laatste exemplaar
Retour!

Aantallen, groei, produktie en voedselopname van de zandgrondel (P. minutus) en de wadgrondel (P. microps) op het Balgzand.

door

F.A. van Beek

Library
Netherlands Institute for Sea Research
P.O. BOX 59, TEXEL
HOLLAND

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

VERSLAGEN

nummer 1976 - 9

Aantallen, groei, produktie en voedselopname van de zandgrondel (P. minutus) en de wadgrondel (P. microps) op het Balgzand.

door

F.A. van Beek

Intern verslag

over

werkzaamheden verricht als doctorale studie

in het tijdvak 1975-1976

aan het NIOZ te Texel

onder supervisie van

Dr. J.J. Zijlstra en Dr. M. Fonds

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN

nummer 1976-9

Rechten voorbehouden

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

Aantallen, groei, produktie en voedselopname van de zandgrondel (P. minutus) en de wadgrondel (P. microps) op het Balgzand.

door

F.A. van Beek

Intern verslag

Inhoud:

I. Summary 1
Samenvatting 2
II. Algemene inleiding 3
III. Aantalsschattingen
1. Inleiding 5
2. Efficiency van het net 7
2a. methoden 7
2b. resultaten en discussie 9
3. Aantalschattingen 12
3a. methoden 12
3b. aantallen en verspreiding 14
IV. Groei
1a. inleiding 22
1b. resultaten en discussie 24
2. Lengte-gewicht relaties 26
V. Voedselopname en voedselsamenstelling
1. Inleiding 28
2. Voedselopname 29
2a. methoden 29
2b. resultaten 32
3. Voedselsamenstelling 37
VI. Biomassa consumptie en produktie op het wad 41
VII. Algemene discussie 46
VIII. Literatuur 50
Tabellen en figuren

I. SUMMARY

For two species of gobies, Pomatoschistus minutus minutus (sand goby) and Pomatoschistus microps (common goby), the fluctuation in abundance,

the growth, production and food consumption were investigated on a tidal flat in the Wadden Sea, the Balgzand, in the course of a year (1975). Estimates of numbers of both species were derived from a sampling programme carried out at two weekly intervals on the Balgzand from April to November. Food consumption on the Balgzand was estimated from food intake experiments in the laboratory.

Juvenile gobies appeared in the catches at the end of July. The numbers of juvenile P. minutus remained more or less constant until November, the numbers of juvenile P. microps showed a significant decrease in summer and autumn. The total production of biomass between July and November for P. minutus was 38 gr. ashfree dry weight/1000 m^2, in the same period the production of biomass for P. microps amounted to 52 gr. ashfree dry weight/1000 m^2. The consumption in this period for P. minutus and P. microps was estimated at ± 2980 and ± 3970 gr. (fresh weight) respectively. The efficiency of growth over this period was ± 6% for both species.

SAMENVATTING

Op een platengebied in de Waddenzee, het Balgzand, werd het aantalsverloop, de groei, de jaarlijkse produktie en de jaarlijkse voedselconsumptie van de grondelsoorten Pomatoschistus minutus minutus (zandgrondel) en Pomatoschistus microps (wadgrondel) bestudeerd. De aantalsschattingen werden verkregen uit een tweewekelijkse hoogwaterbemonstering op de platen van het Balgzand van april tot november. De voedselopname in het veld werd berekend uit gegevens verkregen uit experimenten in het laboratorium. Juveniele grondels verschenen eind juli in grote aantallen op het wad. De aantallen juveniele P. minutus in de vangsten bleven tot begin november constant, de aantallen juveniele P. microps namen in de loop van het seizoen sterk af.

De biomassaproduktie van P. minutus was tussen juli en november 190 gr. versgewicht/1000 m^2, de produktie van P. microps in dezelfde periode bedroeg 260 gr. versgewicht/1000 m^2. De berekende voedselopname in deze periode voor P. minutus en P. microps was ± 2980 resp. ± 3970 gr. versgewicht/1000 m^2. De groeiefficiency was voor beide soorten in deze periode ongeveer 6%.

II. ALGEMENE INLEIDING

In het kader van het voedselketen-onderzoek aan het bentische ecosysteem in de Waddenzee worden op het NIOZ studies verricht aan o.m. primaire produktie (fytoplankton, benthische algen), de sedimentatie van detritus, microbiële aktiviteit in de bodem, de produktie van de benthische macrofauna (o.a. mollusken, wormen en crustaceeën) en meiofauna (copepoden, nemtatoden). Daarnaast worden de voedselopname en de produktie gemeten van secundaire consumenten zoals vogels en vissen, die resp. met laag- en hoog water op de platen foerageren op de benthische macrofauna.

Van de ± 30 vissoorten die in de Waddenzee voorkomen zijn in het bijzonder de grondels zeer talrijk. Tot nu toe zijn aan slechts één vissoort, de schol (Pleuronectes platessa) produktie- en voedselopname-metingen verricht (KUIPERS, 1973, 1975).

Dit onderzoek behandelt de voedselopname en de produktie van de grondelsoorten op een platengebied in de Waddenzee. Om praktische redenen is het Balgzand gekozen als modelgebied.

