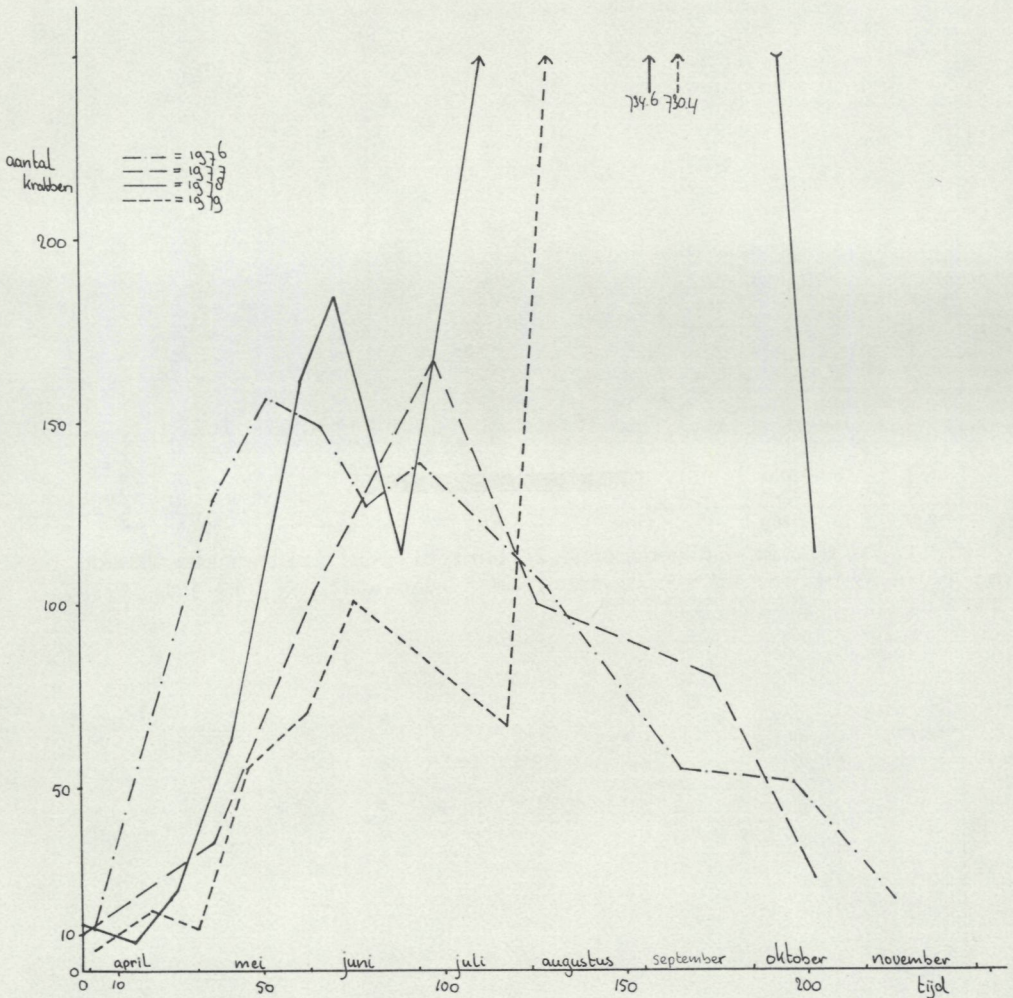


Fig. 13. De aantallen strandkrabben op het Balgzand in de jaren '76-'79; in dagen en aantallen krabben per 1000 m².

3. De biomassa en voedselopname van de natuurlijke populatie op het Balgzand

In Fig. 13 zijn de aantallen gevangen strandkrabben op het Balgzand weergegeven voor de jaren '76-'79. Hierbij moet opgemerkt worden dat in 1976 en '77 de krabben niet gemeten en de aantallen in enkele gevallen vrij ruw geschat zijn. In 1978 en '79 zijn ze wel goed geteld en gemeten en wel op respectievelijk

