

de Wolf

de Wolf

Leeftijdssamenstelling van enkele Macoma-populaties
in Noord- en Waddenzee
Verband tussen zeewatertemperatuur en jaarklassesterkte

door

R.J. van der Bij

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN

nummer 1973 - 10

13156

Leeftijdssamenstelling van enkele Macoma-populaties
in Noord- en Waddenzee
Verband tussen zeewatertemperatuur en jaarklassesterkte

door
R.J. van der Bij

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE
PUBLICATIES EN VERSLAGEN
nummer 1973 - 10

...
...
...

...

Rechten voorbehouden

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

...
...
...

Leeftijdssamenstelling van enkele Macoma-populaties
in Noord- en Waddenzee
Verband tussen zeewatertemperatuur en jaarklassesterkte

door
R.J. van der Bij

Intern verslag
over
werkzaamheden verricht als doctorale studie
in het tijdvak van maart 1972 tot juni 1972
en van oktober 1972 tot januari 1973
aan
het NIOZ te Texel
voor
Prof. Dr. G.P. Baarends
Zoölogisch Laboratorium
Rijksuniversiteit Groningen
onder supervisie van
Dr. J.J. Beukema

Leeftijdssamenstelling van enkele *Macoma*-populaties
in Noord- en Waddenzee
Verband tussen zeewatertemperatuur en jaarklassesterkte

door
R.J. van der Bij

INHOUD

I. Summary.....	1
II. Inleiding.....	2
III. Vraagstelling.....	4
IV. Materiaal en methoden.....	4
1. Materiaal.....	4
2. Methode.....	5
V. Resultaten en konklusies.....	6
1. Algemene opmerking bij de tabellen.....	6
2. Resultaten.....	6
3. Sterftepercentageberekening.....	8
4. Bespreking van de resultaten van de sterftepercentageberekening.....	10
5. Eerstejaars jaarklassesterktes.....	12
6. Verschillen en overeenkomsten in jaarklassesterktes.....	14
7. Verband tussen zeewatertemperatuur en jaarklassesterkte.....	16
VI. Discussie	16
VII. Literatuur	21

I. Summary

A new method of determining the age of bivalves by grinding off the valves and counting the yearrings in transverse section, developed by THIJSEN (1971), was examined and, as the results appeared to be reliable, was used in studying some populations of *Macoma balthica* (L.) on and near the Balgzand (a tidal flat near Den Helder), from some places in the North Sea near the Dutch Waddensea-islands and near the North Sea coast between Den Helder and IJmuiden.

The results were:

1. In deeper water *Macoma* can become older than on the higher parts of the tidal flats; the maximum age on the higher parts of the Balgzand was found to be eight years, on the lower parts near the Malzwin (north of the Balgzand) it was twelve years and in the Molengat (west of the island Texel, in deeper water) it was thirteen years;
2. Stations with many old *Macomas* showed lower mortality rates than the station on the high part of the Balgzand. The *Macomas* of Malzwin and

Molengat had a yearly mortality rate of 40 %, on the high part of the Balgzand the yearly mortality rate was 45 % for the younger animals and 60 % for the old ones;

3. Strong and weak yearclasses were found at all places where samples were taken. For the samples, taken in deeper water north of Den Helder (i.e. Malzwin, Molengat, Texel-Noord and Terschelling) these strong yearclasses were '62, '63 and 1968. On the higher parts of the tidal flats of the Waddensea the strong yearclasses were '64 and '67 on the Balgzand and '64 and '65 near Holwerd. South of Den Helder between Den Helder and IJmuiden the yearclasses '67 and '70 were strong;
4. The difference in strength of yearclasses between high places on the tidal flat and deeper water north of Den Helder can be explained by means of the migration, observed by BEUKEMA. Spatfall is almost limited to high and sheltered areas of the tidal flats, e.g. high parts of Balgzand and the area near Holwerd. The size of a yearclass in deeper water depends on the rate of migration from the higher tidal flats to deeper water. In years of strong migration (this migration takes place during the first late winter and early spring of their life) the yearclasses outside the high tidal flat in deeper water become strong, whereas, when the migration is weak, the yearclasses will be small in deeper water and can stay strong on the higher parts of the tidal flat.

As the northern coast of the island Texel lies within reach of the young Macomas (they are transported, floating in the ebb-tide) from the Balgzand, the Macomas of this place are, together with the animals of the Balgzand, Malzwin and Molengat, seen as one population. The coast of the island of Terschelling is too far away to be supplied with young Macomas from the Balgzand, migration probably takes place from the higher tidal flat near Holwerd.

The residual stream along the Dutch coast going north, the Macoma-population between Den Helder and IJmuiden can hardly be supplied with young animals by means of migration from the Balgzand. It is still unknown, where the spatfall from the area between Den Helder and IJmuiden takes place;

5. A strong correlation appeared to exist between the temperature of the sea water during the time of migration and the rate of migration: the colder the sea water in spring, the stronger becomes the then migrating yearclass (the yearclass born in the previous year) in deeper water.

II. Inleiding

In de voedselketens op het wad neemt Macoma balthica (L.) (het nonnetje) een belangrijke plaats in, o.m. als voedselbron voor vogels, voornamelijk scholeksters. Voor de werkgroep, die op het NIOZ onder leiding van dr. J.J. BEUKEMA onderzoek doet aan de primaire en secundaire produktie op het wad, is het daarom van belang, kwantitatieve gegevens over Macoma te verkrijgen over o.m. jaarlijkse groei, te bereiken leeftijd, aantalsschattingen per vierkante meter, jaarlijkse sterfte en jaarklassensterkte. Voor het bepalen van de maximum leeftijd, de jaarlijkse sterfte, en het, met behulp van de jaarlijkse sterfte, berekenen van de oorspronkelijke jaarklassensterkten, is een zo nauwkeurig mogelijke leeftijdsbepaling gewenst.

Vele tweekleppigen van de hogere breedten hebben, onder invloed van de wisseling der seizoenen en de daarmee gepaard gaande veranderingen in watertemperatuur, een ritmische schelpgroei, waarbij een periode van groei wordt afgewisseld met een periode, waarin zeer weinig of helemaal geen groei optreedt. Bij Macoma vindt de grootste schelpgroei (zowel grootte- als diktegroei) plaats in het voorjaar, ongeveer vanaf eind maart of begin april tot half juni of juli. In deze tijd wordt opaal schelpmateriaal gevormd, dat vrij kleurloos is. In de zomer gaat de groei zeer langzaam verder, waarin vaak gele, rode of oranje pigmenten in de dan uit hyaliene stof opgebouwd band voorkomen, waardoor ze zeer opvallend zijn. Deze smalle banden worden aangeduid als "jaarringen". In de herfst en winter treedt vrijwel geen schelpgroei op. Wel wordt een zeer dun bandje van donkergekleurd organisch materiaal afgezet. Bij het oplossen van de schelp in een zuur blijft dit materiaal over.

Een veel gebruikte methode ter bepaling van de leeftijd is het aan de buitenkant van de schelp aflezen van de jaarringen. Deze methode is goed bruikbaar voor schelpen tot de leeftijd van ongeveer zes jaar. Naarmate de schelp ouder wordt, neemt de jaarlijkse groei steeds meer af, waardoor de jaarringen steeds dichter bij elkaar komen te liggen. Bij Macoma's ouder dan zes jaar, liggen de buitenste (laatste) jaarringen zó dicht bij elkaar (althans in Noord- en Waddenzee), dat de leeftijdsbepaling onbetrouwbaar wordt. Toch vond SEGERSTRØLE (1960) in de Oostzee, waar Macoma ook gedurende de eerste zes levensjaren zeer langzaam groeit, met deze methode schelpen tot 25 jaar oud.

Bij een tweede methode om de leeftijd van Macoma te bepalen wordt gebruik gemaakt van verschillen in doorschijnendheid van licht tussen het opale en het hyaliene schelpmateriaal. Het blijkt (LAMMENS, 1967) dat de jaarringen (de hyaliene, gekleurde banden) het meest doorzichtig zijn. Door de schelpen

tegen het licht te houden, kunnen we zo de jaarringen als lichtere banden zien. Het nadeel van deze methode is echter hetzelfde als van de eerste methode, namelijk dat de jaarringen van oudere schelpen te dicht bij elkaar komen te liggen om aan de buitenkant van de schelp betrouwbaar te kunnen worden afgelezen.

Een derde, nieuwe methode is ontwikkeld door THIJSSSEN (1971). Hij sleep de schelpen af, zodanig, dat men de jaarringen op dwarsdoorsnede kon zien. Het bleek, dat op het natgemaakte gladde slijpvlak de jaarringen duidelijk te zien waren.

Aangezien deze methode er veelbelovend uitzag, en THIJSSSEN leeftijden tot 13 jaar bij Macoma kon vaststellen, leek het zinvol, te onderzoeken, of de methode inderdaad zo goed bruikbaar was en/of bij de op het NIOZ onderzochte Macoma-populaties ook een dergelijke nauwkeurige leeftijdsbepaling van oudere dieren mogelijk zou zijn.

III. Vraagstelling

De primaire vraagstellingen waren:

1. Is de nieuwe methode voor de leeftijdsbepaling bij Macoma, zoals ontwikkeld door THIJSSSEN, betrouwbaar en in de praktijk bruikbaar?
2. Indien dit bevestigend kan worden beantwoord:
 - a. Hoe is de leeftijdsopbouw van enkele Macoma-populaties in Wadden- en Noordzee;
 - b. Welke jaarlijkse sterftepercentages kunnen worden berekend voor de afzonderlijke jaarklassen;
 - c. Het lijkt er op, dat Macoma in dieper water (Malzwin, Molengat) ouder wordt dan op het hoge wad. Is dit een gevolg van hogere sterftepercentages voor de Macoma-populatie op het hoge wad;
 - d. Neemt het sterftepercentage toe naarmate de dieren ouder worden of juist andersom? Is er hierin ook misschien verschil tussen hoog wad en dieper water?

Deze vraagstellingen werden later uitgebreid met;

3. In welke jaren werd in verschillende gebieden een sterke jaarklasse gevormd en door welke oorzaken?

IV. Materiaal en methode

1. Materiaal

Te beginnen bij 1967 heeft BEUKEMA op verschillende vaste plekken op en bij het Balgzand regelmatig uit bodemonsters Macoma's verzameld.

Deze plekken zijn (zie kaartje Fig. 1):

Sluisje, gelegen op het hoge wad, dicht bij de dijk;

Dijk, inderdaad dicht bij de dijk gelegen op het hoge wad;

Malzwin, op een lager gelegen zandplaat aan de noordrand van het Balgzand.

Verder vanaf 1970 sublitorale monsters van 8-20 meter diepte uit het Molengat ten westen van Texel, en van nog enkele punten langs de Noord-Hollandse kust en bij de Waddeneilanden.

