

Groei en produktie van de strandkrab
Carcinus maenas (L.) , gedurende de
eerste twee levensjaren op het Balgzand

door

W.C.M. Klein Breteler

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN

nummer 1971-2

13021

VLIZ (vzw)

VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE

FLANDERS MARINE INSTITUTE

Oostende - Belgium

Groei en produktie van de strandkrab

Carcinus maenas (L.), gedurende de

eerste twee levensjaren op het Balgzand

door

W.C.M. Klein Breteler

Intern verslag

over

werkzaamheden verricht als doctorale studie

in het tijdvak juli 1970 - maart 1971

aan

het NIOZ, Texel

voor

Prof. Dr. K. Bakker

Zoölogisch Laboratorium

Rijks Universiteit Leiden

onder supervisie van

J.J. Beukema

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN

nummer 1971-2

Rechten voorbehouden

Van interne verslagen zijn nadruk of aanhaling slechts toegestaan met uitdrukkelijke toestemming van het NIOZ.

Inhoud.

Samenvatting	pag. II
Summary	" III
Inleiding	" 1
Materiaal en methoden	" 3
Resultaten	" 7
I Aantalsverloop	" 7
a) op de vaste monsterplaats	" 7
b) langs de raaien	" 8
II Groei in de breedte	" 11
a) gemiddelde groei op de vaste monsterplaats	" 11
b) gemiddelde groei per raai	" 12
III De vervellingsstadia in de loop van het seizoen	" 16
- geslachtsverschil	" 19
IV Het verband tussen breedte en gewicht	" 24
V Produktie	" 28
1 de produktie van jonge krabben	" 28
a) op de vaste monsterplaats	" 28
b) langs de raaien	" 29
2 de produktie van oudere krabben	" 33
Slotbespreking	" 36
Literatuur	" 38
Supplement	" 39
	- " 46

Samenvatting.

Het Balgzand werd van begin juli tot half november bemonsterd. Dit gebeurde wekelijks op een vaste plaats^s en tweemaal langs 12 raaien van 1 km. elk.

Het aantalsverloop van jonge krabben werd bijgehouden; door te meten en wegen werd de groei bepaald en, ook van oudere krabben (die waarschijnlijk in hun tweede groeiseizoen waren), de vleesproduktie geschat.

Met frequentieverdelingen van de breedte van het carapax konden de eerste zes vervellingsstadia duidelijk worden onderscheiden; de gemiddelde breedte van ieder vervellingsstadium blijkt vanaf het derde stadium in de loop van het seizoen duidelijk lager te worden.

Het verband tussen breedte en vleesgewicht blijkt logaritmisch rechtlijnig te zijn; het snijpunt met de y-as en de richtingscoëfficiënt van de rechtlijn blijkt voor gegevens van de vaste monsterplaats in de loop van het seizoen significant te veranderen.

De produktie op de vaste monsterplaats werd m.b.v. een "Allencurve" geschat op $0,28 \text{ gr/m}^2$. Evenzo leidde een schatting van de produktie van het Balgzand m.b.v. de gemiddelde opbrengst van de raaien tot $0,11 \text{ gr/m}^2$.

Een nauwkeuriger schatting werd gemaakt door de produktie voor vier karakteristieke delen apart te berekenen; ^{dit} leidde tot $0,08 \text{ gr/m}^2$; doch als jaargemiddelde schatting is deze nauwkeurigheid van weinig belang, omdat de jaarlijkse fluctuatie van de produktie veel groter is.

De produktie van oudere krabben werd geschat op $0,3 \text{ gr/m}^2$ over het hele groeiseizoen.

Summary.

Samples were taken weekly at one station on the "Balgzand" (a tidal flat area near Den Helder, the Netherlands) from the beginning of July to mid November; in addition 12 sections of 1 km. each were sampled twice during this period.

The variation in occurrence of young shore crabs (Carcinus maenas (L.)) was studied. The growth was recorded by measuring and weighing the animals, and the meat production was estimated; the latter was also recorded for the older crabs, which were probably in their second growth season.

A size - frequency distribution analysis clearly showed the first six moulting stages. To begin with the third stage, the mean carapace-width of each moulting stage appears to decrease in the course of the season.

The log-log relationship between width and meat weight appears to be linear. For the animals taken at the station, the slope of the line and its intercept with the vertical, changed significantly during the season.

The meat production at the station was $0,28 \text{ gr/m}^2$, as estimated with an "Allencurve". The production for the whole "Balgzand" area, as calculated from the mean of all sections, was $0,11 \text{ gr/m}^2$. A more accurate estimation was made by calculating the production for four characteristic parts of the "Balgzand" area separately; this gave a mean production of $0,08 \text{ gr/m}^2$.

However, high accuracy in these calculations is not necessary, since the annual fluctuation of the production is much greater than the deviation in these methods.

The production of older crabs was estimated to be $0,3 \text{ gr/m}^2$ for the whole year.

INLEIDING.

Eén van de aspecten van de afdeling productie-oecologie van het N.I.O.Z. is het bepalen van de secundaire produktie van het makro-benthos van het Balgzand. Dit gebied wordt ingesloten door het Malzwin, het Amsteldiep en het vaste land. Als onderdeel van dit Bagzandproject werden in dit onderzoek de groei en het aantalsverloop van de strandkrab Carcinus maenas (L.) op het Balgzand bijgehouden en de produktie werd geschat. Het ging hierbij vooral om de juveniele krabben in hun eerste groeiseizoen; van de gevangen oudere krabben werd echter ook de produktie berekend.

In de literatuur is vrij veel bekend over de oecologie van de strandkrab; volgens Broekhuysen (1937) valt de tijd van copulatie in juli, augustus en september; de eieren worden voor 60% van half november tot half december gelegd, de overige 40% zeer waarschijnlijk in het voorjaar. De eerste groep komt ongeveer in mei uit, van de tweede is verder niets bekend. Broekhuysen onderzocht dit in de buurt van Den Helder.

Verder is van de N.W. Europese kust veel bekend over dit jaarlijkse ritme: enkele auteurs vermelden dat er het gehele jaar door ♀♀ met eieren zijn aan te treffen; ook larven bevinden zich het gehele jaar door in het plankton, doch met een maximum aantal in het voorjaar; de meeste auteurs geven echter vaste periodes op, waaruit blijkt dat ♀♀ met eieren van oktober tot juni zijn aan te treffen, de larven van maart tot augustus, en de jonge krabben van juli tot oktober (Crothers, 1967).

Bij bemonstering van het Balgzand in 1968 en 1969 (Beukema, persoonlijke mededelingen) was ook gebleken dat jonge krabben vanaf begin juli op het wa- te vinden waren. Daarom is dit onderzoek begin juli 1970 gestart.

Het is bekend dat krabben alleen bij de vervelling in grootte toenemen. Het tijdstip van vervelling wordt door uitwendige omstandigheden, zoals temperatuur, licht en voedsel, bepaald, doch de groottoename is alleen af-

hankelijk van het aantal keren dat de krab reeds verveld is (Shen, 1935 ; Bückmann et al., 1964). Zo zou de groottoename, in het laboratorium gemeten door Shen, van het megalopae-stadium naar het eerste krabbestadium ca 60% van de oude breedte bedragen, van het eerste naar het tweede krabbestadium ca 40%, van het tweede naar het derde ca 35% en vervolgens constant ca 32%. Voor deze constante toename geven Bückmann et al. 25 tot 31% op.

Omdat de toename van de breedte zo constant zou zijn, werd getracht de vervellingsstadia van de gevonden krabben te bepalen door de krabben op 0,1 mm nauwkeurig te meten. Dit bleek in het begin een haalbare kaart te zijn, en het had het voordeel dat de krabben in logische groepen tesamen gewogen konden worden, waardoor het gemiddelde asvrije drooggewicht per vervellingsstadium bepaald kon worden. Later in het seizoen bleken de groottes van de eerder gedefinieerde vervellingsstadia zodanig af te nemen, dat een wijziging van de criteria voor de vervellingsstadia noodzakelijk bleek. Dit kon pas achteraf vastgesteld worden en daardoor bleken in een aantal gevallen de krabben niet alle precies per vervellingsstadium in de gewogen groepen ingedeeld te zijn.

Omdat het aspect van de veranderende grootte van de vervellingsstadia verder in de literatuur nergens bekend was, werd de oorspronkelijke vraagstelling, nl. hoe de produktie van jonge krabben op het Balgzand was, uitgebreid met het probleem van de groottoename van krabben bij de vervelling.

In het najaar trekken volwassen krabben weg naar dieper water (Broekhuysen, 1937). In oktober werd dan ook slechts één overjarige krab gevangen. Dit maakte het niet mogelijk de produktie van jonge en oude krabben over dezelfde periode te berekenen. Voor de overjarige krabben werden gegevens van Beukema (persoonlijke mededelingen) gebruikt van vangsten van de raaien op het Balgzand in maart 1970.

In het supplement zijn in chronologische volgorde van alle dagen waarop gemonsterd werd, de belangrijkste gegevens in tabelvorm samengevat. Vooral gaat het hierbij om de indeling naar orde van grootte, wat voor de gemiddelde breedtes en gewichten van de vervellingsstadia van belang was.

MATERIAAL EN METHODEN.

a) Monstername.

Strandkrabben zitten in de bovenste laag van het wad. Ze werden gevangen door een plastic bak zonder bodem, met een oppervlak van $0,1 \text{ m}^2$, in het zand te drukken en de bovenste 3 cm. zand of modder met het eventueel er boven staande water uit de bak in een zeef te scheppen. Het monster werd in water gezeefd. Dit bracht met zich mee dat er niet meer dan 15 cm. water op het wad mocht staan, anders stroomde de plastic bak weer vol. De maaswijdte van de zeef was ca 1 mm.; de kleinste krabben konden er beslist niet doorheen, de megalopae-larven misschien wel.

Op één vaste plek werd wekelijks gemonsterd; dit was een hoge plek (minder dan 0,25 m onder N.A.P.) in de buurt van de dijk (zie fig. 1) en van een mosselbank, met hier en daar plekken die begroeid waren met Zostera nana Roth. Deze plek werd gekozen omdat er vergeleken met drie andere gunstig geachte plekken verreweg de meeste krabben zaten. Verder werd de Mokbaai (Texel) nog een enkele keer bemonsterd, doch hier zaten alleen in enkele poelen vlak bij de dijk krabben; de gemiddelde breedte varieerde enorm van poel tot poel. Deze gegevens werden dan ook niet gebruikt om aantallen of groei op het Balgzand mee te vergelijken.

Twee maal, in augustus en in oktober-november, werd het gehele Balgzand bemonsterd. Dit gebeurde m.b.v. 12 raaien van elk 1 km. lengte; beginpunt en richting waren reeds m.b.v. palen door Beukema uitgezet. De raaien werden

gelopen door met een wiel met een omtrek van 2 m., met handvat en bijbehorende afstandteller, de kilometer af te passen, waarbij ter oriëntatie om de 100 m. een vlag werd geplaatst; na iedere 20 m. werd een oppervlaktemonster van $0,1 \text{ m}^2$ genomen; vijf monsters werden steeds in één plastic zak verzameld.

De verdeling van de raaien over het Balgzand (zie fig. 1) was als volgt bereikt (Beukema, persoonlijke mededelingen):

het Balgzand werd met een vierkant omlijst en in vieren gedeeld; naar verhouding van de grootte van het droogvallende deel van elk kwart, werd een aantal van in totaal twaalf raaien aan ieder kwart toegewezen. Zo werd bereikt dat de raaien min of meer het gehele Balgzand bestreken.

De beginpunten van de raaien werden per kwart bepaald door "at random" getallen te gebruiken als coördinaten van een in millimeters verdeelde kaart van het Balgzand (schaal 1:50.000). Ook de richting van iedere raai werd op deze wijze "at random" genomen. Van volgens de kaart in te diep water komende raaien werd of de richting, of de plaats opnieuw aselekt genomen.

Als bemonsterbaar gebied werd de hoogtelijn van 1 m. beneden N.A.P. (Ente, 1969) als maximale diepte aangehouden. De raaien zijn dus niet "at random", maar wel in beperkte mate aselekt over het Balgzand verdeeld.

De oppervlakte van het bemonsterbare gebied werd bepaald door een fotokopie van een kaart van het Balgzand (Ente, 1969, schaal 1:50.000) langs de hoogtelijn van 1 m. beneden N.A.P. uit te knippen en het gewicht van dit uitgeknipte deel te vergelijken met het gewicht van 100 cm^2 fotokopieerpapier.

Aldus blijkt het oppervlak van het bemonsterbare Balgzand $50,0 \text{ km}^2$ te zijn.

Door uitknippen en wegen, voornamelijk langs hoogtelijnen, werd ook deze $50,0 \text{ km}^2$ ingedeeld in stukken met een berekenbaar oppervlak, wat nodig was om een gedetailleerde schatting van de totale produktie te kunnen maken.

Zo werd langs de dijk een gebied onderscheiden waarvan de hoogte varieerde van 0,25 m. boven tot 0,25 m. onder N.A.P.. Dit gebied was zeer slikkig; de raaien N en G die erin lagen, overbruggden dit verschil in hoogte vrijwel

geheel (fig. 1).

Nog verder van de dijk af nam de slikkigheid geleidelijk aan af, en dit gebied eindigde (zanderig) in de geul. Raai H (fig. 1) overbrugde dit hoogteverval geheel. Dit overgangsgebied werd begrensd door de geul arbitrair tot het Amsteldiep te verlengen.

De rest van het bemonsterbare Balgzand was zanderig en varieerde van 0,50 tot 1,00 m. onder N.A.P.. De mosselbanken lagen voornamelijk dicht bijeen en vormden hierop een uitzondering; de grens van dit mosselgebied werd met luchtfoto's vastgesteld; de hoogte varieerde van 0,25 tot 1,00 m. onder N.A.P..

In tabel I is het berekende oppervlak van deze vier gebieden met bijbehorende raaien gegeven.

Tabel I

gebied met raai	hoogte(m)		opp. km ²	% van Balgzand
	t.o.v. max.	N.A.P. min.		
NG	+0,25	-0,25	7,0	14,0
H	-0,25	-1,00	5,8	11,6
CDFJKLM	-0,50	-1,00	33,1	66,2
BE	-0,25	-1,00	4,1	8,2
Totaal			50,0	100,0

De twaalf raaien zullen gemiddeld een nauwkeurige schatting van de produktie van het Balgzand opleveren, mits iedere raai representatief is voor 1/12 deel van het Balgzand. Raai B en E, die het belangrijkste gebied met mosselbanken vertegenwoordigen, wijken hiervan het sterkste af: ze hadden 2x1/12 deel (17%) van het Balgzand moeten vertegenwoordigen, doch dit was slechts de helft (8,2% , tabel I). Alle andere raaien blijken in tabel I redelijk over de verschillende gebieden verspreid te liggen.

b) verwerking van de monsters.

Op het laboratorium werden de krabben uit de uitgezeefde monsters gezocht; de breedte van het carapax werd met een schuifmaat onder een binoculair bij 10x vergroting gemeten; naar vermogen (zie inleiding) werd ingedeeld in ♂ en ♀ groepen van dezelfde vervellingsstadia; deze groepen werden gedurende tenminste 8 dagen gedroogd in een stoof bij 50 à 60 °C en per groep gewogen en verast in een oven bij 600 °C gedurende 2 uur, met een opwarmtijd van 1 uur en een afkoeltijd tot 200 °C van ca 16 uur.

Het vleesgewicht werd bepaald door het asgewicht van het drooggewicht af te trekken. Krabben die meer dan twee poten kwijt waren, werden niet meer gewogen.

Zo werden in totaal 973 jonge krabben gevangen; 908 werden gemeten (vanaf 31 juli) en 924 gewogen. Voor oudere krabben waren deze aantallen 14, 13 en 13.

Het sexen was in het begin vanaf het vijfde vervellingsstadium mogelijk; na enige ervaring lukte dit ook voor het vierde stadium.

Het sexen gebeurde altijd aan het aantal pleopoden, onder een binoculair.

RESULTATEN.

I Het aantalsverloop.

a) Op de vaste monsterplaats

Vaak konden grote aantallen krabben gevangen worden door plekken met *Zostera* te bemonsteren, doch daar het aantal plekken dat met dit zeegras begroeid was, gering was (geschat minder dan 1% van het gebied waar gemonsterd werd), gaf dit geen juist beeld van de vaste monsterplaats. Krabben die uit monsters met zeegras kwamen, werden dan ook alleen voor hun breedte en gewicht gebruikt en niet om aantalsschattingen te maken. Daarom werd naast begroeide plekken ook steeds 1 m² onbegroeid wad bemonsterd (uitgezonderd op 16 november i.v.m. het geringe aantal); reeds bemonsterde plekken werden bij een volgend bezoek zorgvuldig vermeden. Alle monsters werden genomen binnen een gebied van 60 x 30 m².

Figuur 2 en tabel II geven het aantalsverloop van 7 juli tot en met 16 november op het onbegroeide wad van de vaste monsterplaats.

Tabel II.

datum	aantal per m ²	datum	aantal per m ²	datum	aantal per m ²
7/7	21	21/8	15	25/9	10
20/7	49	28/8	24	8/10	10
30/7	61	3/9	10	16/10	9
6/8	50	11/9	16	22/10	3
12/8	24	18/9	9	16/11	2,5

Zoals verwacht (inleiding), komen de jonge krabben vanaf begin juli op het wad; het aantal neemt snel toe tot eind juli, waarna weer een snelle daling optreedt.

In figuur 3 is het aantal jonge krabben per m^2 logaritmisch uitgezet tegen de tijd: de aantalsafname blijkt logaritmisch redelijk lineair te zijn. Het aantal krabben neemt dus met een constante faktor af.

b) Langs de raaien

De omstandigheden maakten het veelal onmogelijk om in augustus en in oktober-november dezelfde volgorde van de raaien aan te houden. Het afwerken van twaalf raaien kostte steeds ongeveer een maand. Elke raai werd dus niet precies na twee maanden voor de tweede keer gedaan. Raai D werd in oktober overgeslagen. In verband met hoge waterstanden, geulen e.d., kon soms niet precies per raai $5 m^2$ bemonsterd worden. De afwijking was echter maximaal $1 m^2$.

Tabel III.

raai	%slib 1969	augustus				oktober-november			
		datum	aantal m^2	aantal ₂ per m^2	aantal ₂ per m^2	datum	aantal m^2	aantal ₂ per m^2	aantal ₂ per m^2
B	6,1	18/8	18	5,0	3,6	27/10	11	5,0	2,2
C	2,4	27/8	4	5,0	0,8	13/10	4	5,0	0,8
D	2,4	27/8	2	5,0	0,4	-	-	0	-
E	5,8	13/8	51	4,0	12,8	28/10	13	4,3	3,0
F	1,8	20/8	2	5,0	0,4	14/10	2	5,0	0,4
G	21,6	4/8	58	5,0	11,6	29/10	31	5,0	6,2
H	8,3	19/8	22	5,0	4,4	30/10	10	4,5	2,2
J	1,3	5/8	0	5,0	0	15/10	2	5,0	0,4
K	5,1	24/8	2	5,0	0,4	2/11	1	4,9	0,2
L	4,2	26/8	2	5,0	0,4	12/10	1	5,0	0,2
M	1,6	3/8	7	5,0	1,4	26/10	4	5,0	0,8
N	34,9	11/8	77	5,0	15,4	4/11	15	5,0	3,0

Tabel III geeft het aantalsverloop van de jonge krabben voor de raaien; tevens is het slibgehalte vermeld (Beukema, persoonlijke mededelingen).

In gebieden waar veel slib kan bezinken, kunnen vanzelfsprekend megalopae-larven zich ook makkelijk op de bodem handhaven. Het lijkt dus logisch dat in de slibrijkste gebieden de meeste jonge krabben zullen zitten. Dit blijkt ook uit de tabel. Raai E was een uitzondering; deze raai loopt dwars door een groot mosselgebied.

Grote aantallen krabben worden dus aangetroffen in de buurt van mosselban-ken en in rustige, slibrijke gebieden, die in hoofdzaak langs de dijk voor-komen.

In figuur 3 (tabel III) blijkt dat het aantalsverloop van raai N en E het sterkst is. Dit zijn de raaien met de meeste krabben in augustus (tabel III). Het aantal krabben neemt niet af voor de raaien C en F, en neemt zelfs toe voor raai J. In deze raaien zaten juist kleine aantallen krabben.

Het lijkt er dus op dat er een correlatie is tussen het aantal krabben en de relatieve afname van dit aantal. Dit zou kunnen wijzen op een aantals-afhankelijke mortaliteit, of op migratie.

In figuur 4 is het aantal krabben van de raaien in augustus uitgezet tegen het aantal in oktober-november. Een rechte lijn zou op een constante aan-talsafname wijzen, een gebogen lijn op een aantalsafhankelijke afname van de aantallen.

Uit de figuur wordt niet duidelijk of er een correlatie tussen aantal en relatieve afname van het aantal bestaat.

De som van de aantallen per m^2 van alle raaien (exclusief raai D) voor au-gustus en oktober-november (tabel III) was resp. 51,2 en 19,4, dus dit was gemiddeld per m^2 4,65 en 1,76; het gemiddeld aantal werd dus 2,6 x zo klein. De standaarddeviatie van het gemiddelde was per m^2 1,74 in augustus, en 0,55 in oktober-november; deze werd dus 3,2 x zo klein.

De relatieve afname van het gemiddelde aantal en van de standaarddeviatie van het gemiddelde was dus niet duidelijk verschillend. De verspreiding van de krabben over het Balgzand is dus niet duidelijk homogener geworden.

Dit betekent dat er geen duidelijke correlatie tussen aantal en relatieve afname van het aantal is.

Conclusie:

de meeste krabben zaten in de slibrijke gebieden langs de dijk en in de buurt van de mosselbanken; de relatieve aantalsafname was niet duidelijk gecorreleerd met het aantal.

II De groei in de breedte.

a) Gemiddelde groei op de vaste monsterplaats.

Vanaf 31 juli werden vrijwel alle krabben gemeten; daarvóór werden ze alleen naar orde van grootte ingedeeld. Achteraf bleken dit de vervellingsstadia te zijn en kon aan de hand van de gemeten krabben ook voor de niet gemeten krabben een gemiddelde breedte worden geschat. Deze geschatte waarden zijn waarschijnlijk vrij nauwkeurig omdat de spreiding in de breedte van het carapax voor de eerste vervellingsstadia nog zeer gering is.

Figuur 5 en tabel IV geven de gemiddelde breedte van het carapax voor ieder dag dat op de vaste monsterplaats gemonsterd werd.

Tabel IV.

datum	gemeten aantal	gem. (mm) breedte	datum	gemeten aantal	gem. (mm) breedte
7/7	13	1,5	11/9	106	5,9
20/7	49	1,9	18/9	30	5,6
30/7	54	2,3	25/9	21	5,0
6/8	50	2,8	8/10	33	5,5
12/8	24	3,6	16/10	10	6,9
21/8	14	3,5	22/10	9	7,6
28/8	50	5,1	16/11	10	5,7
3/9	59	5,5			

Het aantal krabben dat gevangen werd, varieerde sterk van de ene bemonsterde plek met *Zostera* tot de andere (zie tabel V). De kleinste aantallen zullen de grootste spreiding in figuur 5 veroorzaken. Daarom moet het gemiddelde van 5,9 mm. voor 106 krabben op 11 september veel betrouwbaarder geacht worden dan 5,0 mm. voor 21 krabben op 25 september. Dit in overweging genomen, blijkt uit figuur 5 dat het waarschijnlijk is dat de carapaxbreedte tot ongeveer half september regelmatig toeneemt en daarna rond een constant niveau

van ca 6 mm. blijft schommelen. De grootste krabben zijn dan 12 tot 17 mm.; zeer kleine krabbetjes van 2,5 mm. blijven zelfs tot eind oktober aanwezig.