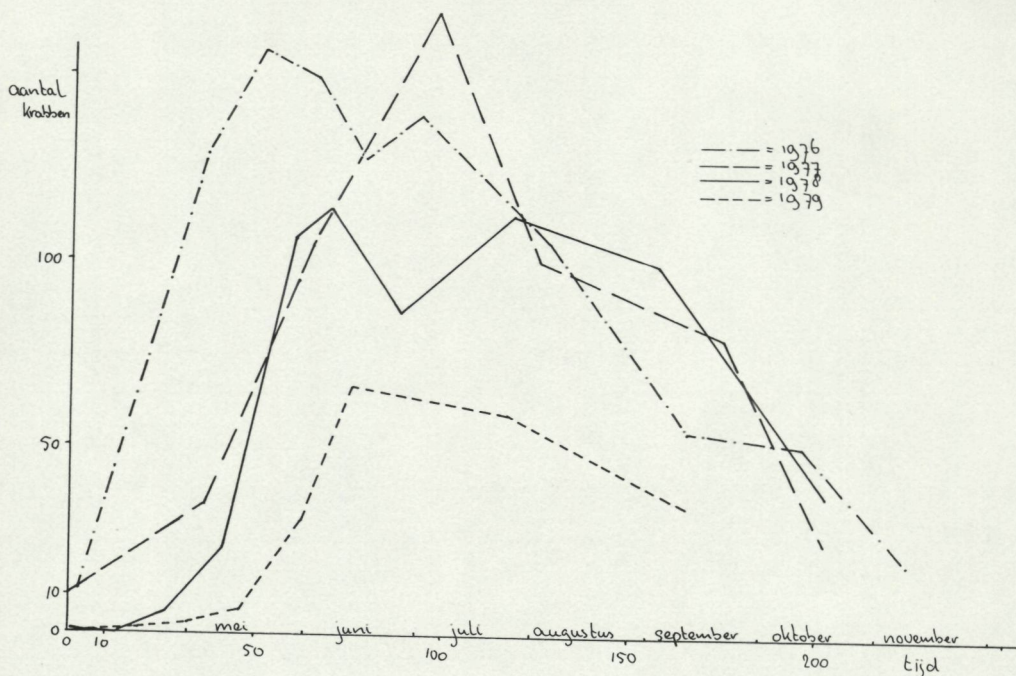


Fig. 14. De aantallen strandkrabben > 20 mm op het Balgzand in de jaren '76-'79; tijd in dagen en aantallen krabben per 1000 m².

0.5 cm en 1 mm. Aangezien er geen gegevens zijn over de efficiëntie van het gebruikte net voor krabben, is aangenomen dat deze, evenals bij de grotere garnalen, de 100% benadert. De vangst zijn dus in deze beschouwingen gelijkgesteld met de aanwezige aantallen. In Fig. 14 zijn de aantallen gevangen strandkrabben > 20 mm op het Balgzand weergegeven voor de jaren '76-'79.

In Fig. 15 en 16 zijn de aantallen krabben in 1978 en '79 apart gegeven voor krabben \leq 20 mm en > 20 mm, i.v.m. de aparte breedte-gewichts relaties en de afzonderlijke biomassa berekeningen voor beide groepen (zie V1). Met behulp van die aantallen en de breedte-gewichts relaties is de biomassa van de strandkrabben op het Balgzand per 1000 m² berekend (Tabel IV).

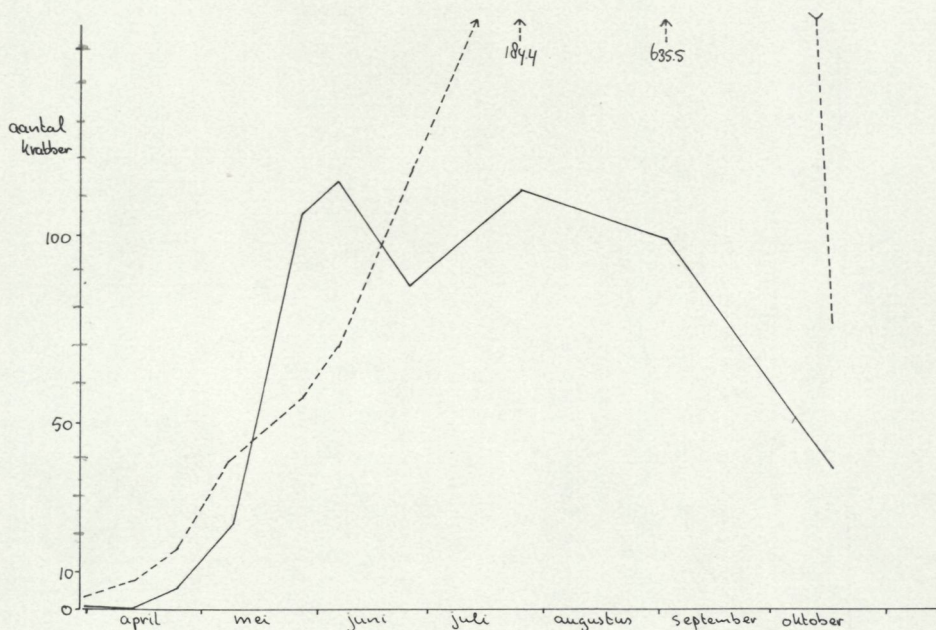


Fig. 15. De aantallen strandkrabben in 1978 op het Balgzand voor krabben ≤ 20 mm (---) en voor krabben > 20 mm (—) (aantallen/1000 m²).