Hierdoor waren vele tientallen monsters, in totaal duizenden schelpen, van opeenvolgende jaren beschikbaar.

2. Methode

Als voorbereiding op dit onderzoek heb ik een bezoek gebracht aan Dr. THIJSEN, werkzaam op het biologisch centrum van de Vrije Universiteit te Amsterdam, teneinde mij op de hoogte te stellen van de details van zijn slijpmethode.

Voor het slijpen werd gebruik gemaakt van een op het Geologische Instituut opgestelde gietijzeren draaischijf met glad oppervlak. Een glad oppervlak is noodzakelijk om het losspringen van stukjes schelp, waardoor een ruw en daardoor minder duidelijk slijpvlak zou ontstaan, te voorkomen. Op de horizontaal opgestelde vlakke kant van de draaischijf werd met een penseel een oplossing van het fijnste slijpmiddel, Caborundum 3 F, aangebracht. De schelp werd dan met niet te veel druk vertikaal tegen de draaischijf gehouden en evenwijdig aan de draairichting. Het tot de helft wegslijpen van een schelp nam ongeveer vijf seconden in beslag en leverde inderdaad een prachtig glad slijpvlak op, waarop de jaarringen duidelijk te zien waren.

Aangezien op het NIOZ een dergelijke draaischijf niet aanwezig was, is een andere, minder verfijnde methode gebruikt. In de werkplaats werden de schelpen afgeslepen op een schuurlint van watervast schuurpapier. Omdat het oppervlak hiervan uiteraard enigszins oneffen is, sprongen vaak stukjes van het slijpvlak af, gelukkig vrijwel altijd in het midden en niet aan de rand, waar de voor dit onderzoek zo belangrijke, dicht naast elkaar liggende jaarringen zich bevinden. Vervolgens werd het slijpvlak, dat altijd oneffen was als gevolg van de gebruikte methode, met de hand vlak geschuurd op nat watervast schuurpapier. Na deze bewerking was het slijpvlak vrijwel even glad als bij de draaischijfmethode. Het slijpvlak werd dan natgemaakt met water, waardoor de jaarringen veel duidelijker zichtbaar werden, en bekeken onder een binoculair bij een vergroting van tienmaal.

Voor het slijpen werd steeds de linker schelp helft gebruikt, de schelpen waren genummerd, zodat de bijbehorende rechter helft altijd kon worden ge-

bruikt voor het geval de linker schelp bij het slijpen helemaal stuk gegaan was, en om als reserve te dienen voor eventueel toekomstig onderzoek.

Mijn dank gaat uit naar Dr. J.J. Beukema voor het aan de orde stellen van de probleemstellingen van dit onderzoek, en voor zijn begeleiding en adviezen. Dr. R. Thijssen dank ik hartelijk voor de welwillende wijze, waarop hij mij heeft ingelicht over de slijpmethode. De heer van Egmond van het geologisch laboratorium van de Vrije Universiteit te Amsterdam ben ik erkentelijk voor zijn adviezen betreffende de technische aspecten van het slijpen.

V. Resultaten en konklusies

1. Algemene opmerkingen bij de tabellen

De resultaten van de leeftijdsbepalingen zijn in tabelvorm weergegeven en wel in aantallen schelpen per jaarklasse, d.w.z. per geboortejaar. De a-tabellen geven de gevonden aantallen, de b-tabellen de uit a-tabellen omgerekende dichtheden per vierkante meter.

De dichtheid per vierkante meter van een bepaalde jaarklasse werd als maatstaf gebruikt voor de sterkte van de betreffende jaarklasse, waarover later meer.

De leeftijd van een jaarklasse volgt uit de bemonsteringsdatum.

De schelpen worden nulde-jaars genoemd tot het moment, dat ze na hun eerste winter weer beginnen te groeien, d.w.z. begin april. Er is dan één jaarring zichtbaar, ze zijn dan eerstejaars.

2. Resultaten

a. Malzwin (Tabel I)

Er zijn monsters onderzocht van 1967 t/m 1972, dus van zes opeenvolgende jaren. Wat meteen opvalt is, dat niet alle jaarklassen even sterk zijn. Bekijken we de monsters, genomen in 1967, dan zijn de jaarklassen '62 en '63 duidelijk veel sterker dan de andere. Verder blijkt, dat deze sterke jaarklassen door de jaren heen te vervolgen zijn, in de tabel ziet men ze trapsgewijs naar rechts verspringen bij toenemende leeftijd. Dit door de tijd kunnen blijven volgen van sterke jaarklassen is een sterke aanwijzing, dat de leeftijdsaflezing juist is geweest. Indien de methode onbetrouwbaar was geweest, zou de leeftijdssamenstelling van de monsters door de jaren heen een onsamenhangend geheel hebben gevormd.

Een derde konklusie is, dat Macoma in het Malzwin minstens tien jaar oud kan worden (zie monsters van 1972). Uit de monsters van 1969 t/m 1972 blijkt verder, dat ook 1968 een sterke jaarklasse is in het Malzwin.

b. Sluisje Balgzand (Tabel II)

Van het sluisje zijn monsters bekeken van 1967, 1969, 1970 en 1971. Ook hier zijn sterke en zwakke jaarklassen. Hier zijn echter niet, zoals in het Malzwin, '62, '63 en '68 de sterke jaarklassen, maar '64 en '67. Evenals in het Malzwin kunnen de sterke jaarklassen door de jaren vervolgd worden.

Verder blijkt uit Tabel II, dat schelpen van Macoma, ouder dan 8 jaar niet voorkomen.

c. Dijk Balgzand (Tabel IIIa)

Hiervan zijn monsters van 1968 t/m 1971 bekeken. Bij bestudering van de getallen valt op, dat hier, in tegenstelling tot het Malzwin en het sluisje, geen uitgesproken sterke jaarklassen voorkomen, die door de jaren te volgen zijn. In de monsters van 1968 en 1969 zijn de jaarklassen '62 en '64 sterk, de monsters van 1970 bevatten helemaal geen schelpen van '62, terwijl '65 en '68 sterk zijn, en in de monsters van 1971 kan alleen de jaarklasse van '68 genoemd worden.

De bruikbaarheid van dergelijke getallen is miniem, zodat besloten is, de dijkmonsters niet verder in het onderzoek te betrekken. Er is daarom ook geen b-tabel van aantallen per vierkante meter.

Een verklaring voor de afwijkende resultaten kan zijn, dat in de betreffende monsterjaren veranderingen in bodemniveau zijn opgetreden, waardoor de monsterplek nu in een komvormige depressie ligt, en zodoende een vergaarbak van ingespoelde schelpen kan worden.

d. Molengat (Tabel IV)

Monsters bekeken van 1971 (februari 1972 wordt gerekend bij monsters van 1971) en 1972. De jaarklassen '62, '63 en '68 kunnen als de sterkste worden beschouwd, dezelfde dus als in het Malzwin. Macoma kan in het Molengat zeker tien jaar oud worden.

De konklusies, die tot nu toe getrokken kunnen worden, zijn:

1. De leeftijdsbepaling, zoals ontwikkeld door THIJSSSEN, is betrouwbaar en in de praktijk bruikbaar;
2. De bij dit onderzoek gebruikte ruwe methode met schuurlint en daarna met de hand gladschuren op nat watervast schuurpapier is vrijwel even goed als de bewerking op een gietijzeren draaischijf met slijpmiddel;
3. Op alle tot nu toe besproken monsterplaatsen komen sterke en zwakke jaarklassen voor; '62, '63 en '68 in Malzwin en Molengat, en '64 en '67 bij het Sluisje op het Balgzand. Over de dijkmonsters op het

Balgzand is weinig te zeggen;

4. Het vermoeden dat Macoma in dieper water (Malzwin, Molengat) ouder wordt dan op het hoge wad (Sluisje), is juist gebleken. Bij het Sluisje is de maximum leeftijd in de monsters acht jaar, in het Malzwin twaalf jaar en in het Molengat dertien jaar.

3. Sterftepercentageberekening

Hoewel het uit de resultaten wel duidelijk is, dat er sterke en minder sterke jaarklassen zijn, is er uit de gegeven aantallen niet direkt een goede vergelijkingsbasis af te lezen. Zitten bijvoorbeeld in een monster zeven schelpen met een ouderdom van tien jaar en zeven schelpen van een jaar oud, dan zijn de aantallen niet direkt met elkaar te vergelijken. Immers, de kans dat een schelp tien jaar oud wordt, is door sterfte (bij dit onderzoek wordt gewerkt met jaarlijkse sterfte, uitgedrukt in jaarlijks sterftepercentage, waarmee de procentuele afname in één jaar van de aantalsdichtheid per vierkante meter van een bepaalde jaarklasse wordt bedoeld) veel kleiner dan de kans, dat hij een jaar oud wordt. Willen we de sterkte van verschillende jaarklassen met elkaar vergelijken, dan moeten we de jaarklassterkte op dezelfde leeftijd vergelijken, bijvoorbeeld de dichtheid per vierkante meter van de eerstejaarschelpen van alle jaarklassen. Voor de vergelijking van de jaarklassesterkten is de eerstejaarssterkte op 1 juli genomen, als de meeste dieren ongeveer dertien maanden oud zijn. De nuldejaarssterkte kwam niet in aanmerking, omdat tijdens de eerste levenswinter migratie optreedt, wat de dichtheidsverhoudingen sterk verandert (BEUKEMA, 1972).

Omdat van het Malzwin en het Sluisje monsters vanaf 1967 beschikbaar zijn, kan de eerstejaarssterkte van de jaarklassen 1966 en jonger direkt uit de tabellen afgelezen worden. In het Molengat geldt dit voor de jaarklassen '69 en jonger. Voor de oudere jaarklassen is deze direkte methode onmogelijk, omdat ze in 1967 al ouder dan een jaar waren. We zullen hier door terugrekening de eerstejaarssterkte moeten vaststellen. Dit kan alleen, als we het jaarlijks sterftepercentage van een bepaalde jaarklasse weten. Ook voor de beantwoording van de vragen 2b t/m 2d van de vraagstellingen moeten we de jaarlijkse sterfte weten, reden waarom ook voor de jonge jaarklassen de jaarlijkse sterfte is berekend.

De berekening van de jaarlijkse sterfte van een bepaalde jaarklasse is uitgevoerd aan de hand van de afname in dichtheid per vierkante meter van Macoma in opeenvolgende jaren. (Getallen uit de b-tabel). De aantallen per vierkante meter op logaritmische schaal, en horizontaal lineair

de tijd (zie Fig. 2). De aantallen zijn op logaritmische schaal uitgezet, omdat bij een vaste procentuele jaarlijkse afname de punten dan theoretisch op een rechte lijn liggen. Hierdoor is het mogelijk, de regressielijn van deze punten te berekenen, die het meest waarschijnlijke verband tussen de punten aangeeft.