Tabel V.

datum	onbegroeid wad		begroeid wad	
	gemeten aantal	gem. (mm) breedte	gemeten aantal	gem. (mm) breedte
28/8	22	4,7	28	5,3
3/9	10	5,7	49	5,5
11/9	16	5,3	90	6,0
18/9	9	5,6	21	5,7
25/9	10	4,4	11	5,5
8/10	10	6,9	23	5,0
16/10	9	6,4	1	11,3
22/10	3	7,4	6	7,7
16/11	8	6,1	2	5,1

Om de mogelijkheid te onderzoeken of op plekken met *Zostera* de krabben sneller groeiden dan op het onbegroeide wad, is in tabel V de gemiddelde breedte van de krabben voor beide plekken gescheiden weergegeven. Dit is in figuur 6 uitgezet.

Als voor beide plekken de gemiddelde breedte niet verschilt, liggen de punten op een rechte lijn door de oorsprong met een richtingscoëfficiënt van 1.

Eén punt wijkt sterk van deze lijn af; dit is voor het begroeide wad slechts één krab (zie tabel V). De overige punten liggen niet duidelijk aan één kant van de lijn.

Het lijkt dus niet waarschijnlijk dat de gemiddelde breedte op het met *Zostera* begroeide wad groter was dan op het onbegroeide wad.

b) gemiddelde groei per raai.

Figuur 5 en tabel VI geven de gemiddelde breedte van het carapax van de jonge krabben voor iedere dag dat gemonsterd werd.

Tabel VI.

raai	datum	gemeten aantal	gem. (mm) breedte	datum	gemeten aantal	gem. (mm) breedte
B	18/8	18	6,5	27/10	11	10,5
C	27/8	4	5,2	13/10	4	12,6
D	27/8	2	9,1	-	-	-
E	13/8	49	4,8	28/10	12	11,9
F	20/8	2	6,8	14/10	2	14,5
G	4/8	42	4,0	29/10	30	4,8
H	19/8	22	5,2	30/10	10	10,5
J	5/8	0	-	15/10	2	9,4
K	24/8	2	5,7	2/11	1	17,8
L	26/8	2	6,0	12/10	1	13,6
M	3/8	7	5,4	26/10	2	11,7
N	11/8	75	4,2	4/11	15	5,1

De gemiddelde breedte van de krabben in augustus varieerde van 4 tot 9 mm., waarbij raai D (2 krabben) vergeleken met de andere raaien wel extreem hoog lag.

In oktober en november blijkt de variatie in carapaxbreedte voor de verschillende raaien veel groter te zijn geworden. Het meest vallen raai N en G op; de breedte nam gemiddeld slechts toe van 4,1 tot 5,0 mm. De gemiddelde breedte varieerde voor de andere raaien van 9 tot 18 mm. Raai K (1 krab) gaf een extreem hoge waarde.

Discussie.

Het bleek dat de gemiddelde breedte van de krabben in augustus bij alle raaien en hoger lag dan op de vaste monsterplaats. Op raai N en G na groeiden de krabben voor alle raaien beter dan op de vaste monsterplaats.

Verder blijkt aan de hand van het aantal krabben (tabel III) en hun groei (figuur 5', dat het Balgzand in drie typerende delen ingedeeld kan worden:

gebied met weinig krabben en goede groei: raai C, F, J, K, L en M.

gebied met veel krabben en goede groei: raai E, B en H.

gebied met veel krabben en slechte groei: raai G en N

Dit komt dus overeen met de oorspronkelijke indeling van het Balgzand op grond van hoogte en soort bodem (zie materiaal en methoden), waarbij hier raai H en B-E zijn samengenomen.

De vaste monsterplaats ligt wat groei betreft ergens tussen het gebied met goede en slechte groei in; ook de plaats (in de buurt van een mosselbank) en het slibgehalte (10%, vergelijk tabel III) van de vaste monsterplaats wijst in deze richting.

Opvallend is dat in de groep van zandige raaien (C,D,F,J,K,I en M), vrijwel geen zeer kleine krabben voorkwamen: voor augustus zat in raai C één krab van 1,4 mm., alle andere waren groter dan 3,7 mm.; voor oktober-november geldt relatief het zelfde: in raai J zat één krab van 6,9 mm., alle andere waren groter dan 8,3 mm. Dat betekent dat alle andere kleine krabben in de overige vijf raaien gevonden zijn, en dat waren er veel (zie supplement).

Het feit dat ergens grote krabben zitten, betekent dat er ook kleine hebben gezeten, tenzij deze grote krabben ergens anders vandaan komen. De vraag rijst dus of de grote krabben naar de zandige platen migreren.

Als de grote krabben zouden migreren, dan zouden ze ook in de geulen aangetroffen moeten worden. Daar zitten ze waarschijnlijk niet, want zodra in de buurt van een geul in dieper water gemonsterd werd (raai H en K komen in een geul uit), dan werd meteen geen krab meer gevangen. Van bodemvangsten met netten en bodemhappers is ook bekend dat er, behoudens op plaatsen met mosselbanken, nooit jonge krabben in de geulen aanwezig zijn (Beukema, persoonlijke mededelingen). Dit pleit ervoor dat de jonge krabben op het Balgzand blijven, waarschijnlijk tot ze ca 3 cm. breed zijn; dit is tot en met hun tweede zomer.

Het feit dat ergens alleen maar grote krabben aangetroffen worden, kan ook anders dan door migratie verklaard worden: de kleinste vervellingsstadia duren het kortst, dus als de zandige platen de plaatsen zijn waar de groei het snelst is, dan is het mogelijk dat deze eerste vervellingsstadia daar

zo snel gepasseerd zijn dat er vrijwel uitsluitend de grotere krabben gevangen worden. Dit lijkt de eenvoudigste en daarom de meest waarschijnlijke verklaring.

Helaas laten de verzamelde gegevens niet toe te beslissen over de afwezigheid van migratie tussen de verschillende gebieden van het Balgzand.

Voor de berekening van de produktie over het Balgzand als geheel, is migratie binnen het Balgzand niet van belang.

III De vervellingsstadia in de loop van het seizoen.

Van het begin af aan bleken de krabben naar orde van grootte in groepen in te delen te zijn. Uit een frequentieverdeling van de breedte bleek dat vooral de eerste vervellingsstadia zonder meer op hun breedte gescheiden konden worden. Hoe groter de krabben werden, des te moeilijker werd het om de grens van een vervellingsstadium vast te stellen. Dit kwam uiteraard doordat in het begin weinig grote krabben werden aangetroffen en de vervellingsstadia elkaar later in de breedte bijzonder dicht leken te naderen of elkaar zelfs leken te "overlappen". Ook de spreiding in de breedte werd voor de hogere stadia steeds groter, wat het aantal relatief nog minder maakte.

Om de vervellingsstadia in de loop van het seizoen te kunnen te vergelijken, werd de gehele monsterperiode in vijf stukken verdeeld, zó dat in iedere periode steeds een redelijk aantal krabben (> 100) gevangen was.

De eerste drie perioden (31/7, 3/8, 4/8, 5/8 en 6/8 ; 11/8, 12/8 en 13/8 ; 18/8, 19/8, 20/8, 21/8, 24/8, 26/8, 27/8 en 28/8) bevatten krabben van zowel raaien als van de vaste monsterplaats en de Mokbaai; de vierde periode (3/9 en 11/9) bevatte alleen krabben van de vaste monsterplaats, en de vijfde periode werd onderscheiden in krabben van de vaste monsterplaats (18/9 t/m 16/11) en van de raaien + Mokbaai (12/10 t/m 4/11). Van al deze perioden afzonderlijk is in de figuren 7 t/m 12 de breedte van het carapax tegen het aantal krabben uitgezet.

In de eerste periode (fig. 7) zijn het laatste megalopae-stadium en de eerste vijf krabbestadia duidelijk gescheiden terug te vinden. In alle andere perioden (fig. 8 t/m 12) zijn de eerste zes stadia min of meer duidelijk te herkennen. De spreiding van de punten is voor het eerste stadium zeer gering en wordt bij hogere stadia regelmatig groter. Deze regelmaat kan uiteraard ook een hulp zijn om de grens tussen twee moeilijk te scheiden stadia te trekken, bijvoorbeeld tussen het zesde en zevende stadium in figuur 11 bij

ca 6,2 mm.

Verder is duidelijk te zien dat in de loop van het seizoen de krabben van de derde en hogere stadia steeds minder breed worden, zo sterk zelfs dat bijv. in figuur 7 de krabben van stadia 4 en 5 even groot zijn als van de stadia 5 en 6 in figuur 11.

Om de vervellingsstadia beter van elkaar te kunnen onderscheiden en om de gemiddelde breedtes van de stadia te bepalen, zijn de gegevens van de figuren 7 t/m 12 ook op waarschijnlijkheidspapier uitgezet, resp. figuur 13 t/m 18.

Theoretisch ontstaat voor iedere normale verdeling op waarschijnlijkheidspapier een rechte lijn; omdat het hier om een aantal, al of niet "overlappende" "gausskrommes" gaat, levert dit een aantal rechte lijnen op die door S-vormig gebogen lijnen met elkaar verbonden zijn (Cassie, 1954). De buigpunten hiervan, die de grens tussen twee vervellingsstadia aangeven, zijn voor alle grafieken afzonderlijk en zo goed mogelijk geschat. De juistheid van deze indeling blijkt steeds uit het feit dat alle punten van ieder vervellingsstadium, van 0 tot 100% uitgezet, op een rechte lijn behoren te liggen. Dit blijkt in figuur 13 t/m 18 voor de eerste zes stadia duidelijk het geval te zijn. Van alle hogere stadia lijken betrouwbaar: stadium 8 in figuur 17 en stadium 7, 8 en 10 in figuur 18.

Zo zijn dus alle vervellingsstadia volgens de carapaxbreedte zo goed mogelijk onderscheiden. De 50% waarde geeft de gemiddelde breedte per vervellingsstadium aan; de standaarddeviatie is voor ieder stadium af te lezen bij 15,87 en 84,13 % (Harding, 1949). Dit alles is samengevat in tabel VII.

In figuur 19 is de gemiddelde breedte van de vervellingsstadia uitgezet tegen de tijd. De tijdsduur van de periodes waarin het seizoen is ingedeeld, is aangegeven door accolades. Ook de standaarddeviatie is aangegeven.

Nu blijkt hoe belangrijk het is dat voor vrijwel iedere periode ook de laagste vervellingsstadia zijn aangetroffen: door eenvoudig van laag naar hoog

Tabel VII.

verv. stadium	31/7-6/8		11/8-13/8		18/8-28/8		3/9-11/9		18/9-16/11		12/10-4/11	
	gem. br. (mm)	SD	gem. br.	SD	gem. br.	SD	gem. br.	SD	gem. br.	SD	gem. br.	SD
I	1,5	0,1	1,5		1,4	0,2			1,5			
II	2,1	0,1	2,1	0,1	2,0	0,1	2,0	0,1	2,1	0,1		
III	2,9	0,2	2,8	0,2	2,7	0,3	2,7	0,2	2,6	0,1	2,5	0,2
IV	4,3	0,4	4,0	0,3	3,7	0,3	3,4	0,2	3,5	0,1	3,3	0,1
V	5,8	0,4	5,6	0,6	5,2	0,4	4,6	0,3	4,3	0,2	4,3	0,3
VI	7,1	0,3	8,4	0,6	7,4	0,9	6,6	0,5	5,6	0,3	5,6	0,3
VII					9,8	1,3	9,5	1,5	7,3	0,6	7,6	0,6
VIII							11,7	1,2	9,4	0,5	9,4	0,7
IX									12,1	0,8	12,3	0,6
X											17,4	0,5

te tellen, kunnen alle stadia duidelijk bepaald en met andere periodes vergeleken worden.

De eerste twee stadia variëren vrijwel niet in de tijd. Vanaf het derde stadium is een steeds groter wordende daling van de gemiddelde breedte van ieder stadium te zien.

Zoals gezegd, bleken in figuur 13 t/m 18 alleen de eerste zes stadia betrouwbaar op één lijn te liggen. In de eerste periode (tot 6 augustus, figuur 13) waren slechts vijf krabben van het zesde stadium gevangen. Dit punt kan in figuur 19 dus nooit betrouwbaar zijn, en blijkt er dan ook een uitzondering te zijn. Alle hogere stadia, hoe discutabel de indeling voor sommige ook is, wijzen in figuur 19 in dezelfde richting: daling van de gemiddelde breedte van de stadia in de loop van het seizoen.

Het verschil tussen de gemiddelde breedtes van de stadia blijkt in de laatste periode voor de raaien en de vaste monsterplaats zeer gering te zijn.

Conclusies.

De eerste zes vervellingsstadia kunnen voor het gehele seizoen nauw omschreven worden door de breedte van het carapax; deze breedte is voor ieder vervellingsstadium bij benadering normaal verdeeld; het gemiddelde van deze verdeling daalt waarneembaar vanaf het derde stadium in de loop van het seizoen; de vaste monsterplaats en de raaien zijn wat betreft de breedte van de vervellingsstadia volkomen met elkaar vergelijkbaar.

Geslachtsverschil.

In stadium 7 van figuur 17 en stadium 9 van figuur 18 zijn een redelijk aantal krabben vertegenwoordigd, en toch lijkt het er na uitzetting van 0 tot 100% op dat de "rechte" uit twee delen bestaat. Daar figuur 17 alleen gegevens van de vaste monsterplaats betreft, zal dit waarschijnlijk niet aan een verschil in monsterplaats liggen.

Om de mogelijkheid van een verschil in sexe hierbij te onderzoeken, zijn de $\delta\delta$ en ♀♀ van figuur 17 en 18 vanaf het vierde stadium apart op waarschijnlijkheidspapier uitgezet, in resp. figuur 20 t/m 23.

De indeling in vervellingsstadia blijkt voor de $\delta\delta$ voor zowel de vaste monsterplaats als de raaien, vrijwel gelijk gebleven te zijn (vergelijk figuur 17 en 18 met figuur 21 en 23); ook de afwijkingen van de rechte lijn blijven aanwezig. Voor de ♀♀ treden nogal wat verschillen op. In figuur 20 liggen de grenzen vanaf het zesde, en in figuur 22 vanaf het zevende stadium hoger; de afwijkingen van de rechte lijn zijn verdwenen, doch het zevende stadium in figuur 22 geeft nu een wat minder rechte lijn.

De gemiddelde breedte voor de $\delta\delta$ en ♀♀ apart, vergeleken met het totaal ($\delta+\text{♀}$), is samengevat in tabel VIII.

Uit tabel VIII blijkt dat de gemiddelde breedte van de stadia voor de $\delta\delta$ vrijwel gelijk gebleven is; voor de ♀♀ is dit voor de vaste monsterplaats

Tabel VIII.

verv. stadium	gem. breedte carapax					
	vaste monsterpl.			raaien		
	♂+♀	♂	♀	♂+♀	♂	♀
IV	3,5	3,5	3,4	3,3	3,3	3,3
V	4,3	4,4	4,2	4,3	4,2	4,4
VI	5,6	5,6	5,9	5,6	5,7	5,4
VII	7,3	7,2	8,3	7,6	7,5	8,1
VIII	9,4	9,2	9,8	9,4	9,2	10,7
IX	12,1	11,5	12,2	12,3	12,4	12,6
X				17,4	17,5	17,5

de raaien vanaf het zesde of zevende stadium (waarschijnlijk niet meer dan $\frac{1}{2}$ tot 1 mm.) hoger geworden.

De figuren 21 en 23 zien er, juist voor enkele van de hogere stadia, nogal onregelmatig uit. Dit maakt de juistheid van de indeling van de vervellingsstadia nogal twijfelachtig. Gezien de regelmaat van het verschil in de gemiddelde breedte van de ♂♂ en de ♀♀, moet hier toch geconcludeerd worden dat de ♀♀ waarschijnlijk wat groter zijn dan de ♂♂.

Dit verschil is niet doorberekend in figuur 19 dus vanaf het zesde of zevende stadium zou ook daar een onderscheid tussen ♂♂ en ♀♀ gemaakt kunnen worden. De verhoging van de gemiddelde breedte voor de ♀♀ zal waarschijnlijk voor het hele seizoen gelden; zelfs als dit niet het geval was, dan nog is de gemiddelde breedte van de ♀♀ niet afwijkend genoeg van de gemiddelde breedte van de ♂♂+♀♀ om de dalende tendentie van figuur 19 te verstoren. Bovendien wordt door het eventuele breedteverschil van de sexen geen afbreuk gedaan aan de afname van de gemiddelde breedte gedurende het seizoen voor de vervellingsstadia 3 t/m 5 of 6, waar de conclusies juist aan zijn onttrokken.

Conclusie.

Vanaf het zesde of zevende vervellingsstadium lijkt de gemiddelde breedte van de stadia voor de ♀♀ iets groter te zijn dan voor de ♂♂; dit verschil doet geen afbreuk aan de conclusies die zonder de sexen te scheiden, voor alle vervellingsstadia zijn getrokken.

Discussie.

Het is bekend dat juveniele ♀♀ i.h.a. iets breder zijn dan ♂♂: volgens Shen (1935) trad dit verschil op vanaf het zesde stadium en was maximaal 0,6 mm. Dit komt overeen met de resultaten van dit onderzoek.

Zoals in de inleiding reeds gesteld, was reeds lang bekend dat de toename van de grootte van een krab onafhankelijk was van uitwendige invloeden, zoals temperatuur, daglengte en hoeveelheid voedsel.

Zowel Shen (1935) als Bückmann (1964) hadden dit in laboratoriumproeven duidelijk vastgesteld. In zijn discussie zegt Bückmann dat bij lagere temperatuur de groottoename iets kleiner leek, maar dit was niet significant. Dat dit in mijn onderzoek duidelijk wel het geval was, maakt waarschijnlijk dat er in de natuur andere seizoensfactoren een rol spelen, of dat temperatuur, daglengte en hoeveelheid voedsel tesamen wel tot een significant geringere groottoename per vervellingsstadium kunnen leiden, want dit is op het laboratorium nog nooit uitgezocht.

Een tweede mogelijkheid is dat de groottoename bij de vervelling erfelijk is bepaald en gekoppeld is aan het geboorte-tijdstip, waarbij krabben die in het begin van het seizoen zijn geboren een grotere groottoename bij ieder vervellingsstadium vertonen dan welke aan het eind van het seizoen zijn geboren. Het verschil met dit onderzoek is nl. dat Shen zeer jonge krabben van wat dit betreft waarschijnlijk gelijke genetische eigenschappen en deze groep onder bepaalde condities liet opgroeien, waarbij hij de constante groottoename constateerde.

Bückmann echter deed gedurende $3\frac{1}{2}$ jaar proeven met juveniele krabben onder variërende omstandigheden. Hij ving zijn krabben altijd op dezelfde plaats van $10 \times 10 \text{ m}^2$ in de Waddenzee, ten noorden van het eiland "Nordstrand". De grootte van de gevangen dieren varieerde van 4 tot 16 mm. In die $3\frac{1}{2}$ jaar deed hij proeven met 1700 jonge krabben. Dit alles duidt erop dat de krabben niet, zoals bij Shen, op één tijdstip verzameld waren, en dat eventuele genetische verschillen dan bij Bückmann ook aanwezig geweest hadden moeten zijn. Dit maakt zijn onderzoekingen vergelijkbaar met mijn onderzoek, waardoor de conclusie gerechtvaardigd wordt dat de resultaten van beide elkaar volkomen tegenspreken.

In figuur 19 was gebleken dat de gemiddelde breedte van de vervellingsstadia voor de vaste monsterplaats en de raaien zeer weinig verschilden, zelfs voor de hogere stadia. Deze hogere stadia kwamen voornamelijk uit zandige gebieden of gebieden met mosselbanken, waar de groeisnelheid waarschijnlijk veel hoger was dan op de vaste monsterplaats (zie hoofdstuk II). Aangenomen moet dus worden dat krabben van de vaste monsterplaats en bijvoorbeeld van de zandige platen, die in oktober in het zelfde vervellingsstadium waren, niet tegelijkertijd hun ontwikkeling als krab op het Balgzand zijn begonnen. Bij eventuele genetische verschillen, hadden hogere vervellingsstadia van de vaste monsterplaats dus groter moeten zijn dan van de raaien. Dat dit niet het geval is, wijst er ook op dat genetische verschillen in de loop van het seizoen voor de grootte van de vervellingsstadia geen rol spelen.

In dit onderzoek werd duidelijk dat alle vervellingsstadia bij jonge krabben terug te vinden zijn. Het verschil van de grootste jonge krabben die hier gevonden zijn, met een redelijk grote volwassen krab van 4 à 5 cm., bedraagt nog maar twee tot drie vervellingen. Aangenomen dat de groottoename per vervellingsstadium constant is, zou verwacht worden dat ook bij volwassen krabben het vervellingsstadium teruggevonden zou moeten kunnen worden, afgezien natuurlijk van het levensstadium waarbij de krab nog wel vervelt, maar

door ouderdom niet groter wordt (anecdysis).

Daarom zijn alle gegevens van Swennen (persoonlijke mededelingen) verzameld van volwassen krabben die van 1960 tot 1968 in de Waddenzee gevangen waren. Op waarschijnlijkheidspapier uitgezet, levert de breedte van 4914 ♂♂ en 315 ♀♀ een vrijwel rechte lijn op met een 50% waarde van resp. 4,6 en 3,7^{cm}, zonder enig duidelijk buigpunt. De breedte van alle krabben was dus bij benadering normaal verdeeld; van een duidelijk onderscheid in vervellingsstadia was geen sprake.

Dit bewijst dat in ieder geval de vervellingsstadia elkaar gaan "overlappen" door de seizoensafhankelijke groottoename van de vervellingsstadia, zoals in dit onderzoek is aangetoond, kan hiervan een oorzaak zijn.

N.B. Het feit dat volwassen ♂♂ gemiddeld groter zijn dan ♀♀ hoeft niet in strijd te zijn met dat dit voor juveniele krabben waarschijnlijk het omgekeerde zou kunnen zijn. Broekhuysen (1937) vermeldt nl. dat ♂♂ na hun tweede groeiseizoen reeds groter zijn dan ♀♀; de ♂♂ zijn dan gemiddeld 36 mm., de ♀♀ 20 à 30 mm. Na hun derde groeiseizoen zijn de ♂♂ gemiddeld 42 mm., de ♀♀ 36 mm.; in de twee jaren daaropvolgend was dit resp. 48 en 42 mm., en 56 en 50 mm. Uit het werk van Shen (1935) en uit mijn onderzoek was gebleken dat na ca 1 jaar na de vervellingen de ♀♀ hooguit 1 mm. groter waren dan de ♂♂. Hieruit moet geconcludeerd worden dat het grootteverschil tussen ♂♂ en ♀♀ in het tweede groeiseizoen moet zijn opgetreden. Waarschijnlijk zijn de ♂♂ in het tweede groeiseizoen dus één keer meer verveld dan de ♀♀, welke achterstand door anecdysis voor beide sexen in (meestal) het vierde jaar, door de ♀♀ nooit meer wordt ingehaald.

IV Het verband tussen breedte en gewicht.

Alle gevangen krabben werden na iedere monsterdag voor ♂♂ en ♀♀ gescheiden ingedeeld in vervellingsstadia, en van deze groepen werd het gemiddelde asvrije drooggewicht bepaald.