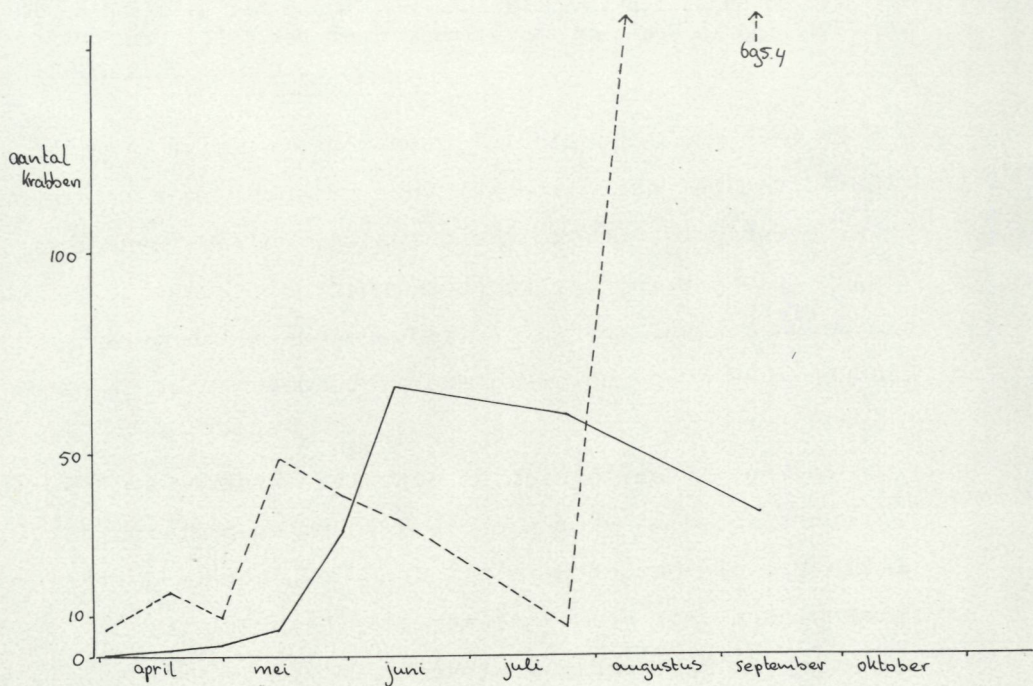


Fig. 16. De aantallen strandkrabben in 1979 op het Balgzand voor krabben ≤ 20 mm (---) en voor krabben > 20 mm (—) (aantallen/1000 m²).

Tabel IV

De biomassa en de consumptie op het Balgzand in 1978 en '79, opgesplits in krabben ≤ 20 mm en krabben > 20 mm en in vrouwelijk en mannelijk; de consumptie van krabben ≤ 20 mm is in 1978: 0.24 en in 1979: 0.25 en van krabben > 20 mm in 1978: 1,15 en in 1979: 0.41.

Jaar	Krab- breedte	Biomassa (g/1000m ²)	Consumptie (mgAVD/ 1000m ² /d)	Consumptie (gAVD/ 1000m ² /j)	Consumptie (gAVD/ m ² /j)
1978	m \leq 20	27.42	604.34	122.08	0.12
	v \leq 20	26.44	582.74	117.71	0.12
	m $>$ 20	142.27	3135.63	633.40	0.63
	v $>$ 20	116.77	2573.61	519.87	0.52
1979	m \leq 20	26.16	576.56	116.47	0.12
	v \leq 20	29.43	648.64	131.03	0.13
	m $>$ 20	75.84	1671.51	337.64	0.34
	v $>$ 20	14.97	329.94	66.65	0.07

Deze biomassa vermenigvuldigd met de consumptie per dag (zie V2b) levert de consumptie per 1000 m² per dag op. Aangenomen dat er alleen tijdens het seizoen, begin april tot eind oktober (=202 dagen) consumptie op treedt, is de totale voedselopname per jaar per 1000 m² de consumptie per dag vermenigvuldigd met 202. De uiteindelijk berekende consumptie wordt in g AVD per jaar ^{per m²} gegeven en bedraagt voor 1978: 1.39 en voor 1979: 0.66. Voor de verdeling van de voedselopname over krabben ≤ 20 mm en krabben > 20 mm zie Tabel IV.