Met behulp van de regressielijn kunnen we nu de jaarlijkse sterfte berekenen. Van de jaarklasse '63 in het Malzwin (zie Fig. 2) bijvoorbeeld is de dichtheid op 1 juli 1968 volgens de regressielijn 6,8. Een jaar later, op 1 juli 1969, is de dichtheid nog 4,2.

Het jaarlijkse sterftepercentage is dan $\frac{6,8 - 4,2}{6,8} = 38,2 \%$.

Op deze wijze zijn van alle jaarklassen van Malzwin, Sluisje en Molongat de regressielijn en daaruit het jaarlijks sterftepercentage berekend. Fig. 2 geeft als voorbeeld de regressielijnen van de drie sterkste jaarklassen van het Malzwin, namelijk '62, '63 en '68.

Over de berekening van de regressielijn nog het volgende. Hiervoor werd gebruik gemaakt van een computer, waardoor het nodig was de aantallen per vierkante meter om te zetten in logaritmen. Voor de x-waarden werden de monstermaanden van een getal voorzien, Malzwin en Sluisje te beginnen bij juli 1967 (eerste monsters). Juli 1967 heeft zo de x-waarde 1, april 1968 de waarde 10 en augustus 1971 de x-waarde 50.

De Molongatmonsters beginnen bij januari 1970, deze maand heeft dus de x-waarde 1.

De regressielijn wordt uitgedrukt in de vergelijking $y = bx + a$.

b = hellingshoek van de regressielijn

a = y-intercept (voor $x = 0$ is y gelijk aan a)

Verder werd nog de correlatiecoëfficiënt r berekend. Liggen alle punten van de grafiek op de berekende regressielijn, dan is de correlatie 1, anders minder. De betrouwbaarheid van de regressielijn hangt af van zowel de correlatiecoëfficiënt als het aantal punten (N) in de grafiek, waaruit de lijn berekend is.

De formules, die voor de berekening van de regressielijnen gebruikt zijn, zijn:

$$b = \frac{T}{\Delta}, \text{ waarbij } T = N \sum x y - \sum x \sum y$$

$$\sum y - b \sum x \quad \Delta = N \sum x^2 - (\sum x)^2$$

$$a = \frac{\sum y - b \sum x}{N}$$

$$r = \frac{T}{\sqrt{\Delta \Delta}}, \text{ waarbij } \Delta = N \sum y^2 - (\sum y)^2$$

Voor een bepaalde waarde van x krijgt men, doordat de oorspronkelijke y -waarden in logaritmen zijn omgezet, met de formule $y = bx + a$ ook een logaritmische y -waarde. Voor het in de grafiek tekenen van de regressielijn moet de bijbehorende normale y -waarde worden gebruikt.

Tabel VI geeft de berekende regressielijnen, uitgedrukt in de formule $y = bx + a$, waarin $y = \log.$ dichtheid en $x =$ nummer van de maand (zie boven), voor Malzwin, Sluisje en Molengat.

In de tweede kolom de met behulp van de regressielijn berekende jaarlijkse sterftepercentages, en in de derde kolom de jaarlijkse sterftepercentages, gebruikt voor het berekenen van de eerstejaarssterkte.

4. Bespreking van de resultaten van de sterftepercentageberekening

a. Malzwin

Opvallend is het grote verschil in berekende sterfte tussen de verschillende jaarklassen. De laagste jaarlijkse sterfte heeft volgens de berekeningen de jaarklasse '66 met 19,7 %, de hoogste de jaarklasse '69 met 47,1 %. Een duidelijke toe- of afname in sterfte bij ouder wordende jaarklassen is echter niet aanwezig. De vraag is nu, welk percentage moet worden gebruikt voor de eerstejaarssterkteberekening. Gekeken is naar de sterfte van de sterkste jaarklassen, waarvan in de monsters de meeste schelpen aanwezig waren. Voor de jaarklasse '68 is de sterfte 36,7 %, voor '63 45,4 % en voor '62 42,6 %. Dat de sterftes van deze sterke jaarklassen elkaar niet veel ontlopen, blijkt ook wel uit de hellingshoek van de drie regressielijnen in Fig. 2.

Besloten is, voor alle jaarklassen een jaarlijkse sterfte van 40 % te gebruiken voor de berekeningen, zijnde ongeveer het gemiddelde van de sterfte van de drie sterke jaarklassen.

De lage sterftes van de zwakke jaarklassen, zoals die bij de berekening naar voren komen, en die wel sterk verschillen van de voor de berekening gebruikte 40 %, kunnen, voor zover ze begrensd worden door sterke jaarklassen, verklaard worden door het feit, dat bij de leeftijdsaflezing grotere fouten worden gemaakt naarmate de schelpen ouder worden. Hierdoor wordt een steeds groter percentage van de schelpen tot een oudere of jongere jaarklasse gerekend dan de werkelijke. De invloed van schelpen, die tot een sterke jaarklasse behoren, maar de foute aflezing bij een naastliggende zwakke jaarklasse worden gerekend, is veel groter dan omgekeerd. Dit wordt op P. 19 2x met een voorbeeld verduidelijkt. Het gevolg is, dat bij steeds hogere leeftijd steeds meer schelpen, gerekend tot een zwakke jaarklasse, in werkelijkheid bij de naastliggende sterke horen. De berekende regressielijn van de zwakke jaarklasse gaat dan horizontaler lopen dan in werkelijkheid het geval hoort te zijn, met als gevolg een schijnbaar lager sterftepercentage.

b. Sluisje

Vergelijken we de sterftecijfers van de monsters van het sluisje met die van het Malzwin, dan zien we twee belangrijke verschillen:

1. De jaarlijkse sterftepercentages van Macoma in de Sluisjesmonsters liggen belangrijk hoger dan die van de Malzwinmonsters. Daarmee kan vraag 2c van de vraagstelling, of het ouder worden van Macoma in dieper water samenhangt met hogere sterftepercentages op het hoge wad, bevestigend worden beantwoord.
2. Naarmate de dieren ouder worden, neemt de sterfte toe bij de dieren van het sluisje, dit in tegenstelling tot de Malzwin schelpen. Het is daardoor niet mogelijk, voor alle jaarklassen hetzelfde sterftepercentage te gebruiken. In de derde kolom van de tabel staan de sterftepercentages die voor de in kolom vier vermelde leeftijden gebruikt zijn. Om de eerstejaarssterkte van tien jaar oude schelpen te berekenen, wordt terugerekend achtereenvolgens tweemaal een jaarlijkse sterfte van 60 % aangenomen, daarna viermaal een sterfte van 55 %, eenmaal 50 % en tweemaal 45 %

De hierboven geschetste methode is zeker niet vlekkeloos. Rekenen we bijvoorbeeld een tiendejaarsschelp (jaarklasse '62) terug naar negende jaars, dan gebruiken we een jaarlijkse sterfte van 60 %. Deze 60 % is echter verkregen met behulp van een regressielijn, die is samengesteld uit monsters van 1967 t/m 1972, d.w.z. toen de schelp een leeftijd van achtereenvolgens 5, 6, 7, 8, 9 en 10 jaar had, ofwel een gemiddelde leeftijd van zeven en een half jaar. Wel is het natuurlijk zo, dat hoe ouder de jaarklasse, hoe groter de invloed van de oude schelpen op het totale sterftepercentage van die jaarklasse. De jaarklasse '66 bijvoorbeeld heeft in de monsters van 1967 t/m 1972 een leeftijd van 1 t/m 6 jaar, dit is gemiddeld 3 en een half jaar.

Ondanks deze onnauwkeurigheden is toch gebruik gemaakt van deze methode, ten eerste omdat toch zo veel mogelijk rekening wordt gehouden met de stijgende sterfte bij oudere schelpen, ten tweede bij gebrek aan een betere methode.

c. Molengat

Bij de berekening van de regressielijnen is gebruik gemaakt van dichtheids- en dateringsgegevens van BEUKEMA, aangezien de door mij onderzochte monsters slechts uit twee jaren, 1971 en 1972, afkomstig waren, hetgeen te weinig punten opleverde om een betrouwbare regressielijn te kunnen berekenen. Hierdoor zijn de jaargroepen '67 en ouder samengevoegd tot de "jaar"klasse '67+.

Evenmin als bij de Malzwinmonsters is hier sprake van toenemende sterfte bij oudere jaarklassen. Ook hier is daarom naar de sterfte van de sterkste jaarklasse, namelijk '68, gekeken, deze heeft een jaarlijkse sterfte van 40,6 %. Dit percentage is om dezelfde redenen als bij het Malzwin aangehouden als sterfte van alle jaarklassen.

5. Eerstejaars jaarklassesterktes

Met behulp van de jaarlijkse steftopercentages kunnen we nu de eerstejaars jaarklassesterktes berekenen. Hieronder volgen de resultaten. De eerstejaarssterkten zijn onderstreept; indien er één of meer getallen aan voorafgaan, is het onderstreepte getal hieruit berekend; anders is het een direkt waargenomen dichtheid. Het meest linkse getal op elke lijn is een direkt waargenomen dichtheid.

		MALZWIN									
jaar	1972	1971	1970	1969	1968	1967	1966	1965	1964	1963	1962
jaar-											
klasse											
'71	<u>6,6</u>										
'70		<u>1,2</u>									
'69			<u>3,3</u>								
'68				<u>12,8</u>							
'67					<u>3,0</u>						
'66						<u>1,2</u>					
'65						4,2	<u>7,0</u>				
'64						1,7	3,3	<u>5,5</u>			
'63						15,0	25,0	41,7	<u>69,5</u>		
'62						25,6	42,7	71,2	118,7	<u>197,8</u>	

SLUISJE

jaar	1972	1971	1970	1969	1968	1967	1966	1965	1964	1963
jaar-										
klasse										
'71	<u>47,0</u>									
'70		<u>33,0</u>								
'69			<u>21,0</u>							
'68				<u>27,0</u>						
'67					<u>77,0</u>					
'66						<u>42,5</u>				
'65						28,3	<u>51,4</u>			
'64						52,3	95,1	<u>172,9</u>		
'63						5,3	10,6	19,3	<u>35,1</u>	
'62						6,7	14,9	29,8	54,2	<u>98,5</u>

MOLENGAT

jaar	1972	1971	1970	1969	1968	1967	1966	1965	1964	1963
jaar-										
klasse										
'71	<u>3,5</u>									
'70		<u>6,5</u>								
'69			<u>4,4</u>							
'68			23,5	<u>39,2</u>						
'67			3,5	5,8	<u>9,7</u>					
'66			2,2	3,7	6,2	<u>10,4</u>				
'65			2,5	4,2	7,0	11,7	<u>19,5</u>			
'64			2,8	4,7	7,8	13,0	21,7	<u>36,2</u>		
'63			4,5	7,5	12,5	20,9	34,9	58,3	<u>97,4</u>	
'62			1,2	2,0	3,5	5,5	9,2	15,4	25,7	<u>42,9</u>

In Fig. 3 zijn de eerstejaarsjaarklassesterkten van Malzwin, Sluisje en Molengat in een blokdiagram weergegeven.