Uit het vorige was gebleken dat de vervellingsstadia in grootte afnamen in de loop van het seizoen, wat tijdens de monsterperiode te merken was aan het frequent optreden van bepaalde breedtes die tevoren nog niet waren voorgekomen. Dit was uiteraard pas achteraf aan de hand van grafieken vast te stellen en dit leidde dan ook achteraf tot wijziging van de criteria voor de vervellingsstadia. Dit had dus steeds tot gevolg dat de krabben die samen gewogen werden, niet altijd tot één en hetzelfde vervellingsstadium behoorden. Voor het bepalen van het verband tussen breedte en gewicht is daarom niet uitgegaan van de gemiddelde breedte van de verschillende vervellingsstadia, maar van de gemiddelde breedte van de groep krabben waarvan ook het gemiddeld asvrij drooggewicht werd bepaald (zie supplement).

Regelmatig werd van één vervellingsstadium slechts één krab gevangen, die dan ook apart gewogen werd (zie supplement).

Van alle apart gewogen krabben die tussen 7 juli en 28 augustus gevangen werden, is in figuur 24 logaritmisch de carapaxbreedte tegen het gewicht uitgezet. Dit levert een rechte lijn op met een richtingscoëfficiënt van ca 2,8. De punten liggen min of meer in groepen verdeeld, wat natuurlijk verband houdt met de vervellingsstadia. De spreiding voor de kleinste krabben is het grootst; door de uiterst lage gewichten van deze krabben, zal dit waarschijnlijk door weegfouten veroorzaakt zijn.

Van deze en alle andere gegevens werd het verband tussen breedte en gewicht voor de gemiddeldes van de groepen krabben bepaald.

In de loop van het seizoen leek de richtingscoëfficiënt van het logaritmisch rechtlijnige verband kleiner te worden; daarom is de gehele monster-

periode voor de vaste monsterplaats en voor de raaien afzonderlijk, in vier delen gedeeld, met per deel ongeveer een even groot aantal krabben.

Van deze acht periodes zijn de regressielijnen berekend.

Het gewicht was ongeveer een derdemachtsfunctie van de breedte. Echter niet de derde macht van de breedte, maar de derde macht van de gemiddelde breedte werd in de berekeningen vergeleken met het gemiddelde gewicht, en dit laatste was het gemiddelde van de derde macht van de breedte.

In een eenvoudig rekenvoorbeeld is te zien dat de derde macht van het gemiddelde, niet gelijk is aan het gemiddelde van de derde machten.

Om te controleren welke consequenties dit had voor de berekeningen van de regressielijnen via groepswegingen, is in een rekenvoorbeeld voor iedere gewogen groep krabben van 31 juli t/m 6 augustus, het gemiddelde bepaald van de derde macht van de breedtes van de krabben uit die groep. Deze gemiddeldes van de groepen konden eenvoudig grafisch vergeleken worden met de derde macht van de gemiddelde breedtes van dezelfde groepen. Het verschil hiertussen was maximaal 5 à 10 %.

De regressielijnen wijken minimaal ongeveer 10% van elkaar af (tabel IX). De andere regressielijnen liggen duidelijk veel verder uiteen (30 tot 100 %).

Aangenomen mag dus worden dat de resultaten niet sterk beïnvloed werden door te werken met gemiddelde gewichten van groepjes krabben waarin krabben van niet precies gelijke lengte zaten.

Andere factoren moeten hier dus een rol gespeeld hebben.

Van de regressielijnen zijn zowel de richtingscoëfficiënt (rc) als het verschil in hoogte bij evenwijdigheid (y) met behulp van een covariantieanalyse getoetst. De indeling in de periodes en de resultaten van de berekeningen zijn samengevat in tabel IX.

Tabel IX.

no.	plaats	periode	rc	log gem.gew. (1/100mg) voor toetsing		F (sign.1%)	
				log br.(mm)=0	met no.	rc	y
1	vm	6/8-28/8	2,96	0,68	2	5,3	-
2	vm	3/9-11/9	2,73	0,83	4	1,2	10,7
3	vm	18/9-8/10	2,78	0,80	1	3,2	0,1
4	vm	16/10-16/11	2,61	1,01	1	10,6	6,4
5	MGNE	3/8-13/8	2,90	0,65	7	12,5	2,4
6	BCDFHKL	18/8-27/8	2,66	0,95	5	3,0	5,6
7	BCEFJLM	12/10-28/10	2,39	1,23			
8	GHKN	29/10-4/11	2,75	0,82			

Voor de vaste monsterplaats (vm) lijkt in de loop van het seizoen de richtingscoëfficiënt lager te worden. Statistisch moet voor de covariantie-analyse F bij een overschrijdingskans van 1 of 5 %, groter zijn dan 7,1 resp. 4,0. Omdat naar willekeur de het meest verschillende regressielijnen op verschillen getoetst zijn, wordt een overschrijdingskans van 1% aangehouden.

Voor de vaste monsterplaats blijken dan alleen de het verst uit elkaar liggende periodes significant van richtingscoëfficiënt te verschillen; het hoogteverschil is net niet significant. Dit is wel het geval voor de tweede en vierde periode, dus zeer waarschijnlijk ook voor de derde en vierde periode. Zowel de richtingscoëfficiënt als de hoogte van de regressielijnen wijzigen, dus voor bepaalde periodes significant, doch dit zijn voor beide niet dezelfde periodes.

Voor de raaien (tabel IX no's 5 t/m 8) blijkt de richtingscoëfficiënt voor de eerste drie periodes kleiner te worden, doch de vierde periode wijkt van deze regelmaat af. Het verschil in richtingscoëfficiënt was dus het grootst voor de no's 5 en 7, wat ook zeer significant was ($F > 7,1$). Verschil in hoogte van de regressielijnen was niet significant.

Conclusie.

Het verband tussen breedte en gewicht is logaritmisch uitgezet een rechte lijn; de richtingscoëfficiënt voor de vaste monsterplaats is in de loop van het seizoen significant lager geworden, en de regressielijn zelf is in de loop van het seizoen hoger komen te liggen. Voor de raaien kan ondanks een significant verschil, niet aangetoond worden dat de richtingscoëfficiënt continu kleiner werd; ook een evenwijdige verschuiving van de regressielijn naar boven was niet significant.

Discussie.

Als de regressielijnen naar boven zijn verschoven en een kleinere richtingscoëfficiënt hebben, betekent dit dat ze elkaar voor verschillende periodes niet, of anders bovenaan kruisen; dan lijkt het er dus op dat de grootste dieren in de loop van het seizoen niet of relatief weinig zwaarder, of zelflichter zijn geworden ten opzichte van hun breedte.

Aan het eind van het seizoen vervellen de krabben niet meer; ze blijven dan in het stadium waarin ze zijn. De toename van het gewicht werd daarvoor waarschijnlijk steeds kleiner; het is misschien mogelijk dat de vervelling afgeremd wordt door het late seizoen, waardoor meer krabben het gewicht hebben waarbij ze vroeger in het seizoen zouden vervellen. Dit verhoogt het gemiddelde gewicht en zou de hoger liggende regressielijnen kunnen verklaren.

Wijziging van de richtingscoëfficiënt blijft onverklaarbaar; immers dit houdt in dat de kleinere dieren zwaarder, en de grotere dieren niet, of eventueellichter worden. Het lijkt niet onwaarschijnlijk dat langzame groei gepaard zou kunnen gaan met een groter gemiddeld gewicht, maar waarom dit dan niet voor de grotere dieren opgaat, is onduidelijk.

Voor de raaien lijkt het erop dat de monsterplaats ook een belangrijke rol speelt: de laatste periode bevatte raai G,H,K en N, juist de raaien die dicht bij de dijk staan (uitgezonderd raai K, maar daarin was slechts één krab gevonden). Dit kan dus verklaren waarom de regressielijn van de laatste periode zo afwijkend van richtingscoëfficiënt was, doch dit duidt er tevens op dat een eventuele seizoensinvloed in het verband tussen breedte en gewicht per plaats bepaald moet worden, en daar is het aantal gegevens voor de raaien apart toch wel erg gering voor.

V Produktie.

De gebruikelijke manier om vleesproduktie te bepalen, is voor opeenvolgende tijdstippen grafisch het gemiddeld aantal dieren tegen het gemiddeld gewicht uit te zetten. het oppervlak onder de gevonden "Allencurve" door deze punten is dan de vleesproduktie.

Het eenvoudigst is deze curve te trekken door eerst de aantallen en het gemiddeld gewicht apart tegen de tijd uit te zetten en hieruit de "Allencurve" samen te stellen (Ricker, 1968).

1 De produktie van jonge krabben.

a) op de vaste monsterplaats.

De krabben van de plekken met Zostera zijn eveneens gebruikt om het gemiddelde gewicht te bepalen. In hoofdstuk II werd aangetoond dat de breedte voor krabben uit plekken met Zostera niet duidelijk verschilde van die er buiten.

In figuur 25 (tabel X) is het gemiddelde gewicht tegen de tijd uitgezet en een vloeiende lijn tussen de punten door getrokken. Vanaf eind augustus is deze lijn tamelijk arbitrair, en vanaf eind september (bij ca 14 mg.) volkomen onzeker getrokken.

De aantalsafname is in figuur 2 te vinden.

Uit deze twee curven is de "Allencurve" samengesteld (figuur 26); dit levert een vrij regelmatig resultaat op. De werkelijk gevonden waarden zijn als punten in de grafiek aangegeven. Duidelijk is bij een gemiddeld gewicht van ca 10 mg. het grootste deel van het vlees reeds geproduceerd, dus onnauwkeurigheden bij het trekken van de curve in figuur 25 spelen vanaf half september waarschijnlijk een geringere rol voor de samenstelling van figuur 26.

Tabel X.

datum	gewogen aantal	gewicht (mg)	gem. (mg) gewicht	datum	gewogen aantal	gewicht (mg)	gem. (mg) gewicht
7/7	13	4,81	0,37	11/9	104	1328,73	12,78
20/7	49	23,38	0,48	18/9	28	313,74	11,21
30/7	53	55,83	1,05	25/9	21	203,89	9,71
6/8	48	70,61	1,47	8/10	33	323,54	9,80
12/8	24	59,41	2,48	16/10	10	187,96	18,80
21/8	13	35,83	2,76	22/10	8	239,96	26,57
28/8	50	664,40	13,29	16/11	10	127,87	12,79
3/9	55	543,16	9,88				

Door op grafisch papier de hokjes onder de "Allencurve" te tellen, werd de produktie bepaald: deze was $0,28 \text{ gr/m}^2$.

b) langs de raaien.

Ter bepaling van de produktie van het Balgzand werden de raaien tweemaal bemonsterd, in augustus en in oktober-november.

De gemiddelde aantallen per m^2 (tabel III) en de gemiddelde gewichten (tabel XI) werden gemiddeld voor alle raaien in figuur 27 uitgezet.

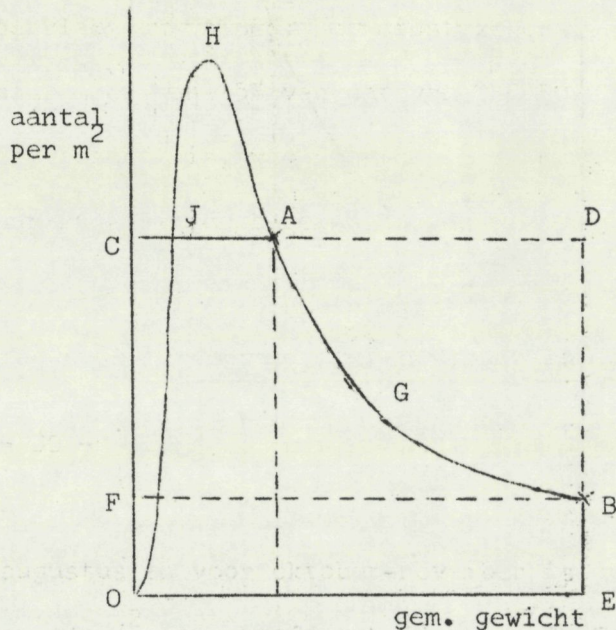
Tabel XI.

raai	datum	gewogen aantal	gewicht (mg)	datum	gewogen aantal	gewicht (mg)
B	18/8	18	264,26	27/10	10	589,47
C	27/8	4	38,69	13/10	4	336,44
D	27/8	2	64,96	-	-	-
E	13/8	42	322,36	28/10	12	1040,20
F	20/8	2	22,81	14/10	2	160,66
G	4/8	56	130,49	29/10	30	219,67
H	19/8	22	195,53	30/10	10	603,41
J	5/8	0	-	15/10	2	64,15
K	24/8	1	6,21	2/11	1	169,38
L	26/8	2	26,20	12/10	1	87,13
M	3/8	7	47,80	26/10	2	110,71
N	11/8	72	310,79	4/11	14	91,07
Totaal		228	1430,50		88	3472,29

Het gemiddelde gewicht voor augustus en voor oktober-november is dus 6,27 en 40,59 mg/krab. De aantallen per m^2 (zie hoofdstuk I) waren 4,30 (inclusief raai D) en 1,76.

Dit leverde dus twee punten op om de produktie mee te bepalen.

In de onderstaande tekening is deze situatie schematisch aangegeven voor de punten A en B.



Theoretisch is het mogelijk dat alle dieren van punt A blijven leven tot op het moment dat punt B gemeten wordt. De produktie is dan maximaal, en gelijk aan het

oppervlak van de rechthoek COED. Ook is het theoretisch mogelijk dat alle dieren van punt A direkt in aantal verminderen tot F, en dat het restant in leven blijft tot punt B gemeten wordt. De produktie is dan minimaal, en gelijk aan het oppervlak van de rechthoek FOEB.

Op grond van de ervaring van de vaste monsterplaats lijkt het zeer waarschijnlijk dat de produktie het best geschat kan worden door door A en B een holle curve te trekken en het oppervlak onder deze curve te schatten.

Het meest zeker is dan het oppervlak van CAGBEO; het minst zeker is het oppervlak van AHJ, doch dit is niet meer dan 15% van dat van CAGBEO.

Het oppervlak van OCJ dat teveel geschat is, was voor de vaste monsterplaats ca 5% van het totaal (zie figuur 26). Bij de berekening van de produktie door twee punten, werd daarom steeds uitgegaan van het oppervlak van CAGBEO, waar

waarschijnlijk 10% bijgeteld moet worden, nl. het oppervlak van AJH - OJC.

Op deze manier werd in figuur 27 de produktie van het Balgzand aan de hand van het gemiddelde van de raaien in augustus en in oktober-november bepaald.

De produktie aldus berekend, was $0,11 \text{ gr/m}^2$.

Het was gebleken dat vooral raai B en E samen een (ca 2x) te klein gebied vertegenwoordigden (zie materiaal en methoden). Om de invloed hiervan na te gaan op de nauwkeurigheid van de schatting van de produktie van het Balgzand aan de hand van het gemiddelde van alle raaien tesamen, is de produktie voor de vier gebieden (zie materiaal en methoden) apart uitgerekend, en hiervan werd de totale produktie van het Balgzand berekend.

Uit tabel III en het supplement kon voor de vier gebieden met bijbehorende raaien, tabel XII worden samengesteld.

Tabel XII.

tijd	raai	aantal	opp. (m ²)	aantal per m ²	gewogen aantal	gewicht (mg)	gem. (mg) gewicht
aug.	H	22	5	4,40	22	195,53	8,89
	CDFJKLM	19	35	0,54	18	207,07	11,50
	BE	69	9	7,67	60	586,62	9,78
	NG	135	10	13,50	128	441,28	3,45
okt. nov.	H	10	4,5	2,22	10	603,41	60,34
	CDFJKLM	14	29,9	0,47	12	928,47	77,37
	BE	24	9,3	2,58	22	1629,67	74,08
	NG	46	10	4,60	44	310,74	7,06

Uit deze tabel werd figuur 28 samengesteld, waaruit voor alle groepen raaien apart de produktie berekend werd.

Hiermee werd in tabel XIII de totale produktie van het totale Balgzand berekend.

Tabel XIII.

gebied met raai	opp ₂ (km ²)	% van Balgzand	produktie (mg/m ²)	prod.x % v.Balgzand
H	5,8	11,6	175,0	20,3
CDFJKLM	33,1	66,2	38,9	25,8
BE	4,1	8,2	342,2	28,1
NG	7,0	14,0	67,0	9,4
Totaal	50,0	100,0		83,6

Aldus berekend, was de produktie van het Balgzand 0,08 gr/m².

De produktieberekening van het Balgzand m.b.v. raaien die ingedeeld zijn in groepen, scheelt dus niet veel met de berekening m.b.v. de gemiddelde opbrengst van de raaien (0,11 gr/m²).

Als we raai B en E tweemaal in rekening brengen (dezelfde fout die gemaakt werd door de produktie m.b.v. de gemiddelde opbrengst van de raaien te berekenen), dan wordt de produktie in tabel XIII ook (83,6 + 28,1 mg/m²) 0,11 gr/m².

Het verschil in uitkomst van beide methodes van berekening moet dus zeer waarschijnlijk gezocht worden in het feit dat vooral raai B en E t.o.v. het gebied dat ze vertegenwoordigden, te dicht bij elkaar lagen; de laatste methode van produktieberekening zal daarom de nauwkeurigste zijn.

Conclusies.

De produktie van de vaste monsterplaats was relatief hoog: 0,28 gr/m².

Voorals raai B en E liggen, gezien het gebied dat ze vertegenwoordigen, te dicht bij elkaar. De produktie van het Balgzand kan het nauwkeurigst geschat worden door dit voor de het meest verschillende delen apart te doen.

De produktie wordt geschat op 0,08 gr/m².

Discussie.

Raai B en E lagen in het belangrijkste gebied met mosselbanken. Over het gehele Balgzand, o.a. in de buurt van raai M en L, liggen verspreid nog wat kleine mosselbanken. Luchtfoto's toonden aan dat de totale oppervlakte hiervan minder was dan 10% van het grote gebied bij raai B en E.

Uit tabel XIII blijkt dan dat dit waarschijnlijk geen essentieel verschil voor de produktie betekende.

Als totaal kunnen we stellen dat de werkelijke produktie nooit meer dan 15% hoger zal zijn dan de berekende produktie van $0,08 \text{ gr/m}^2$.

In 1968 en 1969 is aan de hand van ongeveer vijf maal zo kleine bemonsterde oppervlakten, de produktie van krabben op het Balgzand geschat; deze bedroeg resp. $0,2$ en $0,3 \text{ gr/m}^2$. 1969 had een erg warme zomer en grote delen van het Balgzand waren toen begroeid met wier. Doch ook 1968 had een veel hogere produktie dan dit jaar; waarschijnlijk was 1970 dus een jaar met bijzonder slechte krabbegroei.

Het blijkt ook dat de jaarlijkse fluctuatie in de produktie veel groter is dan de fout die bij de berekening van de produktie kan zijn gemaakt.

Hieruit kan geconcludeerd worden dat de produktieberekening aan de hand van het raai-gemiddelde nauwkeurig genoeg is om als jaarlijkse schatting te kunnen fungeren.

2 De produktie van oudere krabben.

Het is bekend dat volwassen krabben in het najaar naar dieper water trekken (Broekhuysen, 1937). In de raaien zat in oktober en november dan ook slechts één oudere krab.

De produktie werd daarom uitgerekend m.b.v. de raaien die in maart 1970 bemonsterd waren (Beukema, persoonlijke mededelingen). Per raai werd om de 20 m. $0,02 \text{ m}^2$ bemonsterd, dus 12 m^2 in totaal. Aan de hand van de breedte van

deze krabben kon het gewicht worden geschat, want het verband tussen breedte en gewicht was logaritmisch een rechte lijn met een richtingscoëfficiënt van 2,8. Met dit verband werd het vleesgewicht van de krabben bepaald.

Uit deze gegevens, vergeleken met die van dit onderzoek (zie supplement), werd de produktie in tabel XIV, en daarmee in figuur 29 berekend.

Tabel XIV.

		maart		augustus			
datum	raai	breedte (mm)	gewicht (mg)	datum	raai	breedte (mm)	gewicht (mg)
4/3	M	8	27,0	3/8	M	21,0	296,40
		12	85,0	5/8	J	23,1	510,51
5/3	B	6	11,0			20,6	244,01
10/3	D	13	110,0			30,6	662,88
10/3	C	10	50,0			15,5	89,86
		12	85,0	18/8	B	22,7	501,93
		12	85,0	20/8	F	+27	-
17/3	H	11	66,0	26/8	L	34,1	818,43
20/3	E	8	27,0			30,0	1200,20
		10	50,0			24,0	428,49
		12	85,0				
		12	85,0				
Totaal			766,0				4752,71

In maart waren dus in 12 m^2 12 krabben aanwezig, die samen 766,0 mg. wogen; dit is 63,9 mg. per krab. Dit waren duidelijk alleen bijna 1 jaar oude krabben.

In augustus waren 10 oudere krabben aanwezig in 60 m^2 , dus $1/6$ krab per m^2 . 9 krabben hiervan wogen 4752,71 mg., dus gemiddeld 528,08 mg. per krab. Het is niet duidelijk of dit alleen ruim 1 jaar oude krabben waren.

In figuur 29 is de produktie geschat. Hierbij werd er rekening mee gehouden dat oudere dieren i.h.a. niet zo snel in aantal afnemen als jonge dieren, wat i.h.a. zal leiden tot een curve die niet zo gebogen is (Ricker, 1968).

De produktie is dan $0,3 \text{ gr}/\text{m}^2$.

Conclusie.

In maart waren alléén bijna 1 jaar oude krabben op het Balgzand aanwezig; voor augustus was het onzeker of alle krabben waarvan dit vermoed werd, werkelijk ruim 1 jaar oud waren.

De produktie van de krabben in hun tweede en eventueel latere groeiseizoen bedroeg van maart tot en met augustus $0,3 \text{ gr/m}^2$.

Discussie.

Het is bekend dat krabben aan het eind van hun tweede groeiseizoen volwassen kunnen zijn bij een breedte van 20 à 30 mm. (Broekhuysen, 1937).

Het is dus waarschijnlijk dat de krabben van 6 tot 13 mm. die in maart gevonden waren, niet volwassen waren. Omdat in 1970 nog zo laat jonge krabben op het Balgzand aanwezig waren, in tegenstelling tot alle oudere krabben, is het ook waarschijnlijk dat jonge krabben na hun eerste seizoen op het wad overwinteren en pas na hun tweede seizoen naar dieper water trekken.

Het is echter onzeker of in augustus alleen krabben van het tweede groeiseizoen waren gevangen; ook is onzeker wanneer de trek naar dieper water begint en wanneer eventuele volwassen krabben terugkeren naar het wad. Het is dus de vraag of de van maart tot augustus gemeten produktie alle in dat tijdvak aanwezige krabben betrof, en ook of dit alleen 1 jaar oude krabben waren.

Verder zijn oudere krabben veel mobieler dan jonge dieren, dus de kans is veel groter dat er uitwisseling van krabben plaatsvindt met de geulen en met de rest van de Waddenzee. De berekende hoeveelheid vlees hoeft dus niet alleen op het Balgzand geproduceerd te zijn.

Kortom, er ontbreken nog een groot aantal gegevens om er zeker van te kunnen zijn dat de produktie van krabben in hun tweede groeiseizoen in 1970 $0,3 \text{ gr/m}^2$ bedroeg.

Slotbespreking.