4. Voedselsamenstelling van de strandkrab

Tijdens de 24 uur serie is niet alleen de hoeveelheid maaginhoud bekeken (zie V2b), maar ook is de voedselsamenstelling beschreven. Verder werden op 10 september 1979 op het Balgzand met hoogwater op de platen krabben verzameld, waarvan het dieet is bekeken. De gegevens staan vermeld in Tabel V. Over het algemeen is de voedselsamenstelling afhankelijk van de plaats waar de krabben worden gevangen. Is dit op een plaats

Tabel V

De voedselsamenstelling van de maaginhoud van de strandkrab op het Balgzand op 10 september 1979 en de percentuele samenstelling in de overige magen

	%	mgAVD	%
Mollusken	36.7	144.8	42.5
Polychaeten	35.9	141.1	47.4
Crustaceeën	24.6	96.9	29.2
Pisces	2.9	11.5	8.5

waar veel mossel (*Mytilus*) of kokkel (*Cardium*) wordt aangetroffen, dan zal er in de magen veel mossel of kokkel zitten.

Bij de krabben die tijdens de 24 uur serie waren gevangen, 555 stuks, bestond de maaginhoud voornamelijk uit: *Crangon crangon*, *Mytilus*, *Cardium*, *Mya* en *Pectinaria*. Verder werden in 47 krabbenmagen (8.5%) visresten gevonden, te herkennen aan otolyten, van platvis (schol *Pleuronectes*) en grondel (*Gobius*), de verdere percentages staan eveneens in Tabel V. Ook werd zo nu en dan wier aangetroffen, dat actief kan zijn opgenomen, maar ook toevallig mee naar binnen zijn gegaan. Het voedsel van de strandkrab bestaat dus voornamelijk uit levende evertibraten en vis; een deel kan ook als aas zijn opgenomen. Dezelfde voedselsamenstelling is o.a. ook gevonden door CROTHERS (1968) en ROPES (1969).

5. Voedselopnameritmiek van de strandkrab

Uit Fig. 10 en 11 en in mindere mate Fig. 17, omdat deze grafiek maar een gedeelte van de dag beschrijft, blijkt een duidelijke ritmiek. In Fig. 17 is de tijdfase tegengesteld aan die in Fig. 10 en 11: 's nachts valt in het eerste geval laagwater en in het tweede geval hoogwater.

