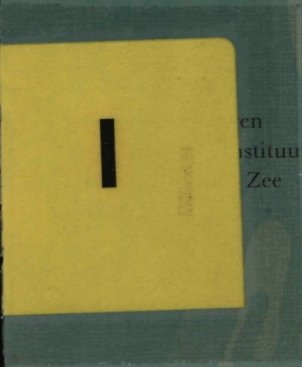


DE PREDATIE VAN DE GARNAAL (*CRANGON CRANGON*) OP HET BROED VAN
HET NONNETJE (*MACOMA BALTHICA*)

door

Bert Keus



en
stituut voor
Zee

13025

Doctoraalverslag over werkzaamheden verricht in het tijdvak juni tot oktober 1985 aan het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee te Texel onder begeleiding van Dr. J.J. Beukema en Drs. R. Dekker.

INHOUD

Summary	1
Samenvatting	1
1. Algemene inleiding	2
2. De relatie tussen de garnalenlengte en de grootte van in het laboratorium gegeten nonnetjes	4
2.1. Inleiding	4
2.2. Materiaal en methoden	4
2.3. Resultaten	6
2.4. Discussie	7
3. De consumptie van <i>Macoma balthica</i> door garnalen in bakjes op het wad	7
3.1. Inleiding	7
3.2. Materiaal en methoden	8
3.3. Resultaten	10
3.4. Discussie	11
4. Aantallen en lengteverdeling van nonnetjes aangetroffen in garnalenmagen verzameld op het wad	11
4.1. Inleiding	11
4.2. Materiaal en methoden	12
4.2.a. Lengteverdeling en maaginhoud van garnalen uit de Mokbaai	12
4.2.b. Dichtheid, lengteverdeling en maaginhoud van garnalen op het Balgzand	12
4.2.c. Dichtheidsbepaling van garnalen op verschillende afstanden van een geul op het Balgzand	14
4.2.d. De relatie tussen de garnalenlengte en de lengte van in garnalen- magen gevonden nonnetjes	14
4.3. Resultaten	14
4.3.a. Lengteverdeling en maaginhoud van garnalen uit de Mokbaai	14
4.3.b. Dichtheid, lengteverdeling en maaginhoud van garnalen op het Balgzand	15
4.3.c. Dichtheidsbepaling van garnalen op verschillende afstanden van een geul op het Balgzand	16
4.3.d. De relatie tussen de garnalenlengte en de lengte van in garnalen- magen gevonden nonnetjes	16
4.4. Discussie	17
4.4.a. Lengteverdeling en maaginhoud van garnalen uit de Mokbaai	17
4.4.b. Dichtheid, lengteverdeling en maaginhoud van garnalen op het Balgzand	18
4.4.c. Dichtheidsbepaling van garnalen op verschillende afstanden van een geul op het Balgzand.	18
4.4.d. De relatie tussen de garnalenlengte en de lengte van in garnalen magen gevonden nonnetjes	20
5. Algemene discussie	20
6. Literatuur	22
7. Tabellen	24

Summary

During the summer of 1985 some investigations were carried out on predation by the shrimp (*Crangon crangon*) on juveniles of the bivalve (*Macoma balthica*). The main problem was whether this predation contributes significantly to the huge decrease in numbers of juvenile *Macoma balthica* that occurs during most summers.

In the laboratory, shrimps from the size class 2.5 - 3.0 cm were able to eat *Macoma*'s up to about 2.0 mm. In stomachs of shrimps of the same size class caught at high tide on the tidal flats, *Macomas* up to a maximum size of 1.5 mm were found. It was concluded that on the tidal flats, where most shrimps are smaller than 3 cm, *Macomas* larger than 2.0 mm are not predated on by *Crangon crangon*.

Larger shrimps were found to eat larger *Macomas*. Large shrimps also eat more *Macomas* than small ones.

During high tide about 4 *Macomas* per m² were present in the stomachs of shrimps on the tidal flat. Based on this result, a predation of about 500 *Macomas* per m² per month was estimated. The predation by a shrimp population near the tidal channel (larger shrimps) was estimated to be also about 500 *Macomas* per month per m².

Experiments with shrimps in enclosures on the tidal flat yielded variable results. The average number of *Macomas* eaten was 3.4 per shrimp per day. With this result an average predation of about 1600 *Macomas* per m² per month was calculated.

Fewer *Macomas* were eaten when *Corophium volutator* was also present in the cages as an alternative food source.

The estimated predation pressure is not strong enough to explain the huge decrease in the numbers of juvenile *Macomas* during the first months of summer. A predation pressure of more than 1000 *Macomas* per month may account for a significant part of the mortality of juvenile *Macoma* in August and September.

Samenvatting

Gedurende de zomer van 1985 is onderzoek gedaan naar de predatie van de garnaal (*Crangon crangon*) op jonge bodem stadia van het nonnetje (*Macoma balthica*). De vraag was of deze predatie een belangrijke factor is in de vaak geconstateerde grote afname van de aantallen juveniele bivalven tijdens de zomermaanden.

In het laboratorium werden door garnalen met een lengte tot 3.0 cm, die de overgrote meerderheid van de plaatpopulaties vormen, nonnetjes tot ca. 2 mm geconsumeerd. In de magen van garnalen van 2.5 tot 3.0 cm die tijdens hoogwater op de plaat gevangen waren werden nonnetjes tot 1.5 mm aangetroffen. Geconcludeerd werd dat nonnetjes als ze op de platen een lengte van 2 mm bereikt hebben verder veilig zijn voor garnalenpredatie.

Grotere garnalen eten gemiddeld grotere nonnetjes. Ook werden door de grotere garnalen gemiddeld meer nonnetjes gegeten dan door de kleinere.

Op een plaat waren tijdens hoogwater op 28 augustus gemiddeld ca. 4 nonnetjes per m² aanwezig in garnalenmagen. Hieruit werd een predatie van ongeveer 500 nonnetjes per m² per maand berekend. Voor een garnalenpopulatie vlak bij een geul (grotere garnalen) werd ook een predatie van ca. 500 nonnetjes per m² per maand gevonden.

Experimenten met garnalen in bakjes op het wad leverden sterk variërende resultaten op. Gemiddeld werden per garnaal 3.4 nonnetjes per dag geconsumeerd. Hiermee werd een predatie van ca. 1600 nonnetjes per maand berekend.

Was *Corophium volutator* als alternatief voedsel aanwezig dan werden minder nonnetjes geconsumeerd.

De uit de resultaten berekende predatiedruk is niet voldoende groot om de grote afname van bivalvenbroed gedurende de eerste zomermaanden (juni-juli) geheel te verklaren. Een predatiedruk van meer dan 1000 nonnetjes per maand zou na juli wel merkbare invloed kunnen hebben.

1. Algemene inleiding

Het Nederlandse deel van de Waddenzee beslaat zo'n 3000 vierkante kilometer. Meer dan de helft van deze oppervlakte valt tijdens laagwater droog. Al geruime tijd wordt onderzoek gedaan aan het benthische systeem van de wadplaten. Veel aandacht is besteed aan de primaire produktie (CADÉE & HEGEMAN, 1974), de produktie van de benthische macrofauna (BEUKEMA, 1976), en aan de consumptie op de platen door vogels (SWENNEN, 1975; HULSCHER, 1975), vissen (KUIPERS, 1975b), strandkrabben (KLEIN BRETELER, 1975b) en garnalen (PLAGMANN, 1939; v. LISSA, 1977; JANSSEN & KUIPERS, 1980; KUIPERS & DAPPER, 1981).

De wadplaten blijken grotendeels te behoren tot de extreem rijke gebieden op aarde. De primaire produktie is er hoog. Deze primaire produktie vormt samen met de hoge aanvoer van plankton en detritus uit de Noordzee het voedsel voor de primaire consumenten. Deze vormen op hun beurt weer het voedsel voor de grote aantallen predatoren in het getijdengebied. Tijdens laagwater fourageren talrijke vogels op de drooggevallen platen. Met hoogwater trekken grote aantallen juveniele schollen en botten, en verder veel grondels, strandkrabben en garnalen de platen op, op zoek naar voedsel. Uit maagonderzoek van de belangrijkste vissoorten is gebleken dat deze vooral wormen (ca. 70 %) en mollusken (ca. 20 %) eten. De vogels eten voornamelijk mollusken (ca. 80 %) en crustaceën (ca. 15 %).

Het voedselaanbod voor de predatoren is niet constant. De aantallen bodemdieren wisselen sterk van jaar tot jaar. Naast predatie op adulte dieren en competitie binnen en tussen soorten, is het succes van hun broedval essentieel voor de soortensamenstelling van het benthische systeem. Predatoren zullen in staat zijn een hoog percentage van de net gevestigde juveniele bodemdieren te eten. Kwantitatief is hier nog maar weinig over bekend. Dit onderzoek sluit aan op eerder onderzoek naar de invloed van predatie op recrutering van bivalven (JENSEN & JENSEN, 1985). Getracht is een indruk te krijgen van de rol die de garnaal speelt als predator van juveniele bivalven; in het bijzonder *Macoma balthica*. Het veldonderzoek is uitgevoerd op de Schanserwaard en het Balgzand (Fig. 1). In het laboratorium werden de consumptiemogelijkheden onderzocht. In verband met de relatief korte onderzoeksperiode van drie maanden zijn de verschillende experimenten niet steeds diepgaand geweest. Het werk moet daarom vooral worden beschouwd als een inventarisatie van de mogelijkheden die dit onderwerp biedt voor een grootschaliger onderzoek.

—Dankwoord. Dankbaar ben ik al diegenen die door hun belangstelling en hulp het onderzoek leerzaam en mijn verblijf op het NIOZ bijzonder aangenaam hebben gemaakt. Hier volgen hun namen: J.J. Beukema, Rob Dekker, Bob Miller, Godfried van Moorsel, Rogier Daan, Jaap Zuidewind en Wim de Bruin. Vooral de hulp van Rob Dekker bij het determineerwerk was onmisbaar.

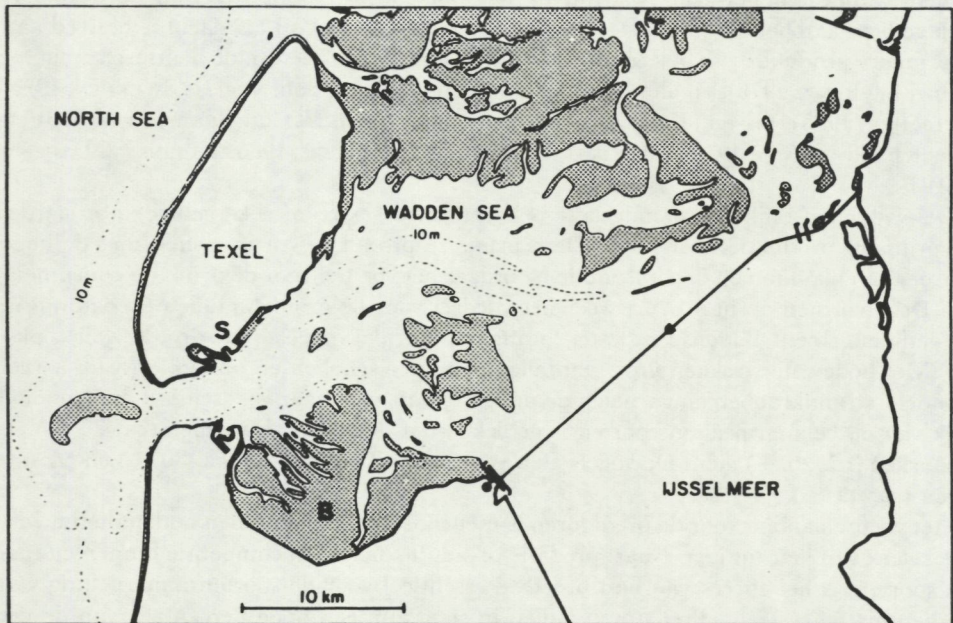


Fig. 1. De ligging van de Schanserwaard (S) en het Balgzand (B).

2. De relatie tussen de garnalenlengte en de grootte van in het laboratorium gegeten nonnetjes

2.1. Inleiding

Garnalen afkomstig van verschillende monsterplaatsen hebben vaak een andere voedselsamenstelling. PLAGMANN (1939) vond dat garnalen in een gebied met veel *Corophium volutator* vooral deze slijkgarnaaltjes hadden gegeten. JANSSEN (1980) vond vooral veel cyprislarven van de zeepok *Balanus balanoides* in de magen van garnalen gevangen op de Schanserwaard. Blijkbaar past de garnaal zijn voedselkeuze aan het voedselaanbod aan. In de loop van hun leven vertonen garnalen veranderingen wat betreft hun voedselgewoonten (PLAGMANN, 1939). Wat bivalven betreft: deze zouden vooral worden gegeten door garnalen met een lengte van 3 tot 4 cm. In de magen van garnalen kleiner dan 1.6 cm vond PLAGMANN geen bivalven. Naast het aanbod van ander voedsel dan bivalven en de leeftijdsopbouw van de garnalenpopulatie zullen de volgende factoren ook van invloed zijn op de predatiedruk van garnalen op een bepaalde bivalvenpopulatie: de dichtheid van de bivalven, het substraat (REISE, 1978), fysische factoren en de leeftijd c.q. grootte van de bivalven. Ten eerste is onderzoek gedaan naar de invloed van de laatstgenoemde factor. Voor *Macoma balthica* is onderzocht welke groottebeperkingen de garnaal ondervindt bij de consumptie van deze mollusk. Een kleine garnaal van 2 cm zal logischerwijs geen nonnetje van 1 cm kunnen eten. In het laboratorium is voor verschillende garnalenlengteklassen onderzocht waar ongeveer de grens ligt waarboven consumptie niet meer mogelijk is.