In de Waddenzee komen 4 grondelsoorten voor nl. Pomatoschistus minutus minutus Pallas (de zandgrondel, voortaan P. minutus genoemd), Pomatoschistus minutus lozanoi de Buen (voortaan P. lozanoi genoemd), Pomatoschistus microps Krøyer (de wadgrondel) en Pomatoschistus pictus Malm.

P. pictus is algemeen in het zuidelijk deel van de Noordzee en wordt slechts af en toe in de Waddenzee gevangen. P. minutus en P. lozanoi dienen als 2 soorten te worden beschouwd die morfologisch en ecologisch verschillen (FONDS, 1973). P. lozanoi wordt voornamelijk aangetroffen in het kustgebied buiten de estuaria en is niet talrijk in de Waddenzee. P. minutus en P. microps zijn evenwel zeer talrijk in de Waddenzee. Het onderzoek betreft dan ook uitsluitend de beide laatstgenoemde soorten.

Het verspreidingspatroon van P. minutus is onderzocht door SWEDMARK (1958), FONDS (1971 en 1973) en HEALEY (1971a, b, 1972a). HEALEY (1972a) onderzocht vooral de bio-energetics en de gonade-ontwikkeling (1971b), reproduktie, morfologische en ecologische aspekten zijn onderzocht door FONDS (1973). De oecologie van P. microps is onderzocht door JONES & MILLER (1966) en HEALEY (1972b).

Doel van dit onderzoek was het bepalen van de relatie en de betekenis van beide grondelsoorten in het Balgzand-ecosysteem. Hierbij werden produktie en consumptie - d.i. de predatie op andere soorten - zo nauwkeurig mogelijk kwantitatief benaderd.

Aantallenverloop, groei en voedselsamenstelling van beide soorten werden in het veld bestudeerd, waarbij gebruik werd gemaakt van een bestaand bemonsteringsprogramma. Voor het verkrijgen van betrouwbare schattingen van de aantallen grondels op het Balgzand werd een experiment uitgevoerd ter bepaling van de efficiency van het gebruikte vistuig. De voedselopname van beide soorten grondels in relatie tot de water-temperatuur en de grootte der dieren, werd gemeten in het laboratorium.

Acknowledgements

Het onderzoek vond plaats onder leiding van de heren Zijlstra en Fonds, die hierbij bedankt worden voor hun adviezen en medewerking. Daarnaast wil ik echter ook zeer hartelijk al diegenen bedanken, die

geholpen hebben bij de uitvoering van dit onderzoek, zoals:
Rob Dapper, Hans Witte, Wim van Arkel, Ronald Lagerveld, het haven-personeel, en tenslotte ook Lidy Everhardus voor het typen van het manuscript.

III. AANTALLENSCHATTINGEN

1. Inleiding

Seizoensgebonden aantalsfluktuaties in populaties worden in het algemeen veroorzaakt door migratie, mortaliteit en nataliteit. Dergelijke fluctuaties van P. microps zijn onderzocht door MILLER & JONES (1966) en HEALEY (1972b), die van P. minutus door FONDS (1973), HEALEY (1971b) en SWEDMARK (1958).

P. minutus is in de zomer en in de herfst in zeer grote getale in de Waddenzee aanwezig. De eerste juveniele grondels verschijnen in juni en de aantallen nemen gedurende de zomer sterk toe. In de winter trekken de dieren naar dieper water zodra de watertemperatuur lager wordt dan 3°C. In het voorjaar komen ze weer terug met rijpende gonaden. In mei en juni verdwijnen de grondels echter ten tweeden male, vermoedelijk om te paaien in het kustgebied van de Noordzee. De eieren van P. minutus worden door het vrouwtje afgezet onder schelpen, en door het mannetje bewaakt en geventileerd tot ze uitkomen. Tijdens en na de voortplanting verdwijnen de meeste oudere grondels, slechts een paar procent overleeft het eerste jaar en kan 2 jaar oud worden (FONDS, 1973; HEALEY, 1971).

P. microps paait niet in de Noordzee maar op en rond de platen in de Waddenzee. De eerste juveniele P. microps verschijnen in juli. Migratie naar dieper water vindt plaats in de winter wanneer de temperatuur beneden 5°C daalt. Evenals bij P. minutus wordt slechts een paar procent van de vissen ouder dan 1 jaar (HEALEY, 1972).

Aantallenschattingen van beide soorten grondels werden verkregen uit een bemonsteringsprogramma uitgevoerd op het Balgzand van april t/m november. Dit platengebied werd gekozen omdat hier gedeelten van de voedselketen, w.o. primaire produktie, de produktie van de bentische macrofauna en de predatie op deze fauna door vogels, de schol en de strandkrab reeds redelijk onderzocht zijn. Omdat verwacht werd dat zowel P. minutus als P. microps op de platen zouden fourageren (HEALEY, 1971; KUIPERS, pers. med.) werd tijdens hoog water op de platen gemonsterd.