Aan de hand van Fig. 17 is op te merken dat, hoewel het

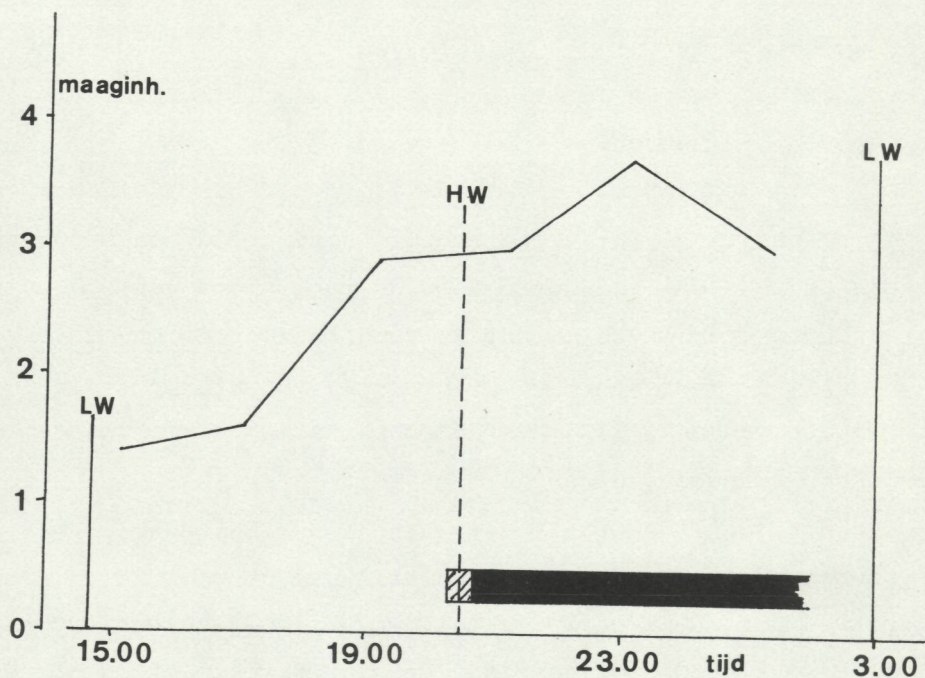


Fig. 17. De maaginhoud gedurende 12 uur; tijd in uren en maaginhoud in mg AVD/ g AVD krab. HW = hoogwater, LW = laagwater (5, 6 september 1979, $T=19^{\circ}\text{C}$)

afgaand water wordt, de maaginhoud toeneemt in het begin van de nacht. Dit is ook het geval in Fig. 10 en 11: de toename begint bij het vallen van de avond en niet zo zeer na laagwater. Duidelijke is ook dat, wanneer hoogwater 's nachts valt, de voedselopname 2 à 3 keer zo hoog is dan bij laagwater 's nachts. M.a.w. de dag-nacht ritmiek is belangrijker dan de getijden ritmiek, maar beiden kunnen van invloed zijn.

VI DISCUSSIE

In dit onderzoek is getracht de voedselopname van de natuurlijke populatie van de strandkrab, *Carcinus maenas* (L.), te schatten. Hierbij ontkwamen we niet aan een zekere experimen-

tele inbreng. Deze is wel zo klein mogelijk gehouden door de maaginhouds-curves uit veldgegevens op te stellen en bij de verteringsproeven de krabben zoveel mogelijk in hun natuurlijke omgeving te houden.

Bij het opstellen van de maaginhoud-curves in het veld is de verandering van de maaginhoud in de tijd onder natuurlijke omstandigheden bestudeerd door de maaginhoud van steeds vers gevangen krabben te meten. De vangsten werden steeds op dezelfde plek gedaan en de grootte van de vangst zowel als de breedte van de gevangen krabben was zo gelijkmatig, dat we kunnen aannemen dat er geen grote veranderingen in de populatie waren tijdens de proef. Het verschijnsel dat waargenomen werd noemen we nu: de eet-periodiciteit van de gemiddelde strandkrab per 24 uur. Deze periodiciteit wordt, volgens ons, voornamelijk verklaard door het dag- en nachtritme. Dit is ook gevonden door NAYLOR (1962), ROPES (1969) en ATKINSON & PARSONS (1973). Ook CROTHERS (1968) vond deze ritmiek, maar hij zag als belangrijkste oorzaak hiervoor het getijden-ritme.

Uiteraard moeten de maaginhouden van alle krabben met elkaar vergelijkbaar worden gemaakt, d.w.z. teruggebracht tot een standaard eenheid, n.l. mg AVD maaginhoud/g AVD krab. Van krabben, waar de maaginhoud uitgehaald was, kan men moeilijk het AVD bepalen, dus hebben wij dat geschat uit z'n breedte met de breedte/AVD gewicht relatie. Deze relatie heeft nogal wat spreiding, maar is door het grote aantal waarnemingen zo klein mogelijk gehouden. De nauwkeurigheid waarmee het AVD gewicht y vanuit de breedte x geschat wordt, bedraagt $\pm 50\%$. Dit komt door het verschil in stadia na de vervelling. Wordt een krab gevangen vlak na de vervelling dan zal deze $\pm 25\%$ breder zijn als een krab van hetzelfde gewicht vlak voor de vervelling. Het gewicht van krabben van gelijke breedte kan ongeveer

een factor 2 verschillen en daarmee de consumptie een factor 4.

Om nu vanuit de veldgegevens een kwantitatieve schatting van de consumptie te geven, hebben we gebruik moeten maken van een experiment. Het gaat hier niet om het meten van een grootte als aantal, biomassa, enz., maar om het meten van een flux, n.l. de snelheid waarmee het voedsel verteerd. Dit is in ons geval het brengen van krabben in voedselloze omstandigheden, oftewel; de consumptie C is gelijk nul. Onder de aanname, dat de respiratie R , de urine en faeces $U+F$ en de groei ΔB doorgaan, is de opname van materiaal in het bloed in de kooitjes gelijk te stellen aan die in de natuur, hoewel, als er verschillen zijn, zullen deze waarschijnlijk in R zitten. Zijn de krabben in de kooien even actief als buiten? Of is R in de kooien hoger door een verhoogde activiteit (DONK, 1978) of lager door stilzitten? Of lager door stress (KUIPER, 1978)? In welke mate R in de kooien verandert, is onbekend. We hebben hier geen nader onderzoek aan verricht. We zullen daarom de gevonden flux waarde voorlopig voor berekening van de veldgegevens gebruiken.