Hetgeen bij de leeftijdsverdeling van de monsters zelf al opviel, blijkt bij de teruggerekende eerstejaarsjaarklassesterkte inderdaad het geval te zijn, namelijk, dat in Malzwin en Molengat de jaarklassen '62, '63 en '68

dus, wat jaarklassensterktes betreft, sterk overeen, het Sluisje daarentegen vertoont een heel ander beeld.

Om een indruk te krijgen, hoe de jaarklassesterktes op andere plaatsen langs de kust verdeeld zijn, zijn enkele monsters onderzocht van de volgende monsterplaatsen: iets ten zuiden van IJmuiden, bij de noordpier van IJmuiden, Zandloper (bij Callantsoog), Texel-Noord (ten westen van de noordpunt van Texel), Terschelling, Terschelling-Oost (alle op 8 - 12 meter diepte) en op het wad bij Holwerd. De resultaten staan in Tabel V.

Omdat er maar van één datum schelpen beschikbaar waren, konden de jaarklassen met behulp van het sterftepercentage niet worden teruggerekend tot eerstejaars jaarklassesterktes, maar toch kunnen wel enkele konklusies worden getrokken over de sterkte (relatieve) van de jaarklassen.

Sterke jaarklassen zijn:

Zuid-IJmuiden : '70

IJmuiden : '67 en '70

Zandloper : '67 en '70

Texel-Noord : '62 en '63

Terschelling : niet erg duidelijk, te weinig schelpen, wel '63

Tersch.-Oost : '68

Holwerd : '64 en '65

De sterke jaarklassen van de verschillende monsterplaatsen, ook van Malzwin, Sluisje en Molengat, zijn weergegeven in Fig. 4.

Het beeld, wat hieruit naar voren komt, is:

- Grote overeenkomst in jaarklassesterkte van Malzwin en de monsterplaatsen voor de Noordzeekust van de eilanden;
- Een geheel andere verdeling van sterke jaarklassen op het hoge wad (Sluisje, Holwerd);
- Langs de Hoordhollandse kust is er onderling grote overeenkomst in jaarklassesterkte op de onderzochte monsterplaatsen, maar geheel afwijkend van de sterke jaren in de andere onderzochte gebieden.

6. Verschillen en overeenkomsten in jaarklassesterktes

De gevonden overeenkomsten in jaarklassenverdeling op de verschillende monsterplaatsen is zeker niet willekeurig te noemen; geografisch dicht bij elkaar gelegen plaatsen hebben in de Noordzee eenzelfde verdeling, terwijl er dicht bij gelegen hoge wadden een heel andere verdeling hebben.

Men kan zich afvragen, hoe het komt, dat alle monsters van de eilandenkust en bovendien het Malzwin precies dezelfde jaarklassen hebben. Hierbij kan worden opgemerkt, dat bij scholvissen op 15-9-'72 in de Wierbalg

(bij Den Oever) rond honderd Macoma's van hogere leeftijd werden opgevist, waarvan de leeftijdsverdeling in Tabel Ia onderaan te vinden is. Het blijkt, dat ook op deze plek (eveneens in dieper water) de jaarklassen '62 en '63 sterk zijn. Gezien de verdeling op al deze plaatsen en de grote overeenkomst in sterke jaarklassen, is het verschil met de sterke jaarklassen op het hoge wad (Sluisje) opvallend.

De migratietheorie van BEUKEMA (1972) kan hier de oplossing geven. Gebleken is, dat de eerste broedval van Macoma vrijwel uitsluitend optreedt op hoog en beschut gelegen wad, in onze monsters dus Sluisje, Dijk en Holwerd. Het voorkomen van Macoma buiten het hoge wad is vrijwel geheel afhankelijk van migratie van jonge dieren vanaf het hoge wad. Deze migratie treedt op in de eerste winter, als de dieren nog net geen jaar oud zijn. De nonnetjes laten zich, zwevend in de ebstroom, over het lager gelegen wad en ook daarbuiten transporteren. In één ebtijd kan Macoma zo vanaf het Balgzand het Molengat bereiken. Bij de kentering van het tij zinken de jonge nonnetjes naar de bodem en graven zich in.

In het licht van deze migratie is het verschil in jaarklassesterkte tussen hoog wad en dieper water verklaarbaar. Treedt weinig migratie op van hoog wad naar dieper water, dan zal die jaarklasse op het hoge wad sterk kunnen blijven en in dieper water altijd zwak moeten zijn. Trekt in een bepaald jaar een groot percentage broedjes weg, dat wordt dat een sterk Macomajaar voor de gebieden buiten het hoge wad, dus Malzwin, Wierbalg en Molengat. Dit verschijnsel heeft zich voorgedaan bij de jaarklassen '62, '63 en '68. Door het massale wegtrekken bleef weinig broed over op het hoge wad, zodat de betreffende jaarklassen daar juist zwak zijn. In het onderzochte Texel-Noord monster zijn de jaarklassen '62 en '63 sterk. Het lijkt daardoor waarschijnlijk, dat hier gesproken kan worden van één Macomapopulatie, die in ieder geval Texel-noord, Molengat, Malzwin, Wierbalg en het Balgzand omvat.

Bij Terschelling-Oost is de jaarklasse '68 sterk, gezien de afstand lijkt het echter niet waarschijnlijk, dat de Macoma's daar ook tot de Balgzandpopulatie behoren, hoewel ook hier de populatie afhankelijk is van migratie. Waarschijnlijk vormen de Terschellinger Macoma's één populatie met de Macoma's van het Friese hoge wad, inclusief het hoge wad bij Holwerd. In afwijking van het Balgzand zijn hier de jaarklassen '64 en '65 sterk. Voor de Noordhollandse kust tussen Den Helder en IJmuiden is de situatie, wat betreft sterke jaarklassen van Macoma, geheel anders. Zandloper, IJmuiden en IJmuiden-Zuid hebben '67 en/of '70 als sterke jaarklassen. Omdat de reststroom langs de kust naar het noorden gericht is, kunnen broedjes vanaf het Balgzand nauwelijks naar plaatsen ten zuiden van Den Helder worden

gevoerd, zodat we de breedtegraad van Den Helder waarschijnlijk als grens tussen twee *Macoma* populaties kunnen beschouwen. Waar de broedjes voor de Noordhollandse kust dan wèl vandaan komen, is niet bekend. Misschien treedt broedval ter plaatse op, gedacht kan ook worden aan de Zeeuwse stromen als beschutte plaatsen voor broedval, met daarop volgend migratie met de reststroom langs de kust naar het noorden. Ook ligt er tussen Hoek van Holland en Scheveningen een groot slikgebied in zee (EISMA, 1966).

7. Verband tussen zeewatertemperatuur en jaarklassesterkte

Hoewel nu met behulp van de migratiehypothese het voorkomen van sterke en zwakke jaarklassen op verschillende plaatsen in Noord- en Waddenzee kan worden verklaard, is nog niet duidelijk, waardoor er in sommige winters weinig en in andere winters veel broedjes wegtrekken van het hoge wad, hetgeen uiteindelijk de oorzaak is van de sterke en zwakke jaarklassen in dieper water en op lage zandplaten.

Een artikel van DEELDER (1972) over de jaar-op-jaar variatie in de trek van glasalen van de Waddenzee naar het IJsselmeer, waarbij de zeewatertemperatuur in de late winter en het vroege voorjaar een belangrijke rol speelt, deed ons onderzoeken, of dit ook bij *Macoma* het geval is. De trek van glasalen begint, wanneer de temperatuur van het zeewater is gestegen tot 4° C. Er zijn drie voorjaren, waarin de trek zeer laat is begonnen, omdat door de strenge winter de temperatuur van het water pas laat tot 4° was gestegen, namelijk 1963, 1964 en 1969. Dit zijn precies de jaren, waarin de jaarklassen '62, '63 en '68 van *Macoma* in grote aantallen van het hoge wad naar dieper water zijn getrokken, met als gevolg sterke jaarklassen in dieper water.

Het leek daarom de moeite waard, het verband tussen winterzeewatertemperatuur en de jaarklassesterkte nauwkeuriger na te gaan. Hiervoor werd in de dagelijkse KNMI - weerrapporten de zeewatertemperatuur bij het lichtschip Texel in winter en vroege voorjaar opgezocht vanaf 1960, aanvankelijk om te weten te komen, op welke datum de zeewatertemperatuur in de opeenvolgende jaren blijven boven de 4°, resp. 5° was gekomen.

De resultaten waren:

Jaar	4°	5°
1972	-	16 maart
1971	-	11 maart
1970	21 febr.	11 april
1969	3 april	9 april
1968	8 maart	24 maart
1967	-	-
1966	21 febr.	2 maart
1965	6 maart	1 april
1964	29 maart	14 april
1963	12 april	19 april

De winters van 1971 en 1972 waren zo zacht, dat de zeevatertemperatuur niet beneden 4° is geweest, in 1967 zelfs niet beneden 5°.

Uit deze tabel is het meteen duidelijk, dat de winter 1962-1963 het koudst is geweest van de afgelopen tien jaar, gevolgd door de winters 1963-1964 en 1968-1969. Dit komt dus overeen met de gegevens over de glasalentrek en de sterkste trek van Macoma.

Teneinde het verband tussen jaarklassesterkte en zeevatertemperatuur in het voorjaar gemakkelijker grafisch te kunnen uitzetten, is vervolgens in de KNMI-tabellen opgezocht, hoeveel dagen de zeevatertemperatuur in winter en vroege voorjaar, gerekend vanaf 1 januari van dat jaar, beneden 4° is geweest bij het lichtschip Texel.

De resulatataten:

Jaar	Dagen beneden 4°
1972	0
1971	0
1970	21
1969	42
1968	11
1967	0
1966	11
1965	14
1964	32
1963	100

Geven we de winters een rangnummer, te beginnen bij de winter, waarin

de stijging van de zeewater-temperatuur tot boven de 4° het laatst is opgetreden en eindigde bij de winter, waarbij dit tijdstip het vroegst lag, gebruik makend van de tabel met de data, en doen we dit ook met het aantal dagen, dat de temperatuur beneden 4° was, te beginnen met de winter met de meeste van dergelijke dagen en eindigende met de winter met de minste, waarvoor we van de betreffende tabel gebruik maken. dan blijkt, dat de rangorde van de strengheid van de winters zeer sterk overeenkomt. Het doet er dus niet toe, wat als criterium voor de strengheid van de winters wordt gebruikt.

In Fig. 5 zijn de jaarklassesterktes van Malzwin en Molengat, zoals terug te vinden in Fig. 3 en in de tabellen in V.5, uiteengezet tegen het aantal dagen, zoals hierboven weergegeven. De sterkte van bijvoorbeeld de jaarklasse '62 wordt dus uitgezet tegen het aantal dagen met zeewatertemperatuur beneden 4° van 1963, omdat dan de migratie van die jaarklasse optreedt.