Een belangrijke voorwaarde bij het bepalen van de produktie en de consumptie van de beide grondelpopulaties is een goede aantallenschatting. Voor een betrouwbare schatting van de aantallen grondels in de populaties op het Balgzand was het noodzakelijk te weten met welk een efficiency het daarbij gebruikte net viste, m.a.w. welk gedeelte van de aanwezige grondels in de baan van het net werd gevangen. Het is nl. onwaarschijnlijk dat het gebruikte vistuig, een 2 meter boomkor, alle grondels die het op zijn weg ontmoet, zal vangen. Men mag verwachten dat een gedeelte van de kleinere exemplaren door de mazen van het net zal ontsnappen, terwijl in principe alle vissen de kans hebben het net te ontwijken. Hierbij dient men zich te realiseren, dat de nadering van het net waargenomen kan worden door het geluid van de buitenboordmotor van de rubberboot, waarmee het net wordt getrokken, en door geluiden die tijdens het voortbewegen van het net over de grond ontstaan. Naast geluidprikkels kunnen ook de drukgolf van het net en visuele prikkels de vissen tot het ontwijken van het net aanzetten. Dit ontwijken kan in principe naar alle richtingen plaatsvinden, waarbij de zwemsnelheid van de vis, welke een functie is van zijn lengte, een rol kan spelen.

Een soortgelijk onderzoek bij jonge schol (Pleuronectes platessa L., 0, I, II en III-groep) werd eerder gedaan door KUIPERS (1975), en voor 0-groep schol en schar (Limanda limanda L.) door EDWARDS & STEELE (1968).

HEALEY (1971) heeft een poging gedaan om de efficiency van het door hem gebruikte net voor Pomatoschistus minutus te bepalen. Zijn gegevens zijn echter in onze situatie niet bruikbaar omdat hij met een ander net op een andere wijze heeft gevist.

Daarom werd een poging gedaan de efficiency van het net voor grondels te bepalen waarbij geen onderscheid gemaakt werd tussen de beide soorten Pomatoschistus minutus en P. microps. De experimenten voor de efficiency-bepaling werden uitgevoerd bij laag water aan de geulrand van de Mokbaai op de zuidpunt van Texel (fig. 1).

2. Efficiency van het net

2a. Methoden

Er werd gevist met een 2 meter boomkor met een knooploos nylon net met een maaswijdte van 10 mm, gestrekte mazen (fig. 2). Het net werd getrokken door een rubberboot met een 20 PK buitenboordmotor. De maximale diepgang van de schroef tijdens het vissen bedroeg 40 cm. De vislijn was 4 tot 7 meter lang en de snelheid waarmee werd gevist was ongeveer 40 meter per minuut (± 2.5 km/uur).

De efficiency van dit net werd bepaald door de vangsten hiervan te vergelijken met die van een zegen (fig. 3). Deze zegen was ± 11 meter lang, 1 meter hoog en had een maaswijdte van 1 mm. De onderkant was verzwaard met 2 kettingen, opdat het net goed over de bodem zou gaan. Aan de bovenkant waren drijvers bevestigd om het net vertikaal in het water te houden.

De trekken met dit net werden uitgevoerd door een groepje van minimaal 4 man, waarbij 2 personen zeer voorzichtig met het ene uiteinde van het net het water inliepen en een gebied met een bodemoppervlakte van 25 m^2 omcirkelden (maximale diepte 1 meter), waarna het net de kant op werd getrokken. Hierbij werd er goed op gelet dat de ketting niet van de bodem

afkwam en het net vertikaal in het water bleef staan, opdat er geen vissen uit konden ontsnappen. Als uitgangspunt werd verondersteld dat de efficiency van de zegen 100% was, dus dat alle aanwezige vissen ongeacht hun lengte werden opgevangen.

In totaal werden 2 pogingen gedaan de efficiency van het standaard net (de boomkor) te bepalen en wel op 18/7 en 22/8, 1975. De eerste poging, die als een verkenning van de methode beschouwd moet worden waarbij vele fouten werden gemaakt, werd niet in de resultaten betrokken. Bij de tweede poging werd afwisselend met beide netten langs de geulrand gevist in op elkaar aansluitende gebieden (fig. 4). In ieder experiment werd met beide netten vier trekken gedaan. De afgeviste bodemoppervlakte met de boot-motor-net combinatie was maximaal 100 m^2. De juiste afstand werd afgelezen aan de hand van een telwerk dat aan de boom van het net was bevestigd. De vangsten werden gefixeerd in formaline 8% en zo spoedig mogelijk uitgezocht. De vissen werden gemeten in lengteklassen (LK) van 0.5 cm. De relatie lengte (L) t.o.v. lengteklasse (LK) is:

$$L = 0.5(LK + 0.5) + 0.25 \text{ cm} \qquad (1)$$

Door fixatie in formaline krimpen de vissen iets. Deze krimp is afhankelijk van de tijdsduur waarin de vissen in de formaline hebben gelegen en de sterkte van de formaline-oplossing. Met deze krimp is gedurende het gehele onderzoek geen rekening gehouden. In 4% formaline bedraagt de lengtekrimp van jonge schol 2.6% van de oorspronkelijke lengte (LOCKWOOD, 1973). Voor jonge zalm werd door PARKER (1963) een lengtekrimp van 3 à 4% gevonden. Deze lage percentages zouden bij beide grondelsoorten weinig invloed uitoefenen op de lengteklasseverdeling omdat ze binnen de meetfout (0.5 cm) vallen.

De aantallen werden voor beide netten omgerekend naar een standaard-oppervlakte van 1000 m^2. Vervolgens werden de vangsten van beide netten onderling met elkaar vergeleken.