Jonge krabben van het eerste vervellingsstadium zijn tot 25 september op het Balgzand aangetroffen. Het derde stadium was in november zelfs nog aanwezig. Zeer waarschijnlijk groeiden deze jonge krabben niet meer. Crothers (1967) geeft voor N.W. Europa aan dat jonge krabben daar tot oktober aanwezig blijven. Het is dus duidelijk dat dit voor het Balgzand tot veel later in het seizoen het geval kan zijn.

Van een aantal plaatsen was de vaste monsterplaats uitgekozen als de beste plek om de groei zeer regelmatig te controleren. Wat het aantal krabben betreft, kon achteraf gezien geen betere plek gekozen zijn. De groei van de krabben was er helaas maar matig. De meest geschikte plek, met een redelijk aantal krabben en goede groei, blijkt in het gebied met mosselbanken bij raai E te zijn.

In dit onderzoek is aangetoond dat de vervellingsstadia in de loop van het seizoen zoveel kleiner worden, dat dit als oorzaak genoemd kan worden van het feit dat de vervellingsstadia bij de volwassen krabben niet meer zijn terug te vinden.

Bückmann et al. (1964) vonden in laboratoriumexperimenten dat de grootte van de vervellingsstadia redelijk constant was en onafhankelijk van een aantal milieufactoren.

Mogelijk kan in een experiment met grote bakken in de buitenlucht de natuurlijke situatie wat meer benaderd worden; in verschillende bakken kan bijvoorbeeld de hoeveelheid voedsel gevarieerd worden, maar vooral kan aandacht besteed worden aan de tijd van het jaar waarop de krabben gevangen zijn.

Zo kan de grootte van de vervellingsstadia van krabben uit verschillende tijden van het jaar onderzocht worden.

Door een groep krabben onder extreem slechte condities te houden, is het

misschien ook mogelijk om de groei zodanig te vertragen dat zij een paar maanden later met een pas gevangen groep vergeleken kunnen worden. De factoren van de tijd van het jaar waarin de krabben opgroeien, is dan tenminste uitgesloten.

De produktie van de krabben is dit jaar, vergeleken met vorige jaren, bijzonder laag geweest. De zeer hoge produktie in 1969 kan deels worden toegeschreven aan de grote hoeveelheden wier waar de zandplaten toen mee begroeid waren, maar waarschijnlijk ook aan de bijzonder warme en vooral ook lange zomer. Dit jaar was nergens wier van enige betekenis aan te treffen; de zomer kon ook beslist niet warm genoemd worden: vooral de maand juli was erg koud. Dit kan misschien van belang geweest zijn omdat de meeste krabben dan in een zeer jong stadium zijn en dan juist erg veel behoren te vervellen.

De produktie van 1 jaar oude krabben bleek in 1970 evenveel te zijn als van de juveniele krabben in 1969. Waarschijnlijk zijn de meeste gevonden krabben 1 jaar oud. Dan mogen we verwachten dat bij gelijk blijvende omstandigheden, zoals bijvoorbeeld voedsel en temperatuur, de jonge krabben van dit jaar in 1971 ook evenveel als dit jaar, dus $0,1 \text{ gr/m}^2$ zullen gaan produceren. Maar om dit met zekerheid te kunnen zeggen, had bekend moeten zijn of de oudere dieren in augustus 1 jaar oude krabben waren, of dat er nog veel oudere bij zaten. Ook had bekend moeten zijn of een gedeelte van de populatie bij de bemonstering in augustus niet was weggetrokken.

Door veel regelmatig in het gehele seizoen de oudere krabben te bemonsteren, kunnen deze problemen in de toekomst waarschijnlijk tot een oplossing gebracht worden.

LITERATUUR.

- Broekhuysen jr., G.J., 1937. On development, growth and distribution of *Carcinides maenas* (L.). - *Archives Néerlandaises de Zoologie* II, 257 - 399.
- Bückmann, D., Adelung, D., 1964. Der Einfluss der Umweltfaktoren auf das Wachstum und den Häutungsrythmus der Strandkrabbe *Carcinides maenas*. - *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 10, 91 - 103.
- Cassie, R.M., 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. - *Aust. J. Mar. freshwat. Res.* 5, 513-522.
- Crothers, J.H., 1967. The biology of the shore crab *Carcinus maenas* (L.). - *Field studies* 2, no 4, 407-434.
- Ente, P.J., 1969. De bodemgesteldheid en bodemgeschiktheid van het Balgzand en de Breehorn. - Zwolle, Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. *Flevobericht* no 66.
- Harding, J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. - *J.Mar.Biol.Assoc.UK*, 28, 141-153
- Ricker, W.E., 1968. Methods for assessment of fish production in fresh waters. - *I.B.P. handbook* no 3.
- Shen, C.J., 1935. An investigation of the Post-larval development of the Shore-crab *Carcinus maenas*, with special reference to the external secondary sexual characters. - *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1-33.

SUPPLEMENT.

datum	plaats	♂/♀	gevangen aantal	gewogen aantal	breedte carapax(mm)			gem. (mg) gewicht
					v. gewogen min.	gewogen max.	krabben gem.	
7/7	vm	♂+♀	2	2	0,5	1		0,14
			1	1	1	2		0,19
			7	7	1	2		0,32
			1	1	2	3		0,77
			1	1	2	3		0,60
			1	1	2	3		0,74
20/7	vm	♂+♀	6	6	0,5	1		0,09
			28	28	1	2		0,25
			6	6	2	3		0,32
			5	5	3	4		1,42
			4	4	4	5		1,95
		♂	1	1			24,9	878,99
30/7	vm	♂+♀	16	16	1	2		0,33
			20	20	2	3		0,52
			12	12	3	4		1,44
			5	5	4	5		4,56
			1	1			25,7	577,98
31/7	Mokbaai	♂+♀	1	1			0,8	0,14
			3	3	1,5	1,6	1,53	0,21
			19	19	2,1	2,4	2,20	0,47
			13	13	2,8	3,2	2,90	1,14
			10	10	4,4	5,0	4,66	2,91
			2	2	6,4	6,8	6,58	8,65
		♂	2	2	5,9	5,9	5,90	5,30
3/8	Raai M	♂+♀	1	1			3,7	2,09
			1	1			4,4	2,82
			2	2	5,7	6,1	5,88	8,19
			2	2	5,6	5,8	5,70	7,76
			1	1			6,2	11,01
			1	1			21,0	296,40
4/8	Raai G	♂+♀	1	1			1,5	0,09
			9	8	2,1	2,3	2,18	0,52
			21	20	2,7	3,2	2,94	0,86
			16	16	3,9	4,9	4,27	2,04

datum	plaats	♂/♀	gevangen aantal	gewogen aantal	breedte carapax(mm)			gem. (mg) gewicht
					v. gewogen min.	gewogen max.	krabben gem.	
4/8	Raai G	♂	4	4	5,2	6,0	5,68	4,81
		♀	6	6	5,5	6,4	5,97	6,83
		♂	1	1			8,7	16,17
5/8	Raai J	♀	1	1			15,5	89,86
		♂	1	1			20,6	244,01
		♀	1	1			23,1	510,51
		♂	1	1			30,6	662,88
6/8	vm	♂+♀	1	1			1,5	0,15
			21	19	2,0	2,4	2,14	0,71
			19	18	2,6	3,2	2,88	1,25
			7	7	3,8	4,5	4,13	3,05
		♀	2	2	5,3	5,8	5,55	6,63
11/8	Raai N	♂+♀	3	3	1,9	2,1	2,03	0,31
			31	29	2,6	3,2	2,84	0,99
			21	21	3,6	4,7	3,94	2,28
		♂	2	1			6,5	12,69
		♀	13	11	5,1	6,4	5,58	5,61
		♂	1	1			7,5	12,61
		♂	1	1			8,4	21,43
		♀	1	1			7,9	15,03
		♀	2	2	8,5	8,5	8,50	27,61
		♂	2	2	8,9	9,4	9,12	27,37
12/8	vm	♂+♀	1	1			1,5	0,07
			9	9	2,6	3,5	2,91	1,21
			14	14	3,7	4,5	4,19	3,46
13/8	Raai E	♂+♀	3	2	2,1	2,2	2,15	0,61
			10	10	2,5	3,4	2,82	0,90
			15	13	3,6	4,9	3,94	2,44
		♂	6	6	5,2	6,3	5,91	8,99
		♀	7	6	5,1	6,2	5,77	7,85
		♂	3	1			8,2	26,96
		♀	3	3	8,5	9,1	8,90	29,26
		♂	1	1			10,1	64,69
18/8	Raai B	♂+♀	1	1			2,9	1,71
			4	4	3,8	5,0	4,48	4,68
		♀	4	4	5,2	6,5	5,73	9,40

datum	plaats	♂/♀	gevangen aantal	gewogen aantal	breedte carapax(mm)			gem. (mg) gewicht
					v. gewogen min.	krabben max.	gewogen gem.	
18/8	Raai B	♂	1	1			5,4	7,22
		♀	1	1			7,0	16,63
		♂	4	4	6,9	8,2	7,70	21,85
		♀	2	2	9,9	10,8	10,35	34,64
		♀	1	1			9,1	25,91
		♀	1	1			22,7	501,93
19/8	Raai H	♂+♀	3	3	2,0	2,1	2,07	0,42
		♀	1	1			3,4	2,20
		♂+♀	8	8	3,7	4,8	4,24	3,57
		♀	3	3	5,7	6,5	5,98	11,52
		♂	1	1			5,3	6,59
		♀	3	3	7,8	8,0	7,90	20,13
		♂	2	2	7,8	7,8	7,80	19,86
		♀	1	1			9,3	22,38
20/8	Raai F	♂	1	1			6,5	14,50
		♂	1	1			7,1	8,31
		?	1(2 ^e jaars)					
21/8	vm	♂+♀	2	2	2,0	2,1	2,05	0,47
			6	5	2,6	3,2	2,74	0,82
		♀	4	3	3,5	4,7	3,90	2,94
		♂	1	1			4,9	5,75
		♂	2	2	5,6	5,7	5,65	8,11
24/8	Raai K	♀	1	0				
		♂	1	1			5,5	6,21
26/8	Raai L	♀	1	1			4,4	4,03
		♀	1	1			7,6	22,57
		♂	1	1			24,0	428,49
		♂	1	1			30,0	1200,20
		♀	1	1			34,1	818,43
27/8	Raai D	♀	1	1			7,2	15,08
		♂	1	1			11,0	49,88
27/8	Raai C	♂+♀	1	1			1,4	< 0,42
		♀	1	1			5,0	6,82
		♀	1	1			7,1	12,42
		♂	1	1			7,5	19,03
28/8	vm	♂+♀	2	2	1,4	1,5	1,45	0,16
			2	2	2,0	2,0	2,00	0,42

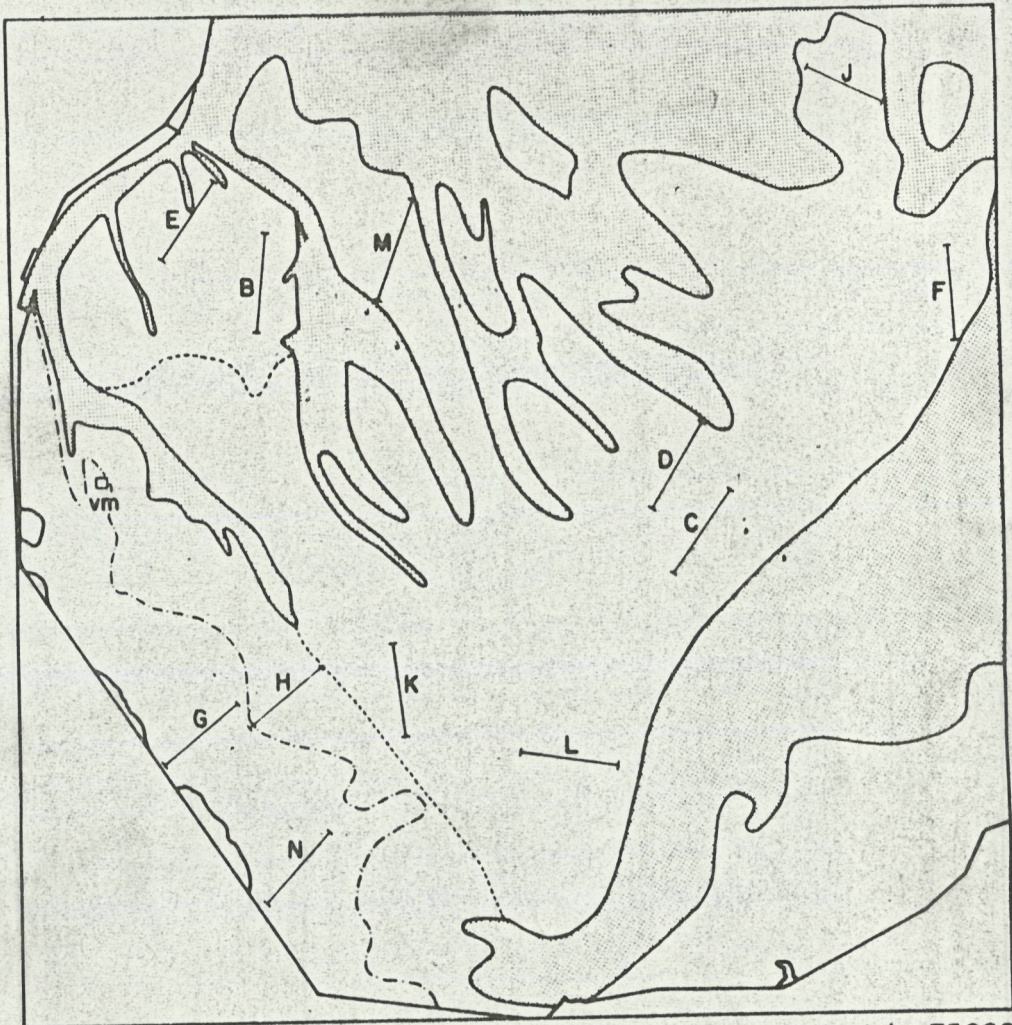
datum	plaats	♂/♀	gevangen aantal	gewogen aantal	breedte carapax (mm)			gem (mg) gewicht
					v. gewogen min.	krabben max.	gem.	
28/8	vm	♂+♀	5	4	2,6	3,2	2,83	1,37
		♀	7	7	3,5	4,7	4,00	3,44
		♂	11	11	3,4	3,9	3,65	3,09
		♀	9	9	4,8	6,6	5,64	8,67
		♂	6	6	4,8	6,8	5,35	7,36
		♀	4	4	7,5	8,7	8,15	20,33
		♂	2	2	7,3	7,7	7,50	22,70
		♂	1	1			11,1	34,00
		♀	1	1			12,3	71,54
		♂	1	1			17,0	245,19
		♂	1	1			35,3	1893,90
3/9	vm	♂+♀	2	2	2,0	2,0	2,00	0,47
			6	6	2,6	3,4	3,18	1,71
		♀	3	1			4,2	3,26
		♂	2	3	3,9	4,2	4,05	3,68
		♀	18	18	4,4	6,5	5,18	5,82
		♂	15	13	4,4	6,1	4,97	4,90
		♀	4	4	6,9	7,7	7,23	13,11
		♂	5	5	6,7	7,6	7,10	13,33
		♂	2	2	11,3	11,8	11,55	66,54
		♀	1	1			12,5	96,95
		♂	1					
10/9	Mokbaai	♂	1				zie 11/9	
11/9	vm	♂+♀	1	1			1,5	0,34
			5	5	1,9	2,2	2,00	0,33
			6	5	2,5	3,2	2,74	0,76
		♀	3	3	3,6	4,3	3,97	2,84
		♂	4	4	3,6	4,3	4,03	2,99
		♀	31	31	4,4	6,6	5,39	6,97
		♂	18	18	4,4	6,4	5,34	6,95
		♀	17	17	6,7	8,5	7,19	16,58
		♂	11	12 (incl. 10/9)	6,7	7,7	7,08	15,56
		♀	7	7	9,6	11,8	10,59	52,57
		♂	1	1			11,2	57,80
		♂	1	1			15,9	67,16

datum	plaats	♂/♀	gevangen aantal	gewogen aantal	breedte carapax(mm)			gem. (mg) gewicht
					v. gewogen	krabben	gem.	
					min.	max.		
18/9	vm	♂+♀	2	2	2,0	2,1	2,05	0,41
			4	4	2,5	2,7	2,60	0,73
		♀	3	3	3,9	4,3	4,17	3,23
		♂	3	3	3,5	4,3	3,80	2,15
		♀	3	3	4,4	6,1	5,46	7,06
		♂	4	3	5,3	5,8	5,63	6,89
		♀	2	2	6,6	8,3	7,45	11,52
		♂	4	4	6,6	8,9	7,53	15,58
		♀	1	1			9,8	38,16
		♂	2	2	9,4	9,7	9,55	39,11
		♀	1	1			12,6	50,31
25/9	vm	♂+♀	1	1			1,5	0,20
			4	4	2,5	2,6	2,56	0,87
		♀	2	2	3,6	3,7	3,65	3,18
		♀	3	3	4,2	5,3	4,76	6,26
		♀	4	4	5,7	6,8	6,18	12,96
		♂	6	6	5,5	6,6	6,17	12,11
		♀	1	1			10,0	50,57
8/10	vm	♂+♀	1	1			2,6	0,94
		♀	3	3	3,3	3,4	3,37	1,40
		♂	5	5	3,4	3,6	3,52	2,10
		♀	3	3	4,2	5,4	4,93	7,02
		♂	6	6	4,1	5,1	4,50	5,24
		♀	5	5	6,1	7,8	7,04	12,76
		♂	4	4	5,5	7,0	6,30	9,37
		♀	2	2	9,0	9,6	9,30	35,50
		♂	4	4	8,0	8,9	8,35	20,80
12/10	Raai L	♂	1	1			13,6	87,13
13/10	Raai C	♀	1	1			9,6	70,92
		♀	1	1			11,7	51,04
		♂	1	1			13,1	160,27
		♂	1	1			16,0	54,21
14/10	Raai F	♀	1	1			11,5	53,57
		♂	1	1			17,5	117,09
15/10	Raai J	♀	1	1			6,9	18,81
		♂	1	1			11,95	45,34
		♀	1	1			39,8	1300,57

datum	plaats	♂/♀	gevangen aantal	gewogen aantal	breedte carapax (mm)			gem. (mg) gewicht
					v. gewogen min.	gewogen max.	krabben gem.	
16/10	vm	♀	2	2	3,5	4,0	3,75	2,60
		♂	1	1			3,4	2,69
		♀	1	1			4,6	6,25
		♂	2	2	6,9	7,7	7,30	15,22
		♀	2	2	8,8	9,5	9,15	34,96
		♂	1	1			9,3	37,01
		♂	1	1			11,3	36,46
22/10	vm	♀	1	1			3,4	2,43
		♀	1	1			4,2	4,68
		♂	1	1			4,5	4,39
		♂	2	1			5,7	9,04
		♀	1	1			8,7	25,74
		♂	1	1			9,2	35,76
		♀	1	1			11,9	71,89
23/10	Mokbaai	♂+♀	1	1			2,5	1,18
		♂	1	1			3,7	2,09
		♀	5	4	4,6	4,8	4,70	2,92
		♂	2	2	4,6	5,4	5,00	4,30
		♀	2	2	7,1	7,8	7,45	11,51
		♂	5	5	5,6	7,5	6,36	11,92
		♂	1	1			8,8	32,97
		♀	2	2	12,0	12,8	12,40	87,76
26/10	Raai M	♀	1	1			8,3	31,78
		♂	1	1			11,9	78,93
		?	1					
		♀	1					
27/10	Raai B	♀	1	1			7,7	26,90
		♂	1	1			7,6	24,39
		♀	2	2	8,6	9,6	9,10	33,59
		♂	3	2	8,1	9,3	8,70	34,29
		♀	1	1			10,7	49,64
		♂	1	1			11,8	52,52
		♀	1	1			17,5	189,93
		♂	1	1			±15	110,33

datum	plaats	♂/♀	gevangen aantal	gewogen aantal	breedte carapax(mm) v. gewogen krabben			gem. (mg) gewicht
					min.	max.	gem.	
28/10	Raai E	♀	1	1			5,2	8,10
		♀	1	1			5,8	6,64
		♀	4	4	8,2	11,0	9,38	40,65
		♂	2	2	8,0	8,0	8,00	21,72
		♀	1					
		♂	1	1			17,3	197,19
		♀	1	1			17,0	106,50
		♂	1	1			19,1	208,42
29/10	Raai G	♂+♀	2	2	2,5	2,7	2,60	0,93
		♀	6	6	3,2	4,0	3,67	2,46
		♂	6	6	3,2	3,9	3,40	2,11
		♀	3	3	4,3	5,4	4,70	5,28
		♂	6	6	4,4	5,4	4,80	4,00
		♀	1	1			6,1	8,09
		♂	4	4	5,6	7,9	6,98	13,50
		♂	1	1			9,5	22,02
		♂	1	1			12,0	66,48
		30/10	Raai H	♀	1	1		
♀	1			1			7,2	15,90
♂	1			1			7,3	20,18
♀	3			3	8,1	10,1	8,97	32,50
♀	1			1			12,0	49,73
♂	1			1			12,1	70,27
♀	1			1			17,6	196,99
♂	1			1			17,0	149,66
2/11	Raai K	♀	1	1			17,8	169,38
4/11	Raai N	♂+♀	1	1			2,7	1,01
		♀	2	2	3,3	3,4	3,35	1,87
		♀	2	2	5,0	5,3	5,15	4,95
		♂	1	1			4,4	5,00
		♂	9	8	5,5	6,7	5,90	8,93
16/11	vm	♂	1	1			3,6	2,99
		♀	1	1			4,3	4,77
		♂	3	3	4,3	4,5	4,40	5,23
		♀	1	1			5,8	11,43

datum	plaats	♂/♀	gevangen aantal	gewogen aantal	breedte carapax (mm)			gem. (mg) gewicht
					v. gewogen min.	gewogen max.	krabben gem.	
16/11	vm	♂	2	2	5,8	5,8	5,80	10,24
		♂	1	1			8,2	28,61
		♀	1	1			10,1	43,91



BALGZAND

Schaal 1 : 75.000

3 fig. 1

- |— raaien
- 1,00m. onder N.A.P.
- - - 0,25 m. onder N.A.P.
- grens niet langs hoogtelijn
- vm = vaste monsterplaats