De grafiek laat een duidelijk verband zien tussen jaarklassesterkte en zeewatertemperatuur, namelijk hoe kouder het zeewater in het voorjaar, hoe sterker de jaarklasse in Malzwin en Molengat.

De kans, dat dit verband op toeval berust, is volgens de rangcorrelatietest van Spearman kleiner dan 5 % voor beide monsterplaatsen afzonderlijk.

Tot slot kan nog worden meegedeeld, dat DE WILDE bij laboratoriumproeven heeft waargenomen, dat Macomabroedjes actief uit het zand naar boven komen, uitsluitend bij temperaturen beneden 5° C, en in het water gaan zweven, hetgeen een experimentele bevestiging is van het hier geschetste verband tussen temperatuur en migratie.

VI. Discussie

Dit populatieonderzoek staat of valt met een betrouwbare leeftijdsbepaling. Over de betrouwbaarheid is al iets gezegd bij het kunnen vervolgen van sterke jaarklassen door de jaren heen.

Twee factoren bemoeilijken de leeftijdsaflezing:

1. Hoe ouder de schelp, hoe dichter de jaarringen bij elkaar liggen. Ook met de slijpmethode kan dit bij oude schelpen moeilijkheden opleveren, vooral in combinatie met punt 2;
2. Verstoringringen. Deze ringen worden afgezet als de groei door ongunstige omstandigheden, bijvoorbeeld losraken uit het substraat, vertraagd of zelfs geheel stilgezet wordt, en zien er ongeveer zo uit als echte jaarringen. De verstoringringen zijn echter meestal iets dunner dan de normale ringen, en verstoren het regelmatige jaarringenpatroon wat betreft de onderlinge afstand.

Deze twee factoren zijn er de oorzaak van, dat de leeftijdsaflezing van Macoma met de slijpmethode nooit met 100 % zekerheid zal kunnen plaatsvinden. Bij toenemende ouderdom van de schelpen zal een steeds groter percentage fout gedateerd worden, mijns inziens is deze afwijking echter nooit groter dan één jaar te oud of te jong, omdat zelfs bij oude schelpen zelden meer dan één ring een twijfelgeval is tussen echte of verstoringsring.

Gesteld, dat wij het volgende monster hebben:

Leeftijd	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Aantal	4	3	3	15	3	1	3	2	8	6

Laten we eens berekenen, wat de invloed van foute leeftijdsaflezingen op dit monster is. Tot de leeftijd van zes jaar worden nauwelijks fouten in de aflezing gemaakt, deze kunnen we dus buiten beschouwing laten.

Rekenen we voor de 6e en 7e jaars schelpen een foute aflezing van 20 %, en wel 10 % een jaar te jong en 10 % een jaar te oud, en voor de 8e en 9e jaars schelpen een foute aflezing van 40 %, en wel 20 % een jaar te jong en een jaar te oud, dan krijgen we:

Leeftijd	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Aantal	4	3	3	15	3	1,3	2,6	3,5	6,2	5,2	1,2
Oorspr. aantal	4	3	3	15	3	1	3	2	8	6	0

De enige belangrijke afwijking is te vinden bij de zwakke 7e jaarsgroep, die nu groter is dan de 6e jaars. Dit komt door het aangrenzende sterke 8e jaar, dat bij een bepaald percentage foute aflezing sterke invloed heeft op de naastliggende zwakke jaarklassen. Bij de regressielijn-berekeningen is hier ook al op gewezen.

Uit dit voorbeeld blijkt wel, dat zelfs bij een groot percentage foute leeftijdsbepalingen, de onderlinge verhouding van de jaarklassesterktes niet of nauwelijks verandert.

Vermeld moet nog worden dat THIJSEN (1971) in zijn monsters van 1965 t/m 1967 bij Bloemendaal vond, dat de jaarklassen '62 en '63 zeer sterk waren. Men zou verwachten, dat de schelpen op deze monsterplaats dezelfde sterke jaarklassen zouden hebben als die van IJmuiden. Waarom er zulke grote verschillen tussen deze beide monsterplaatsen is, is niet duidelijk. Het is noodzakelijk, meer monsters van de Noordhollandse kust te onderzoeken op leeftijdssamenstelling, om hierin duidelijkheid te brengen.

Dat de jaarklassesterkte niet uitsluitend het gevolg is van migratie, blijkt uit de jaarklassesterkte van '62, die niet alleen in Malzwin en Molengat sterk was, maar ook bij Sluisje. Naast migratie moet het feit, of in een bepaald jaar veel of weinig primaire broedval optreedt, ook een belangrijke rol spelen. In 1962 zal er erg veel broed geweest zijn, zodat ondanks een sterke migratie (strengste winter onder de tien onderzochte)

toch veel kon overblijven bij het Sluisje.

De resultaten van dit onderzoek kunnen als volgt worden samengevat:

1. De leeftijdsbepaling door middel van het slijpen van de schelp en het tellen van de jaarringen op dwarsdoorsnede zoals ontwikkeld door THIJSSSEN is betrouwbaar en in de praktijk bruikbaar gebleken, ook met de bij dit onderzoek gebruikte primitievere methode met schuurlint; de verdere resultaten van dit onderzoek steunen op deze methode van datering;
2. Macoma wordt in dieper water ouder dan op het hoge wad. Bij het Sluisje op het Balgzand is de maximum leeftijd in de monsters acht jaar, in het Malzwin twaalf jaar en in het Molengat dertien jaar. De laatste twee monsterplekken liggen in dieper water;
3. Het ouder worden van Macoma in dieper water dan op het hoge wad is een gevolg van hogere sterftepercentages op het hoge wad; in Malzwin en Molengat ligt de jaarlijkse sterfte voor alle leeftijden rond 40 %, bij het Sluisje is dit 45 % voor de jonge schelpen, oplopend tot 60 % voor de oudere dieren;
4. Op alle onderzochte monsterplaatsen is sprake van sterke en zwakke(re) jaarklassen, op het Balgzand '64 en '67. Macoma's van monsterpunten bij de noordpunt van Texel en bij Terschelling bleken evenals Malzwin en Molengat '62, '63 en/of '68 als sterke jaarklassen te hebben. Op het hoge wad bij Holwerd waren daarentegen de jaarklassen '64 en '65 sterk. Monsters, genomen op enkele plaatsen langs de Noordhollandse kust op 8-12 meter diepte (dezelfde diepte als van de monsters langs de eilanden), van Den Helder tot IJmuiden, wezen uit, dat hier de jaarklassen '67 en '70 sterk waren;
5. De verschillen in jaarklassesterkte tussen hoog wad en dieper water bij de Noordzeekust van de eilanden kan worden verklaard met behulp van de migratiehypothese van BEUKEMA. Broedval treedt vrijwel uitsluitend op hoog en beschut gelegen wad op, d.w.z. op het Balgzand en op het Friese wad, o.a. bij Holwerd. Het voorkomen van Macoma buiten het hoge wad is vrijwel geheel afhankelijk van migratie van jonge dieren vanaf het hoge wad. Deze migratie vindt plaats in de eerste levenswinter (febr.-maart), waarbij de jonge Macoma's zich, zwevend in de ebstroom, buiten het hoge wad laten transporteren. Bij weinig migratie van hoog wad naar dieper water zal de betreffende jaarklasse op het hoge wad sterk kunnen blijven en in dieper water altijd zwak moeten zijn. Bij veel migratie wordt de betreffende jaarklasse in dieper water sterk, zoals bij de jaarklassen '62, '63 en '68. Door het massale wegtrekken van broedjes zijn deze jaarklassen op het hoge wad juist zwak. Gezien de overeenkomst van de noordpunt van Texel wat betreft de sterkte van de Macoma jaarklassen met

- Malzwin en Molengat, kunnen we waarschijnlijk van één populatie spreken, die Malzwin, Molengat, Texel-Noord en het Balgzand omvat. Bij Terschelling is waarschijnlijk sprake van hetzelfde migratie-mechanisme, waarbij de migrerende broedjes waarschijnlijk afkomstig zijn van het hoge Friese wad. De Noordhollandse kust kan door de noordwaarts lopende reststroom niet vanuit het Balgzand worden voorzien van jonge broedjes. De sterke jaarklasseverdeling is daar dan ook heel anders. Het is nog niet bekend, waar die broedjes voor de Noordhollandse kust dan wél vandaan komen;
6. Er blijkt een duidelijk verband te bestaan tussen de zeevatertemperatuur en de migratie van Macoma broedjes, namelijk: hoe kouder het zee-water in het voorjaar, hoe groter de migratie van het hoge wad naar dieper water. De winter van 1962-'63 was uitzonderlijk streng, met als gevolg een zeer sterke migratie van de jaarklasse '62, waardoor deze jaarklasse in dieper water zeer sterk is geworden. Dit verband tussen migratie en zeevatertemperatuur is experimenteel bevestigd door DE WILDE (persoonlijke mededeling), die bij laboratoriumproeven heeft waargenomen, dat Macoma broedjes actief uit het zand naar boven komen, uitsluitend bij temperaturen beneden 5° C, en in het water gaan zweven.

VII. Literatuur

- BEUKEMA, J.J., 1972. De speciale betekenis van hoog en beschut gelegen wad. - Waddenbulletin 7 (4) : 25-27.
- DEELDER, C.L. & W. HEERMANS, 1972. Enige aspecten van de intrek van glas-aal naar het IJsselmeer. - Visserij Nieuws 25 (6) : 462-465.
- EISMA, D., 1966. The distribution of benthic marine molluscs off the main Dutch coast. - Neth J. Sea Res. 3 : 107-163.
- HANCOCK, D.A. & A.E. URQUHART, 1965. The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (Cardium edule L.). - Fishery Invest., Lond. (Ser. 2) 24 (2) : 1-40.
- LAMMENS, J.J., 1967. Growth and reproduction of a tidal population of Macoma balthica (L.). - Neth. J. Sea Res. 3 : 315-382.
- SEGERSTRÅLE, S.G., 1960. Investigations on Baltic populations of the bivalve Macoma balthica (L.). Part 1. Introduction. Studies on recruitment and its relation to depth in Finnish coastal waters during the period 1922-1959. Age and growth. - Commentat. Biol. 23 : 3-72.
- _____, 1962. Investigations on Baltic populations of the bivalve Macoma balthica (L.). Part 2. What are the reasons for the periodic failure of recruitment and the scarcity of Macoma in the deeper waters of the inner Baltic? - Commentat. Biol. 24 : 1-26.

- THAMDRUP, H.M., 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. - Meddr Kommn Havunders (Fiskeri) 10 (2) : 1-125.
- THIJSSSEN, R., 1971. Shells of Macoma balthica (L.) on sandy beaches. Diss. V.U., Amsterdam 1-69.