De gevonden waarde voor de voedselopname en de verterings-snelheid zijn vrijwel niet met waarden uit de literatuur te vergelijken, daar en meestal alleen iets bekend is over juveniele krabben. We nemen wel aan, dat de gevonden waarden voor de voedselopname of het Balgzand per m^2 voor 1978 en 1979 onderschattingen zijn. Er is geen rekening gehouden met het feit dat kleinere krabben een hoger relatief metabolisme hebben, dus dat krabben ≤ 20 mm, per gram, niet evenveel voedsel per dag zouden opnemen als krabben > 20 mm, per gram. De waarden die wij gevonden hebben voor krabben ≤ 20 mm, bedroegen voor 1978 en 1979 resp. 0.24 en 0.25 g AVD/ m^2 . KLEIN BRETELER (1975b) vond een jaar consumptie van de 0-groep krabben (≤ 20 mm) van

0.8 g AVD/m². Verder toont KLEIN BRETELER (1975d) aan dat de hele kleine krabben, 1 à 2 mm, wel 100x zoveel en de wat grotere, 15-20 mm, tot 2x zoveel voedsel opnemen, zodat de consumptie voor krabben \leq 20 mm waarschijnlijk een factor 3 hoger ligt. Wel moet in gedachten worden gehouden dat KLEIN BRETELER zijn waarden uit laboratorium proeven verkreeg en wij uit het veld. Verder is van belang dat alle waarden eigenlijk moment opnamen zijn. Alles is gebaseerd op een activiteit en vertering bij 17^oC en deze waarden zijn gebruikt om een heel seizoen te berekenen. Een hogere of lagere temperatuur beïnvloedt de voedselopname en de vertering duidelijk. WALLACE (1973) vond een DR (=daily ration) bij 10^oC van 30 mg vers vlees/g verse krab voor krabben van 30 g natgewicht en bij 24^oC een 2.4 keer zo hoge DR.

Verder zij nog opgemerkt dat de consumptie van de krabben in 1979 ongeveer de helft is van die in 1978. Dit verschil wordt veroorzaakt door de grote krabben (> 20 mm). Er waren in 1979 de helft minder krabben (> 20 mm) als in 1978, waarschijnlijk als gevolg van de lange, strenge winter, waardoor de watertemperatuur tot ongeveer eind mei beneden de 8^oC bleef, wat de temperatuurgrens is waarboven krabben actief worden (ROPES, 1969). De intrek van krabben was hierdoor erg laat (Fig. 14). De eerste krabben werden op 2 mei op 2 meter diepte op de Schanserwaard gevangen.

De gevonden schattingen voor de consumptie van de strandkrab in 1978 en 1979 resp. 1.39 en 0.66 g AVD/m² zijn in de goede orde van grootte en zijn minder als er voor de karnivoren op het Balgzand beschikbaar is, n.l. totaal \pm 20 g AVD/m²/jr.

Samenvattend kunnen we zeggen dat de methoden om tot een schatting van de voedselopname van de strandkrab, *Carcinus maenas* (L.), goed zijn, maar dat bij de berekening van de

vertering en de consumptie rekening gehouden moet worden met effecten van o.a. temperatuur, seizoen en carapax-breedte.