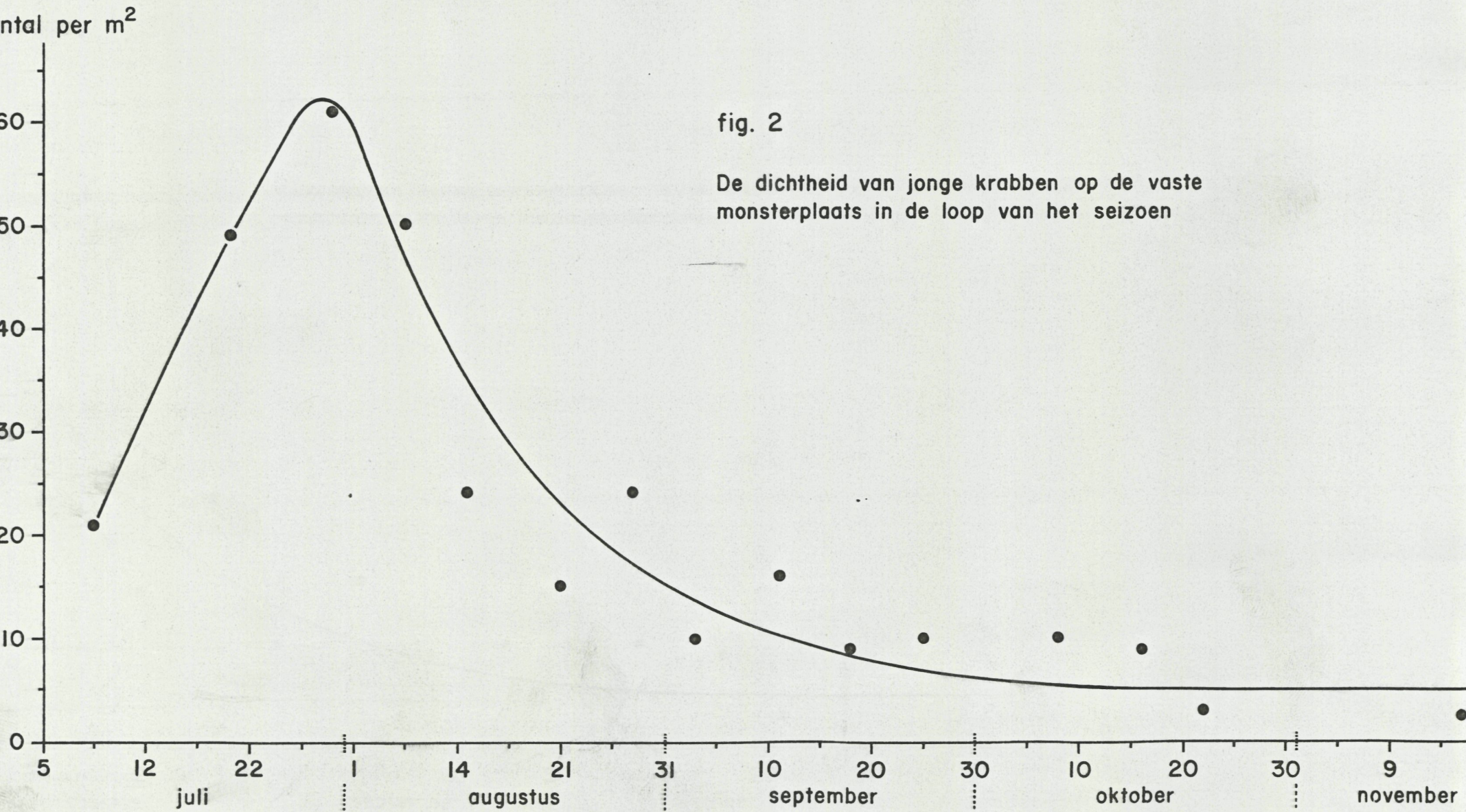


fig.3 De aantalsafname logaritmicch uitgezet tegen de tijd van het jaar

aantal per m²

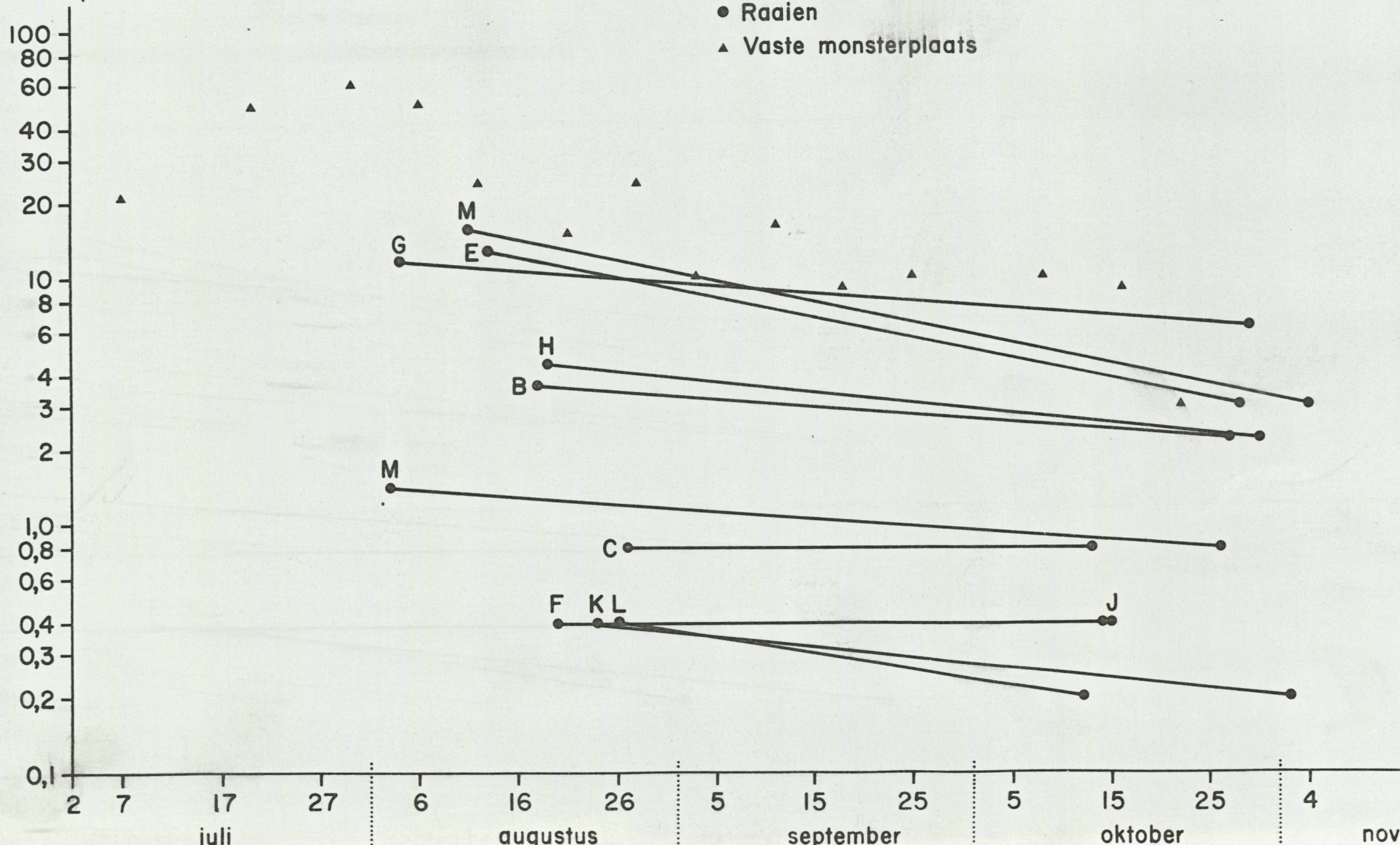
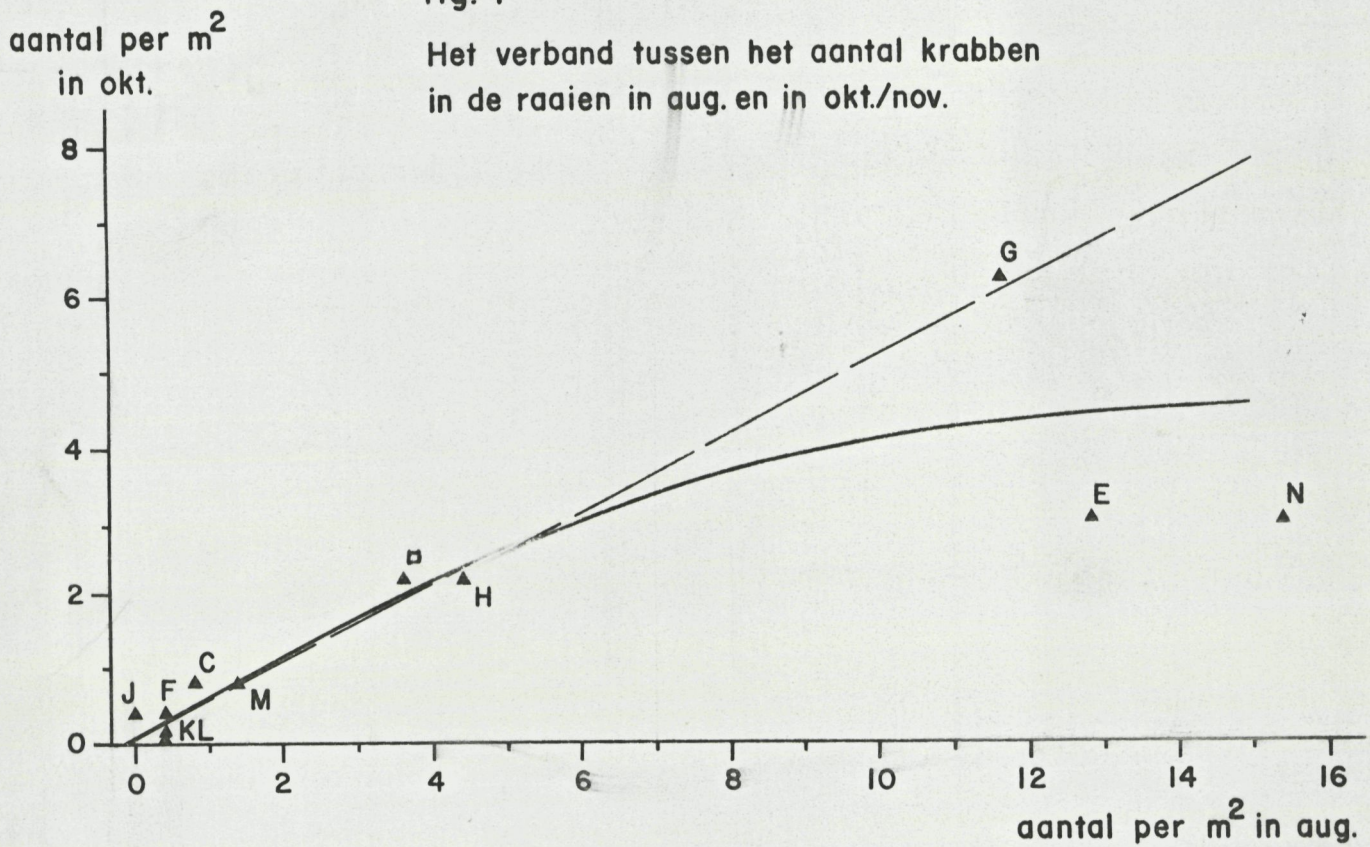


fig. 4

Het verband tussen het aantal krabben in de raaien in aug. en in okt./nov.