2b. Resultaten en discussie

Aanvankelijk werd een poging gedaan de kor- en zegenvangsten paarsgewijs met elkaar te vergelijken. Dit leidde echter tot weinig bevredigende resultaten, doordat de vangsten van beide netten een grote variatie vertoonden. Deze variatie, die mede een gevolg moet zijn van het kleine oppervlak, dat werd afgevist en van een weinig gelijkmatige verspreiding van de grondels, wordt geillustreerd door de gegevens in tabel I.

Uit de grote variatie van de kor- en zegenvangsten (tab. I) blijkt dat we niet in een homogeen verspreide populatie hebben gevist. De vissen zitten waarschijnlijk in onregelmatig verspreide groepjes bijeen (geclusterde verdeling). Bovendien zit er vermoedelijk een gradient in de verdeling; het aantal grondels nam toe naarmate verder in de baai werd gevist. Deze gradient echter zal bij een paarsgewijze vergelijking van de kor- en zegenvangsten niet de grootste storing hebben veroorzaakt.

Aanvankelijk werd er bij het bepalen van de efficiency onderscheid gemaakt tussen Pomatoschistus minutus en Pomatoschistus microps (fig. 5 en tab. II). Bij P. minutus bleken de kleinste lengteklassen te ontbreken, omdat het experiment vrij laat in het groeiseizoen werd uitgevoerd. Bij P. microps waren de grotere lengteklassen niet of bijna niet vertegenwoordigd. Hierdoor was het niet mogelijk verschillen in efficiency, die sterk afhankelijk van de lengte was, voor beide soorten te vergelijken. Het is echter niet aannemelijk dat deze waarden voor beide verwante soorten veel zal verschillen. Daarom werd besloten verder geen onderscheid meer te maken tussen beide soorten.

Omdat de vangsten van beide netten een nogal grote spreiding vertoonden, zijn van de aantallen vissen in het kornet (K) en de zegen (Z) de gemiddelden ($\bar{K}$ en $\bar{Z}$) genomen (tab. I).

De efficiency per lengteklasse (E_{LK}) werd bepaald via de formule:

$$E_{LK} = \bar{K}_{LK}/\bar{Z}_{LK} \cdot 100\% \qquad (2)$$

De resultaten zijn weergegeven in tab. I en fig. 6.

De gevolgde methode maakt het niet mogelijk de spreiding (mogelijke afwijking) van het quotient $\bar{K}_{LK}/\bar{Z}_{LK}$ te bepalen. Bovendien is het aantal steekproeven hiervoor te klein. Over de betrouwbaarheid van de gevonden waarden kan daarom niets worden gezegd. De laagste lengteklasse (lengteklasse 2) werd alleen in de zegen gevangen. Omtrent de aanwezigheid van vissen kleiner dan lengteklasse 3 kan bij gebruik van de kor niets gezegd worden, de efficiency van dit net is dan 0.

Zoals in de inleiding reeds werd vermeld, spelen bij het bepalen van de vangefficiency van het net 2 faktoren een belangrijke rol. Deze zijn a. de maaswijdte-selektie en b. de ontsnapping. In fig. 6 wordt het stijgende gedeelte van de lijn voor de lagere lengteklassen vrijwel zeker bepaald door de maaswijdte-selektie. Bij lengteklasse 6 is de efficiency bijna 100%, de maaswijdte-selektie moet dan bijna 0 zijn en er is blijkbaar geen ontsnapping van betekenis meer. In het dalende deel van de grafiek is er geen maaswijdte-selektie meer zodat de ontsnapping nu een gevolg moet zijn van het ontwijken van het net. De ontsnappingskans neemt toe, naarmate de zwemsnelheid (lengteafhankelijk) van de vis groter is.

Het dalende deel van de grafiek kan worden beschreven door een lijn met de vergelijking:

$$\ln E_{LK} = 5.046 - 0.092\ LK \qquad (3)$$

Deze lijn werd berekend om de lengteklassen 12 t/m 17 te kunnen extrapoleren, omdat deze lengteklassen op het tijdstip dat de selektie-ogive werd bepaald niet aanwezig waren. Voor het corrigeren van de vangsten op het Balgzand werden voor de lengteklassen 3 t/m 6 de werkelijk gevonden efficiencywaarden gebruikt. Voor de lengteklassen 7 t/m 17 werden

uit vergelijking (3) berekende waarden gebruikt.

Er zijn verschillende variabele faktoren op de selectie-ogive van invloed, een aantal van deze faktoren is reeds genoemd in de inleiding. Het geluid van de buitenboordmotor, de schaduw van de rubberboot, de geluiden van het net en de drukgolf van het net zijn faktoren die in de loop van het visseizoen niet sterk varieerden. Bovendien werden deze faktoren in de efficiency meebepaald. Er zijn echter twee faktoren die wel gedurende het visseizoen aan sterke veranderingen onderhevig waren, nl. a. de temperatuur en b. de troebelheid van het water.

De temperatuur beinvloedt sterk de aktiviteit en de maximale zwemsnelheid van de vissen. Zij varieerde tijdens het visseizoen van $\pm$ 5°C in april tot $\pm$ 23°C in augustus.

De zichtbaarheid van het net voor de vissen is sterk afhankelijk van de helderheid van het water.