2.2. Materiaal en methoden

In het laboratorium werden in zes centimeter diepe telbakken met stromend zeewater stukken PVC buis van ca. 10 cm lengte en met een doorsnede van 7.5 cm op 5 mm dikke latten geplaatst. Deze buizen waren aan de onderkant afgesloten met kunststof gaas met een maaswijdte van 800 micrometer. Doordat het water onder de buizen kon doorstromen werd het water in de buizen doorlopend ververst. In elke buis werd een petrischaaltje met een doorsnede van 4.2 cm geplaatst. Deze schaaltes werden gevuld met over een vijfhonderd micrometer zeef gezeefd sediment. De schaaltes hadden twee functies. Ten eerste hadden de garnalen voor de verkleining van hun voedsel in de maag zandkorrels nodig. Ten tweede werden de nonnetjes in de petrischaaltes aangeboden. De *Macoma*'s werden onder de binoculair gemeten op millimeterpapier. Hierbij kon tot op 0.1 millimeter nauwkeurig gemeten worden. Na meting werden de *Macoma*'s geteld en met een pasteurpipet in het petrischaaltje met water en sediment overgebracht. De *Macoma*'s die zich niet binnen enkele minuten in het sediment ingroeven werden vervangen door nieuwe. Waren alle *Macoma*'s in het sediment verdwenen dan werd het petrischaaltje met een pincet voorzichtig in de betreffende buis met garnalen geplaatst. De volgende ochtend werd het sediment met een waterstraal door de zeef onder in de buis gespoeld. Daarna werden de op de zeef achtergebleven *Macoma*'s verzameld en geteld. 's Middags werden de nieuwe experimenten weer ingezet, zodat alle proeven ruwweg 18 uur duurden.

De garnalen werden gestrekt op millimeter papier gemeten vanaf de eindtand van de scaphoceriet tot het achterste puntje van het telson. (zie Fig. 2.1.). Hierbij werd afgerond

op hele millimeters. Van de lengteklassen 0.5 - 1.0 cm en 1.5 - 2.0 cm werden 4 garnalen, van de klassen 2.5 - 3.0 cm en 3.5 - 4.0 cm 2 garnalen, en van de lengteklassen 4.5 - 5.0 cm en 5.5 - 6.0 cm steeds 1 garnaal per buis toegevoegd. Dezelfde garnalen werden tijdens de proeven meerdere malen gebruikt. Daarom werd begonnen met het aanbieden van *Macoma*'s waarvan vermoed werd dat ze vanwege hun grootte door de betreffende garnalen niet gegeten zouden kunnen worden. Hierdoor werd voorkomen dat de garnalen tijdens de eerste experimenten zoveel kleinere *Macoma*'s zouden eten dat ze tijdens latere proeven niet voldoende hongerig waren om grotere schelpen te eten. Ook werden regelmatig twee verschillende lengteklassen tegelijk aangeboden. Eten van alleen de kleinere nonnetjes zou betekenen dat de grotere schelpen alleen om hun grootte niet gegeten werden. De nonnetjes werden tijdens de experimenten met garnalen groter dan 2.5 centimeter in lengteklassen van 1 millimeter ingedeeld. Bij deze grotere garnalen werd het voldoende geacht per garnalengteklasse vast te stellen in welke *Macoma*lengteklasse de grens ligt, waarboven consumptie niet meer mogelijk is. Om de grensklasse vast te stellen werd voor elke garnalengteklasse een aantal experimenten gedaan. Hierbij werd de *Macoma*grootte net zolang gevarieerd totdat de volgende drie *Macoma*-lengteklassen bekend waren.

1. De "consumeerbare" klasse. De klasse waarvan tijdens de proeven steeds relatief veel exemplaren gegeten werden. Tevens de één na grootste klasse waarvan überhaupt gegeten werd.
2. De "grensklasse". Schelpen groter dan deze klasse worden niet gegeten.
3. De "niet consumeerbare" klasse. Schelpen uit deze grootteklasse worden niet gegeten. Niet wanneer ze alleen, en niet wanneer ze samen met de "consumeerbare" klasse worden aangeboden. Bij de kleinere garnalen werd op dezelfde manier geprobeerd de grensklasse vast te stellen. Hier werd echter gewerkt met de *Macoma*lengteklassen 0.5 - 0.8 mm, 1.0 - 1.2 mm en 1.5 - 2.0 mm om een nauwkeuriger resultaat te bereiken.

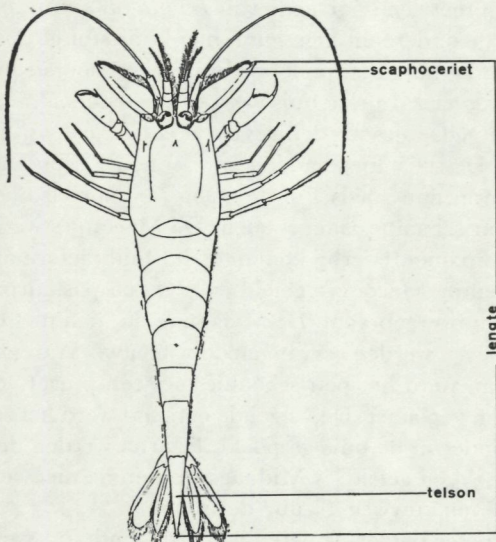


Fig. 2.1. De garnaal (*Crangon crangon*). Ze werden gestrekt gemeten vanaf de eindtand van de scaphoceriet tot aan het puntje van het telson.

2.3. Resultaten

De resultaten van deze experimenten staan per garnalenlengteklasse gegroepeerd in tabel 2.1. Zoals hierboven beschreven is voor elk van deze klassen de grensklasse vastgesteld (fig. 2.2.). Als voorbeeld zal hier de 3.5 - 4.0 cm klasse besproken worden. Tabel 2.1. laat zien dat bij enkele proeven alle aangeboden nonnetjes van 2.0 - 3.0 mm gegeten zijn. Nonnetjes van 3.0 - 4.0 mm zijn weinig gegeten, terwijl schelpen groter dan 4.0 mm helemaal niet gegeten zijn. Hieruit werd geconcludeerd dat de maximaal te openen schelpgrootte voor deze garnalen ligt tussen de 3.0 en 4.0 mm. De bepaling van de grensklasse bij de allerkleinste garnalen van 0.5 tot 1.0 cm vraagt nog om een toelichting. Bij deze proeven zijn geen nonnetjes groter dan 0.8 mm gegeten. Nonnetjes van 0.8 tot 1.0 mm zijn niet aangeboden. Uit deze gegevens is alleen af te leiden dat de grens consumeerbaar-niet consumeerbaar ergens tussen de 0.5 en 1.0 mm ligt. Dit lengtetrject is daarom in zijn geheel grensklasse geworden. Bij de garnalenlengteklasse 1.5 - 2.0 cm is op dezelfde wijze gere-

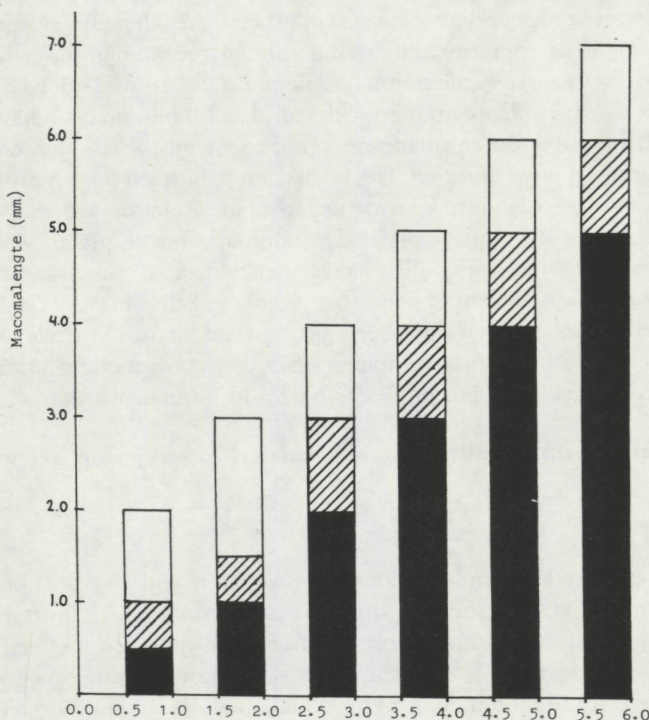


Fig. 2.2. De relatie tussen de garnalenlengte (in cm) en de grootte van de in het laboratorium gegeten nonnetjes (in mm). Consumeerbare grootteklasse (zwart), grensklasse (gearceerd) en niet consumeerbare grootteklasse (wit).

2.4. Discussie

Grotere garnalen eten grotere nonnetjes, is het voor de hand liggende resultaat van de hierboven beschreven experimenten. Verder geven ze een goed beeld van de mogelijkheid die garnalen op het wad hebben om nonnetjes te eten. Pas als nonnetjes een lengte van ca. 6 mm hebben bereikt zijn ze veilig voor de grootste garnalen. De tijdens de zomer op de plaat veel voorkomende garnalen kleiner dan 1 cm kunnen alleen zeer kleine schelpjes tot ca. 0.8 mm eten. De ook veelvuldig voorkomende garnalen van 1.5 tot 2.0 cm hebben de mogelijkheid nonnetjes tot ca. 1 mm eten. En de op de plaat al veel minder talrijke garnalen van 2.5 tot 3.0 cm zijn in staat nonnetjes tot ca. 2 mm te consumeren. Op het wad heerst klaarblijkelijk een groeirace. Hoe sneller een garnaal groeit hoe groter zijn mogelijkheden om nonnetjes te eten worden. Hoe groter de nonnetjes op hun beurt worden, des te veiliger ze zijn voor de garnalen.

De grensklassen konden voor alle garnalengteklassen vastgesteld worden. In relatie tot de absolute lengte zijn de grensklassen voor de kleinere garnalen (tot 2 cm) te breed. Voor deze lengteklassen is verder onderzoek wenselijk. Deze garnalen zijn gezien de grote aantallen waarin ze tijdens de zomermaanden op de platen voorkomen mogelijk belangrijke predatoren van de net gearriveerde nonnetjes kleiner dan 1 mm. Tijdens het laboratoriumonderzoek waren de benodigde nonnetjes kleiner dan 1.0 mm op de Schanserwaard echter niet erg talrijk, het uitzeven en uitzoeken van de schelpjes kostte dan ook zo veel tijd, dat van verdere proeven werd afgezien. Het is dus aan te bevelen dat eventueel verder onderzoek vroeg in het seizoen begint. Voor de experimenten met de grootste garnalengeklasse gold hetzelfde probleem in spiegelbeeld. De nonnetjes op de platen van de 1985 broedval waren tijdens de proeven bijna allemaal kleiner dan ca. 4 mm. Daarom konden aan de garnalen van 5.5 - 6.0 cm lengte per proef slechts enkele nonnetjes aangeboden worden. Geconcludeerd moet worden dat alleen de experimenten met de lengteklassen 2.5 - 3.0, 3.5 - 4.0 en 4.5 - 5.0 cm met voldoende aantallen aangeboden nonnetjes zijn uitgevoerd. De andere proeven zouden nog eens herhaald kunnen worden.

3. De consumptie van *Macoma balthica* door garnalen in bakjes op het wad

3.1. Inleiding

Wanneer de invloed van predatie onder veldomstandigheden onderzocht moet worden zijn er verschillende mogelijkheden; het verwijderen van predatoren, de introductie van predatoren en het transplanteren van prooi-organismen naar gebieden met een verschillende predator-dichtheid. REISE (1977; 1978) heeft het effect van predatie op de wadfauna onderzocht door predatie uit te sluiten door middel van kooien. Hij vond voor veel soorten sterk verhoogde dichtheden binnen de kooien t.o.v. de controle gebieden. Voor juveniele bivalven zoals *Cerastoderma edule*, *Mya arenaria*, *Mytilus edulis* en *Macoma balthica* vond hij binnen de kooien zelfs tot honderd maal grotere dichtheden. Het gebruik van kooien heeft echter enkele nadelen. Ten eerste worden alle predatoren uitgesloten, zodat de invloeden van de verschillende soorten predatoren niet te onderscheiden zijn. Ten tweede vindt in kooien vaak een versterkte sedimentatie plaats als gevolg van een kleinere stroomsnelheid.