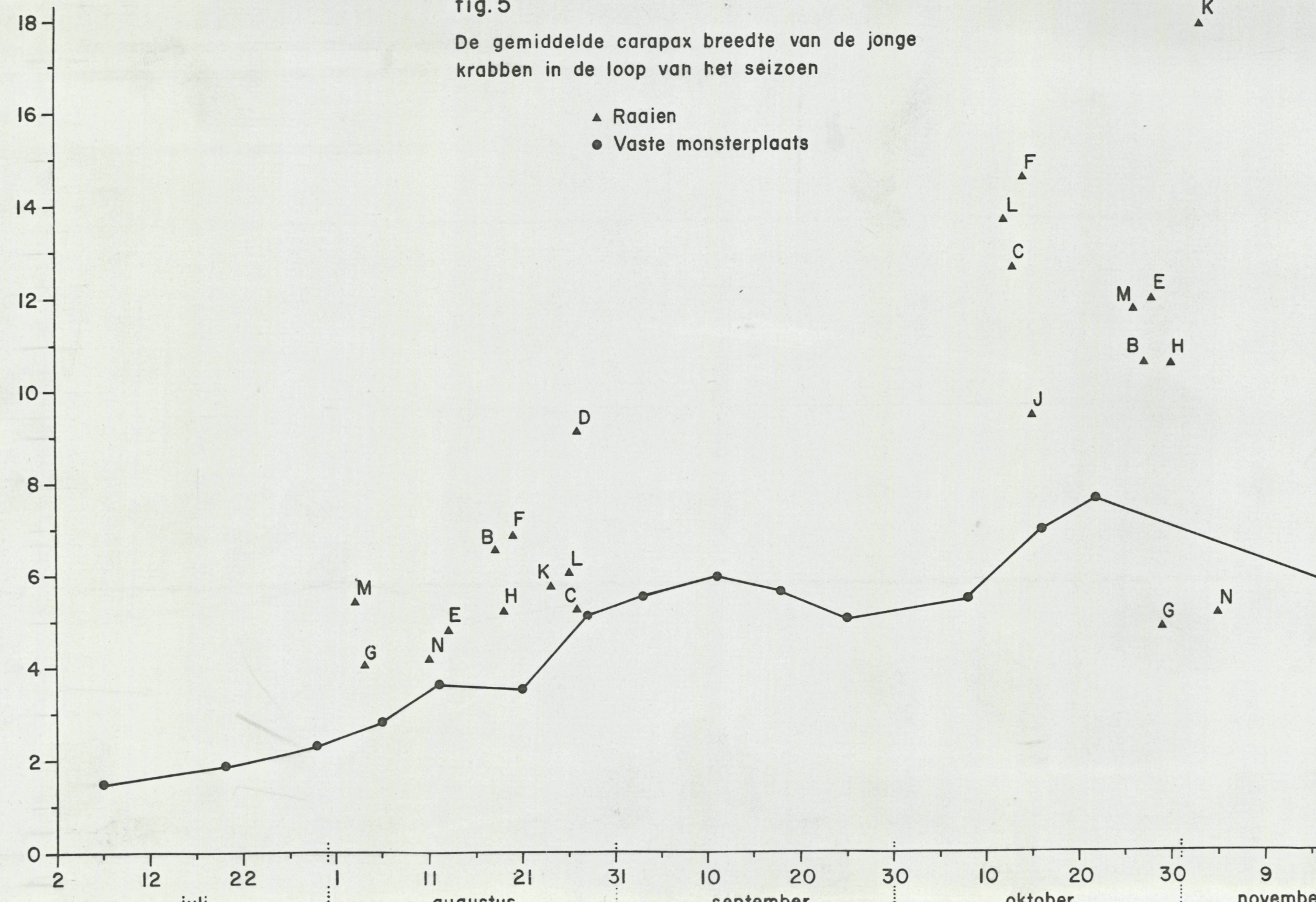


gem. breedte in mm

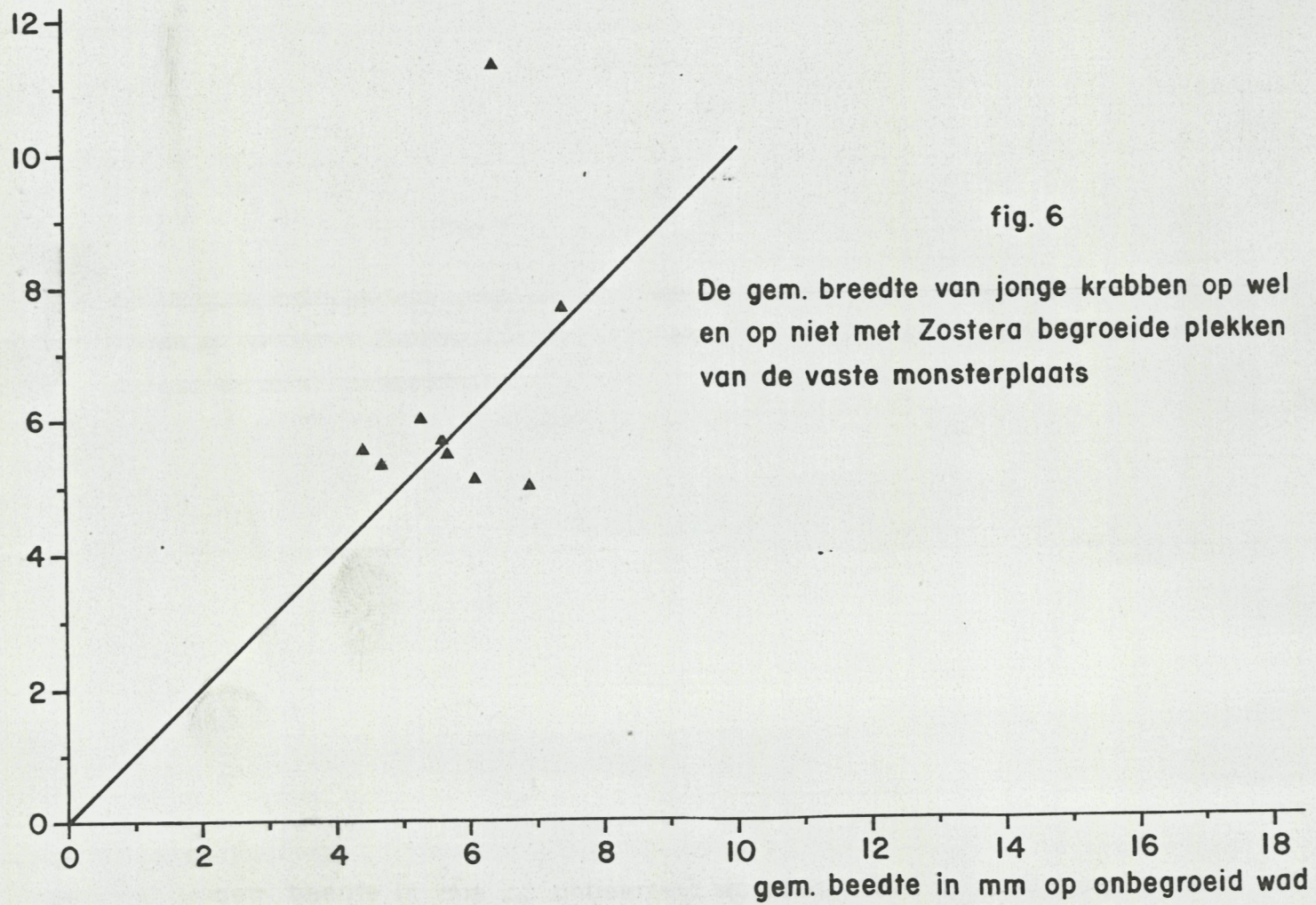
fig.5

De gemiddelde carapax breedte van de jonge krabben in de loop van het seizoen

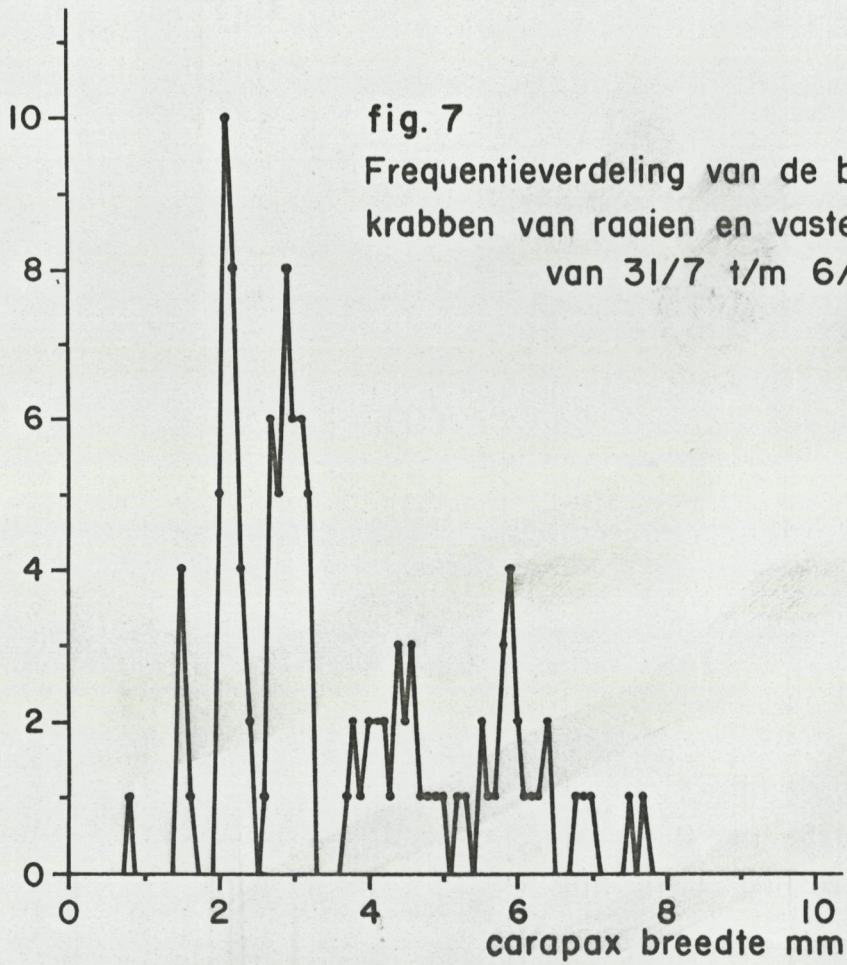
- ▲ Raaien
- Vaste monsterplaats



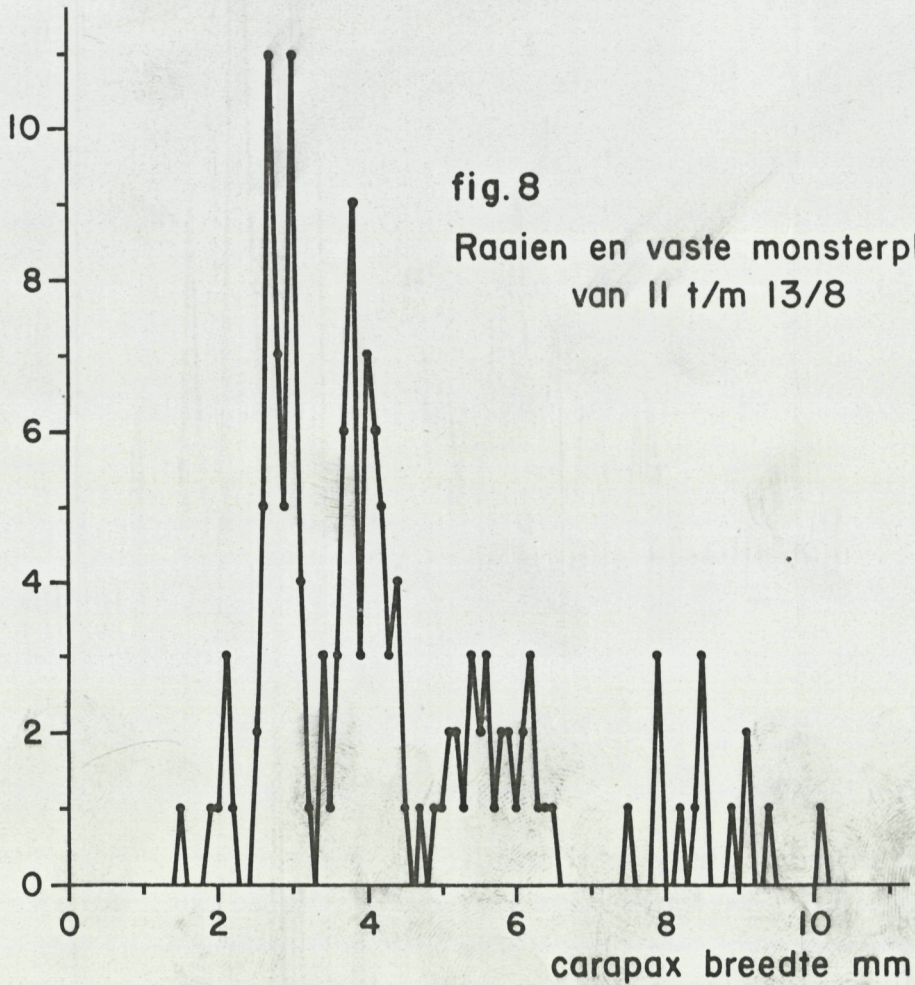
gem. breedte in mm
op begroeid wad



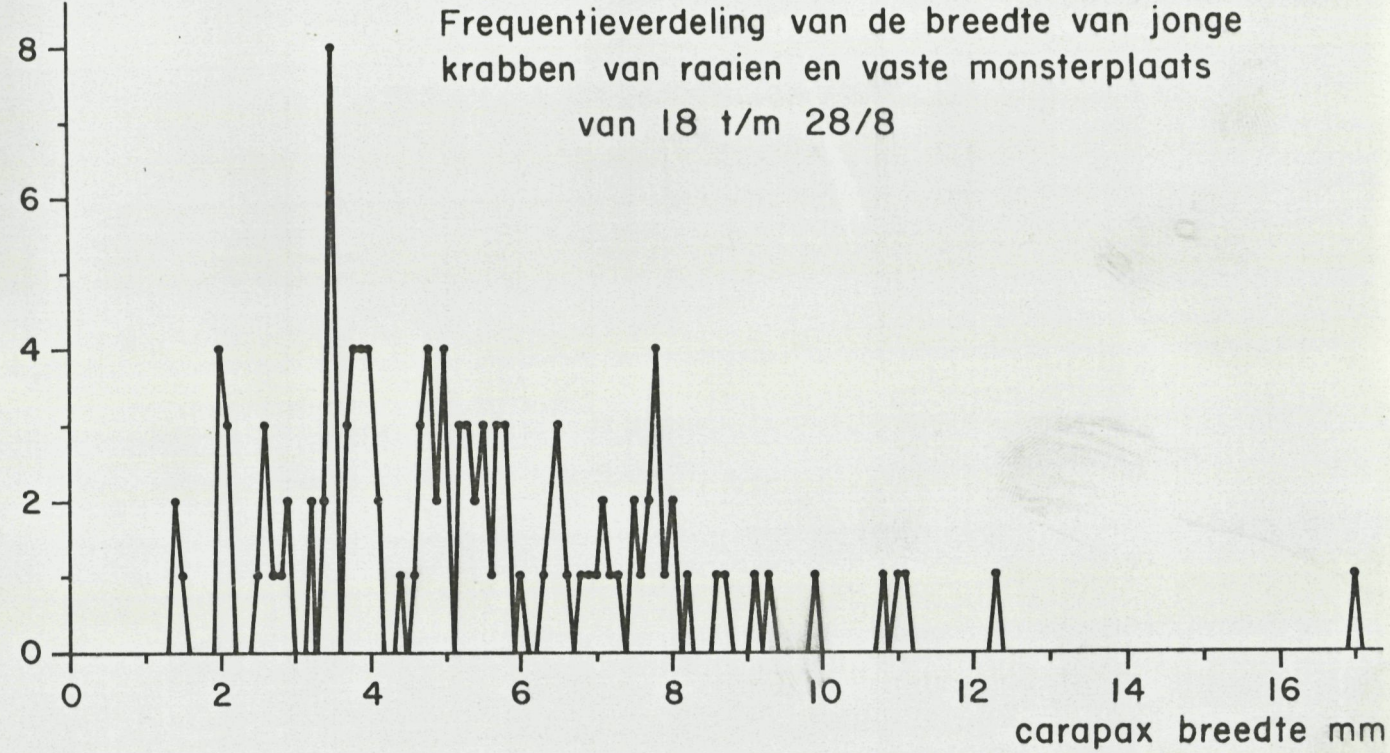
Aantal



Aantal



Aantal



Aantal

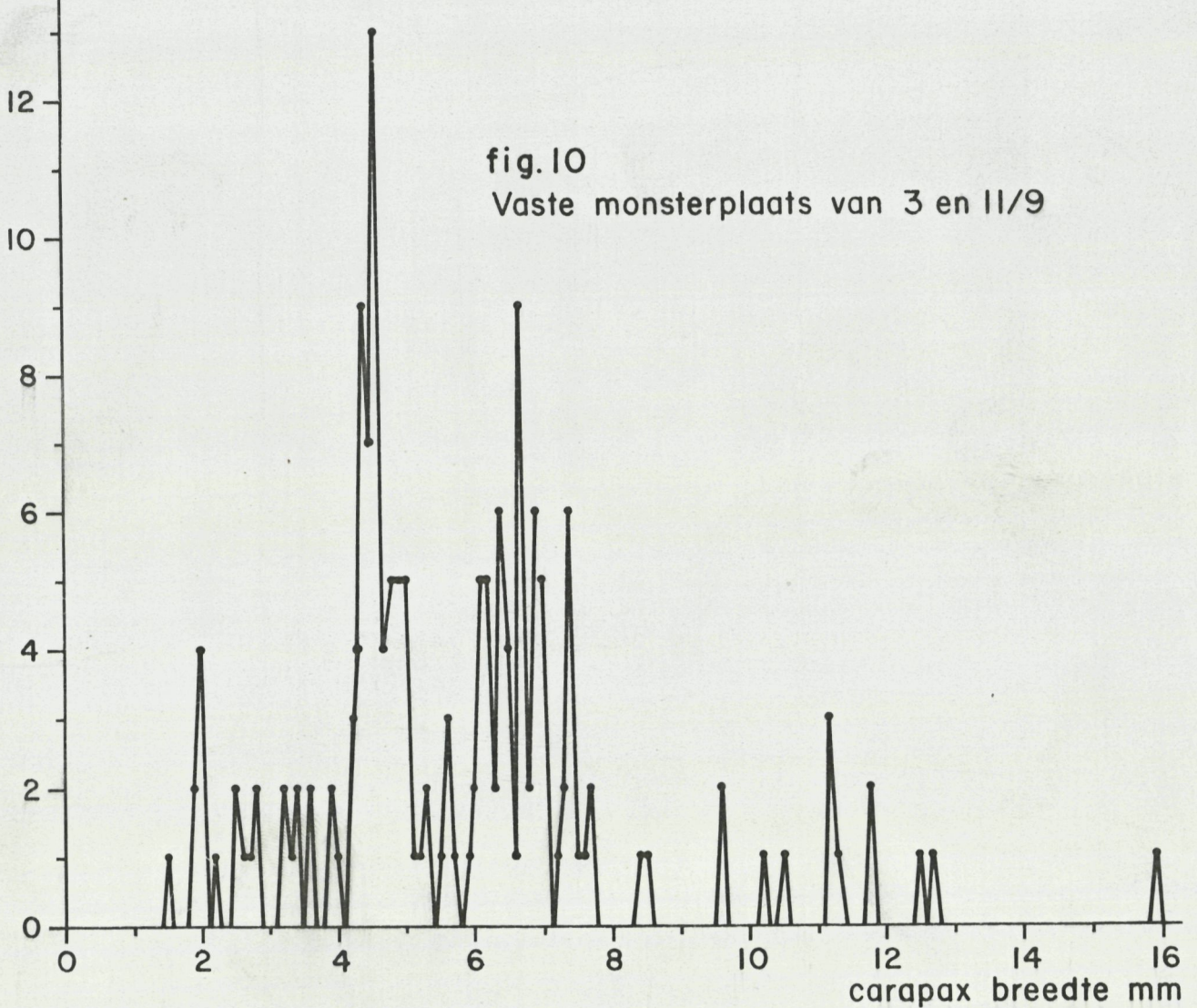
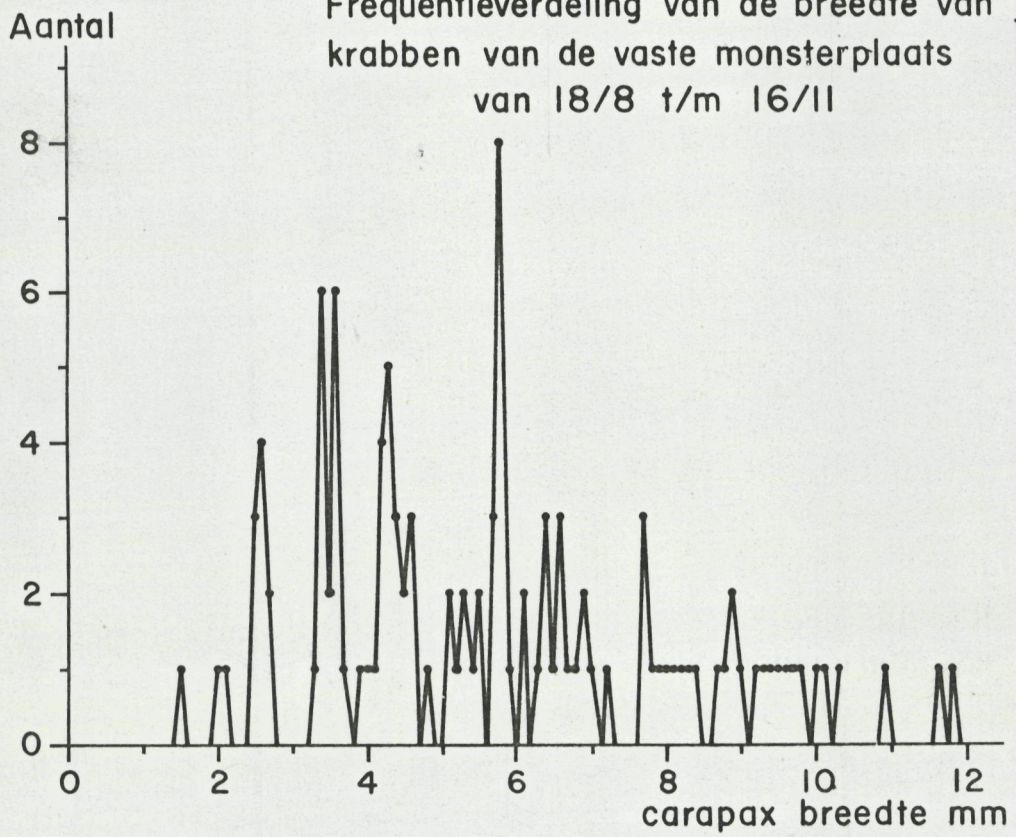


fig. II

Frequentieverdeling van de breedte van jonge
krabben van de vaste monsterplaats
van 18/8 t/m 16/11



Aantal

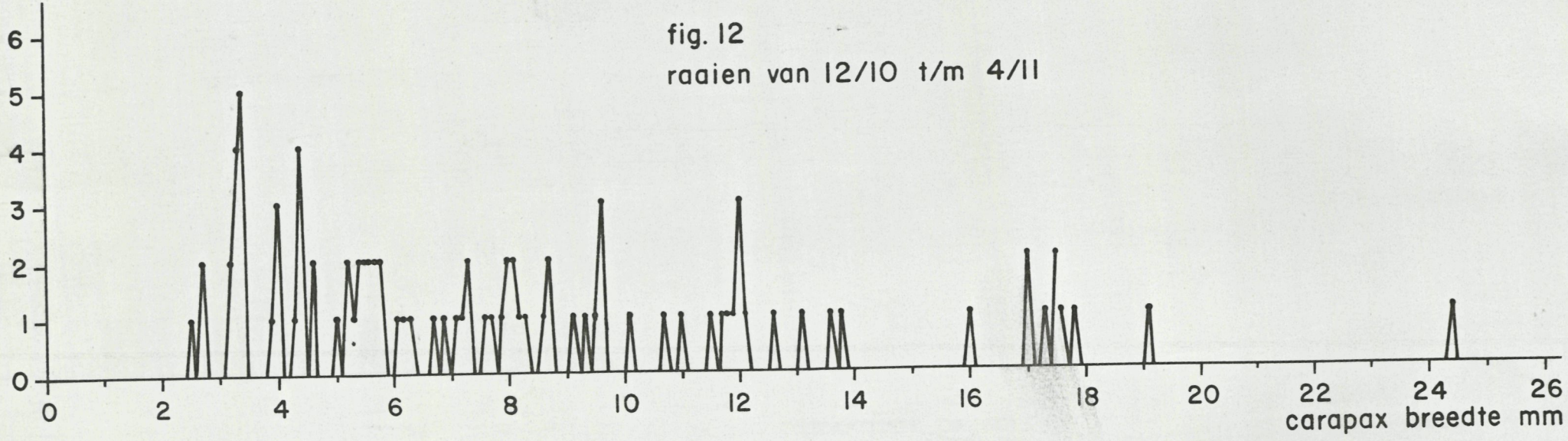


fig. 13

Waarschijnlijkheidsanalyse voor 31 juli t/m 6 aug.

Carapax breedte in mm

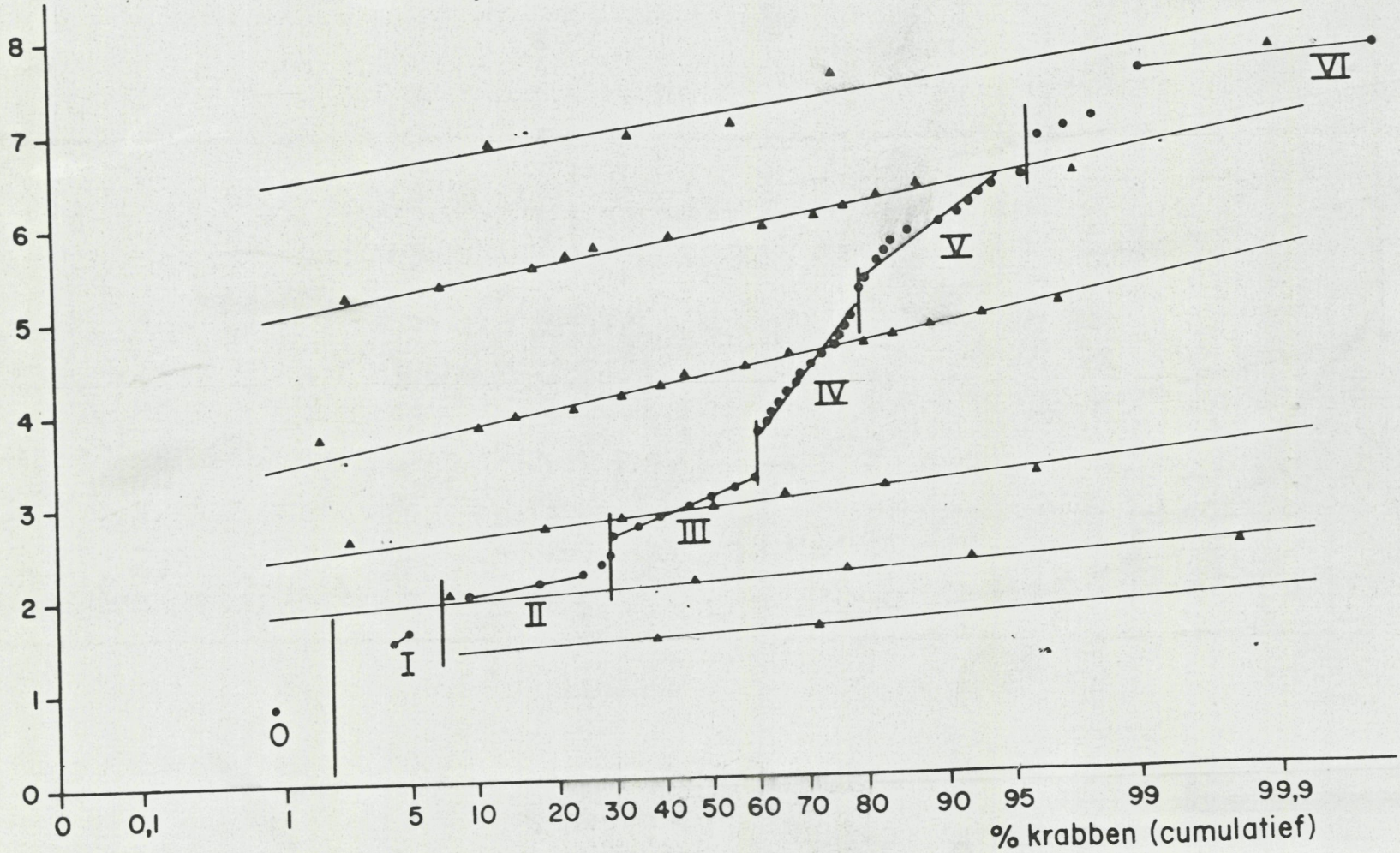
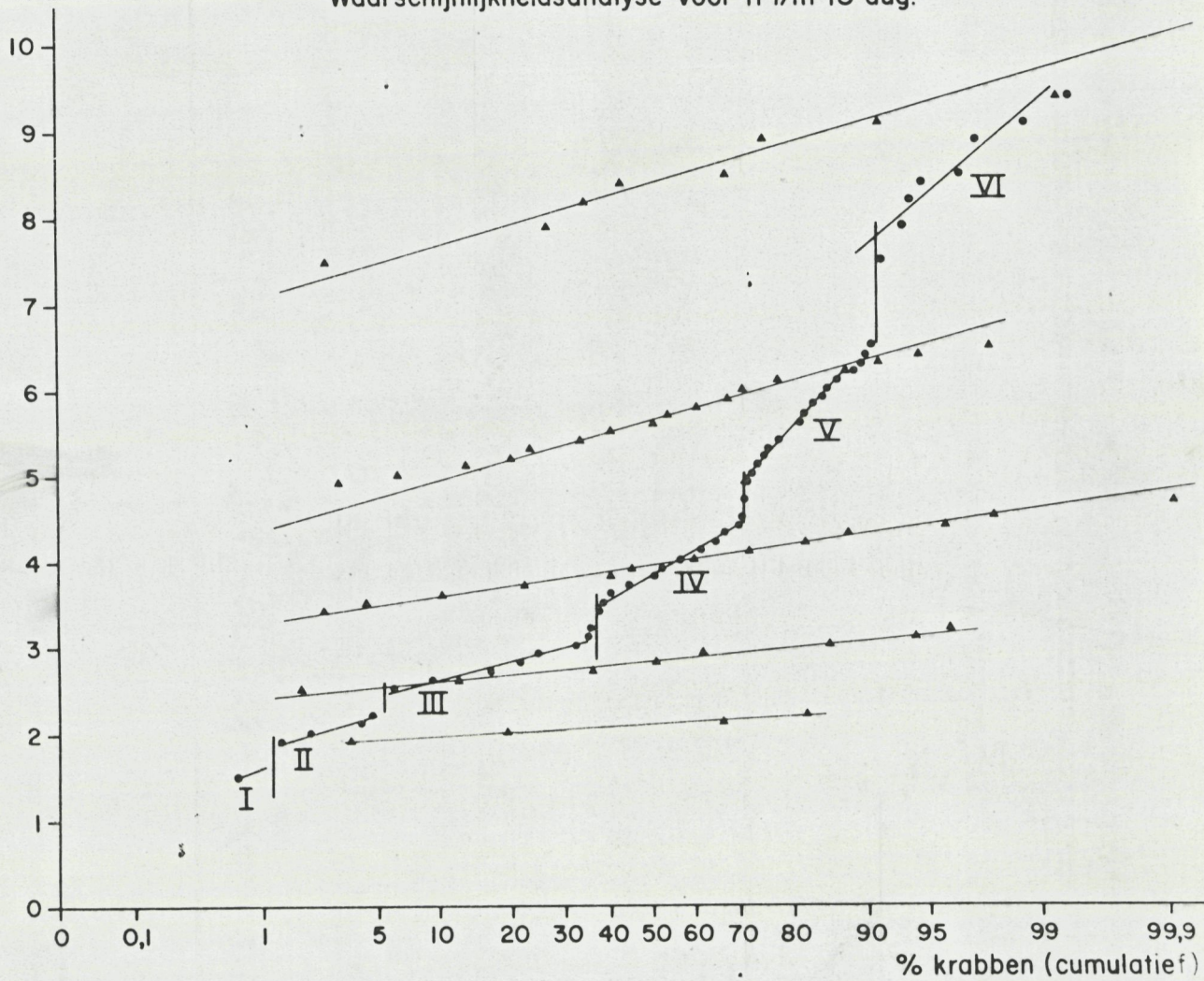


fig. 14

Waarschijnlijkheidsanalyse voor 11 t/m 13 aug.