Tenslotte is de veronderstelling dat de zegen alles vangt discutabel. Bij het in het water lopen zullen een aantal vissen zijn verstoord en weggezwommen. Volledige zekerheid dat er geen ontsnapping onder de bodemketting van het zegennet plaatsvond, ontbreekt. De vangst van dit net kan dus een lichte onderschatting zijn van de werkelijk aanwezige aantallen, wat inhoudt dat het quotient $\bar{K}/\bar{Z}$ een lichte overschatting kan zijn van de efficiency. Dit is voor de grotere vissen waarschijnlijker dan voor de kleinere, omdat deze sneller weg kunnen komen. Deze mogelijke overschatting van de efficiency zal een onderschatting van een te berekenen populatie-dichtheid tot gevolg kunnen hebben.

De eerste poging om de efficiency van het net te bepalen op 18-7-'75 werd buiten beschouwing gelaten. In grote lijnen geven de resultaten wel eenzelfde beeld als bij de tweede poging (fig. 7) maar de gevonden eff.-waarden liggen veel lager. Er waren drie redenen waarom werd besloten deze bepaling niet mee te laten doen. Ten eerste bestond er twijfel

omtrent de grootte van de met beide netten afgeviste bodemoppervlakte. Ten tweede waren de gevonden waarden gebaseerd op nogal kleine aantallen vissen. Tenslotte was het net bij de eerste poging verzwaard met slechts één ketting zodat het net tijdens het inhalen soms van de bodem werd opgetild waardoor vissen onder het net door konden ontsnappen. Er is getracht dit euvel bij de tweede poging op 22-8-'75 te ondervangen door het net met een tweede ketting te verzwaren.

De gebruikte methode lijkt wel geschikt voor de efficiency-bepaling van een net voor grondels en andere kleine pelagisch levende vissen, maar lijkt ongeschikt voor platvis en voor garnalen. Jonge platvis werd wel in het kornet gevangen maar ontbrak in de zegenvangsten. Blijkbaar zien deze vissen kans onder het net door te ontsnappen. Dit geldt ook voor een gedeelte van de garnalen.

3. Aantallenschattingen

3a. Methoden

Gedurende het voorjaar, de zomer en de herfst van 1975 werd tijdens hoogwater een bemonsteringsprogramma uitgevoerd op de, bij laag water droogvallende, platen van het Balgzand. In deze periode werden iedere 2 weken 3 tochten naar dit gebied ondernomen met de NIOZ-vlet de "GRIEND".

Gedurende 2 dagen werden 9 raaien op de platen bemonsterd. Iedere raai bestond uit 4 plaatsen die ongeveer 300 meter uit elkaar lagen. Op de geulenarme oostzijde van het Balgzand werden 5 raaien (20 plaatsen) afgevist. Deze raaien lagen evenwijdig aan elkaar loodrecht op de hoofdgeul, het Amsteldiep. Op de geulenrijke westzijde werden 4 raaien (16 plaatsen) afgevist, ook evenwijdig aan elkaar gelegen en loodrecht op de hoofdgeul: het Nieuwe Diep (fig. 8). De meeste plaatsen waar werd gevist op de westzijde, lagen in de nabijheid van talrijke zijgeulen van het Nieuwe Diep.

Er werd gevist met 2 boot-motor-net combinaties (beschreven bij efficiency) om in één tijperiode hoogwater het gehele programma voor de oost- of westkant van het Balgzand af te werken. Op de derde dag werden 5 trekken in het Amsteldiep gedaan om na te gaan hoeveel grondels tijdens hoogwater in de geulen achterbleven.

Er werd steeds overdag gevist in de tijd tussen 2 uur vóór tot 2 uur na hoog water. De snelheid waarmee het net over de bodem werd getrokken was ongeveer 40 m/minuut. Op iedere plaats werd 5 minuten gevist, zodat de gemiddeld afgeviste afstand per plaats ongeveer 200 meter was. De afgelegde afstand werd afgelezen op een meterwiel dat aan de boom van het net was bevestigd. In gevallen dat het meterwiel onklaar raakte werd de afgeviste afstand geschat.

De vangsten werden gedeeltelijk vers meegenomen en enkele uren later in het laboratorium uitgezocht. Wanneer de vangsten erg groot waren werd een gedeelte uitgezocht (subsample) en het volume van de totale vangst gemeten, waarna de aantallen werden omgerekend op de totale vangst.
De vissen werden geconserveerd in formaline 4% en later gemeten in lengteklassen van halve centimeters.

$$(\text{lengte} = 0.5\ (\text{lengteklasse} + 0.5) \pm 0.25\ \text{cm}).$$

Voor het bepalen van de maaginhouden van de vissen werden gedurende de hele visperiode van iedere raai op de oostzijde van het Balgzand van één trek de vissen direkt na het vangen verdoofd en gedood met M.S. 222 (SANDOZ), en direkt daarna geconserveerd in formaline 4%. De vissen werden verdoofd om te voorkomen dat ze tijdens de fixatie in formaline het voedsel zouden uitbraken, bovendien om het verteringsproces van het voedsel in de maag te stoppen.

De aantallen grondels in de vangsten werden omgerekend naar de standaard oppervlakte van 1000 m^2 en gecorrigeerd voor de efficiency van het net. De gemiddelde aantallen en de gemiddelde lengten van de vissen

werden berekend per visweek, per maand en per plaats (oost of west).