Deze versterkte sedimentatie en kleinere stroomsnelheid kunnen tot resultaat hebben dat zich in de kooien meer juveniele bodemdieren vestigen. Een verhoogde concentratie bodemdieren binnen de kooien is dan niet uitsluitend het gevolg van de afwezigheid van predatoren.

De hieronder beschreven wad-experimenten hadden dan ook een heel andere aanpak. Garnalen werden met "kooien" juist gedwongen om gedurende korte tijd van een klein stukje wadoppervlak te eten. Hierbij werd getracht de afname van het aantal juveniele nonnetjes binnen de "kooien" zo nauwkeurig mogelijk te bepalen.

3.2. Materiaal en methoden

De meeste experimenten zijn op de Schanserwaard vlak bij de rand van de NIOZ haven gedaan. Deze plaats werd gekozen omdat er een groot aantal juveniele nonnetjes aanwezig was, terwijl er in vergelijking met de geul (waar ongeveer evenveel *Macomabroed* zat) veel minder ander materiaal aanwezig was dat het tellen van de schelpen zou bemoeilijken (schelpengruis, etc.). Omdat het de bedoeling was het aantal *Macoma*'s dat in een natuurlijke situatie door garnalen wordt gegeten te schatten, moesten de nonnetjes worden aangeboden in ongestoord sediment. Daarom werd gekozen voor de volgende proefopzet. Tijdens laagwater werden plastic diepvriesbakjes (lengte en breedte 10.5 cm, diepte 6.5 cm) waar de bodem was uitgesneden ca. 4 cm in het sediment geduwd. Aan het sediment in de bakjes werden een aantal (20 of 30) met een watervaste stift gemerkte nonnetjes van 1.0 tot 2.0 mm lengte toegevoegd. Hierna werden garnalen gevangen, die direct in de bakjes werden gedaan. De bakjes werden afgesloten met de originele deksel waarin met siliconenkit gaas met een maaswijdte van 1.0 mm was gelijmd. In de zijkanten van de bakjes werden een aantal kleine gaatjes gemaakt zodat het sediment in de bakjes bij laagwater zou droogvallen. Na twee dagen werden de bakjes weer opgehaald en de overgebleven gemerkte *Macoma*'s en de overgebleven oorspronkelijk in het sediment aanwezige *Macoma*'s geteld. Invullen van het aantal gegeten gemerkte *Macoma*'s en het aantal overgebleven niet gemerkte *Macoma*'s in de onderstaande formule leverde dan een schatting van het totaal (gemerkt + ongemerkt) aantal gegeten nonnetjes op.

$$N = (G_t - G_{t+1}) + \left[\frac{G_t - G_{t+1}}{G_{t+1}} \right] \times O_{t+1}$$

In deze formule is:

- N het aantal gegeten *Macoma*'s.
- G_t het aantal toegevoegde gemerkte *Macoma*'s.
- G_{t+1} het aantal overgebleven gemerkte *Macoma*'s.
- O_{t+1} het aantal overgebleven niet gemerkte *Macoma*'s.

Bij deze berekening werden de overgebleven niet gemerkte *Macoma*'s groter dan 2 mm niet meegerekend. Deze grens werd gekozen omdat uit de laboratoriumexperimenten was gebleken dat de garnalen met een lengte tot 3.0 cm schelpen groter dan 2 mm niet (in elk geval niet veel) eten (zie Fig. 2.2.). Meerekenen van deze nonnetjes als potentieel te eten schelpen (O_t+1) zou dan een te hoge uitkomst geven. De proefopzet is na enkele proefexperimenten aangepast. Het verzamelen van het sediment uit de bakjes na afloop van een proef leverde problemen op. Daarom werd voortaan gewerkt met bakjes met bodem. Hierin werden met een vierkante steekbuis sedimentkernen met de zelfde afmetingen als de bakjes geplaatst. Daarna werden de bakjes ca. 5 centimeter diep ingegraven in het wad. Na afloop van een proef werden de bakjes meegenomen naar het laboratorium, waar de overgebleven nonnetjes uitgezeefd konden worden.

In totaal zijn vijf van deze experimenten gedaan. Deze worden hieronder kort toegelicht.

Exp. A. Ingezet op 29 juli op het Balgzand. Per bakje werden twintig gemerkte nonnetjes en twee garnalen met een lengte van 3.5 tot 4.0 cm toegevoegd. In totaal vijf bakjes. Op de plaats waar het sediment voor de bakjes werd gestoken werden drie monsters met de steekbuis genomen.

Exp. B. Ingezet op 31 juli op de Schanserwaard. Per bakje werden dertig gemerkte nonnetjes en vier garnalen van 2.5 tot 3.0 centimeter toegevoegd. In totaal drie bakjes. Hier werden ook drie monsters met de steekbuis genomen.

Exp. C. Ingezet op 7 augustus op de Schanserwaard. Het sediment voor dit experiment is op 6 augustus verzameld op een *Corophium*-rijke plaats op het Balgzand. De bakjes zijn afgesloten met de gaasdeksels een nacht bewaard in stromend zeewater. Per bakje werden dertig gemerkte Nonnetjes en twee garnalen van 2.5 tot 3.0 centimeter toegevoegd. Op het Balgzand werden op dezelfde plaats tevens vier monsters met de steekbuis genomen.

Exp. D. Ingezet op 8 augustus op de Schanserwaard. De inhoud van twee bakjes met Balgzand sediment (hetzelfde als bij C) werd op 7 augustus gezeefd. De aanwezige *Macoma*'s en *Corophium volutator* werden geteld. Al het sediment werd hierna weer terug in de bakjes gedaan. Ook werden alle uitgezeefde organismen uitgezonderd de nonnetjes weer in de bakjes losgelaten. Daarna werden vijftig nonnetjes met een lengte van 1 tot 2 mm toegevoegd. Teneinde de organismen de kans te geven zich weer in te graven werden de bakjes hierna weer een nacht in stromend water bewaard. De volgende dag werden twee garnalen van 2.5 tot 3.0 centimeter toegevoegd en werden de bakjes op het wad geplaatst. (sedimentmonsters; zie experiment C)

Exp. E. Ingezet op 9 augustus op de Schanserwaard. Per bakje werden 30 gemerkte *Macoma*'s en twee garnalen met een lengte van 2.5 tot 3.0 centimeter toegevoegd; in totaal vier bakjes. Tevens werden met de 110 cm² buis twee sedimentmonsters genomen.

3.3. Resultaten

Tijdens alle experimenten zijn nonnetjes gegeten door de garnalen in de bakjes. Vaak werden nog gemerkte lege Macomaschalen teruggevonden. Deze schalen waren meestal duidelijk door de garnalen beschadigd. In tabel 3.1.A. tot en met 3.5.E. staan de aantallen gegeten gemerkte nonnetjes, de aantallen overgebleven ongemarkeerde nonnetjes, het berekende aantal oorspronkelijk in het sediment aanwezige nonnetjes en de berekende totale consumptie van nonnetjes vermeld. Behalve bij experiment D met Balgzand sediment ingezet op 8 augustus is er bij elk experiment wel een bakje waarvoor de berekende predatie sterk afwijkt van de resultaten van de overige drie bakjes. Deze uitschieters zijn verantwoordelijk voor de grote standaard deviaties.

Bij experiment A op het Balgzand zijn door de garnalen (3.5 tot 4.0 cm) gemiddeld 7.8 (SD 5.2) nonnetjes per dag gegeten. Het berekende aantal gegeten nonnetjes voor de verschillende bakjes varieert van 3.8 tot 16.5 schelpjes per garnaal per dag. Deze variatie wordt vooral veroorzaakt door de verschillen in overgebleven aantallen ongemarkeerde nonnetjes. De gemiddelde dichtheid van nonnetjes kleiner dan twee millimeter in de steekbuizen was ca. 1400 stuks per m² (tabel 4.9.). *Corophium volutator* werd in de monsters niet aangetroffen.

Bij de twee uitgevoerde experimenten met Schanserwaard sediment (experimenten B en E) zijn gemiddeld per garnaal ongeveer evenveel nonnetjes gegeten. Respektievelijk 3.4 (SD 2.3) en 3.5 (SD 4.4) nonnetjes per garnaal per dag. Het berekende aantal gegeten nonnetjes voor de afzonderlijke bakjes varieert van 1.0 tot 10.0 schelpen per garnaal per dag. In de monsters was de dichtheid van nonnetjes kleiner dan twee millimeter op 30 juli ca. 1400 en op 9 augustus ca. 200 stuks per m². Ook de berekende aantallen oorspronkelijk aanwezige nonnetjes liggen voor experiment B gemiddeld hoger.

De resultaten van Experiment C zijn het minst variabel. Gemiddeld werden 0.7 (SD 0.3) schelpen per garnaal per dag gegeten. De Macomadichtheid in de monsters was ca. 2000 stuks per m². De dichtheid van *Corophium volutator* was (zoals bedoeld) zeer hoog. Berekend werd een dichtheid van ca. 33 000 stuks per m².

Omdat het aantal nonnetjes in de twee bakjes van experiment D bekend was (50 stuks), was eenvoudig door het tellen van de overgebleven schelpen vast te stellen hoeveel nonnetjes door de garnalen waren gegeten. Gemiddeld was de predatie 4.5 (SD 2.5) per bakje. Dit komt neer op gemiddeld 1.1 (SD 0.6) nonnetjes per garnaal per dag.

3.4 Discussie

Het is de vraag of de gevonden variatie ook geldt voor garnalen op het vrije wad. Uit maagonderzoek van garnalen (PLAGMANN, 1939) is gebleken dat garnalen uit hetzelfde gebied totaal verschillend voedsel in de maag kunnen hebben. PLAGMANN beschrijft een situatie waarbij hij in 100 garnalen magen 379 schelpjes vindt. Deze 379 bivalven waren echter door slechts 33 van deze 100 garnalen gegeten. Wanneer het zo is dat garnalen op het wad verschillend voedsel prefereren, is de gevonden variatie in nonnetjesconsumptie binnen een experiment verklaarbaar. Buiten dat kan ook de vervelling van de garnalen een rol hebben gespeeld. Een garnaal eet gedurende het vervellen namelijk niet.

De volgende vraagtekens kunnen bij deze wadexperimenten gezet worden.

Ten eerste; Vallen de gemerkte nonnetjes niet eerder ten prooi aan de garnalen omdat zij misschien beschadigd of verzwakt zijn bij het merken? Wanneer dit zo is wordt een te grote predatiedruk berekend.

Ten tweede; Is de periode van twee dagen niet te lang wat betreft het aanwezige voedsel in de bakjes? Het is mogelijk dat de garnalen pas nonnetjes zijn gaan eten nadat andere voedselbronnen uitgeput raakten. Alleen bij experiment D zijn de overgebleven slijkgarnaaltjes geteld. Hier waren van de meer dan 100 ingezette *Corophiums* per bakje in het ene bakje 5 en in het andere bakje 14 stuks over. Wanneer de *Corophium*dichtheid in de bakjes constant gehouden was zoals op het wad min of meer het geval is, dan waren misschien in het geheel geen nonnetjes gegeten.

Ten derde; Nonnetjes groter dan 2 mm werden bij alle experimenten buiten beschouwing gelaten. Hierdoor wordt bijvoorbeeld bij experiment A de predatie onderschat omdat de overgebleven schelpen groter dan 2 millimeter niet meegerekend worden (deze garnalen van 3.5 - 4.0 cm kunnen namelijk in elk geval schelpen tot 3 mm openen).

Ter afsluiting van deze discussie kan gezegd worden dat het meten van predatie op het wad niet eenvoudig is, zelfs wanneer vervelende pierenspitters buiten beschouwing blijven.

4. Aantallen en lengteverdeling van nonnetjes aangetroffen in garnalenmagen

4.1. Inleiding

Kooiproeven zoals hierboven beschreven kunnen een beeld geven van de invloed die predatoren hebben op een benthische levensgemeenschap. Zowel het insluiten als het uitsluiten van predatoren hebben als nadeel dat natuurlijke factoren veranderd worden. Om op een andere manier ook een idee te krijgen van het aantal bivalven dat door garnalen op de wadplaten gegeten wordt, is in augustus maagonderzoek gedaan. Zowel PLAGMANN (1939) als andere onderzoekers vonden dat garnalen soms grote aantallen bivalven gegeten hadden. PLAGMANN vond zelfs in meerdere garnalenmagen meer dan 100 juveniele bivalven tegelijk. PIHL & ROSENBERG (1984) vonden dat bivalven in de zomer van 1979 op één plaats ongeveer 80% van het voedsel van de garnalen vormden. Door MÖLLER & ROSENBERG (1985) en PIHL (1985) werd geconcludeerd dat predatie door garnalen een significant percentage van de bivalven-mortaliteit is.