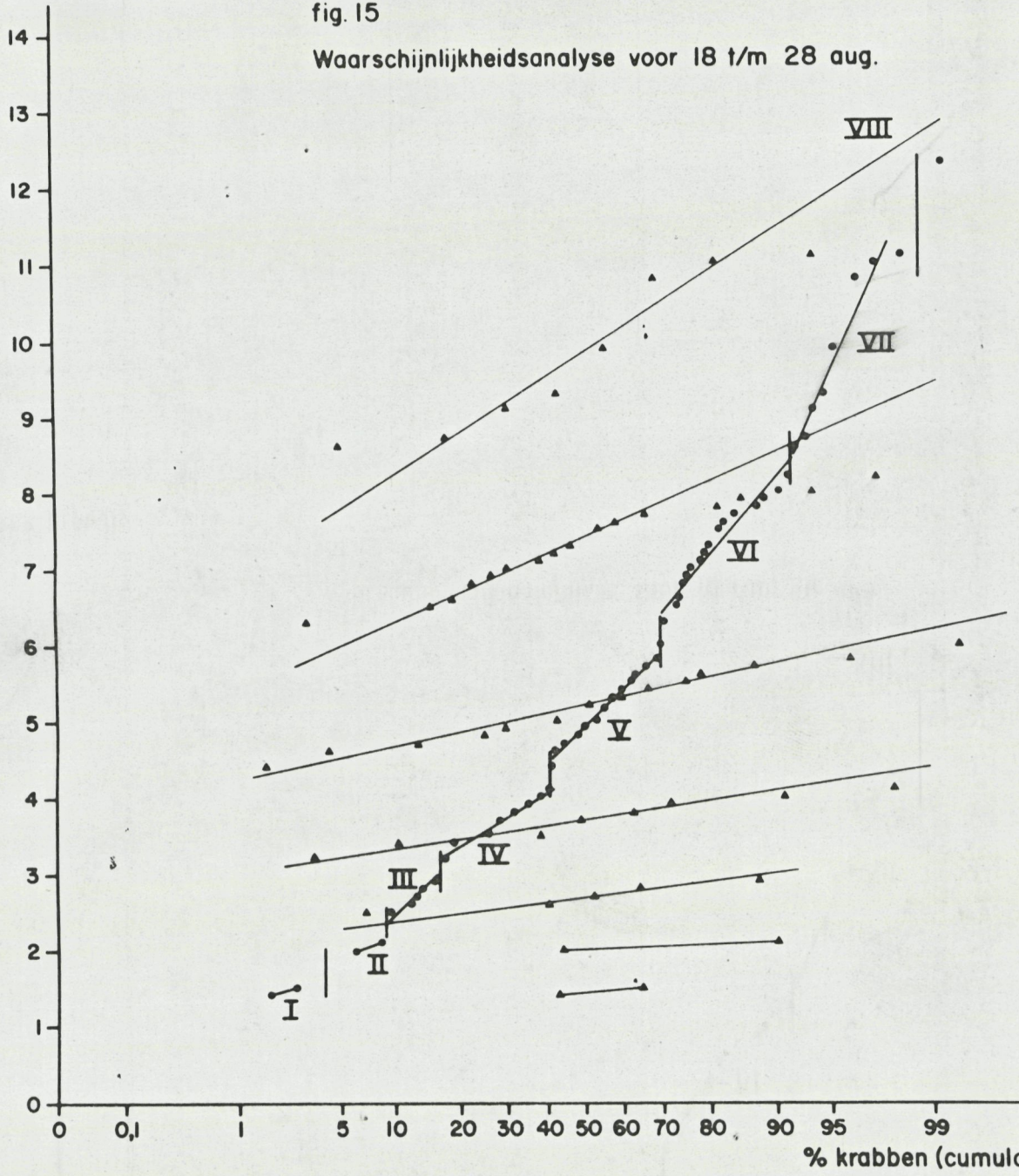
Carapax breedte in mm



Carapax breedte in mm

fig. 15

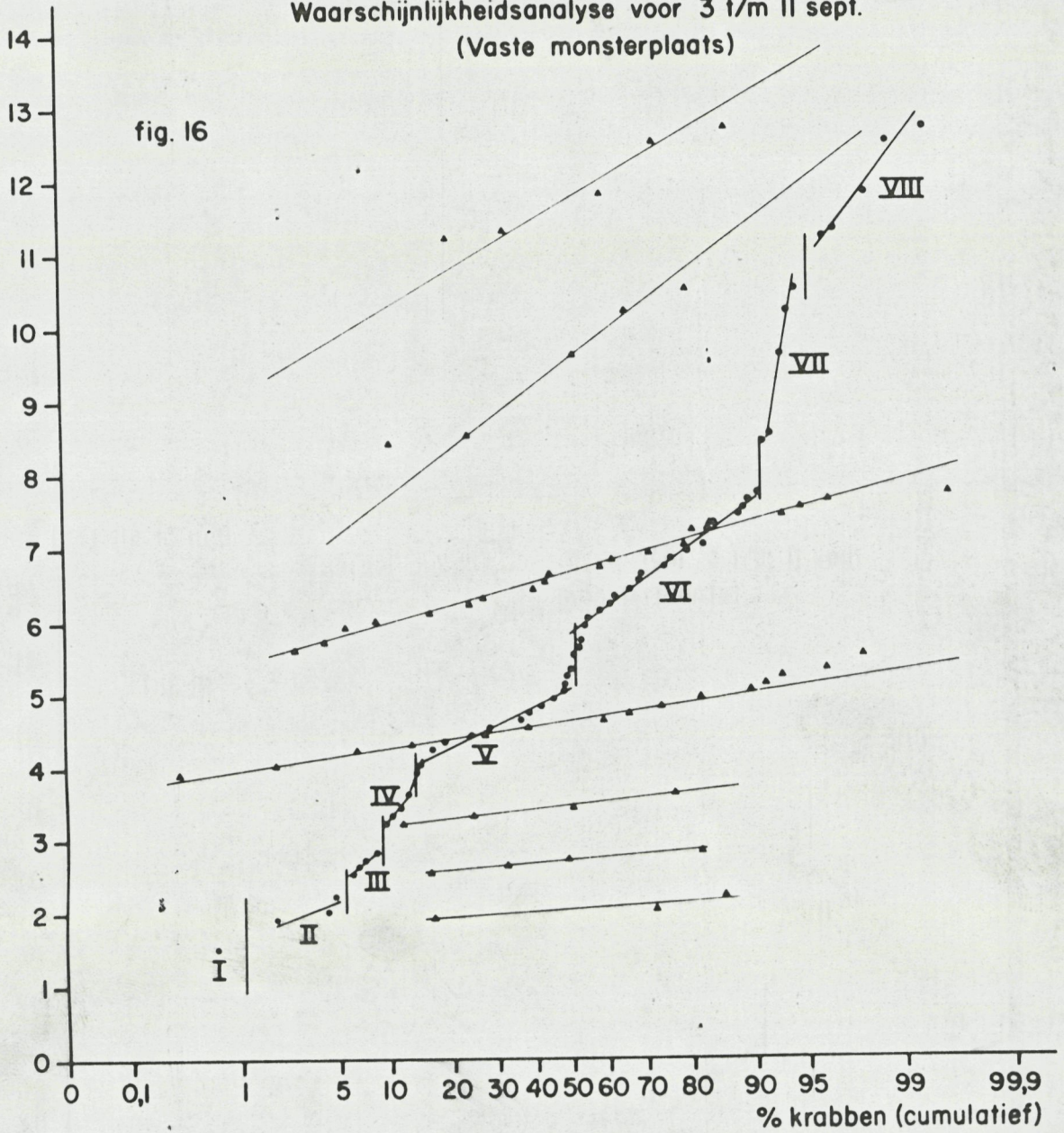
Waarschijnlijkheidsanalyse voor 18 t/m 28 aug.



Carapax breedte in mm

Waarschijnlijkheidsanalyse voor 3 t/m 11 sept.
(Vaste monsterplaats)

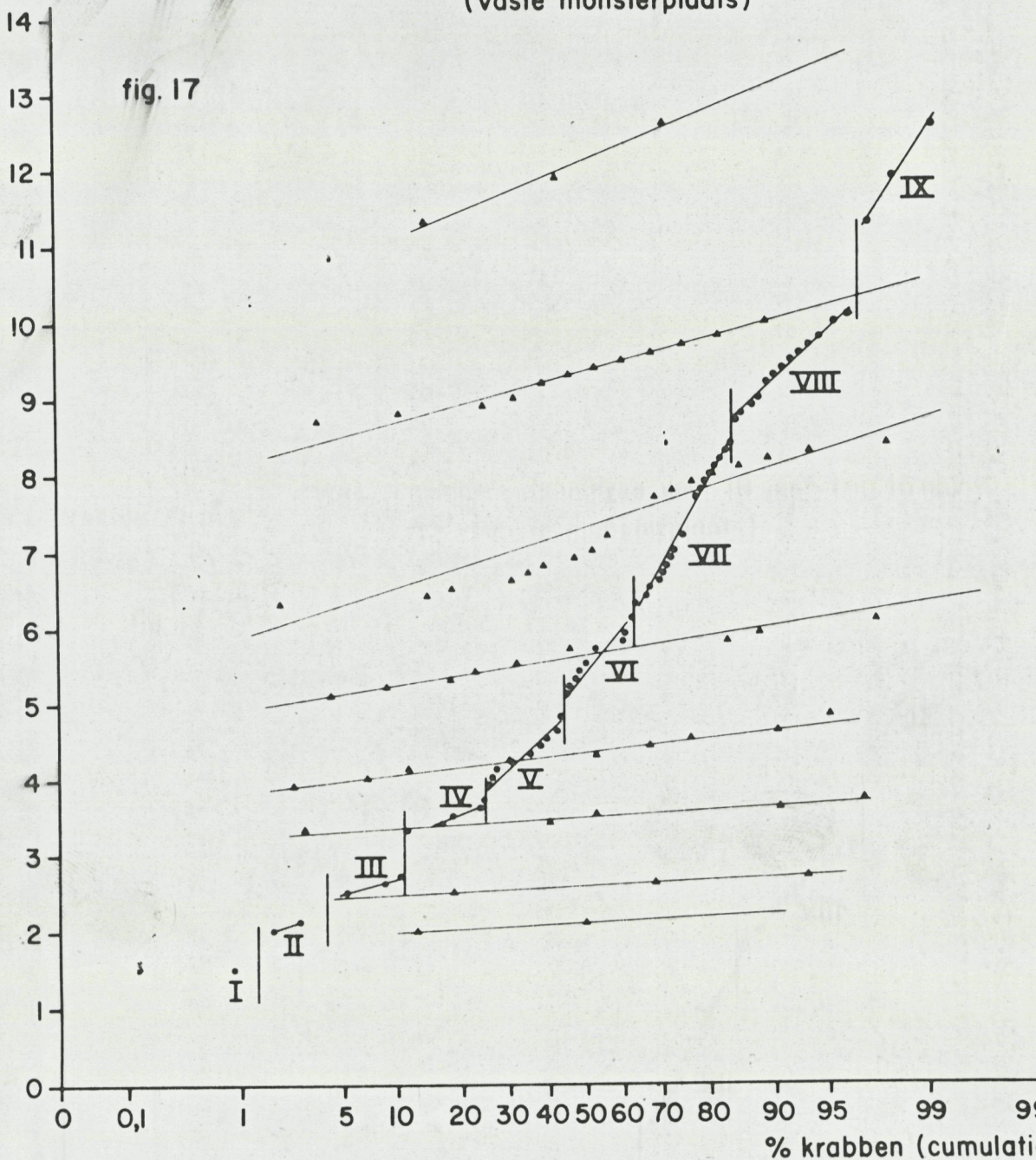
fig. 16



Carapax breedte in mm

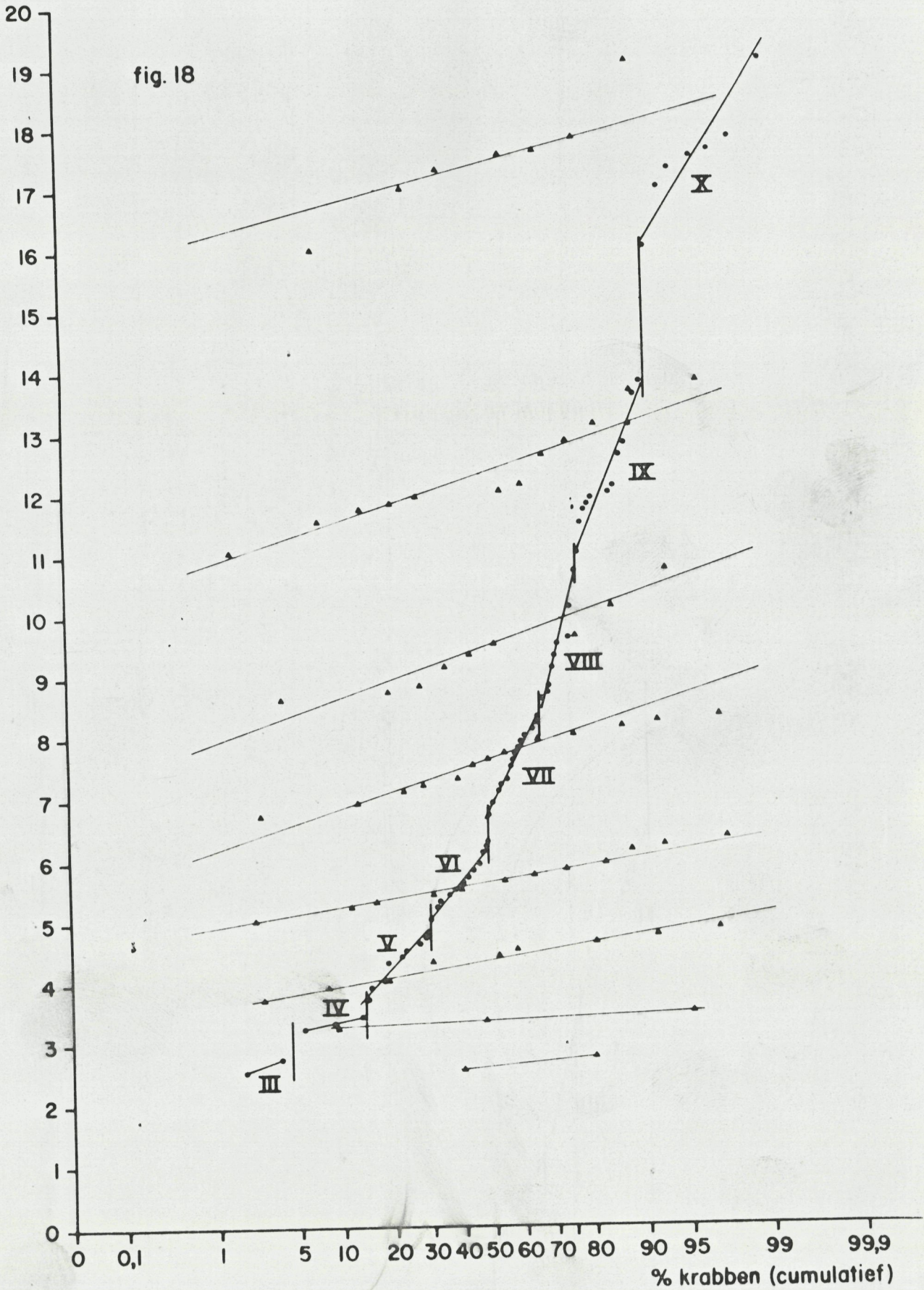
Waarschijnlijkheidsanalyse voor 18 sept. t/m 16 nov.
(Vaste monsterplaats)

fig. 17



Waarschijnlijkheidsanalyse voor 12 okt. t/m 4 nov.
(Raaien en Mokbaai)

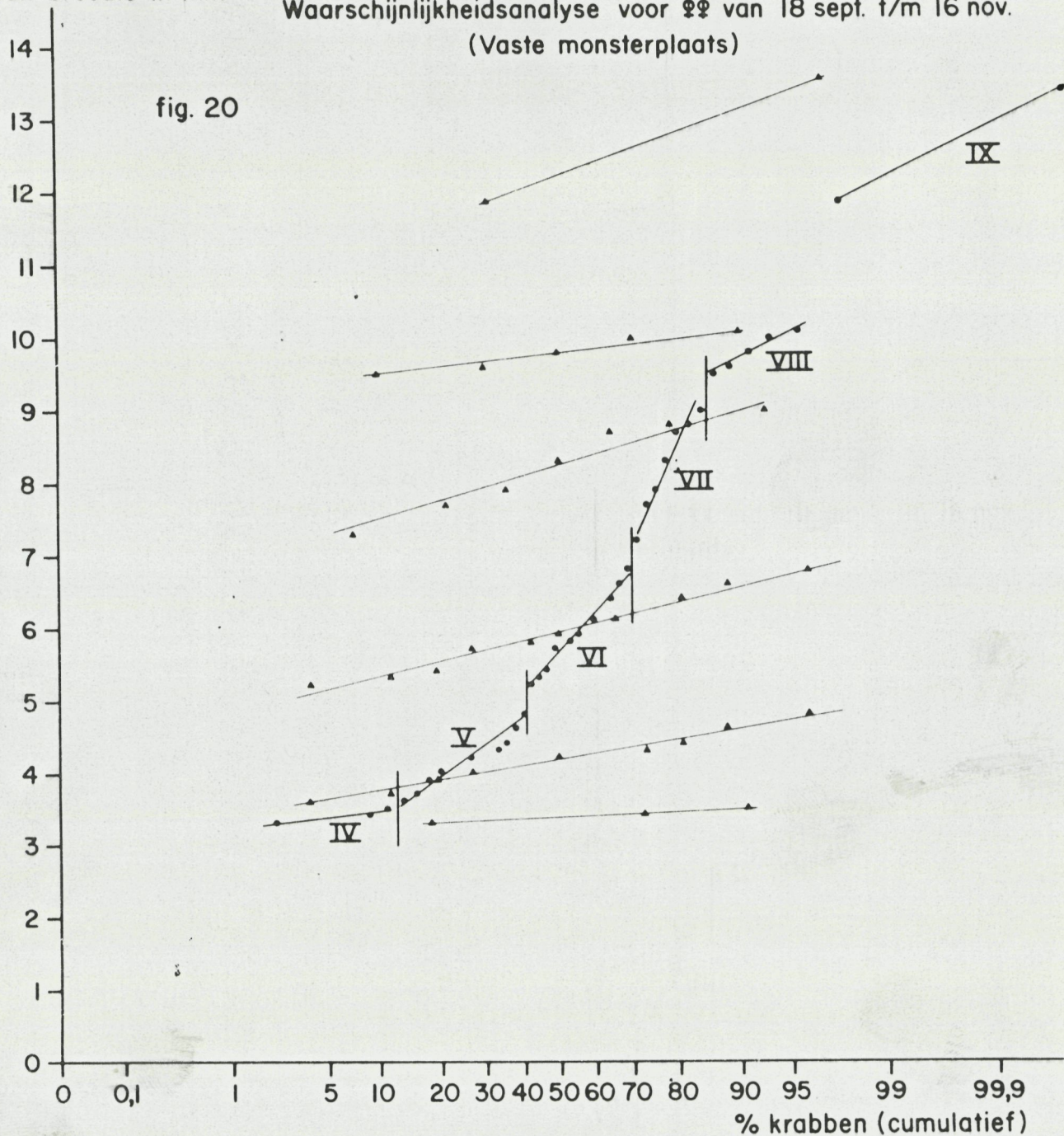
Carapax breedte in mm



Carapax breedte in mm

Waarschijnlijkheidsanalyse voor ♀♀ van 18 sept. t/m 16 nov.
(Vaste monsterplaats)

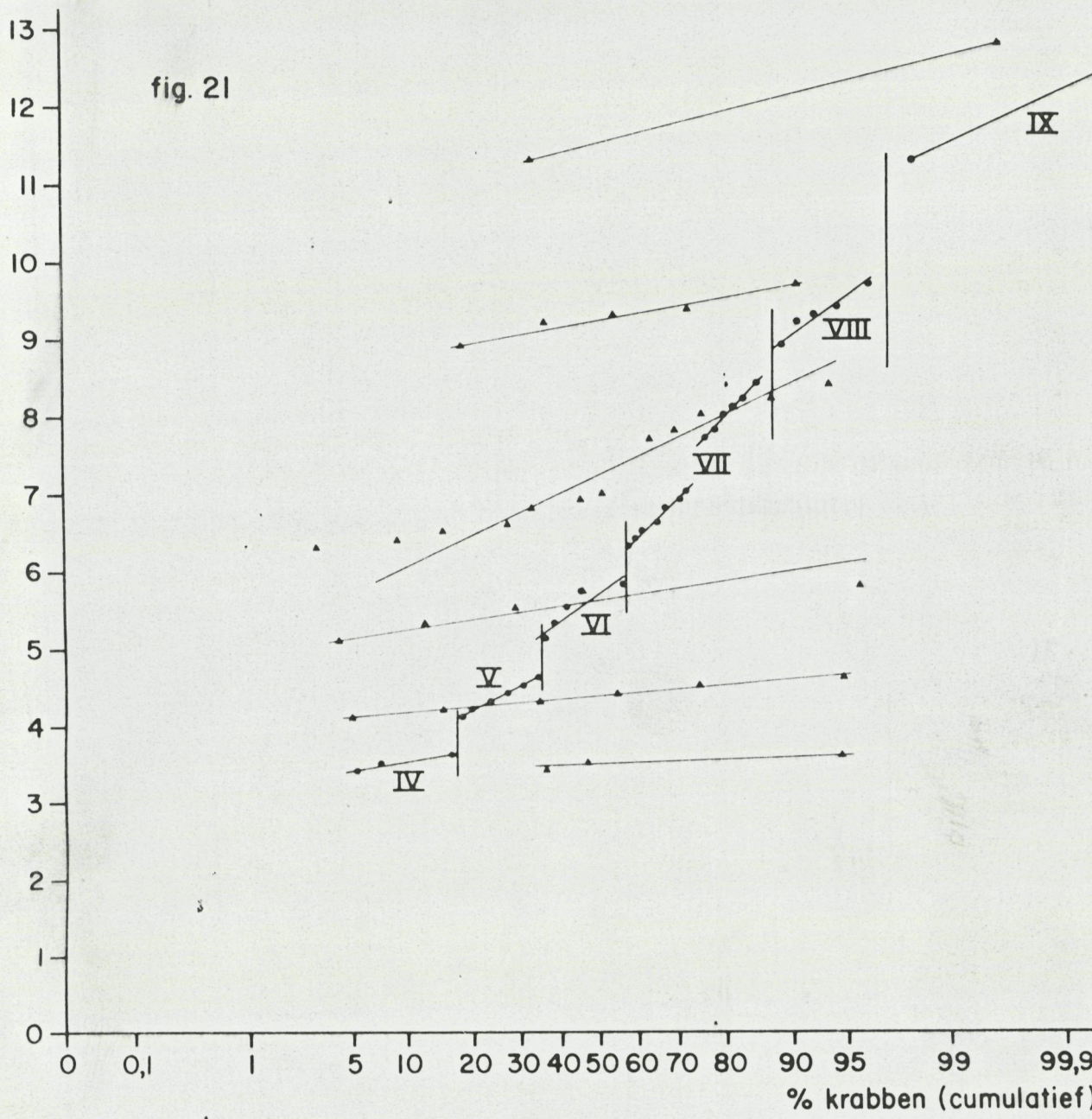
fig. 20



Waarschijnlijkheidsanalyse voor ♂♂ van 18 sept. t/m 16 nov
 (Vaste monsterplaats)

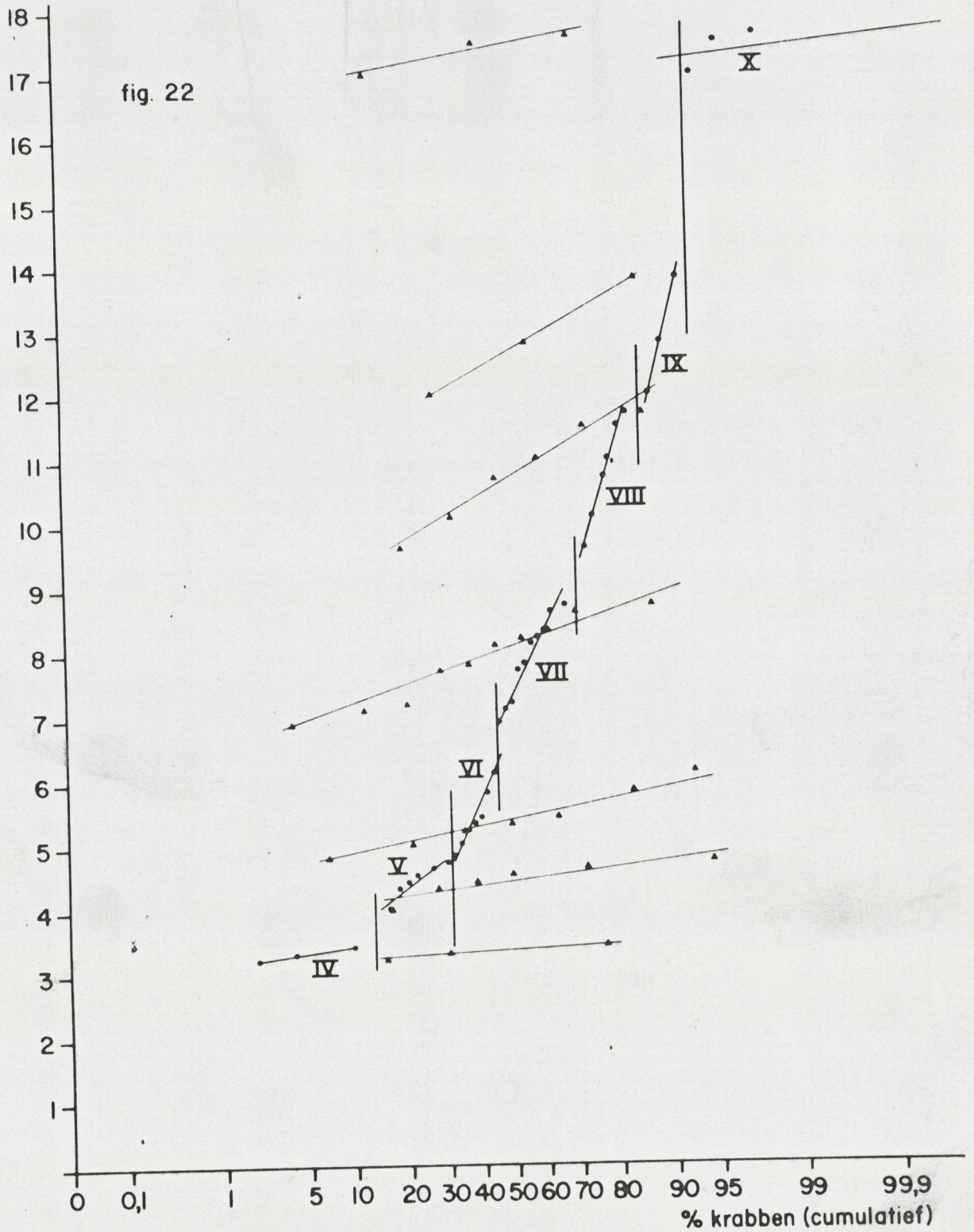
Carapax breedte in mm

fig. 21



Waarschijnlijkheidsanalyse voor ♀♀ van 12 okt. t/m 4 nov.
(Raaien en Mokbaai)