Bij het bewerken van de gegevens werd gebruik gemaakt van de IBM-computer van het Rekencentrum Petten.

3b. Aantallen en verspreiding

De populatiedichtheid van zowel P. minutus als P. microps op de platen van het Balgzand veranderde gedurende de bemonsteringsperiode van april t/m november aanzienlijk (fig. 9 en 10, tab. I).

De dichtheid van P. minutus nam van april t/m juni af van ongeveer 33 tot 2 grondels per 1000 m^2 (I-groep en oudere dieren).
Deze afname is volgens FONDS (1972) een gevolg van paai-trek naar de Noordzee. Na de paaitijd (eind juni) viel weer een toename in de aantallen adulte dieren waar te nemen. De eerste juveniele P. minutus werden eind mei gevangen met een gemiddelde lengte van 22 mm en waren reeds ongeveer 1 maand oud (FONDS, pers. med.). De populatiedichtheid op het Balgzand nam zeer snel toe van 40 grondels per 1000 m^2 in de laatste helft van juni tot een maximum van ongeveer 210 grondels per 1000 m^2 omstreeks half juli. Deze toename werd praktisch geheel veroorzaakt door het verschijnen van juveniele dieren.

In de periode van juli t/m begin november bleven de aantallen vrijwel constant met een lichte neiging tot afname van 197 (juli en begin augustus) tot 154 (oktober en november) grondels per 1000 m^2. De correlatiecoeff. van de berekende relatie tussen tijd en ln aantallen is niet significant ($r = 0.48$, $n = 9$, $p > 0.10$). Het aantal 1-jarige P. minutus bedroeg in deze periode nog maar enkele procenten van de totale populatie. Na augustus kon op grond van de lengteverdeling geen onderscheid meer worden gemaakt tussen de 0- en 1-jaar oude vissen, omdat de grotere jonge dieren in lengte de kleinere oude dieren hadden ingehaald.

FONDS (1973) viste in 1961-1962 en 1963-1964 in de geulen van de Waddenzee op diepten van 2 tot 20 meter. Hij vond in het voorjaar een overeenkomstig aantallenverloop. Uit zijn gegevens blijkt dat de paaitrek van P. minutus begint in april, dus juist aan het begin van ons veld-programma. Hij vond een minimum aantal oude grondels in juni-juli, terwijl op het Balgzand juist in juli een maximum aantal jonge grondels werd gevonden. De eerste 0-jarige grondels met een lengte van 2-4 cm werden door FONDS in juli (1964) en augustus (1962) gevangen. In de periode van juni tot september werden in de Noordzee bij het lichtschip Texel met een macroplanktonnet juveniele grondels gevangen met een lengte van 1 tot 2.5 cm.

In de periode juli-november waarin op het Balgzand de aantallen nagenoeg constant bleven, namen in 1962 en 1964 de aantallen in de geulen in dezelfde periode in de Waddenzee voortdurend toe. Deze toename werd volgens FONDS veroorzaakt door binnentrekken van jonge grondels in de Waddenzee.

HEALEY (1971) viste met laag water in een aantal geulen en geulranden van het Ythan-estuarium benoorden Aberdeen in Schotland. Hij viste enkele jaren met een 2 meter boomkor, die met de hand getrokken werd dwars door de geulen zodat zowel in de diepere delen als langs de kant van de geul werd gevist. De eerste juveniele P. minutus verscheen hier eind juni - begin juli in de vangsten. De aantallen namen snel toe tot eind augustus en bleven daarna vrijwel constant tot in februari.

Naast de visserij op de platen van het Balgzand werden tijdens iedere vistocht ook 5 trekjes in de geul (Amsteldiep) evenwijdig aan de plaat gedaan. Hoewel het aantal trekken gering was en de spreiding in aantal grondels groot, bleek het gemiddelde aantal grondels (niet gecorrigeerd voor de efficiency van het net) in de geul toe te nemen gedurende de periode dat de aantallen op de plaat constant bleven (lin regr. tijd

tegen ln aantallen in de geul gaf r = 0.67, n = 8, d.i. significant voor p > 0.1, fig. 11). Dit is in overeenstemming met de door FONDS (1973) waargenomen toename van grondels in de zomer.

Tijdens een experiment op 16-17 september, waarbij gedurende 24 uur regelmatig intensief op de plaat en in de geul (dwarsdoorsneden) werd gemonsterd, bleek dat tijdens hoogwater in de geul 5.6 maal zoveel P. minutus per standaardoppervlakte gevangen werd als op de platen. Hieruit kan men concluderen dat in september ongeveer 80% van de totale populatie op het Balgzand tijdens hoogwater in de geulen blijft.

Een voortdurende toename van aantallen P. minutus in de geulen kan verklaard worden door migratie. Deze toename maakt het echter onmogelijk iets over de mortaliteit te zeggen. Men zou verwachten dat de aantallen op de platen een weerspiegeling zouden geven van de aantallen in de geulen. Dit is niet het geval, de aantallen blijven vrijwel constant op de plaat, terwijl ze in de geul toenemen. Hiervoor kunnen de volgende verklaringen gegeven worden.

De eerste mogelijkheid is dat we te maken hebben met 2 aparte populaties. De eerste trekt de platen op en is min of meer op zich zelf staand met een geringe mortaliteit tussen juli en november. De voortdurende toename van de aantallen in de geul wordt dan veroorzaakt door immigranten vanuit de Noordzee, die geen getijdenritmiek hebben, zodat ze niet op de droogvallende platen fourageren.