Tabel Ia

Aantallen onderzochte schelpen, ingedeeld naar aantal jaarringen en naar verzameldatum.

Monster	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Tot.	verzamel- datum
Malzwin															
M 1	0	2	3	3	9	15	1	-	-	-	-	-	-	33	4- 7-67
M 2	1	0	2	1	8	14	-	-	-	-	-	-	-	26	9- 8-67
M 3	2	0	3	0	4	14	1	-	-	-	-	-	-	24	18- 9-67
M 4	1	1	4	3	5	9	-	-	-	1	-	-	-	24	22-11-67
M 5	1	0	2	3	15	26	2	-	1	-	1	-	-	51	14- 2-68
M 6	2	0	6	1	2	20	1	1	-	-	-	-	-	33	1- 4-68
Tot.	7	3	20	11	<u>43</u>	<u>98</u>	5	1	1	1	1	-	-	191	
M 8e	0	3	0,5	1	0	6	18	-	-	-	-	-	-	28,5	27- 5-68
M 9	0	5	1	5	1	19	28	4	-	-	-	-	-	63	1- 7-68
M 9e	0	2	0,5	3	1	7	9	1	-	-	-	-	-	23,5	1- 7-68
Tot.	0	10	2	9	2	<u>32</u>	<u>55</u>	5	-	-	-	-	-	115	
M 18e	1	19	2	3	2	2	7	12	-	-	-	-	-	48	2- 7-69
19e	3	20	3	2	1	1	6	6	1	-	-	-	-	43	29- 7-69
Tot.	4	<u>39</u>	5	5	3	3	<u>13</u>	<u>18</u>	1	-	-	-	-	91	
M 23e	1	5	7	2	1	4	-	4	10	-	-	-	-	34	29- 6-70
24e	0	4	15	1	1	-	-	3	11	2	2	-	-	39	29- 7-70
Tot.	1	9	<u>22</u>	3	2	4	-	<u>7</u>	<u>21</u>	2	2	-	-	73	
M 28e	0	1	3	5	2	-	1	1	4	3	-	-	-	20	7- 5-71
29e	4	2	-	10	1	1	2	1	4	3	-	-	-	28	19- 7-71
Tot.	4	3	3	<u>15</u>	3	1	3	2	<u>8</u>	<u>6</u>	-	-	-	48	
M 33	1	11	2	3	5	-	2	-	-	2	5	1	-	32	26- 6-72
34	0	11	2	1	5	2	-	-	1	-	2	-	-	24	31- 7-72
Tot.	1	22	4	4	<u>10</u>	2	2	-	1	2	<u>7</u>	1	-	56	
					(68)					(63)	(62)				
Wierbalg															
						4	16	17	12	14	<u>21</u>	9	4	97	15- 9-72
										(63)	(62)				

Tabel Ib

Berekende aantallen per vierkante meter aanwezig van verschillende
geboortejaren op verschillende verzameldata in het Malzwin.

M	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	verzamel- datum
1	3,2	4,8	4,8	14,4	24,0	1,6	-	-	-	-	-	4-7-67
2	-	3,2	1,6	12,8	22,4	-	-	-	-	-	-	9-8-67
3	-	4,8	-	6,4	22,4	1,6	-	-	-	-	-	18-9-67
3m ²	3,2	12,8	6,4	33,6	68,8	3,2	-	-	-	-	-	
8e	4,8	0,7	1,4	-	8,4	25,2	-	-	-	-	-	27-5-68
9	3,6	0,6	3,0	0,6	11,4	16,8	2,4	-	-	-	-	1-7-68
9e	3,6	0,9	5,1	1,7	11,9	14,3	1,7	-	-	-	-	1-7-68
3m ²	12,0	2,2	9,5	2,3	31,7	57,3	4,1	-	-	-	-	
18e	11,4	1,2	1,8	1,2	1,2	4,2	7,2	-	-	-	-	2-7-69
19e	17,4	2,4	1,6	0,8	0,8	4,8	4,8	0,8	-	-	-	29-7-69
2m ²	28,8	3,6	3,4	2,0	2,0	9,0	12,0	0,8	-	-	-	
23e	4,2	5,4	2,4	0,7	2,8	-	2,8	7,0	-	-	-	29-6-70
24e	2,4	9,0	1,8	0,5	-	-	1,5	5,5	1,0	1,0	-	29-7-70
2m ²	6,6	14,4	4,2	1,2	2,8	-	4,3	12,5	1,0	1,0	-	
28e	1,3	2,5	6,2	0,6	-	0,8	0,8	3,2	2,4	-	-	7-5-71
29e	1,5	-	5,7	-	0,4	0,8	0,4	1,6	1,2	-	-	19-7-71
2m ²	2,8	2,5	11,9	0,6	0,4	1,6	1,2	4,8	3,6	-	-	
33	6,6	1,2	1,8	3,0	-	1,2	-	-	1,2	3,0	0,6	26-6-72
34	6,6	1,2	0,6	2,7	1,2	-	-	0,6	-	1,2	-	31-7-72
2m ²	13,2	2,4	2,4	5,7	1,2	1,2	-	0,6	1,2	4,2	0,6	

Tabel IIa

Aantallen onderzochte schelpen, ingedeeld naar aantal jaarringen en naar verzameldatum aan het sluisje.

Monster	0	1	2	3	4	5	6	7	8	Tot.	verzamel- datum
S 2				<u>18</u>	12	3	5	1	1		21-8-67
S 19e	50	30	36	12	46	17	1	2	-	194	2-6-69
20e	60	23	50	16	9	34	1	2	2	197	16-6-69
21e	160	34	40	12	4	30	2	5	1	288	30-6-69
22e	300	36	48	11	10	19	2	4	3	433	28-7-69
25e	70	18	26	6	4	7	-	1	1	133	2-4-70
Tot.	640	141	<u>200</u>	57	73	<u>107</u>	6	14	7	1245	
S 26	160	30	15	15	4	3	5	-	1	233	30-6-70
27	150	18	8	16	2	2	4	2	-	202	28-7-70
28	100	12	7	9	3	2	2	-	-	135	1-9-70
Tot.	410	60	30	<u>40</u>	9	7	<u>11</u>	2	1	570	
S 31	320	59	17	8	<u>14</u> (67)	3	2	<u>4</u> (64)	-	427	14-7-71

Tabel IIb

Berekende aantallen per vierkante meter aanwezig van verschillende geboortejaren op verschillende verzameldata aan het sluisje.

Monster	1	2	3	4	5	6	7	8	verzamel- datum
S 2	40,0	17,5	28,8	19,2	4,8	8,0	1,6	1,6	21-8-67
S 19e	25,2	30,6	5,7	21,8	8,1	0,5	1,0	-	2-6-69
20e	18,0	38,4	10,5	5,9	22,3	0,7	1,3	1,3	16-6-69
21e	27,0	32,4	8,9	3,0	22,2	1,5	3,7	0,7	30-6-69
22e	27,0	37,2	8,3	7,6	14,4	1,5	3,0	2,3	28-7-69
25e	14,4	19,8	5,1	3,4	5,9	-	0,8	0,8	2-4-70
5m ²	111,6	158,4	38,5	41,7	72,9	4,2	9,8	5,1	
S 26	22,8	11,4	11,4	3,0	2,2	3,7	-	0,7	30-6-70
27	16,8	7,2	15,0	1,9	1,9	3,8	1,9	-	28-7-70
28	17,4	10,8	13,2	4,1	2,7	2,7	-	-	1-9-70
3m ²	57,0	29,4	39,6	9,0	6,8	10,2	1,9	0,7	
S 31	35,4	10,2	4,8	8,4	1,8	1,2	2,4	-	14-7-71

Tabel IIIa

Aantallen onderzochte schelpen, ingedeeld naar aantal jaarringen en naar verzameldatum aan de dijk.

Monster	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	tot.	verzamel- datum
D 7e	70	4	-	-	7	-	6	-	-	-	-	1	88	17-6-68
9e	110	13	6	1	6	2	3	3	2	-	-	1	147	21-8-68
Tot.	180	17	6	1	13	2	9	3	2	-	-	2	235	
D 14e	60	9	8	-	-	4	7	9	4	1	1x	14 j.	42	1-5-69
15e	60	8	6	1	4	4	-	6	1	3	-	-	93	6-6-69
Tot.	120	17	14	1	4	8	7	15	5	4	1x	14	135	
D 21e	140	2	4	4	4	3	3	1	-	-	-	-	161	7-7-70
22e	90	6	9	4	3	5	3	6	-	-	-	-	126	30-7-70
Tot.	230	8	13	8	7	8	6	7	-	-	-	-	287	
D 26e	300	4	2	5	2	2	1	1	-	-	-	-	317	20-7-71
27	250	4	1	3	2	2	1	1	1	2	-	-	267	24-8-71
Tot.	550	8	3	8	4	4	2	2	1	2	-	-	584	

Tabel IVa

Aantallen onderzochte schelpen, ingedeel naar aantal jaarringen en naar verzameldatum in het molengat.

Monster	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Tot.	verzamel- datum
Mg	29	20	<u>101</u>	8	-	3	8	<u>16</u>	9	6	1	-	1	216	17-2-72
Mg	42	18	15	<u>76</u> (68)	10	6	7	8	<u>13</u> (63)	3	-	-	-	198	15-5-72

Tabel IVb

Berekende aantallen per vierkante meter aanwezig van verschillende geboortejaren op verschillende verzameldata in het molengat.

Monster	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	verzamel- datum
Mg	3,6	2,5	12,6	1,0	-	0,4	1,0	2,0	1,1	0,8	0,1	-	0,1	17-2-72
Mg	5,3	2,3	1,9	9,5	1,3	0,8	0,9	1,0	1,6	0,4	-	-	-	15-5-72

Tabel Va

Aantallen onderzochte schelpen, ingedeeld naar aantal jaarringen en naar verzameldatum voor de Noordhollandse kust, de Waddeneilanden en Holwerd. (De aantallen van Zuid-IJmuiden, IJmuiden, Zandloper en Texel-Noord zijn reeds uitgedrukt per vierkante meter, zodat hiervoor geen b-Tabel nodig is).

Monster	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Tot.	verzamel- datum
Z. IJm.	84	3	9	7	-	-	-	-	-	-	-	106	12-10-71
IJmuiden	250	2	2	20	1	3	4	5	-	-	-	287	13-4-71
Zandl.	116	12	4	7	5	3	1	2	3	-	-	153	13-4-71
Texel-N. 8	9	9	8	-	-	2	2	7 (63)	4 (62)	1	-	42	15-4-71
Tersch.	234	166	26	26	5	1	5	4	2	2	1	472	27-9-72
	228	103	37	26	8	3	2	-	4	2	-	413	3-1-73
Tot.	462	269	63	52	13	4	7	4	6 (63)	4 (62)	1	885	
Tersch. Oost	110	24	27	9	3	-	1	1	1	-	-	176	14-4-71
Holwerd buiten	54	53	9	7	5	10	10	9	2	3	-	162	5-9-72

Tabel Vb

Berekende aantallen per vierkante meter aanwezig van verschillende geboortejaren op verschillende verzameldata voor de Waddeneilanden en Holwerd.