VII LITERATUUR

- ATKINSON, R.J.A., & A.J. PARSONS, 1973. Seasonal patterns of migration and locomotor rhythmicity in populations of *Carcinus*.—Neth. J. Sea Res. 7: 81-93.
- BAJKOV, A.D., 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions.—Trans Am. Fish Soc. 65: 288-289.
- BEUKEMA, J.J., 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 8(1): 94-107.
- , 1976. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 10(2): 236-261.
- BINNS, R., 1969. The physiology of the antennal gland of *Carcinus maenas* (L.).—J. exp. biol. 51(1): 1-46.
- BROEKHUYSEN, G.J., 1936. On development, growth and distribution *Carcinides maenas* (L.).—Archs néerl. Zool. 2: 257-399.
- CROTHERS, J.H., 1967. The biology of the shore crab *Carcinus maenas* (L.). 1. The background-anatomy, growth and lifehistory.—Fld Stud. 2(4): 407-434.
- , 1968. The biology of the shore crab *Carcinus maenas* (L.). 2. The lifehistory of the adult crab.—Fld Stud. 2(59): 579-614.
- DANKERT, N., W.J. WOLFF & J.J. ZIJLSTRA, 1978. Fishers and fisheries of the Wadden Sea.—Final report of the section "Fishes and Fisheries" of the Wadden Sea Working Group. Report 5.
- DAVIS, G.E. & C.E. WARREN, 1971. Estimation of food consumption rates. In: W.E. Ricker. Methods for assessment of fish production in fresh waters. I.B.P. Handbook 3 (2nd ed.): 227-248.
- DONK, E. van, 1978. Het zuurstofverbruik en de bewegingsactiviteit van de gewone garnaal, *Crangon crangon* (L.), in relatie tot temperatuur en lichaamsgrootte.—Neth. Inst. Sea Res. Int. versl. (geen nummer).
- EDWARDS, R.L., 1958. Movements of individual members in a population of the shore crabs, *Carcinus maenas*, in the littoral zone.—J. Anim. Ecol. 27: 37-46.
- ERIKSSON, S. & A.-M. EDLUND, 1977. On the ecological energetics of O-group *Carcinus maenas* (L.) from a shallow sandy bottom in Gullmar Fjord, Sweden.—J. exp. Mar. Biol. Ecol. 30(3): 233-248.
- JANSSEN, G.M., 1980. De voedselopname van de garnaal, *Crangon crangon* (L.).—Neth. Inst. Sea Res. Int. versl. 1980-3.
- KLEIN BRETELER, W.C.M., 1975. Growth and moulting of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*, in a natural population.—Neth. J. Sea Res. 9(1): 86-99.
- , 1975. Laboratory experiments on the influence of environmental factors on the frequency of moulting and the increase in size at moulting of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*.—Neth. J. Sea Res. 9(1): 100-120.
- , 1975. Oxygen consumption and respiratory levels of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*, in relation to weight and temperature.—Neth. J. Sea Res. 9(3-4): 243-254.
- , 1975. Food consumption, growth and energy metabolism of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*.—Neth. J. Sea Res. 9(3-4): 255-272.

- , 1976. Migration of the shore crabs, *Carcinus maenas*, in the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 10(3): 338-353.
- , 1976. Settlement, growth and production of the shore crab, *Carcinus maenas*, on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 10(3): 354-376.
- KUIPERS, B., 1975. On the efficiency of a two-metre beamtrawl for juvenile plaice (*Pleuronectes platessa*).—Neth. J. Sea Res. 9(1): 69-85.
- , 1975. Experiments and field observations on the daily food intake of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa* L.—Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp. pp: 1-12. Editor, Harold Barnes. Aberdeen University Press.
- LOCKWOOD, S.J., 1972. An ecological survey of an 0-group plaice (*pleuronectes platessa* L.) population Filey Bay, Yorkshire.—Ph. D. thesis, University of East Anglia, England. 167 pp.
- MacPHAIL, J.S., E.I. LORD & L.M. DICKIE, 1955. The green crab - a new clam enemy.—Prog. Rep. Atlant. Cst Stns 63: 3-11.
- MARSDEN, I.D., R.C. NEWELL & M. AHSANULLAH, 1973. The effect of starvation on the metabolism of the shore crab, *Carcinus maenas*.—Comp. Biochem. Physiol. 45(1A): 195-214.
- NAYLOR, E., 1962. Seasonal changes in a population of *Carcinus maenas* (L.) in the littoral zone.—J. Anim. Ecol. 31: 601-609.
- NEWELL, R.C., M. AHSANULLAH & V.I. PYE, 1972. Aerial and aquatic respiration in the shore crab *Carcinus maenas* (L.).—Comp. Biochem. Physiol. 43(2A): 239-252.
- ODUM, E.P., 1971. Fundamentals of ecology.—W.B. Saunders company, Philadelphia - London - Toronto.
- PERKINS, E.J., 1967. Some aspects of the biology of *Carcinus maenas* (L.).—Trans. Dumfriesshire and Galway Nat. Hist. Antiq. Soc. 44: 47-56.
- RASMUSSEN, E., 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark).—Ophelia 11(1-2): 3-316.
- ROPES, J.W., 1969. The feeding habits of the green crab, *Carcinus maenas* (L.).—Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S. 67(2): 183-203.
- SIEBERS, D., C. LUCU, K.-R. SPERLING & K. EBERLEIN, 1972. Kinetics of osmoregulation in the crab *Carcinus maenas*.—Mar. Biol. 17(4): 291-303.
- SUSHCHENYA, L.M., 1970. Food rations, metabolism and growth of crustaceans.—In: J.H. Steele. Marine food chains. Oliver and Boyd, London: 127-141.
- TAYLOR, E.W. & P.J. BUTLER, 1978. Aquatic and aerial respiration in the shore crab, *Carcinus maenas* (L.), acclimated to 15°C.—J. Comp. Physiol. B 127: 315-323.
- WALLACE, J.C., 1972. Activity and metabolic rate in the shore crab, *Carcinus maenas* (L.).—Comp. Biochem. Physiol. 41(3A): 523-533.
- , 1973. Feeding, starvation and metabolic rate in the shore crab *Carcinus maenas*.—Mar. Biol. 20(4): 277-281.
- WALNE, P.R. & G.J. DEAN, 1972. Experiments on predation by the shore crab, *Carcinus maenas* L., on *Mytilus* and *Mercenaria*.—J. du Conseil 34(2): 190-199.
- WINDELL, J.T., 1971. Food analysis and rate of digestion. In: W.E. Ricker. Methods for assessment of fish production in fresh waters. I.B.P. Handbook 3(2nd ed.): 214-216.
- WOLFF, W.J. & A.J.J. SANDEE, 1971. Distribution and ecology of Decapoda Reptantia of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt.—Neth. J. Sea Res. 5(2): 197-226.