Een tweede mogelijkheid is dat de getijdemigratie van P. minutus tussen juli en november afneemt. In dit geval is er dan geen sprake van gescheiden populaties. De vissen trekken naar de geulen. De zo ontstane aantallenafname op de plaat moet dan geheel gecompenseerd worden door immigranten vanuit de Noordzee. In dit geval kan men over de mortaliteit niets zeggen.

Een derde mogelijkheid is dat de mortaliteit op de platen hoger is dan in de geulen. De aantallen zouden zowel op de platen als in de geulen toenemen, ware het niet dat de hogere mortaliteit deze toename op de platen volkomen compenseert.

Bij gebrek aan verdere aanwijzingen lijkt de eerste mogelijkheid voorlopig het meest waarschijnlijk.

In het Veerse Meer, dat van de Noordzee is afgesloten, bleven de aantallen P. minutus vanaf juli tot december toenemen (FONDS, 1973). Deze toename kan nooit een gevolg zijn van migratie vanuit open zee. Het is daarom zeer de vraag of de door FONDS (1973), HEALEY (1971) en ons gevonden toename in aantallen grondels in de geulen een gevolg is van immigratie vanuit zee.

De vangsten van adulte P. microps waren in de periode april tot half augustus veel constanter dan die van P. minutus, wel vond een lichte daling in aantallen plaats in mei-juni. In deze periode werden wel met laag water nesten van deze soort gevonden onder schelpen van Mya arenaria, meestal met een mannetje erbij. De nesten werden vnl. aan de geulrand en op de aangrenzende plaat gevonden in poeltjes waar soms enkele centimeters water in stond, soms bij temperaturen boven de 25°C. De lagere vangsten in mei-juni zijn waarschijnlijk niet aan migratie te wijten maar aan een geringere vangbaarheid van de grondels samenhangend met het reproduktie-gedrag.

De eerste juveniele P. microps verschenen in de laatste week van juli in de vangsten, ongeveer 1550 grondels per 1000 m^2, gemiddeld voor het gehele Balgzand. Ze hadden evenals bij P. minutus een gemiddelde lengte van 22 mm. Dit duidt erop dat de netselectie voor beide soorten vrijwel gelijk is.

Tot in november nam de populatiedichtheid geleidelijk af tot ongeveer 110 grondels per 1000 m^2 (tabel I, fig. 10).

HEALEY (1972) viste met een rechthoekig handgeduwd net, van 50 cm breed met een maaswijdte van 4 mm, met laagwater in prieltjes en langs geulranden van het Ythan estuarium. Juveniele P. microps verschenen hier in augustus of september in z'n vangsten. De aantallen namen toe tot in oktober om daarna weer sterk af te nemen.

MILLER & JONES (1966) vermelden, op grond van waarnemingen van FONDS, dat in de periode juni t/m september 1962 vrijwel geen P. microps in de geulen van de Waddenzee aanwezig waren. Dit werd ook gevonden tijdens de hoogwaterbemonstering in de geulen van het Balgzand. Het is dus onwaarschijnlijk dat de gevonden dichtheidsafname op de platen een gevolg is van migratie naar dieper water. Het lijkt meer waarschijnlijk dat de afname een gevolg is van mortaliteit. Deze mortaliteit kan veroorzaakt worden door infecties, parasieten of predatoren. Bij predatoren van grondels op de platen wordt vooral aan wadvogels gedacht. P. microps bleek echter onder laboratoriumcondities ook zeer gevoelig voor infecties van bacterieën en schimmels, vooral bij hogere temperaturen (20-25°C). Uit het onderzoek van maaginhouden bleek dat ingewandparasieten in deze periode niet veel voorkomen en dus vermoedelijk geen rol spelen. Beide grondelsoorten zijn niet op andere parasieten onderzocht, maar het is mogelijk dat andere parasieten, zoals b.v. de kieuwparasiet Lernaeocera minuta (MANN, 1964), een rol kunnen spelen bij de mortaliteit van P. minutus.

Uit observaties bij laagwater op het Balgzand en in de Mokbaai te Texel bleek dat grote aantallen juveniele P. microps achterblijven in de plasjes en prielen op de plaat, en daar een gemakkelijke prooi zijn voor fouragerende wadvogels. SWENNEN (1971) vermeldt dat P. microps één van de belangrijkste prooidieren is van de groenpootruiter (Tringa nebularia), die van juli t/m oktober in grote getallen in het Waddengebied aanwezig is. In een kwantitatief onderzoek van braakballen van deze vogel werden

resten van P. microps in 93.3% van de onderzochte ballen (gemiddeld 22.5 grondels per braakbal) aangetroffen. P. microps komt verder voor in het dieet van veel vogelsoorten die op de platen fourageren (SWENNEN, pers. med.). Een andere mortaliteitsoorzaak voor grondels die met laagwater op de plaat blijven, kan zijn dat de prieltjes te warm worden of geheel droogvallen.