Monster	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	verzamel- datum
Tersch.	117	83	13	13	2,5	0,5	2,5	2	1	1	0,5	27-9-72
	114	51,5	18,5	13	4	1,5	1	-	2	1	-	3-1-73
Tot.	231	134,5	31,5	26	6,5	2,0	3,5	2	3	2	0,5	
Tersch. Oost	55	12	13,5	4,5	1,5	-	0,5	0,5	0,5	-	-	14-4-71
Holwerd buiten	108	106	18	14	10	20	20	18	4	6	-	

Tabel VI

Berekende regressielijnen, de met behulp van deze regressielijnen berekende jaarlijkse sterftepercentages en de voor het bepalen van de eerstejaarssterkte gebruikte sterftepercentages.

Jaar- klasse	Regressielijn	Jaarlijks sterfte % volgens regr. lijn	Gebruikt sterfte %	Leeftijd, waarvoor betr. sterfte % is gebruikt	
<u>Malzwin</u>					
1969	$y = -0,0230 x + 1,3569$ $r = 0,7700 \quad n = 12$	47,1	40		
1968	$y = -0,0160 x + 1,4996$ $r = 0,8855 \quad n = 16$	36,7	40		
1967	$y = -0,0153 x + 0,7310$ $r = 0,9712 \quad n = 5$	34,5	40		
1966	$y = -0,0081 x + 0,0767$ $r = 0,5741 \quad n = 6$	19,7	40		
1965	$y = -0,0156 x + 0,6213$ $r = 0,9043 \quad n = 6$	35,4	40		
1964	$y = -0,0115 x + 0,2342$ $r = 0,9113 \quad n = 6$	28,1	40		
1963	$y = -0,0209 x + 1,1772$ $r = 0,9633 \quad n = 6$	45,4	40		
1962	$y = -0,0199 x + 1,4079$ $r = 0,9524 \quad n = 13$	42,6	40		
1961 ⁺	$y = -0,0108 x + 0,0870$ $r = 0,8627 \quad n = 6$	26,5			
<u>Sluisje</u>					
1970	$y = -0,0215 x + 2,5679$ $r = 0,7307 \quad n = 5$	45,5	45	1	2
1969	$y = -0,0182 x + 1,9850$ $r = 0,5910 \quad n = 9$	41,2	45	2	3
1968	$y = -0,0244 x + 2,0250$ $r = 0,8863 \quad n = 16$	50,4	50	3	4
1967	$y = -0,0270 x + 2,2152$ $r = 0,9796 \quad n = 27$	58,3	55	4	5
1966	$y = -0,0295 x + 1,6281$ $r = 0,9423 \quad n = 10$	56,2	55	5	6
1965	$y = -0,0276 x + 1,4523$ $r = 0,8462 \quad n = 10$	53,8	55	6	7
1964	$y = -0,0279 x + 1,7182$ $r = 0,8697 \quad n = 10$	54,0	55	7	8
1963	$y = -0,0445 x + 1,2775$ $r = 0,9599 \quad n = 3$	71,4	60	8	9
1962	$y = -0,0296 x + 0,8290$ $r = 0,9235 \quad n = 3$	56,2	60	9	10
1961 ⁺	$y = -0,0493 x + 1,1707$ $r = 0,9976 \quad n = 3$	74,8			

Tabel VI (vervolg)

Berekende regressielijnen, de met behulp van deze regressielijnen berekende jaarlijkse sterftepercentages en de voor het bepalen van de eerstejaarssterkte gebruikte sterftepercentages.

Jaar- klasse	Regressielijn	Jaarlijks sterfte % volgens regr. lijn	Gebruikt sterfte %	Leeftijd, waarvoor betr. sterfte % is gebruikt
<u>Molengat</u>				
1970	$y = -0,0298 x + 1,3682$ $r = 0,6578 \quad n = 5$	57,1	40	
1969	$y = -0,0133 x + 0,7315$ $r = 0,7741 \quad n = 8$	31,0	40	
1968	$y = -0,0191 x + 1,4924$ $r = 0,8204 \quad n = 10$	40,6	40	
1967 ⁺	$y = -0,0155 x + 1,1846$ $r = 0,8597 \quad n = 10$	34,8	40	

N.B. Uit de Tabellen blijkt, dat de n-waarden van één monsterplaats (d.i. het aantal monsters, waaruit de regressielijn berekend is) voor de verschillende jaarklassen niet even groot zijn. Dit is een gevolg van het feit, dat in de monsters soms geen schelpen van een bepaalde jaarklasse (meestal een zwakke) voorkwamen. Bij de voor de regressielijnberekening noodzakelijke omrekening van de monsterwaarden in logaritmen (zie blz. 9) geven de 0-waarden moeilijkheden, omdat de logaritme van nul gelijk is aan min oneindig. Daarom zijn van een jaarklasse, waarvan in één of meer monsters geen schelpen voorkwamen, alle monsterwaarden van één monsterjaar samen genomen, waarna de gemiddelde jaarlijkse dichtheid van die jaarklasse voor de opeenvolgende monsterjaren, met inbegrip van de nulwaarden, kon worden berekend. Doordat zodoende van elk monsterjaar slechts één waarde overbleef, werd voor die jaarklassen n gelijk aan het aantal monsterjaren.