Het is de vraag of de predatie door garnalen ook in de Waddenzee van belang is voor de bivalvenpopulaties. Behalve aan de maaginhouden werd ook aandacht besteed aan de garnalendichtheid, de garnalennigratie en het voorkomen van alternatief voedsel.

4.2. Materiaal en methoden

4.2.a. Lengteverdeling en maaginhoud van garnalen uit de Mokbaai

Op 14 augustus zijn in de Mokbaai vijf maal om het uur met het duwnet (breedte 40 cm, maaswijdte 1.5 mm) garnalen gevangen. De eerste vangst werd gedaan om 15.30 h., ca. twee uur na laagwater (13.23 Den Helder). Het water kwam toen net op en op de plaat stond nog slechts 5 tot 10 cm water. De overige waterdiepten staan in tabel 4.1. vermeld. Alle vangsten werden in een met stokken gemerkt vak gedaan. Dit vak was ongeveer veertig meter van de geul verwijderd. Omdat ook de lengteverdeling van de garnalenpopulatie bepaald zou worden, werden steeds alle gevangen garnalen verzameld. De garnalen werden direkt gedood in een pot met 70% ethanol, hierin werden ze ook bewaard. In het laboratorium werd van elk monster een subsample van minimaal honderd garnalen genomen. Hiervan werden alle exemplaren op millimeterpapier gemeten (tabel 4.1.). Daarna werden van elke lengteklasse (1 - 2, 2 - 3 tot 5 - 6 cm) zo mogelijk twintig garnalen genomen waarvan de maaginhoud werd bepaald. Wanneer een maag leeg of bijna leeg was werd dit genoteerd. Alle gevonden bivalven werden gemeten onder de binoculair met een oculairmicrometer. De gemiddelde lengtes van de gegeten nonnetjes staan in tabel 4.2. per lengteklasse vermeld. Wanneer een schelp kapot was werd geprobeerd de lengte zo nauwkeurig mogelijk te schatten. Dit ging het beste wanneer de kapotte delen onder de binoculair werden vergeleken met hele schelpen. Alle andere organismen werden voorzover herkenbaar ook genoteerd. Deze gegevens worden in dit verslag niet nader uitgewerkt. Ter bepaling van de nonnetjes dichtheid werden binnen het afgepaalde stuk wad 3 monsters met een 14.0 cm² steekbuis genomen. In het lab werden alle op de 800 μ m zeef achtergebleven organismen geteld (tabel 4.3.). Alle bivalven werden onder de binoculair gemeten met de oculairmicrometer.

4.2.b. Dichtheid, lengteverdeling en maaginhoud van garnalen op het Balgzand

Om een schatting te kunnen maken van de predatiedruk uitgeoefend door garnalen op een Macomapopulatie ver van een geul verwijderd, zijn op 28 augustus garnalen op het Balgzand gevangen. Dit gebeurde 's morgens om ca. tien uur ca. drie uur na hoogwater toen de waterdiepte ongeveer 25 centimeter was (HW 7.11, LW 13.43). De monsterplaatsen waren ongeveer 240 meter van de geul verwijderd (zie Fig. 4.1 inzet (A en B)). De garnalen werden gevangen door eenmaal 50 passen met het duwnet te vissen. Alle garnalen werden daarna gedood met heet water en in 70 % ethanol geconserveerd. In het laboratorium werden van elke vangst alle garnalen geteld. Daarna werden subsamples van minimaal 100 garnalen genomen. Van deze subsamples werd de lengteverdeling bepaald (tabel 4.3.). Dit keer werden de garnalen voor het maagonderzoek ingedeeld in lengteklassen van een halve centimeter. Per klasse werd voor zover mogelijk van 20 garnalen de maaginhoud onderzocht.

Tijdens het veldwerk is op de monsterplaatsen A en B een sediment monster genomen. Uit het monster van monsterplaats A zijn alle organismen die achterbleven op de 300 μ mzeef geteld. Uit het monster van plaats B zijn alleen de bivalven geteld. Alle bivalven zijn gemeten onder de binoculair (zie tabel 4.6.).

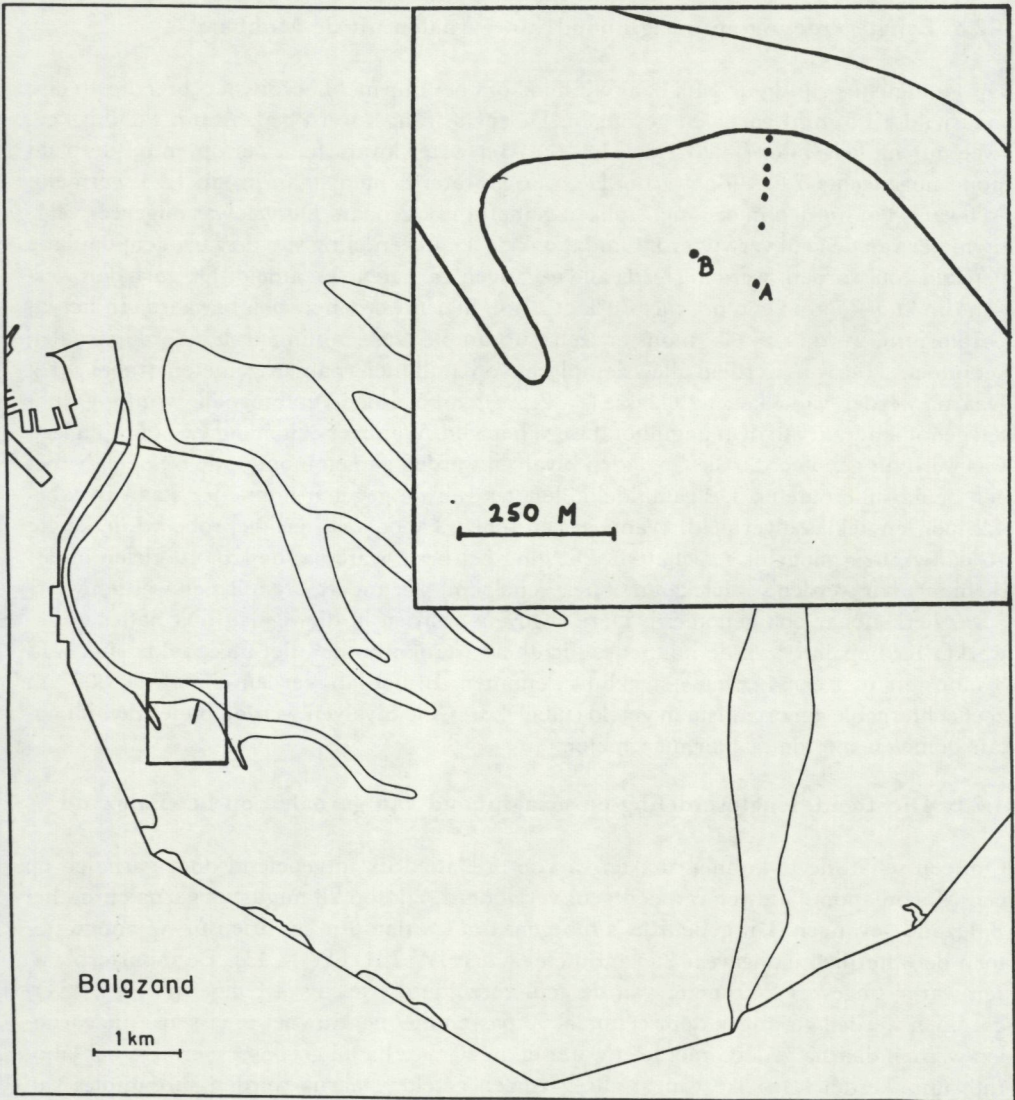


Fig. 4.1. Schematisch overzicht van het geulenstelsel op het Balgzand. Inzet: monsterpunten A en B en het traject waarop op 2 september gemonsterd werd.

4.2.c. Dichtheids bepaling van garnalen op verschillende afstanden van een geul op het Balgzand

Met stokken is op 2 september een traject van de geul tot 250 meter de plaat op gemarkeerd (Fig. 4.1.). Langs deze lijn is daarna op verschillende afstanden van de geul met het duwnet op garnalen gevestigd. Op elke monsterplaats werd telkens een traject van 15 meter met een touw afgezet. Dit traject werd eenmaal aan beide zijden bevestigd, zodat op deze manier steeds ca. 12 m² werd bestreken. Alle gevangen garnalen werden meegenomen en in het laboratorium geteld en gemeten. De resultaten staan in tabel 4.8.

4.2.d. De relatie tussen de garnalenlengte en de lengte van op het wad gegeten nonnetjes

Tijdens het maagonderzoek van de in de Mokbaai en op het Balgzand gevangen garnalen, zijn de aangetroffen bivalven gemeten onder de binoculair met behulp van een oculair micrometer. Van kapotte schelpen werd de oorspronkelijke lengte geschat door de stukken te vergelijken met hele schelpen. Ook wanneer alleen nog een scharnier gevonden werd is dit gedaan. Omdat het aantal gevonden nonnetjes per maag zeer laag was, zijn voor het vaststellen van een verband tussen de garnalenlengte en de lengte van in de maag gevonden nonnetjes alle resultaten (Mokbaai en Balgzand) bijeengevoegd (tabel 4.7.). Per garnalenlengteklasse is de gemiddelde lengte van de gegeten nonnetjes berekend. Omdat het schatten van de grootte niet erg nauwkeurig kon zijn wanneer de schelpjes totaal verbrokken waren, is ook de gemiddelde lengte van alle nonnetjes met minimaal een hele schaal apart berekend.

4.3. Resultaten

4.3.a. Lengteverdeling en maaginhoud van garnalen in de Mokbaai

Twee uur na laag water, wanneer het opkomende water de plaat juist overspoelt, zijn bijna alle gevangen garnalen kleiner dan 3.0 cm. Twee uur later bestaat de garnalenpopulatie op de plaat voor 23% uit garnalen groter dan 3.0 cm. Er vindt dus een duidelijk migratie van grotere garnalen van de geul naar de monsterplek plaats (JANSSEN, 1979; JANSSEN & KUIPERS, 1980; HARTSUYKER, 1966). Het aantal garnalen kleiner dan 2.5 cm blijft ongeveer gelijk.

In tabel 4.2. zijn de resultaten van het maagonderzoek samengebracht. De magen van de om 15.30 h gevangen garnalen bevatten geen nonnetjes. Een uur later om 16.30 h werd één nonnetje aangetroffen. Het aantal onderzochte garnalen groter dan 3.0 cm is voor deze tijdstippen klein omdat deze vangsten maar weinig grotere garnalen bevatten. In de vangst van 17.30 h werden 9 nonnetjes in de 78 onderzochte garnalenmagen gevonden. Voor de vangst van 18.30 h is dit aantal 29 nonnetjes in 79 magen. Een duidelijke stijging dus. Het aantal in de magen gevonden nonnetjes in de vangst van 19.30 h ligt weer iets lager, terwijl het aantal onderzochte magen hier iets hoger is. De garnalenlengte speelt zoals verwacht een belangrijke rol. In de magen van garnalen kleiner dan 20 mm zijn geen bivalven aangetroffen. Deze garnaaltes hadden voornamelijk *Nereis diversicolor*, nematoden

en foraminiferen in hun magen. Van de overige lengteklassen hebben de garnalen uit de 5 - 6 cm klasse gemiddeld de meeste nonnetjes in de maag. Uit het maagonderzoek blijkt dat het percentage lege magen om 18.30 h het laagst is. Vrijwel alle grote garnalen hebben dan hun maag volgegeten. Om 19.30 h is dit nog niet veranderd. Van de om 18.30 h en 19.30 h gevangen garnalen zijn in totaal 128 stuks groter dan 20 mm onderzocht. Deze garnalen hadden samen 56 nonnetjes in hun magen. Deze waren als volgt verdeeld; 25 garnalen hadden 1, 11 garnalen hadden 2 en 3 garnalen hadden 3 nonnetjes in de maag. De garnalen met 3 nonnetjes in de maag waren alledrie groter dan 4.0 cm. Meer dan drie nonnetjes zijn nooit in een maag aangetroffen.

De resultaten van de sedimentmonsters staan in tabel 4.3. Voor de nonnetjes is een gemiddelde dichtheid van ca. 2200 stuks per vierkante meter berekend. Opvallend waren de grote aantallen *Nereis diversicolor* in de monsters. Deze soort werd ook veelvuldig in de magen aangetroffen.