VII. LITERATUUR (aanvulling)

- BEEK, F.A. van, 1976. Aantallen, groei en voedselopname van de zandgrondel en de wadgrondel op het Balgzand.—Neth. Inst. Sea Res. Int. Versl. 1976-9.
- BENNEKOM, A.J. van, E. KRIJGSMAN-van HARTINGSVELD, G.C.M. van der VEER & H.F.J. van VOORST, 1974. The seasonal cycles of reactive silicate and suspended diatoms in the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 8(2-3): 174-207.
- BEUKEMA, J.J., 1970. De Waddenzee een bijzonder milieu. Chem. Weekbl. 66 (36): 62-66.
- CADÉE, G.C. & J. HEGEMAN, 1974. Primary production of the benthic microflora living on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 8 (2-3): 260-291.
- , 1977. Distribution of primary production of the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand, Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 11(1): 24-41.
- FONDS, M., 1973. Sand gobies in the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 6 (4): 417-478.
- GAAG, M. v.d., 1977. Aantallen, verdeling, groei en voedselopname van twee grondel soorten op het Balgzand in 1975 en 1976. Neth. Inst. Sea Res. Int. Versl. 1977-9.
- HARDY, A.C., 1936. The open sea. Its natural history, part II: Fish and fisheries.
- JANSSEN, G.M. & B.R. KUIPERS, 1980. The ecology of the juvenile shrimp *Crangon crangon* in the Wadden Sea. I: Tidal migration. Neth. J. Sea Res. in press.
- KUIPERS, B.R., 1973. On the tidal migration of young plaice (*Pleuronectes platessa*) in the Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 6 (3): 376-388.
- , 1977. On the ecology of juvenile plaice on a tidal flat in the Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 11 (1): 56-91.
- KUIPERS, B.R. & R. DAPPER, 1980. The ecology of the juvenile shrimp *Crangon crangon* in the Wadden Sea. II: Distribution.—Neth. J. Sea Res. in prep.
- LISSA, J.H.L. van, 1977. Aantallen, voedselopname, groei en produktie van de garnaal (*Crangon crangon* L.) in een getijdengebied, alsmede de voedselopname en de groei onder laboratorium omstandigheden.—Neth. Inst. Sea Res. Int. Versl. 1977-10.
- SWENNEN, C., 1975. Aspecten van voedsel produktie in Waddenzee en aangrenzende zeegebieden in relatie met vogelrijkdom. Vogeljaar 23 (4): 141-156.
- VOSJAN, J. H., 1977. De mineralisatie in de zee. Vakbl. v. Biol.: 57 (17): 283-298.
- WYATT, T., 1976. Food chains in the sea. In: The ecology of the seas. D.H. Cushing and J.J. Walsh, : 341-358.