Fig. 1. ENKELE MONSTER-
PLAATSEN IN NOORD
EN WADDENZEE

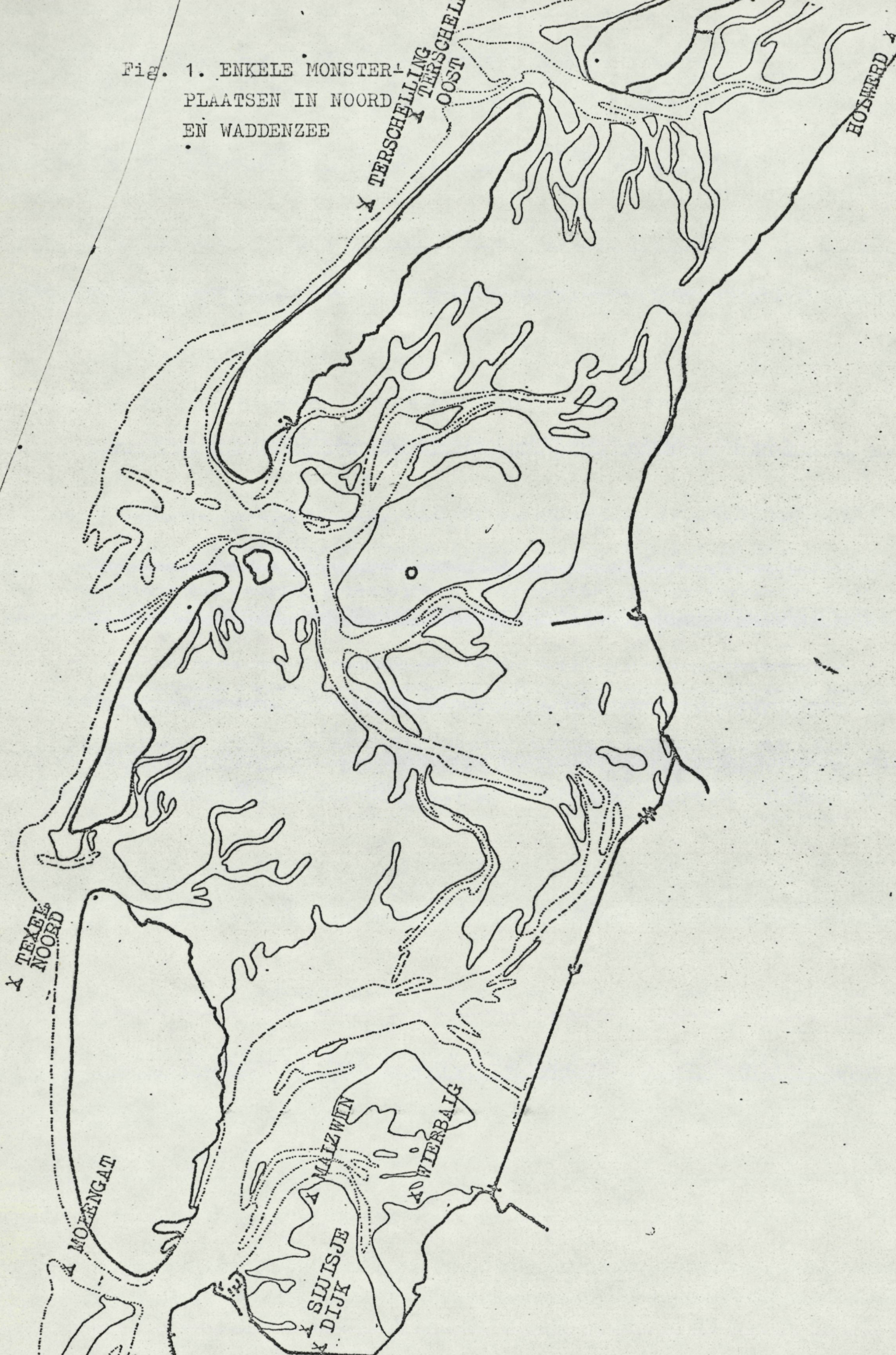


FIG. 2. DICHTHEIDSAFNAME VAN ENKELE STERKE MACOMA-JAARKLASSEN IN HET MALZWIN
 MET DE BEREKENDE REGRESSIELIJNEN

Macoma - Malzwin

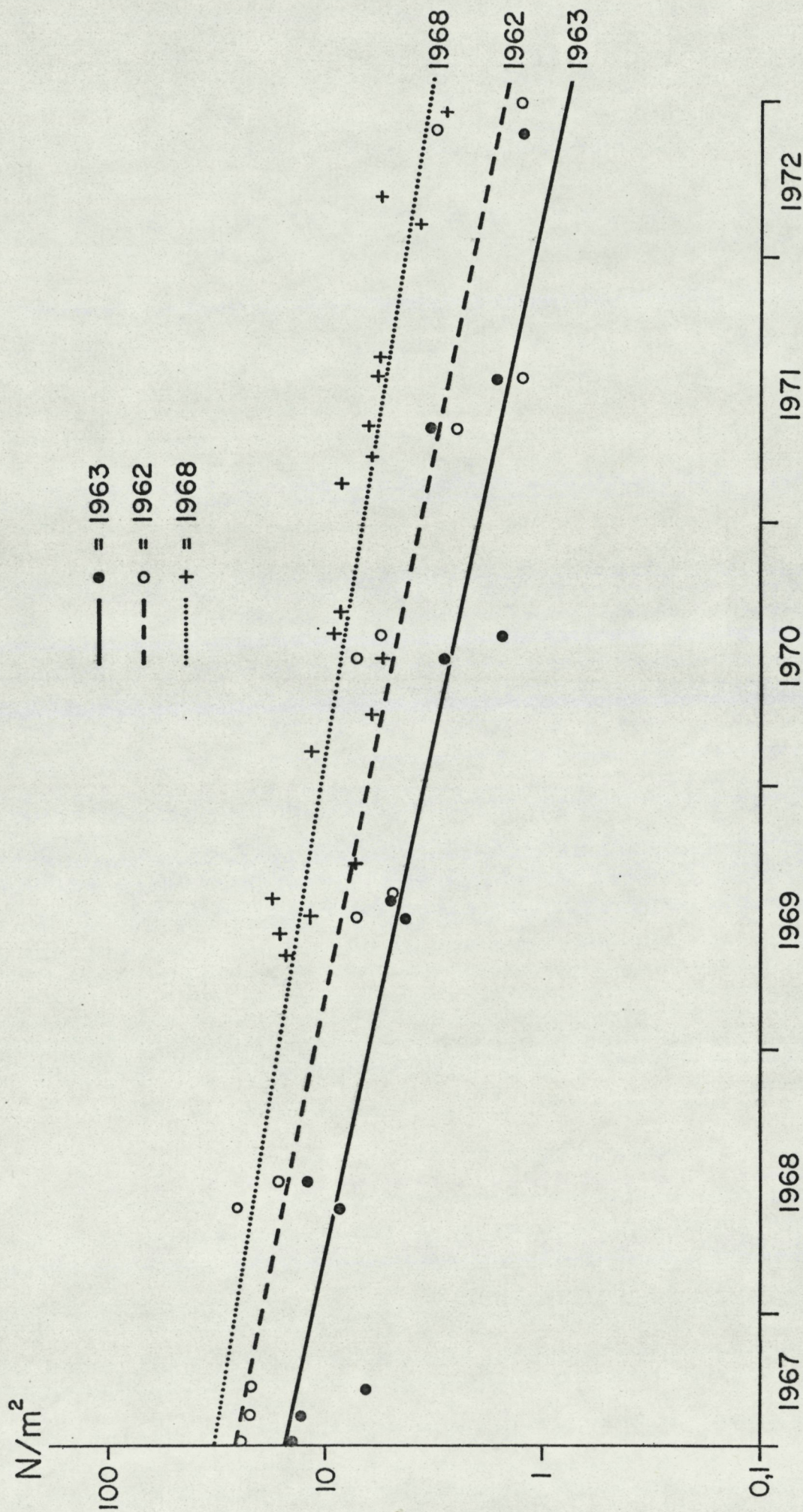


FIG. 3. EERSTEJAARS JAARKLASSESTERKTES VAN MACOMA BALTHICA
IN MALZWIN, MOLENGAT EN BIJ SLUISJE BALGZAND

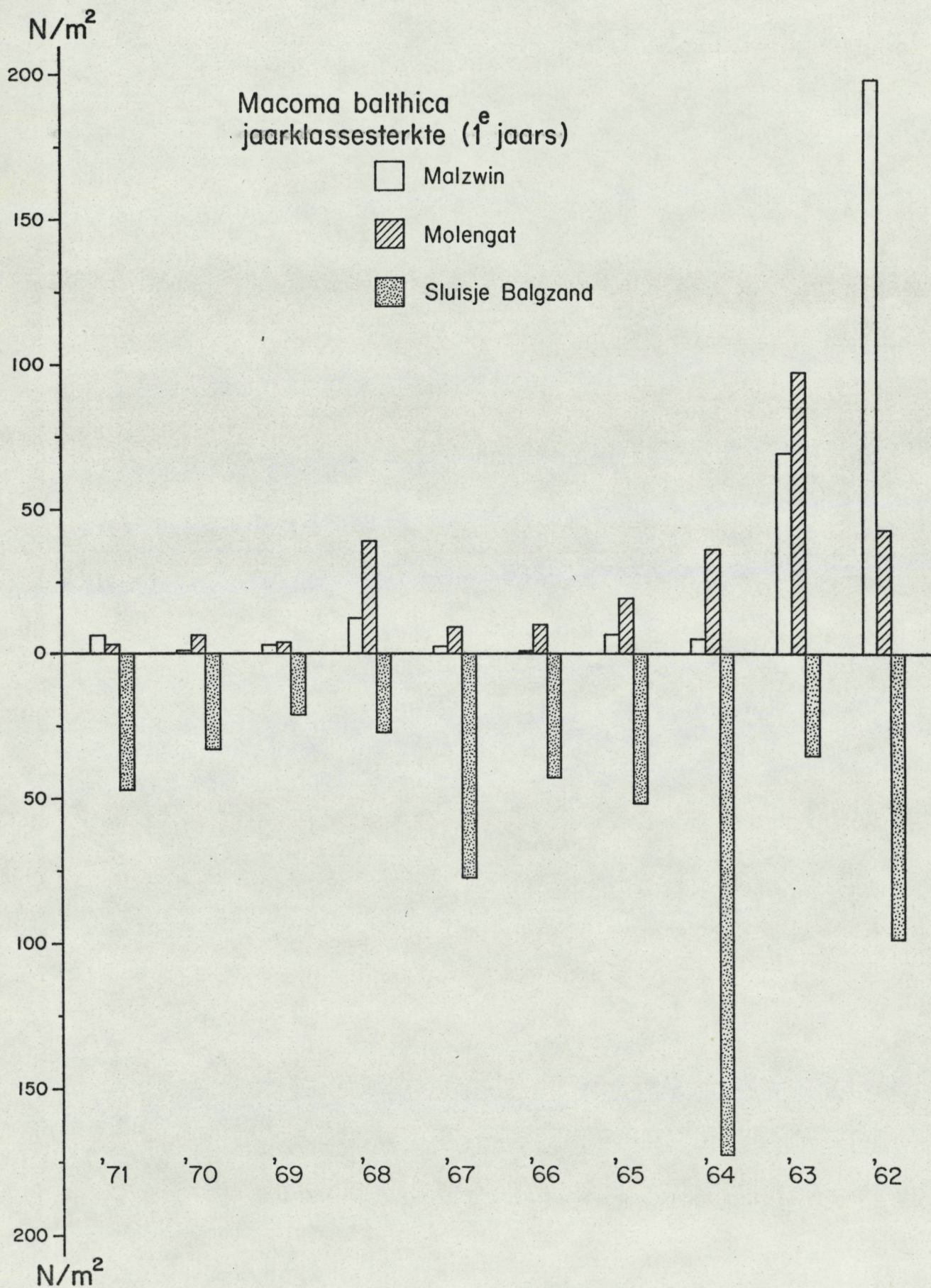


FIG. 4. STERKE JAARKLASSENVERDELING VAN MACOMA BALTHICA
OP DE VERSCHILLENDE MONSTERPLAATSEN

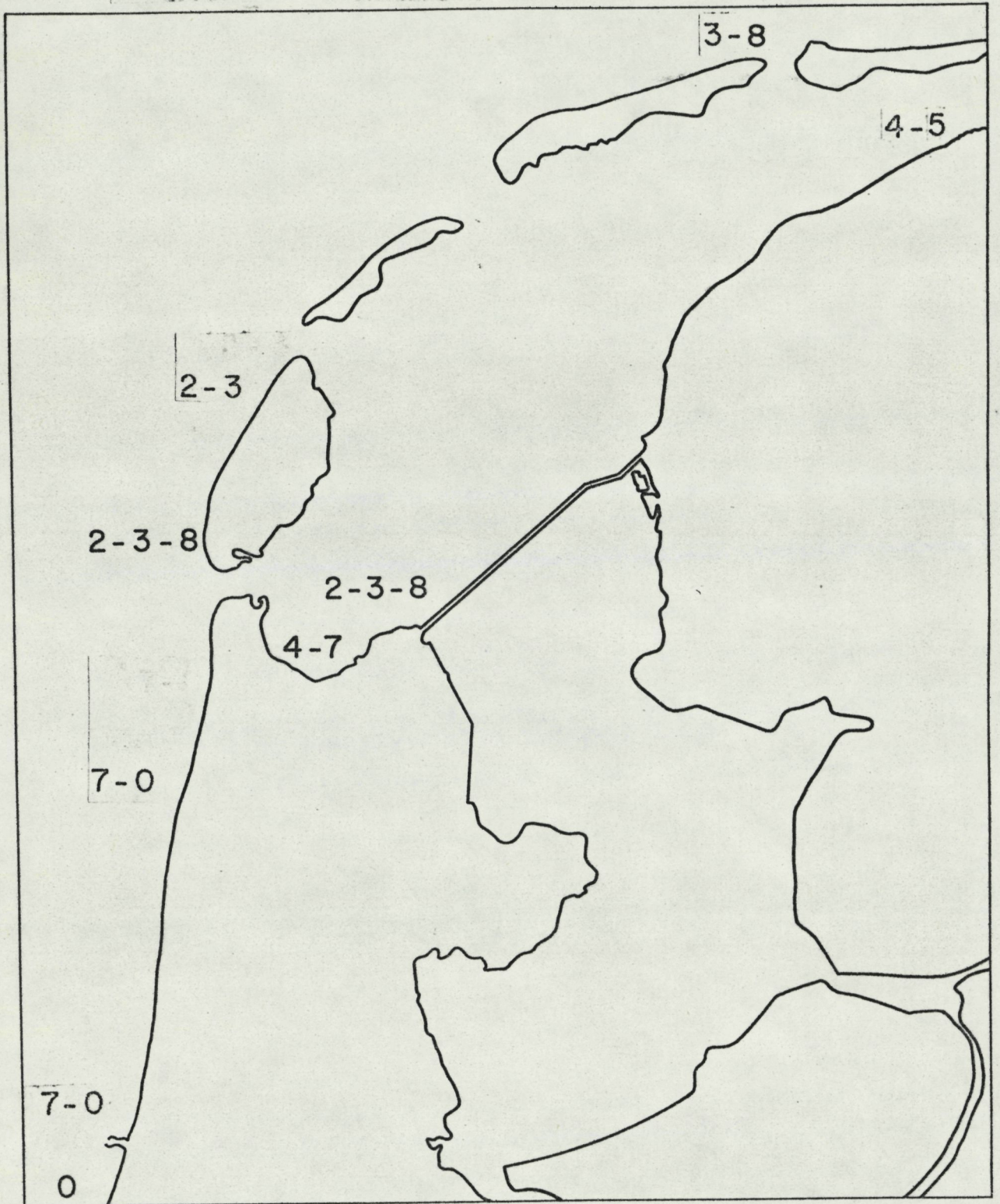


FIG. 5. Recruiting *M. balthica* i.v.m. zeewatertemperatuur