4.3.b. Dichtheid, lengteverdeling en maaginhoud van garnalen op het Balgzand

Zoals verwacht werden op de plaat ver (240 m) van de geul nauwelijks grotere garnalen gevangen. Geen van de gevangen garnalen was groter dan 3.5 cm (tabel 4.4.). Slechts 2 van de in totaal 950 gevangen garnalen waren groter dan 3.0 cm. Uit de gemiddelde paslengte van schrijver dezes en de breedte van het duwnet werd berekend dat per trek ca. 14 vierkante meter is bevist. Voor monsterplaats A werd een gemiddelde dichtheid van 22.8 garnalen per vierkante meter berekend. Voor B ligt dit gemiddelde een stuk hoger, namelijk 45.3 garnalen per m². De lengteverdeling op beide plaatsen komt redelijk overeen. De meeste garnalen waren 1.5 tot 2.5 cm lang.

In tegenstelling met de gegevens van de Mokbaai werden ook in magen van garnalen van 1.5 tot 2.0 cm nonnetjes gevonden (tabel 4.5.). Dit was echter slechts het geval bij 10% van de garnalen van deze lengte. In de veertig onderzochte magen van garnalen uit de 2.0-2.5 cm klasse werden 11 nonnetjes gevonden. Het aantal onderzochte garnalen groter dan 2.5 cm is slechts 12. In de magen van deze garnalen bevonden zich in totaal 3 nonnetjes. Van de 92 onderzochte garnalen groter dan 1.5 cm hebben er 15 één nonnetje in de maag. Slechts één garnaal had meer dan één nonnetje in de maag, namelijk 3. De gegeten nonnetjes varieerden in grootte van 0.3 tot 1.5 millimeter.

Uit de gemiddelde garnalendichtheid op de monsterpunten A en B samen, de lengteverdeling van de garnalenpopulatie en de maaginhoud is berekend dat op 28 augustus gemiddeld 3.9 nonnetjes per vierkante meter in garnalenmagen aanwezig waren. Wanneer gebruik wordt gemaakt van de resultaten van PIHL & ROSENBERG (1984), die vonden dat in twee uur tweederde van de maaginhoud de maag verlaat en hieruit concludeerden dat garnalen hun maag per hoogwater ongeveer twee maal vol eten, dan kan hieruit een consumptie van ca. 8 nonnetjes per m² per hoogwater berekend worden.

De Macomadichtheid in de monsters van het Balgzand (3600 per m²) was hoger dan in monsters uit de Mokbaai. Het aantal nonnetjes kleiner of gelijk dan 2 mm kwam ongeveer overeen. De gemiddelde dichtheid van nonnetjes van deze grootte was ca. 2300 exemplaren per vierkante meter.

4.3.c. Dichtheidsbepaling van garnalen op verschillende afstanden van een geul op het Balgzand

In tabel 4.8. zijn voor de verschillende monsterpunten de dichtheden per lengteklasse gegeven. Wanneer op een punt tweemaal is gemonsterd is het gemiddelde berekend. De volgende zaken vallen op. Het aantal garnalen kleiner dan 2.0 centimeter is vlak bij de geul (10 m) veel lager dan op 240 meter van de geul. Respektievelijk werden 0.3 en 13.6 garnalen per m^2 gevangen. Op de tussenliggende monsterpunten was de dichtheid steeds 6 tot 8 garnalen kleiner dan 2 cm per m^2 . Het aantal garnalen groter dan 3.0 cm nam op enige afstand van de geul juist sterk af. Waren er op 10 meter van de geul nog 2.1 per m^2 , op de overige monsterpunten bevonden zich nog slechts tussen 0.1 en 0.6 garnalen van die lengte op een vierkante meter. Garnalen van de tussenliggende lengteklasse van 2.0 tot 3.0 cm waren op alle monsterpunten in vergelijkbare dichtheden aanwezig. De gemiddelde dichtheid van de hele populatie op punt A waar ook op 28 augustus gemonsterd werd was 15.3 garnalen per vierkante meter.

4.3.d. De relatie tussen de garnalenlengte en de lengte van op het wad gegeten nonnetjes

In tabel 4.7. staan per garnalenlengteklasse de lengtes en de gemiddelde lengte van de in de magen gevonden nonnetjes vermeld. De gemiddelde lengte van de nonnetjes blijkt duidelijk positief gerelateerd aan de garnalenlengte. In de magen van de grotere garnalen is de gemiddelde lengte van de geschatte nonnetjes (kapotte schelp) groter dan die van de heel aangetroffen nonnetjes. Het grootste heel gevonden nonnetje was 2.8 mm lang. Eén scharnier gevonden in de maag van een garnaal uit de 4.0 tot 5.0 cm klasse werd geschat op ca. 4.5 mm. Dit was echter een uitschieter want van de overige nonnetjes werd er niet één groter dan 3.5 mm geschat. Opvallend was verder dat garnalen groter dan 4.0 cm geen nonnetjes kleiner dan 1.5 mm gegeten hadden.

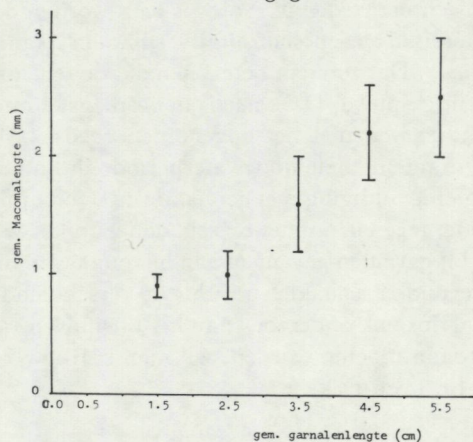


Fig. 4.2. De gemiddelde lengte (\pm SD) van de in de garnalenmagen gevonden nonnetjes uitgezet tegen de gemiddelde garnalenlengte.

4.4. Discussie

4.4.a. Lengteverdeling en maaginhoud van garnalen in de Mokbaai

In de Mokbaai is geen dichtheidsbepaling voor de garnalen gedaan. Telkens werd net zo lang met het duwnet gevestig tot dat het aantal gevangen garnalen voldoende werd geacht. Om toch een schatting van het aantal gegeten nonnetjes per vierkante meter te kunnen maken is hier gebruik gemaakt van de gemiddelde garnalendichtheid op het Balgzand in augustus 1977 (JANSSEN & KUIPERS, 1980). Deze was 15.3 stuks per vierkante meter. Het gevonden aantal garnalen kleiner dan 1.5 cm was slechts 0.3 per m². Dit kwam doordat met een relatief grote maaswijdte gevestig werd (VAN LISSA, 1977). Wanneer voor de Mokbaai een zelfde dichtheid van 15 garnalen groter dan 1.5 cm per vierkante meter verondersteld wordt, dan kan met deze dichtheid, de lengteverdeling van de garnalenpopulatie en de gemiddelde nonnetjesconsumptie per lengteklasse berekend worden dat om 18.30 ongeveer 4.1 nonnetjes per m² in garnalenmagen aanwezig waren. Wanneer weer aangenomen wordt dat garnalen hun maag twee keer per hoogwater vol eten (PIHL & ROSENBERG, 1984), dan betekent dit dat tijdens hoogwater op 14 augustus in de Mokbaai ca. 8 nonnetjes per m² door garnalen geconsumeerd werden. Dit levert vermenigvuldigd met 60 een schatting van 480 nonnetjes per m² per maand op. Vergelijken met de gevonden nonnetjes dichtheid van 2200 per m² geen hoge waarde. Hierbij moet wel bedacht worden dat het mogelijk is dat een deel van de nonnetjes die de garnalen eten niet met schelp en al verorberd wordt, maar alleen wordt leeggegeten. Na laboratoriumproeven zijn vaak lege nonnetjes teruggevonden die een hele en een kapotte klep hadden. Dit zou betekenen dat het geschatte getal te laag is, omdat het aantal kleppen dat in de garnalenmaag wordt gevonden, maar een deel is van het totale aantal gegeten nonnetjes. Het is echter ook mogelijk dat deze schelpdelen na vertering van de weke delen weer zijn uitgespuwd. PLAGMANN (1939) noemt dit uitspuwen nadrukkelijk. Volgens hem worden de ingeslikte harde delen zoals schelpkleppen, Nereiskaken en slakkehuis "spindeln" aan het eind van het verteringsproces weer uitgespuwd. Dat zou dan betekenen dat de schelpkleppen pas enkele uren na hoogwater worden uitgespuwd. Daarmee is in overeenstemming dat hij in garnalenmagen Nereiskaken vond samen met net opgenomen voedsel. Wanneer garnalen inderdaad schelpkleppen gedurende de hele hoogwaterperiode in hun magen houden, is de hierboven uitgevoerde vermenigvuldiging met een factor twee niet juist. Het aantal gedurende een hoogwaterperiode gegeten nonnetjes zou dan kunnen worden vastgesteld door maagonderzoek te doen bij garnalen gevangen aan het einde van die hoogwaterperiode. Het aantal in de maag gevonden schaaldelen is dus op verschillende manieren te interpreteren. In de toekomst zal dus ook onderzoek aan het uitspuwen van harde delen en het leegeten van nonnetjes gedaan moeten worden, wil men betrouwbare conclusies betreffende de consumptie van bivalven trekken.

4.4.b. Dichtheid, lengteverdeling en maaginhoud van garnalen op het Balgzand.

De gevonden gemiddelde dichtheid van 34.0 garnalen per m^2 (waarvan meer dan 75% groter dan 15 mm) voor de punten A en B is relatief hoog vergeleken met de gemiddelde dichtheid over 40 plaatsen gevonden door JANSSEN & KUIPERS (1980). Ook zij vonden echter hier en daar op de platen dichtheden van meer dan 30 garnalen per m^2 . Beukema (persoonlijke mededeling) vond dichtheden van ca. 50 stuks per m^2 in tijdens laagwater genomen sediment-monsters. Als het waar is dat ook kleinere garnalen een zekere migratie met het getij mee vertonen dan kan de gevonden hoge dichtheid ook veroorzaakt zijn door het feit dat de garnalen geconcentreerd waren op de lagere delen van de plaat (CREUTZBERG, 1975; VERWEY, 1978). Op het Balgzand werd namelijk gevist vlak voordat de plaat droogviel. De hogere delen van de plaat vielen zelfs al droog.

Voor het Balgzand wordt ongeveer een even hoge waarde voor de nonnetjes consumptie gevonden als voor de Mokbaai. Dit terwijl in de Mokbaai meer grotere garnalen aanwezig waren. Voor de berekening van de predatiedruk in de Mokbaai is echter van een garnalendichtheid van 15 stuks groter dan 1.5 cm per m^2 uitgegaan, terwijl voor het Balgzand een gemiddelde dichtheid van 26 garnalen groter dan 1.5 cm per m^2 werd gebruikt (gem. dichtheid op 28 augustus).

Wanneer de gevonden predatiedruk op het Balgzand van 8 nonnetjes per m^2 per hoogwater voor de hele zomer zou gelden betekent dit een totale nonnetjes consumptie van ca. 1500 stuks per m^2 . Dit getal komt in orde van grootte overeen met de gevonden nonnetjes dichtheden in de Mokbaai en op het Balgzand (respektievelijk 2200 en 3600 per m^2). Het totale aantal nonnetjes dat gedurende het voorjaar en de zomer op een vierkante meter wad belandt is echter vele malen groter. Continue settlement en secundaire migratie maken een schatting van dit aantal zeer moeilijk. Zeker is dat een predatie van 16 nonnetjes per m^2 per dag weinig ingrijpende gevolgen voor de nonnetjespopulatie hoeft te hebben zolang de vestiging en immigratie voortduren. Ook hier moet wel bedacht worden dat de gevonden maaginhouden misschien een onderschatting zijn voor de totale consumptie, omdat niet alle schelpen ingeslikt worden.

4.4.c. Dichtheidsbepaling van garnalen op verschillende afstanden van een geul op het Balgzand

De op 2 september uitgevoerde dichtheidsbepaling had twee redenen. Ten eerste was het de bedoeling om de garnalendichtheid nauwkeuriger te bepalen dan op 28 augustus. De op die dag gevonden dichtheden waren hoger dan op grond van literatuurgegevens te verwachten was. Aangenomen werd dat de garnalen door migratie op de lagere delen van de plaat geconcentreerd waren. Ten tweede werd getracht een indruk te krijgen van het aantal grotere garnalen op verschillende afstanden van de geul. Omdat tijdens het maagonderzoek van grotere garnalen uit de Mokbaai was gebleken dat deze garnalen de meeste nonnetjes aten (gem. per garnaal), leek het de moeite waard uit te zoeken hoever deze grotere garnalen de plaat op migreren op zoek naar voedsel.