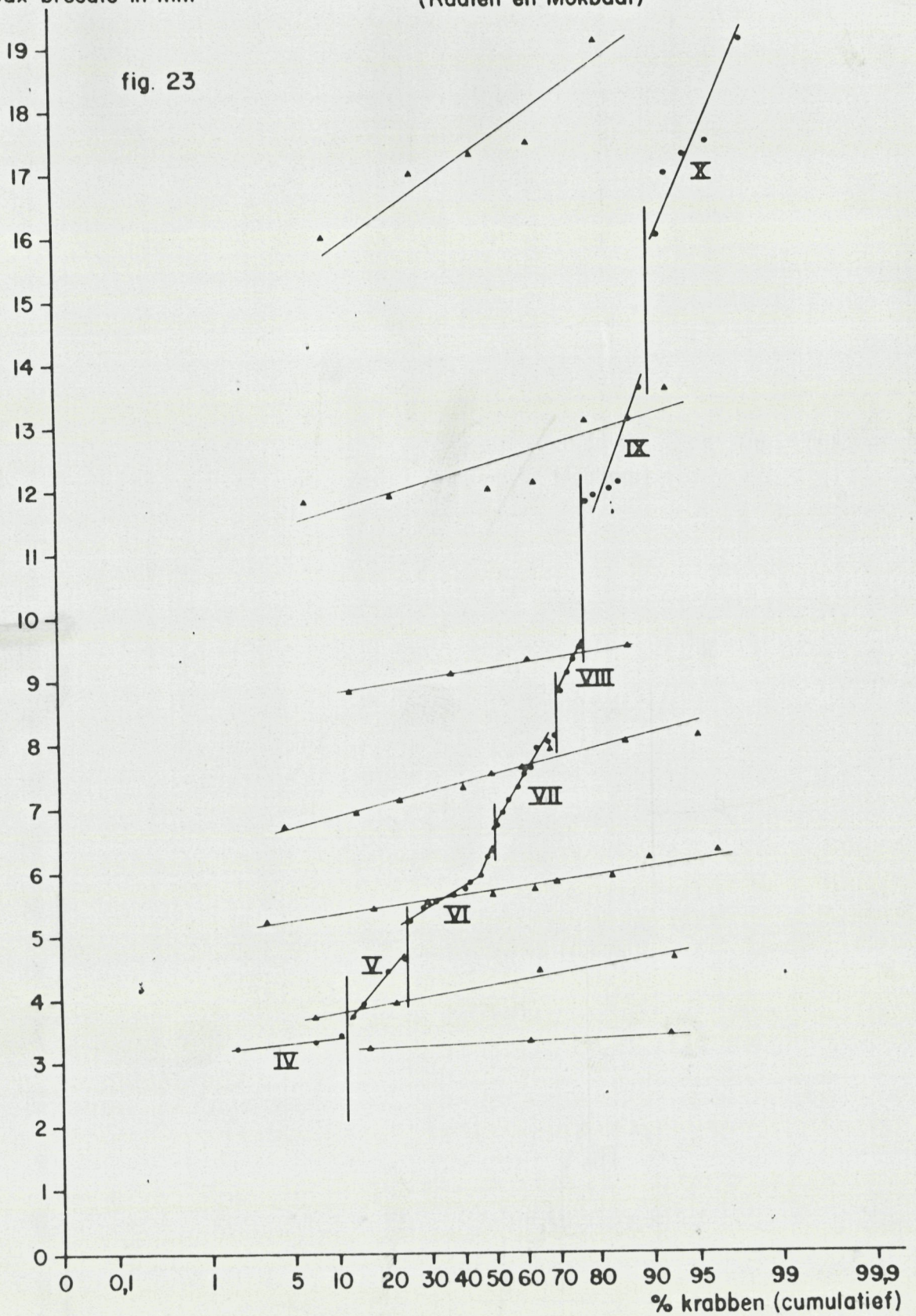
Carapax breedte in mm



Waarschijnlijkheidsanalyse voor $\delta\delta$ van 12 okt. t/m 4 nov.
(Raaien en Mokbaai)

Carapax breedte in mm

fig. 23



gewicht (mgr)

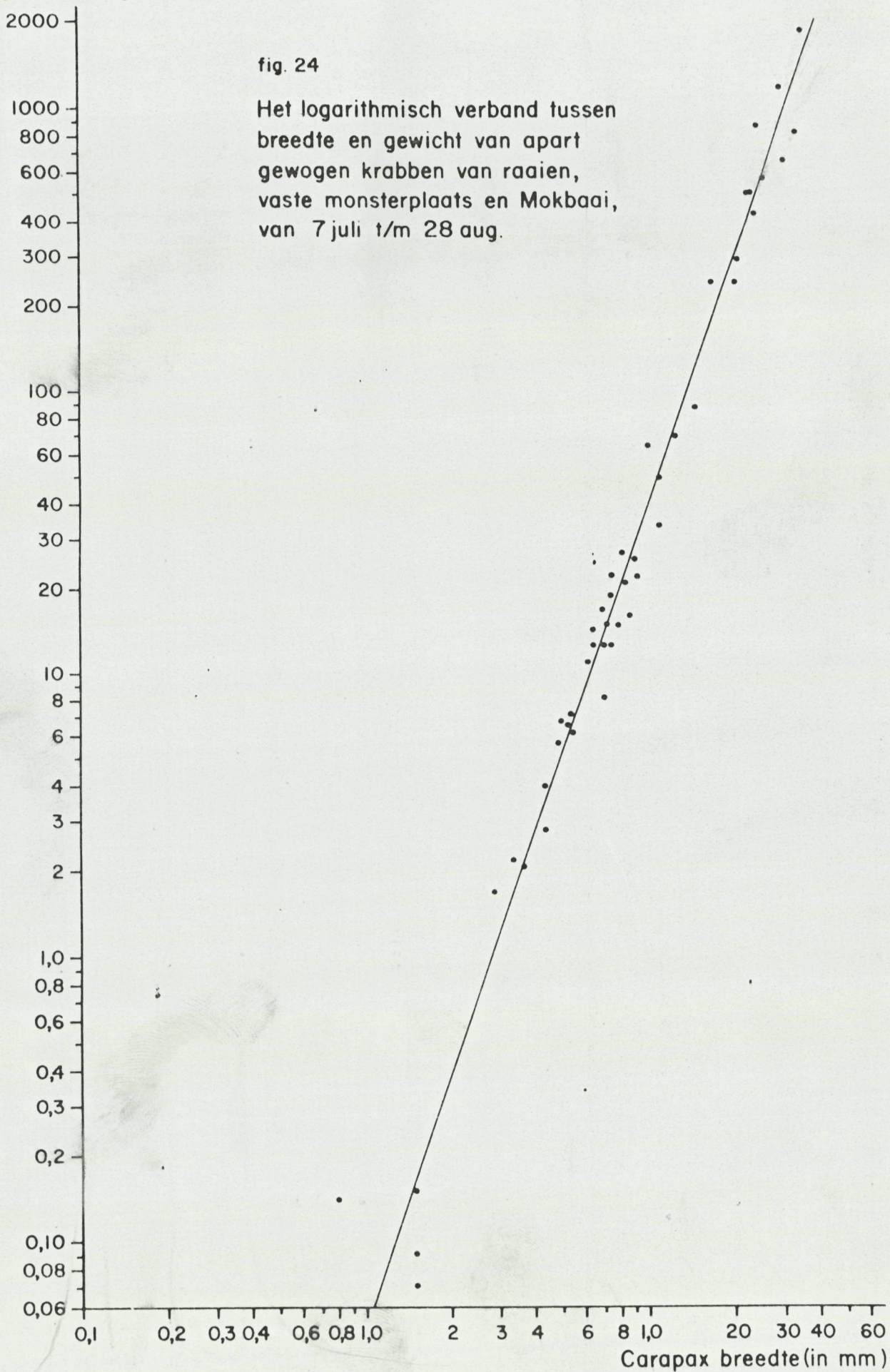


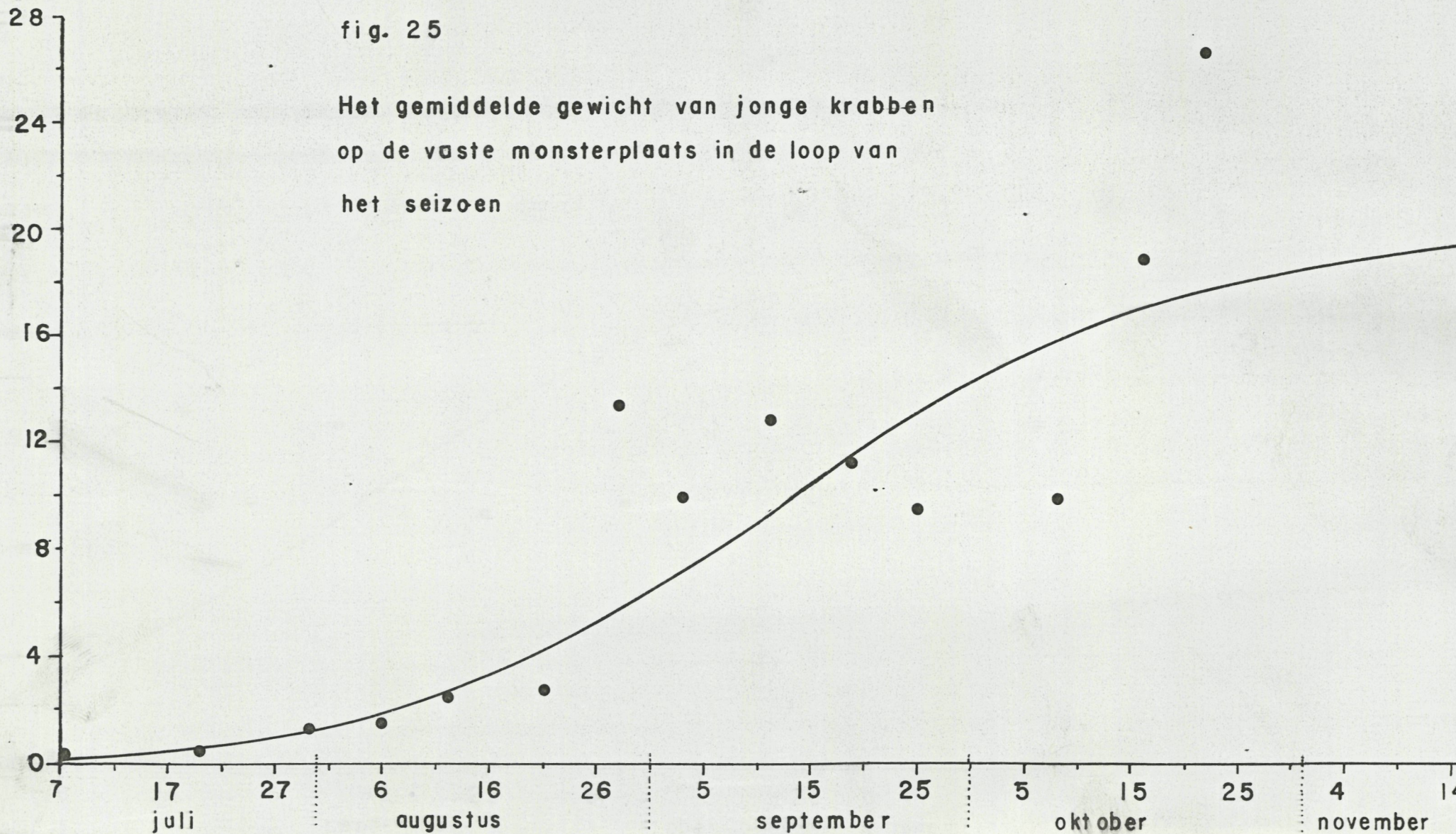
fig. 24

Het logaritmisch verband tussen breedte en gewicht van apart gewogen krabben van raaien, vaste monsterplaats en Mokbaai, van 7 juli t/m 28 aug.

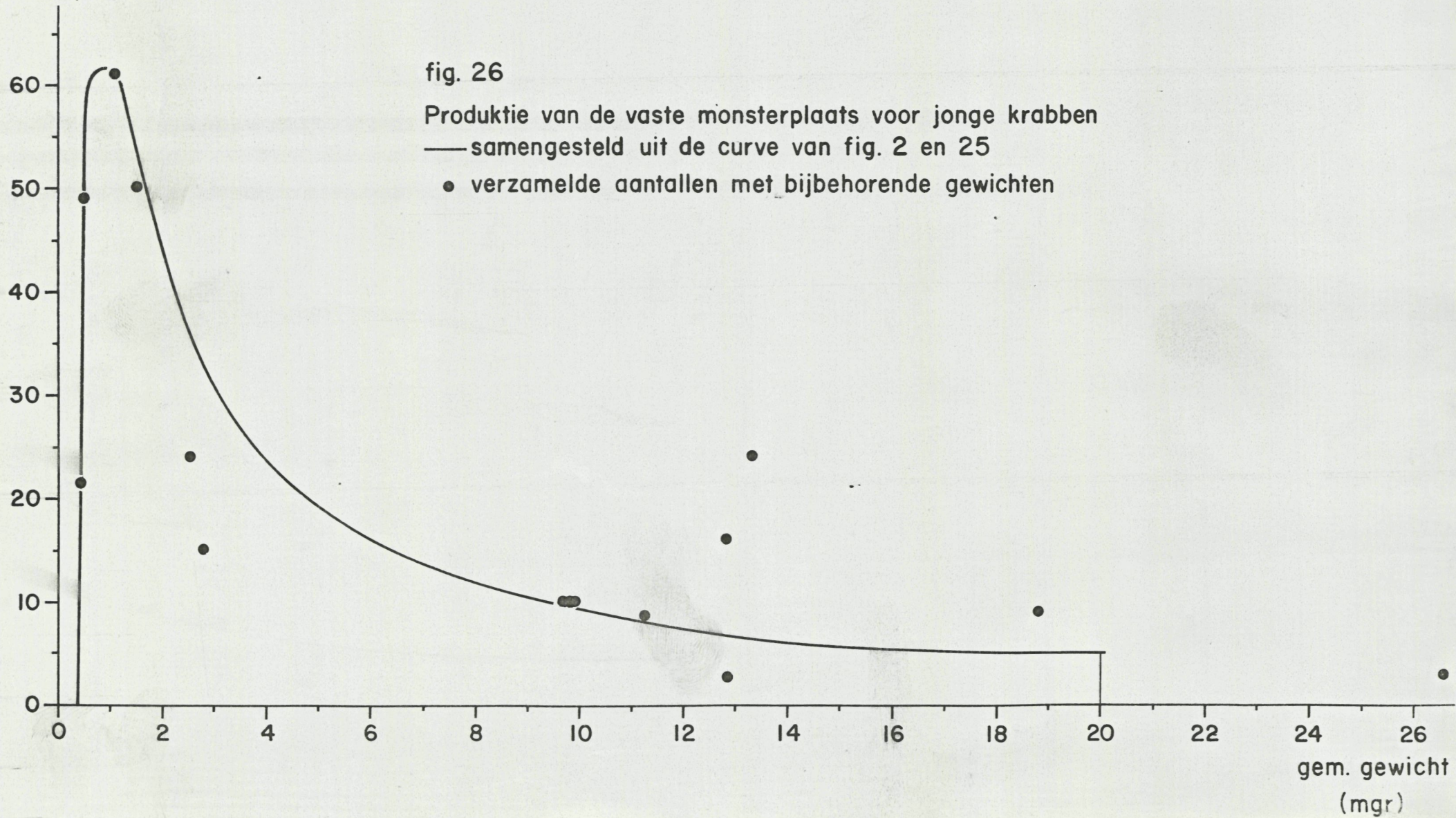
gem. gewicht (mg)

fig. 25

Het gemiddelde gewicht van jonge krabben
op de vaste monsterplaats in de loop van
het seizoen



Aantal per m²



aantal per m²

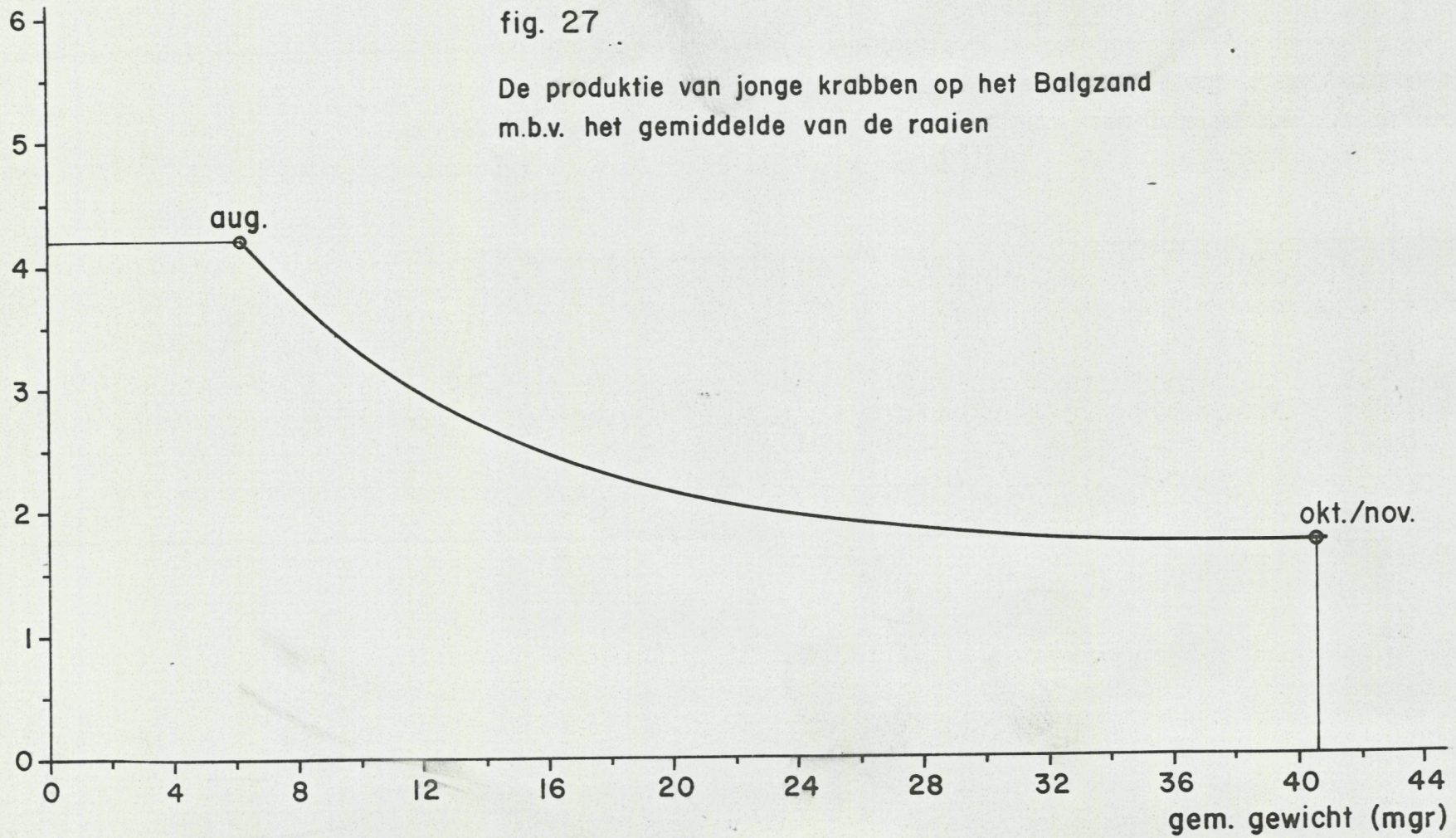


fig. 27

De produktie van jonge krabben op het Balgzand
m.b.v. het gemiddelde van de raaien

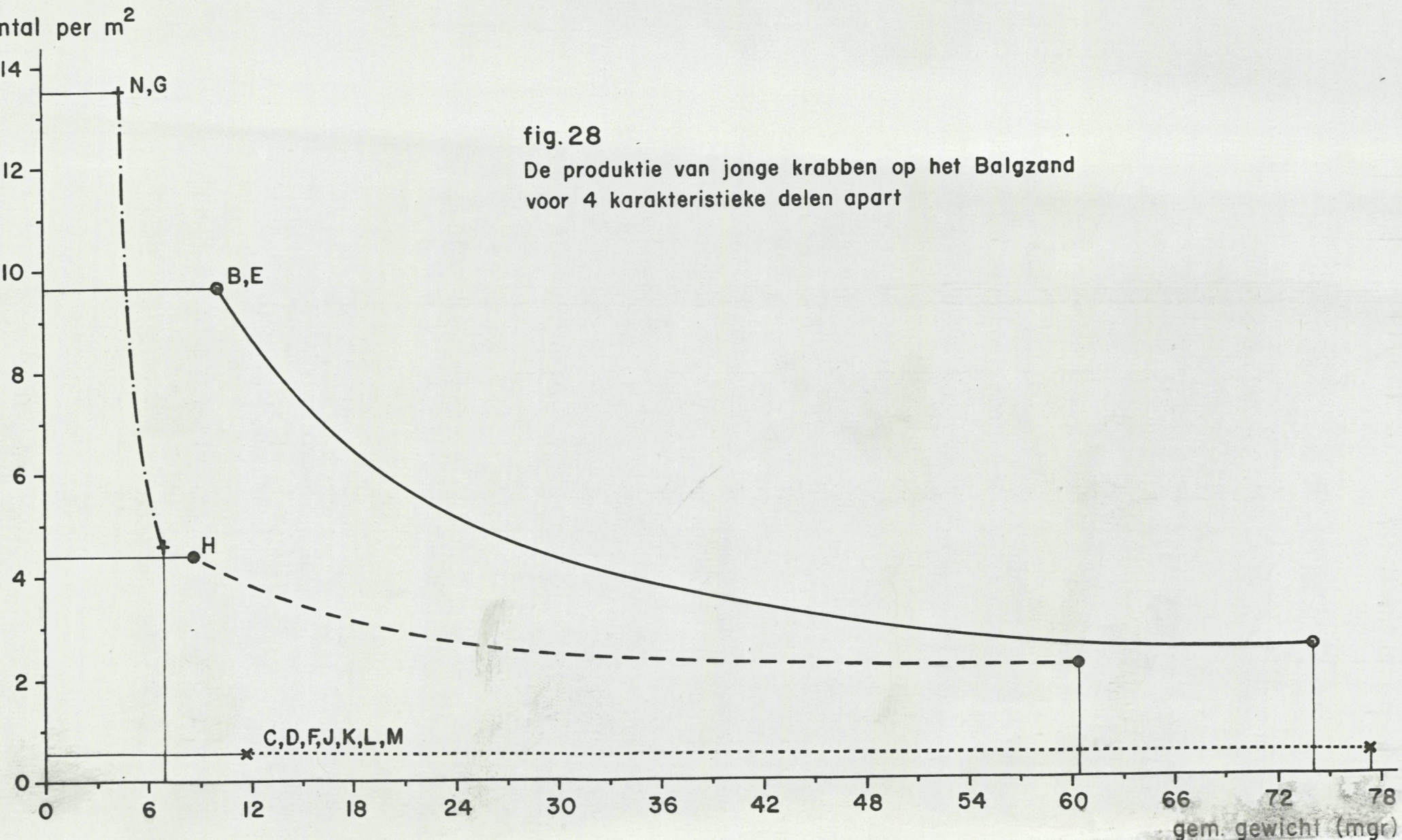


fig.28

De productie van jonge krabben op het Balgzand voor 4 karakteristieke delen apart

antal per m²

fig. 29
De productie van overjarige krabben op het Balgzand in 1970