De gevonden gemiddelde dichtheid op monsterplaats A (240 m) was op 2 september 15.3 garnalen per m^2 . Een lagere waarde dus dan de gemiddelde dichtheid op 28 augustus die 34.0 garnalen per m^2 bedroeg. Wanneer de gemiddelde dichtheid over de 8 genomen monsters op 50 tot 240 meter van de geul berekend wordt, komt men uit op een dichtheid van 10.8 garnalen per m^2 . Een dichtheid die overeen komt met de dichtheden gevonden bij eerder onderzoek. BEUKEMA (1976) vond een gemiddelde dichtheid van 7 garnalen per vierkante meter voor de platen van de gehele Waddenzee (augustus, september, oktober). Wanneer de garnalendichtheid van 2 september gebruikt wordt voor de berekening van de predatiedruk op Macomabroed, in plaats van de dichtheid gevonden op 28 augustus, dan komt men uit op een predatie van ca. 2 nonnetjes per m^2 per hoogwater. Een veel lagere waarde dus. Dit komt door de kleinere garnalendichtheid gecombineerd met een andere lengteverdeling. Op 2 september was het percentage garnalen kleiner dan 15 mm namelijk veel groter dan op 28 augustus.

Over de migratie van grotere garnalen (groter dan 3 cm) valt uit de resultaten ook wel iets te zeggen. Vlak bij de geul zijn er nog 2.1 per m^2 . Op 50 en 75 meter van de geul is deze dichtheid 0.6. Op 150 en 240 meter is dit aantal helemaal laag, namelijk 0.1 garnaal per m^2 . Het lijkt erop dat de grotere garnalen niet verder dan ongeveer 100 meter de plaat op trekken. De invloed van predatie door grotere garnalen op een nonnetjes populatie meer dan 100 meter van een geul zal in elk geval zeer gering zijn.

Omdat het net een relatief grote oppervlakte en een kleine opening had, is verondersteld dat geen drukgolf van vooruitgestuwd water optrad. Tijdens het vissen werd het net zo hard mogelijk voortgeduwd. Een snelheid van 1.5 m per seconde werd hierbij zeker gehaald. De onderkant van het net werd door het zand geduwd, zodat ook zoveel mogelijk ingegraven garnalen gevangen zouden worden. Een goede ijking van het net is echter niet uitgevoerd.

De gevolgde monstermethode heeft het voordeel dat weinig kleine garnalen door de mazen van het net glippen (maaswijdte 1.5 mm). Alleen van de allerkleinste garnalen van 5 tot 10 mm zal nog een deel ontsnappen. Een tweede voordeel van de methode is dat veel oppervlakte per vangst werd bevestigd (vergeleken met LW sediment monster). Een ongelijkmatige verspreiding van garnalen op de plaat zal daarom minder invloed op de resultaten hebben. Een nadeel van het vissen met een duwnet is dat de garnalen misschien kunnen wegvlugten voor het geplons van de duwer. Voor het doen van dichtheids of migratieonderzoek van kleine garnalen lijkt een fijnmazig duwnet niet zonder meer geschikt.

4.4.d. De relatie tussen de garnalenlengte en de lengte van in garnalenmagen gevonden nonnetjes

De gemiddelde lengte van de in de maag gevonden nonnetjes neemt toe van 0.9 mm voor de kleine garnalen van 1.0 tot 2.0 cm tot 2.4 mm voor de grootste garnalen. PIHL & ROSENBERG (1984) vonden voor *Mya arenaria* vergelijkbare resultaten. De gemiddelde lengte van de gegeten strandgapers nam bij hen toe van 0.8 tot 2.2 mm. PLAGMANN (1939) vond bivalven tot ca. 2.5 mm in door hem onderzochte magen. Wanneer men de resultaten van het maagonderzoek vergelijkt met de resultaten van het laboratoriumonderzoek valt op dat de garnalen op het wad minder grote *Macoma*'s eten dan ze zouden kunnen. Dit is echter niet verwonderlijk, omdat ze in het laboratorium meestal niet konden kiezen voor kleinere schelpjes en ze tevens honger hadden. Het consumeren van grote nonnetjes zal uit het oogpunt van kosten-baten afweging niet optimaal zijn. Hetzelfde zal opgaan voor de grotere garnalen die op het wad geen kleinere schelpjes eten (tabel 4.7). Voor deze garnalen is het waarschijnlijk efficiënter om alleen de grotere nonnetjes te eten. Kapotte schaaldeelen in de garnalenmagen waren gemiddeld groter dan hele kleppen. Hiervoor kunnen verschillende oorzaken zijn. De eerste en tevens meest voor de hand liggende oorzaak hiervoor is dat de grotere schelpen eenvoudig niet heel ingeslikt kunnen worden. Het is echter ook mogelijk dat de grotere nonnetjes in de maag eerder kapot gaan. Onderzoek aan het eetgedrag van de garnaal zou deze vraag kunnen beantwoorden. Zoals hierboven al is gezegd is inzicht in deze materie van groot belang voor de interpretatie van gegevens van maagonderzoek.

5. Algemene discussie

Gedurende de zomer is zowel veldonderzoek als laboratoriumonderzoek gedaan. Het laboratoriumonderzoek heeft een aantal resultaten opgeleverd die niet zomaar naar de veldsituatie te extrapoleren zijn. Hieronder zal toch getracht worden met de laboratoriumresultaten en de resultaten van het maagonderzoek een voorlopig beeld te schetsen van de predatie door garnalen op juveniele nonnetjes.

In het laboratorium werd gevonden dat nonnetjes tot ca. 5 mm gegeten konden worden door de grootste garnalen. Het grootste nonnetje dat in een maag werd gevonden werd geschat op ca. 4.5 mm. In zoverre komen lab en veldresultaten aardig overeen. Er werd echter slechts één nonnetje groter dan 4 mm in een maag gevonden op een totaal van 38 gegeten nonnetjes door garnalen van 4 tot 6 cm. Deze grootte kan dus ook een uitschieter zijn. Zeker is dat nonnetjes tot 3.5 mm wel gegeten worden door de grotere garnalen, want daarvan werden er 5 aangetroffen.

Op het wad op enige afstand (> 100m) van de geul komen garnalen groter dan 3.0 cm nauwelijks voor (JANSSEN & KUIPERS, 1980). Consumptie van juveniele bivalven gebeurt dus ook hoofdzakelijk door garnalen tot ongeveer 3 cm. Garnalen van de lengteklasse 2.5 - 3.0 cm hebben de mogelijkheid nonnetjes tot ongeveer 2.0 mm te eten (2-3 mm is grensklasse, figuur 2.2.), zo bleek uit de laboratoriumexperimenten. Op de plaat gevangen garnalen van deze lengte hadden nonnetjes tot 1.5 mm geconsumeerd. Het lijkt er dus op dat nonnetjes die op de plaat een lengte van 2 mm bereiken nagenoeg veilig zijn voor garnalenpredatie.

Doel van het maagonderzoek en de wadexperimenten was een schatting te maken van het aantal nonnetjes dat de garnalen per dag eten. Het maagonderzoek in augustus resulteerde in een waarde van ca. 4 nonnetjes per m^2 tijdens hoogwater aanwezig in garnalenmagen. Een probleem was hoe uit deze waarde de predatie per dag te berekenen. Daarvoor moet namelijk ook bekend zijn hoe snel schelpjes de garnalenmaag weer verlaten. Andere onderzoekers hebben hieraan al veel aandacht besteed (JANSSEN, 1980; PIHL & ROSENBERG, 1984). De verteringssnelheid bleek o.m. afhankelijk te zijn van de hoeveelheid voedsel in de maag. Omdat dit onderzoek een inventariserend karakter heeft en slechts momentopnamen van de voedselopname van de garnalenpopulaties geeft waarbij aan veranderingen in de tijd en aan verschillen in voedselopname tussen dag en nacht geen aandacht besteed kon worden (er zijn alleen dagwaarnemingen gedaan en er is verondersteld dat garnalen 's nachts evenveel eten als overdag) is een schatting die gemaakt wordt van de totale nonnetjesconsumptie per dag sowieso in hoge mate onnauwkeurig, ook wanneer de verteringssnelheid precies bekend zou zijn. Daarom is aan het probleem van de verteringssnelheid verder geen tijd besteed. Om toch een schatting van de nonnetjesconsumptie te maken is eenvoudig verondersteld dat garnalen in 6 uur hun maag 2 keer vol kunnen eten (PIHL & ROSENBERG, (1984) vonden dat garnalen in 2 uur tweederde van hun maaginhoud verteren). Alle gevonden maaginhouden (ca. 4 nonnetjes per m^2 in magen) zijn daarom met een factor twee vermenigvuldigd om de consumptie per hoogwaterperiode te berekenen. Op die manier werd een consumptie van ca. 16 ($4 \times 2 \times 2$) nonnetjes per dag gevonden. Vermenigvuldigd met 30 levert dat een predatie van ongeveer 500 nonnetjes per maand op. Zoals eerder gezegd is dit geen hoge waarde. In de maanden mei en juni als de dichtheden ver boven de tienduizend per m^2 kunnen liggen (1985 was een jaar waarin dit gebeurde) zal een dergelijke predatie geen meetbare invloed hebben. Zeker niet als ook nog een continue vestiging van broed plaatsvindt. Wanneer de dichtheden in augustus nagenoeg overal tot onder de duizend nonnetjes per vierkante meter dalen en de vestiging een lage waarde heeft bereikt zou een dergelijke predatiedruk wel invloed kunnen hebben.

Naast het probleem van de verteringssnelheid is ook de volgende vraag van belang voor de interpretatie van maaginhouden. Worden alle gepredeerde bivalven wel met schelp en al ingeslikt? Zo niet dan levert maagonderzoek een onderschatting op van de totale bivalvenpredatie. De vraag in hoeverre garnalen in staat zijn met hun scharen schelpen te kraken is niet onderzocht. Omdat veel schelpen helemaal heel in de magen werden gevonden is aannemelijk dat schelpen in elk geval in de maag mechanisch verkleind kunnen worden.

Bij de wadexperimenten speelden bovenstaande problemen geen rol. De afname van het aantal gemerkte nonnetjes kon eenvoudig worden vastgesteld. Daardoor werd in elk geval enige zekerheid over de consumptie verkregen. Nadelen waren echter dat garnalen werden opgesloten in kleine bakjes, dat de alternatieve voedselvoorraad in de bakjes misschien wel eerst werd uitgeput en dat het aantal gebruikte garnalen klein was. Wanneer met de verkregen resultaten een berekening van de predatie door een garnalenpopulatie op het wad gemaakt moet worden rijzen de volgende problemen. Ten eerste bleek uit het maagonderzoek dat garnalen van verschillende lengte niet evenveel nonnetjes consumeren. Bij de wadexperimenten zijn echter bijna alleen garnalen van 2.5 - 3.0 cm gebruikt.

Om toch een schatting te kunnen maken is hier aangenomen dat alle garnalen groter dan 1.5 cm evenveel nonnetjes eten. Ten tweede is een schatting van de garnalendichtheid nodig. Wanneer gebruik gemaakt wordt van de gemiddelde dichtheid over 8 punten op het Balgzand op 2 september die 10.8 garnalen per m² bedroeg (tabel 4.8.) waarvan 50% kleiner dan 1.5 cm, dan wordt een consumptie van ca. 19 (3.5 x 5.4) nonnetjes per m² per dag berekend voor een plaat zonder *Corophium volutator*. Voor een plaat met *Corophium* wordt dit aantal ongeveer 5 (0.9 x 5.4) nonnetjes per m² per dag. Wordt de door JANSSEN & KUIPERS (1980) gevonden gemiddelde dichtheid (in augustus 1977 tijdens hoogwater over 40 plaatsen) van 15 garnalen groter dan 1.5 cm per m² gebruikt dan wordt de berekende predatie veel groter namelijk ongeveer 53 (3.5 x 15) nonnetjes per m² per dag. Een consumptie van ca. 1600 nonnetjes per m² per maand zal zeker enige invloed hebben op een nonnetjes populatie. Er moet echter op gewezen worden dat het aantal juveniele nonnetjes in 1985 erg groot was. In andere jaren als de broedval niet zo groot is zou de invloed van deze gevonden consumptie wel eens veel groter kunnen zijn.

De vraag of predatie door garnalen een wezenlijke rol speelt bij de jaarlijkse grote afname van dichtheden van juveniele bivalven op de platen in de Waddenzee blijft bestaan. Door de gevonden resultaten wordt de indruk gewekt dat de invloed van garnalenpredatie niet erg groot is. Het is echter mogelijk dat de predatie van nonnetjes hoger is aan het begin van de broedval. In deze periode is helaas geen maagonderzoek gedaan. Ook het probleem van het leegeten is van fundamenteel belang. Toekomstig onderzoek waarbij aan deze zaken aandacht wordt besteed zal zeker meer over de predatie van garnalen op *Macoma balthica* aan het licht brengen.

6. Literatuur

- BEUKEMA, J.J., 1976. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. **10**: 236-261.
- CADÉE, G.C. & J. HEGEMAN, 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. **8**:260-291.
- CREUTZBERG, F., 1975. Orientation in space (animals, invertebrates). In: O. KINNE. Marine ecology **II** (2): 555-655.
- HARTSUYKER, L., 1966. Daily tidal migrations of the shrimp *Crangon crangon* L.—Neth. J. Sea Res. **3**: 52-67.
- HULSCHER, J.B., 1975. Het wad, een overvloedig of schaars gedekte tafel voor vogels?—Meded. Werkgr. Waddengeb. **1**: 57-82.
- JANSSEN, G.M., 1979. Over de getijdenmigratie van de garnaal *Crangon crangon* op het Balgzand.—Interne Versl. NIOZ 1979-1.
- , 1980. De voedselopname van de garnaal *Crangon crangon* (L.).—Interne Versl. NIOZ 1980-3.
- JANSSEN, G.M. & B.R. KUIPERS, 1980. On tidal migration in the shrimp *Crangon crangon*.—Neth. J. Sea Res. **14**: 339-348.
- JENSEN, K.T. & J.N. JENSEN, 1985. The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea.—J. exp. mar. Biol. Ecol. **89**: 157-174.

- KLEIN BRETELER, W.C.M., 1975b. Food consumption, growth and energy metabolism of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*.—Neth. J. Sea Res. **9**: 225-272.
- KUIPERS, B.R., 1975b. Experiments and field-observations on the daily food intake of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa* L. In: HAROLD BARNES (Ed.). Proc. 9th Eur. Mar. Biol. Symp. Aberdeen Univ. Press: 1-12.
- KUIPERS, B.R. & R. DAPPER, 1981. Production of *Crangon crangon* in the tidal zone of the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. **15**: 33-53.
- LISSA, J.H.L. VAN, 1977. Aantallen, voedselopname, groei en productie van de garnaal (*Crangon crangon* L.) in een getijdengebied, alsmede de voedselopname en de groei onder laboratoriumomstandigheden. Interne Versl. NIOZ, Texel, 1977-10.
- MÖLLER, P. & R. ROSENBERG, 1983. Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, western Sweden.—Ophelia, **22**: 33-55.
- PIHL, L. & R. ROSENBERG, 1984. Food selection and consumption of the shrimp *Crangon crangon* in some shallow marine areas in western Sweden.—Mar. Ecol. **15**: 159-168.
- PIHL, L., 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas.—Mar. Ecol. **22**: 169-179.
- PLAGMANN, J., 1939. Ernährungsbiologie der Garnele (*Crangon vulgaris* Fabr.).—Helgoländer wiss. Meeresunters. **2**: 113-162.
- REISE, K., 1977. Predator exclusion experiments in an intertidal mud flat.—Helgoländer wiss. Meeresunters. **30**: 263-271.
- , 1978. Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea.—Helgoländer wiss. Meeresunters. **31**: 55-101.
- , 1979. Moderate predation on meiofauna by the macrobenthos of the Wadden Sea.—Helgoländer wiss. Meeresunters. **32**: 453-565.
- SWENNEN, C., 1975. Aspecten van voedselproductie in Waddenzee en aangrenzende zeegebieden in relatie met de vogelrijkdom.—Het Vogeljaar **23**: 141-156.
- VERWEY, J., 1978. De eenheid van milieu en organismen in de Waddenzee; een overzicht. Meded. 4 Werkgroep Waddengebied.

Tabel 2.1. Laboratorium experiment. Het aantal in een buis aangeboden nonnetjes (n) en het aantal daarvan dat in een nacht door de garnalen is opgegeten (c). Het aantal garnalen per buis staat steeds onder de garnalenlengte vermeld. Wanneer tussen twee regels geen spatie is opengelaten, betekent dit dat twee lengteklassen tegelijk zijn aangeboden.

garnalenlengte 0.5-1.0 cm (4 garnalen per buis)			garnalenlengte 1.5-2.0 cm (4 garnalen per buis)		
aangeboden		opgegeten	aangeboden		opgegeten
Macoma lengte (mm)	n	c	Macoma lengte (mm)	n	c
0.5-0.8	10	2	1.0-1.2	20	1
1.0-1.2	10	0	2.0-3.0	20	0
0.5-0.8	10	2	1.0-1.2	7	4
1.0-1.2	10	0	1.5-2.0	10	0
0.5-0.8	15	6	1.0-1.2	10	3
0.5-0.8	10	0	1.0-1.2	10	0
			1.0-1.2	15	1
			1.0-1.2	15	0
			1.5-2.0	10	0
			2.0-3.0	10	0
			2.0-3.0	10	1
			2.0-3.0	10	0
			2.0-3.0	20	0
			2.0-3.0	10	1

garnalenlengte 4.5-5.0 cm
(1 garnaal per buis)

aangeboden opgegeten

Macoma lengte (mm)	n	c
1.0-2.0	5	5
3.0-4.0	5	5
1.0-2.0	10	9
3.0-4.0	10	5
1.0-2.0	10	9
3.0-4.0	10	10
2.0-3.0	3	3
4.0-5.0	3	0
3.0-4.0	10	8
5.0-6.0	10	0
3.0-4.0	10	10
5.0-6.0	10	0
ca. 3.0	18	16
3.0-4.0	10	6
4.0-5.0	10	10

garnalenlengte 5.5-6.0 cm
(1 garnaal per buis)

aangeboden opgegeten

Macoma lengte (mm)	n	c
2.0-3.0	5	2
4.0-5.0	5	0
3.0-4.0	3	0
5.0-6.0	3	0
4.0-5.0	3	2
6.0-7.0	3	0
5.0-6.0	10	5
5.0-6.0	2	2
6.0-7.0	2	0
7.0-8.0	2	0
6.0-7.0	2	0
7.0-8.0	2	0

Tabel 2.2. Het totale aantal tijdens de laboratoriumproeven (zie tabel 1) aangeboden nonnetjes (n) en het totale aantal daarvan na een nacht gegeten nonnetjes (c) per lengteklasse (in millimeters).

garnalenlengte <u>0.5 - 1.0</u> cm				garnalenlengte <u>1.5 - 2.0</u> cm			
aangeboden		opgegeten		aangeboden		opgegeten	
Macoma lengte (mm)	n	c	%	Macoma lengte (mm)	n	c	%
0.5-0.8	45	10	22	1.0-1.2	77	9	12
1.0-1.2	20	0	0	1.5-2.0	20	0	0
				2.0-3.0	80	2	3

garnalenlengte <u>2.5 - 3.0</u> cm				garnalen lengte <u>3.5 - 4.0</u>			
aangeboden		opgegeten		aangeboden		opgegeten	
Macoma lengte (mm)	n	c	%	Macoma lengte (mm)	n	c	%
1.0-2.0	55	42	76	1.0-2.0	40	38	95
2.0-3.0	50	4	8	2.0-3.0	63	53	84
2.5-3.0	10	0	0	3.0-4.0	20	3	15
3.0-4.0	50	0	0	4.0-5.0	34	0	0

garnalenlengte <u>4.5 - 5.0</u> cm				garnalenlengte <u>5.5 - 6.0</u> cm			
aangeboden		opgegeten		aangeboden		opgegeten	
Macoma lengte (mm)	n	c	%	Macoma lengte (mm)	n	c	%
1.0-2.0	25	24	96	2.0-3.0	5	2	40
2.0-3.0	3	3	100	3.0-4.0	3	0	0
3.0-4.0	55	42	76	4.0-5.0	8	2	25
4.0-5.0	13	10	77	5.0-6.0	15	5	33
6.0-7.0	31	0	0	6.0-7.0	7	0	0
				7.0-8.0	4	0	0

Tabel 3.1. Relevante gegevens, resultaten, berekende nonnetjesdichtheden (uit de steekbuismonsters; tabel 4.9.) en berekende predatie van nonnetjes in de bakjes (110 cm²) van de wadexperimenten A tot en met E.

Tabel 3.1.A. Experiment A.

lokatie:	Balgzand
sediment herkomst:	Balgzand
aantal gemerkte nonnetjes (Gt):	20
aantal garnalen:	2
lengte van de garnalen:	3.5-4.0 cm
gem. aantal nonnetjes < 2 mm in de monsters :	ca. 4000 per m ² , d.i. ca. 45 per bakje
gemiddelde dichtheid van de nonnetjes < 2 mm in de bakjes na toevoeging van de gemerkte nonnetjes:	ca. 5800 per m ² , d.i. ca. 64 per bakje

bakje no.	1	2	3	4	5	gem.
gemerkt gegeten (Gt - Gt+1)	6	10	9	7	7	7.8 SD 1.6
berekende consumptie (%)	30	50	45	35	35	39 SD 16
oorspr. over (Ot + 1)	34	56	32	15	24	21.6 SD 22.7
oorspr. berekend (Gt / Gt +1 x Ot +1)	49	102	58	23	37	45.8 SD 36.3
berekende totale consumptie (N)	21	66	35	15	20	31.3 SD 20.8

Gemiddelde consumptie per garnaal per dag: $31.3 : 2 : 2 = \underline{7.8}$

Tabel 3.1.B. Experiment B.

Lokatie:	Schanserwaard
sediment afkomstig van:	Schanserwaard
aantal gemerkte nonnetjes:	30
aantal garnalen per bakje:	4
lengte van de garnalen:	2.5-3.0 cm
gem. aantal nonnetjes < 2 mm in de monsters:	ca.1400 per m ² , d.i. ca. 15 per bakje
gemiddelde dichtheid van de nonnetjes < 2 mm in de bakjes na toevoeging van de gemerkte nonnetjes:	ca. 4100 per m ² , d.i. ca. 45 per bakje

bakje no.	1	2	3	gem.
gemerkt gegeten (Gt - Gt+1)	4	21	24	16.3 SD 10.8
berekende consumptie (%)	13	70	80	53 SD 36
oorspr. over (Ot +1)	27	4	5	12.0 SD 13
oorspr. berekend (Gt / Gt+1 x Ot+1)	31	13	25	23.0 SD 9.2
berekende totale consumptie (N)	8	30	44	27.3 SD 18.2

Gemiddelde predatie per garnaal per dag: $27.3 : 4 : 2 = \frac{3.4}{SD 2.3}$

Tabel 3.1.C. Experiment C

Lokatie:	Schanserwaard
sediment afkomstig van:	Balgzand
aantal gemerkte nonnetjes:	30
aantal garnalen per bakje:	2
lengte van de garnalen:	2.5-3.0 cm
gem. aantal nonnetjes < 2 mm in de monsters:	ca. 2000 per m ² , d.i. ca. 22 per bakje
gem. dichtheid van nonnetjes in de bakjes na toevoeging van de gemerkte nonnetjes:	ca. 4700 per m ² , d.i. ca. 52 per bakje

bakje no.	1	2	3	4	gem.
gemerkt gegeten (Gt - Gt+1)	2	2	2	1	1.8 SD 0.5
berekende consumptie (%)	7	7	7	3	6 SD 2
oorspr. over (Ot+1)	16	23	10	7	14.0 SD 7.1
oorspr. berekend (Gt / Gt+1 x Ot+1)	17	25	11	7	15.0 SD 7.8
berekende totale consumptie (N)	3	4	3	1	2.7 SD 1.0

Gemiddelde predatie per garnaal per dag: $2.7 : 2 : 2 = \frac{0.7}{SD 0.3}$

Tabel 3.1.D. Experiment D

lokatie:	Schanserwaard
sediment afkomstig van:	Balgzand
aantal toegevoegde nonnetjes:	50
aantal garnalen per bakje:	2
lengte van de garnalen:	2.5-3.0 cm
gem. dichtheid van de nonnetjes in de bakjes:	ca. 4500 per m ² , d.i. 50 per bakje

bakje no.	1	2	gem.
gegeten nonnetjes	7	2	4.5
N = GT -Gt+1			SD 3.5

Gemiddelde predatie per garnaal per dag: $4.5 : 2 : 2 = \frac{1.1}{SD 0.9}$

Tabel 3.1.E. Experiment E

lokatie:	Schanserwaard
sediment afkomstig van:	Schanserwaard
aantal gemerkte nonnetjes:	30
aantal garnalen per bakje:	2
lengte van de garnalen:	2.5-3.0 cm
gem. aantal nonnetjes (< 2 mm) in de monsters:	ca. 1800 per m ² , d.i. ca. 20 per bakje
gem. dichtheid van de nonnetjes in de bakjes na toevoeging van de gemerkte nonnetjes:	ca. 4500 per m ² , d.i. ca. 50 per bakje

bakje no.	1	2	3	4	gem.
gemerkt gegeten (GT - Gt+1)	4	7	3	25	9.8 SD 10.3
berekende consumptie (%)	13	23	10	40	33 SD 34
oorspr. over (Ot+1)	5	1	9	3	4.5 SD 3.4
oorspr. berekend (Gt / Gt+1 x Ot+1)	6	1	10	18	8.8 SD 7.2
berekende totale consumptie (N)	5	7	4	40	14.0 SD 17.4

Gemiddelde predatie per garnaal per dag: $14.0 : 2 : 2 = \frac{3.5}{SD 4.4}$

Tabel 3.2. De sediment herkomst, het aantal garnalen, het aantal nonnetjes kleiner dan 2 mm per m² in de monsters, het aantal aangeboden nonnetjes, het gemiddelde aantal nonnetjes, het percentage gegeten nonnetjes per bakje en het aantal gegeten nonnetjes per garnaal per dag.

exp.	sed. herkomst	n g	n Mac. < 2 mm per m ²	Gt	Gt+Ot	% gegeten van Gt + Ot	n gegeten per g/dag
A	B	2*	5800	20	66	39	7.8
B	S	4	4100	30	53	53	3.4
C	B	2	4700	30	45	6	0.3
D	B	2	4500	50	50**	.9	1.1
E	S	2	4500	30	39	33	3.5

* garnalenlengte 3.5 - 4.0 cm

** geen Ot; sediment was gezeefd

Tabel 4.1. Lengteverdeling van garnalen gevangen op 40 m afstand van de geul in de Mokbaai op 14 augustus 1985. LW 12.30. Van elke vangst is een subsample van minimaal 100 garnalen genomen. De waterdiepten staan onderaan de tabel voor de achtereenvolgende vangsten vermeld.

tijd	15.30	16.30	17.30	18.30	19.30
subsample(n)	108	105	107	123	123
garn.l.					
5-10 mm	18	36	8	28	14
10-15 mm	50	45	38	36	36
15-20 mm	27	15	17	20	23
20-25 mm	6	3	3	8	4
25-30 mm	5	4	16	10	10
30-35 mm	2	1	7	6	13
35-40 mm	0	0	6	3	5
40-45 mm	0	1	3	3	3
45-50 mm	0	0	2	5	8
50-55 mm	0	0	7	4	7
Drie lengteklassen in percentages:					
5-10 mm	17	34	8	23	11
10-30 mm	81	64	70	60	59
30-55 mm	2	2	23	17	30
waterdiepte					
in cm	10	30-50	50-80	80	80

Tabel 4.2. De maaginhoud van garnalen gevangen op 14 augustus in de Mokbaai op 40 m afstand van de geul. Aangegeven is per vangst: het aantal onderzochte garnalen per lengteklasse (nG), het aantal in de magen gevonden nonnetjes (nM), het gemiddelde aantal nonnetjes per garnalenmaag (nM/nG), het aantal gevonden nonnetjes met minimaal 1 hele schaal (hele M) en het percentage garnalen met een lege maag.

tijd	lengte	nG	nM	nM/nG	hele M.	% leeg*
14.30	1-2 cm	20	0	0.00	0	60
	2-3 cm	20	0	0.00	0	60
	3-4 cm	20	0	0.00	0	65
15.30	1-2 cm	20	0	0.00	0	50
	2-3 cm	20	0	0.00	0	55
	3-4 cm	4	0	0.00	0	75
16.30	1-2 cm	20	0	0.00	0	10
	2-3 cm	20	1	0.05	1	20
	3-4 cm	8	0	0.00	0	25
17.30	1-2 cm	20	0	0.00	0	15
	2-3 cm	20	1	0.05	1	5
	3-4 cm	20	4	0.20	1	5
	4-5 cm	8	3	0.38	2	25
	5-6 cm	10	1	0.10	0	0
18.30	1-2 cm	20	0	0.00	0	10
	2-3 cm	20	4	0.20	2	0
	3-4 cm	20	7	0.35	5	0
	4-5 cm	10	9	0.90	4	0
	5-6 cm	9	2	0.89	3	0
19.30	1-2 cm	20	0	0.00	0	35
	2-3 cm	20	2	0.10	1	20
	3-4 cm	20	6	0.30	4	0
	4-5 cm	19	14	0.74	10	5
	5-6 cm	10	3	0.30	3	0

* leeg betekent leeg of vrijwel leeg.

Tabel 4.3. De 800 mu fraktie van drie monsters genomen met de 14.0 cm² steekbuis op 14 augustus in de Mokbaai. De lengte van de aangetroffen bivalven in millimeters.

Macoma balthica	2	4	3
Mya arenaria	0	3	2
Cardium edule	1	1	3
Nereis diversicolor	13	11	9
Hydrobia ulvae	26	18	29
Scoloplos armiger	1	3	7
Tharyx spec.	0	0	2
Oligochaeten	0	0	2

lengte van de afzonderlijke bivalven (mm)

Macoma	3.1	2.3	1.5	1.5	1.9	1.0	2.2	1.6	0.8
Mya	1.6	1.9	4.5	1.3	1.1				
Cardium	3.5	2.0	1.5	1.5	2.7				

Tabel 4.4. Lengteverdeling van garnalen gevangen op 28 augustus op het Balgzand ongeveer 3 uur na hoogwater (07.11 uur). De monsterplaatsen A en B staan aangegeven in figuur 4.1. Op beide monsterplaatsen werd ca. 14 m² afgevist. Van beide vangsten werd een subsample van minimaal 100 garnalen genomen.

	punt A		Punt B		%gem.	n/m ²
garnalen- lengte						
5-10 mm	8	7.7	11	9.7	8.8	3.0
10-15 mm	18	17.3	11	9.7	13.4	4.6
15-20 mm	38	36.5	63	55.6	46.5	15.8
20-25 mm	37	35.6	28	24.8	30.0	10.2
25-30 mm	3	2.9	0	0.0	1.4	0.5
30-35 mm	0	0.0	0	0.0	0.0	0.0
Totaal	104	100%	113	100%	100%	34.1

Drie lengteklassen in percentages:

5-10 mm	8	10	gem.
10-15 mm	17	10	9
15-35 mm	75	80	13
			78

Totale vangst punt A 319 garnalen (ca. 23 per m²), punt B 634 garnalen (45 per m²). Waterdiepte ca. 25 cm.

Tabel 4.6. De 300 micrometerfractie van de op de Balgzandmonsterplaatsen A en B genomen monsters van 28 augustus. Per monster zijn twee steken met de 14.0 cm² steekbuis gedaan. De lengte van de aangetroffen bivalven in millimeters.

monsterplaats	A	B
<i>Macoma balthica</i>	13	7
<i>Mya arenaria</i>	7	5
<i>Cardium edule</i>	0	0
<i>Mytilus edulis</i>	0	1
<i>Corophium vulvator</i>	1	(*)
<i>Hydrobia ulvae</i>	261	
<i>Heteromastus filiformis</i>	31	
<i>Tharyx</i>	13	
<i>Pygospio elegans</i>	3	
<i>Scoloplos armiger</i>	2	
Ostracoden	1	
<i>Arenicola marina</i>	1	

(*) niet geteld

<i>Macoma balthica</i>		0.6	0.6	0.8	0.9	1.0	1.6	1.8
	punt A	2.1	2.2	2.2	3.1	3.6	7.9	
	punt B	0.5	0.6	0.6	1.0	1.8	2.1	2.3
<i>Mya arenaria</i>								
	punt A	1.3	1.4	1.5	1.7	1.7	2.0	2.9
	punt B	1.1	1.3	1.4	1.5	1.7		
<i>Mytilus edulis</i>								
	punt A							
	punt B	1.0						

Tabel 4.7. De grootte van alle in de garnalenmagen heel aangetroffen nonnetjes per garnalenlengteklasse (linkerkolom), en de geschatte grootte van de kapotte nonnetjes (rechterkolom).

garnalen- lengte	1.0-2.0	2.0-3.0		3.0-4.0		4.0-5.0		5.0-6.0 cm	
n	0.9	1.1	0.9	1.2	2.0	2.1	2.5	1.6	2.5
o	0.8	1.0	1.5	1.8	1.5	1.5	2.2	2.8	2.8
n	0.9	0.9	1.4	1.7	1.4	2.2	3.5	1.8	3.5
n	1.0	1.1	0.9	1.2	1.6	2.1	3.5	2.7	3.5
e		0.8	1.0	1.4	1.3	2.2	2.0	2.7	2.7
t		0.7	0.3	1.5	1.0	2.2	4.5	2.5	2.5
j		1.1	1.3	0.7	1.1	1.7	2.0		
e		1.1		0.8		2.0	3.5		
s		1.1		1.6		2.0	3.0		
l		1.4		0.8		2.7	2.7		
e		1.4		1.5		1.5			
n		1.0				2.5			
g		0.6				2.2			
t						1.9			
e						2.5			
(mm)						2.0			

nonnetjes heel

Aantal	4	13	11	16	6
L gem.	0.9	1.0	1.3	2.1	2.4
SD	0.08	0.24	0.39	0.31	0.50

nonnetjes kapot

Aantal	0	9	7	10	6
L gem.	-	1.0	1.4	2.9	2.9
SD	-	0.36	0.33	0.80	0.47

Tabel 4.8. Dichtheden (n/m²) van de garnalenlengteklassen tijdens hoogwater op verschillende afstanden van de geul. Gevist van 15.15 tot 16.30 uur. (2 september, HW 10.41, LW 17.10)

garnalen- lengte (mm)	aftand tot de geul (m)						
	10	25*	50*	75*	100	150	240*
5-10	0.0	1.5	3.6	2.5	2.5	2.9	7.1
10-15	0.0	1.2	1.3	1.0	1.9	1.0	3.3
15-20	0.3	3.3	2.4	2.9	3.3	2.1	3.2
20-25	1.3	2.3	1.7	2.0	1.9	1.3	1.3
25-30	1.4	0.3	0.5	1.5	0.8	0.3	0.4
30-35	1.3	0.1	0.2	0.3	0.1	0.0	0.1
35-40	0.6	0.2	0.3	0.3	0.0	0.1	0.0
40-45	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0
45-50	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
50-55	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
totaal	5.1	8.9	10.1	10.5	10.6	7.7	15.4

Een aantal lengteklassen samengevoegd:

5-20 mm	0.3	6.0	7.3	6.4	7.7	6.0	13.6
20-30 mm	2.7	2.6	2.2	3.5	2.7	1.6	1.7
30-55 mm	2.1	0.3	0.6	0.6	0.2	0.1	0.1

* Hier is het gemiddelde van twee vangsten gegeven.

Tabel 4.9. De aantallen bodemorganismen in de sedimentsmonsters het Balgzand en uit de Mokbaai.

Experiment A

Monsters gestoken op het Balgzand 29 juli 1985
(steekbuis 14.0 cm²)

<i>Macoma balthica</i>	4(2)	6(1)	7(3)
<i>Cardium edule</i>	1	1	0
<i>Mya arenaria</i>	1	5	5
<i>Hydrobia ulvae</i>	2	9	2
<i>Nereis diversicolor</i>	6	0	2
<i>Scoloplos armiger</i>	3	3	3
<i>Heteromastus filiformis</i>	12	2	6
<i>Tharyx spec.</i>	8	0	8
<i>Pygospio elegans</i>	1	0	1
<i>Phylodoce spec.</i>	1	1	1

() = aantal groter 2 mm

Experiment B

Monsters gestoken op de Schanserwaard 30 juli 1985.
(steekbuis 14.0 cm²)

<i>Macoma balthica</i>	2(0)	2(2)	2(1)
<i>Cardium edule</i>	1 (0)	2 (1)	0 (0)
<i>Mya arenaria</i>	10(3)	8	12(1)
<i>Hydrobia ulvae</i>	44	57	14
<i>Nereis diversicolor</i>	0	1	-
<i>Scoloplos armiger</i>	7	11	-
<i>Heteromastus filiformis</i>	7	4	-
<i>Tharyx spec.</i>	3	0	-
<i>Eteone spec.</i>	2	0	-

() = aantal groter 2 mm

- = niet geteld

Experiment C en D

Monsters gestoken op het Balgzand 6 augustus 1985.
(steekbuis 14.0 cm²)

<i>Macoma balthica</i>	1(1)	4(4)	3(2)	3(2)
<i>Cardium edule</i>	0	1	0	0
<i>Mya arenaria</i>	0	0	0	0
<i>Corophium vulvator</i>	45	52	-	41
<i>Hydrobia ulvae</i>	136	220	-	-
<i>Nereis diversicolor</i>	5	6	-	-
<i>Scoloplos armiger</i>	3	1	-	-
<i>Tharyx spec.</i>	0	1	-	-
Oligochaeten	0	3	-	-
<i>Capitella capitata</i>	0	1	-	-

() = aantal groter dan 2 mm

- = niet geteld

Experiment E

Monsters gestoken op de Schanserwaard 9 augustus 1985.
(steekbuis 110 cm²)

<i>Macoma balthica</i>	3 (20)	2 (11)
<i>Cardium edule</i>	15 (2)	11 (0)
<i>Mya arenaria</i>	43 (18)	17 (10)
<i>Hydrobia ulvae</i>	-	ca.500
<i>Nereis diversicolor</i>	6	-
<i>Scoloplos armiger</i>	28	-
<i>Heteromastus filiformis</i>	2	-
<i>Tharyx spec.</i>	0	-
<i>Eteone spec.</i>	3	-
<i>Phylodoce spec.</i>	2	-

() = aantal groter dan 2 mm

- = niet geteld