De aantalsafname van de juveniele P. microps in het tijdsverloop t van N_o naar N_t kan beschreven worden door de exponentiele vergelijking: $N_t = N_o \cdot e^{(-M.t)}$, waarbij een constante sterftekans voor de gehele periode en voor alle lengtegroepen wordt aangenomen (BEVERTON & HOLT, 1957) De mortaliteitscoefficient werd berekend uit $M.t = \ln (N_o/N_t)$. Dit gaf voor P. microps over de periode juli tot november (13 weken) een waarde van $M.t = 2.708$. De wekelijkse mortaliteitscoefficient wordt dan $M = 0.208$ en de afname van het aantal grondels per week: $N_t = N_o . e^{-0.2}$ (zie fig. 12).

De dichtheid van P. microps op het Balgzand was gedurende het hele seizoen aan de westkant ongeveer 3x zo groot als aan de oostkant. Tijdens het optreden van de eerste juveniele P. microps waren de vangsten aan de westkant zelfs 13x zo hoog (de grootste vangst op 30-7-'75 gaf 15752 juveniele P. microps per 1000 m^2). Ook de dichtheid van P. minutus was aan de westkant van het Balgzand groter, gemiddeld 1.6x zo groot als aan de oostzijde. Alleen in november was de dichtheid in het oostelijk gebied groter (fig. 13, 14 en tabel IV en V). Mogelijke oorzaken voor deze verschillen zouden gezocht kunnen worden in verschil in voedseldichtheid en bodemstruktuur. Een onderzoek naar de verspreiding van garnalen (een belangrijke voedselbron voor grondels) en meiofauna (een mogelijk belangrijke voedselbron voor juveniele grondels) is in voorbereiding (ZIJLSTRA, pers. med.). Doordat het westelijk deel van het Balgzand veel geulenrijker is en met laag water meer plassen en prielen

bevat, kan dit gebied met laagwater verblijfplaats bieden aan meer grondels dan het "drogere" oostelijk gebied.

De correctiefaktor voor de vangsten, i.v.m. de efficiency van het net, bleek in de maanden april en augustus t/m november ongeveer 1.5 te bedragen voor P. minutus. Voor P. microps was deze faktor in april t/m juni en augustus t/m oktober 1.3. In juli was de faktor 2.2, in november werd een waarde van 1.9 gevonden (fig. 15 en tab. VI). Deze faktor, die in feite de reciprook van de vangbaarheidskans is, bleek de trend van het dichtheidsverloop van de grondels gedurende het seizoen niet te beinvloeden (fig. 15 en 16).

De betrouwbaarheid van een schatting van de populatiegemiddelden wordt aangegeven door "confidence limits". Deze betrouwbaarheidsgrenzen geven aan tussen welke waarden de werkelijke populatiegrootte ligt. Per visweek werden een aantal monsters uit de populatie genomen. De frequentie-verdeling van de aantallen in deze monsters bleek een negatief binominale verdeling te volgen voor zowel P. minutus als P. microps ($s^2 > \bar{x}$).
De gemiddelden van een groot aantal steekproeven ($n \geq 30$) zullen een normale verdeling gaan benaderen, met een gemiddelde dat gelijk is aan het werkelijke populatiegemiddelde. Dit is een algemeen geldende eigenschap van steekproefgemiddelden mits het aantal steekproeven maar groot genoeg is.
Het 95% waarschijnlijkheidsgebied van het populatiegemiddelde ligt dan tussen $\bar{x} + t.s/\sqrt{n}$ en $\bar{x} - t.s/\sqrt{n}$ (confidence limits).
Als men wil testen of de gevonden populatiegemiddelden gedurende het seizoen significant van elkaar verschillen, mag men dit niet doen met deze confidence limits, omdat deze afhankelijk zijn van de grootte van het gemiddelde. Hiervoor dient men eerst de oorspronkelijke aantallen te transformeren totdat populatiegemiddelde en variantie onafhankelijk van elkaar worden. De getransformeerde waarden gaan dan meestal een normale verdeling volgen.

Veelgebruikte transformaties voor een negatief binominale verdeling zijn ln of log. transformaties of TAYLOR's power law (x^p). Wegens tijdgebrek is voorlopig afgezien van verdere uitwerking van de aantalsgegevens.

Een aantal faktoren die op de populatieschatting invloed hebben gehad zijn buiten beschouwing gelaten. De subsamples genomen uit grote trekken geven slechts een schatting van de werkelijke aantallen in deze trekken. De efficiency van het uitzoeken van de vangsten is zeker geen 100% geweest, in ieder geval niet voor de allerkleinste vissen. De efficiency van het net is waarschijnlijk een overschatting.

Al deze faktoren samen genomen maken het waarschijnlijk dat de gevonden aantallen en de hieruit geschatte populatiegrootten onderschattingen zijn.

De gemiddelde lengte van de eerste gevangen grondels was zowel bij P. minutus als bij P. microps 22 mm. Deze vissen waren vermoedelijk ongeveer één maand oud! Jongere grondels werden niet gevangen omdat ze allen door de mazen van het net ontsnapten of nog pelagisch waren. P. microps paaide op en om de platen zodat verwacht mag worden dat de juvenielen reeds een maand op de plaat aanwezig waren voordat de eerste exemplaren gevangen werden. Juveniele P. minutus trekken vanuit de kustzone de Waddenzee binnen zodat deze waarschijnlijk nog niet zo lang op de platen aanwezig waren.

De gemiddelde lengtes in fig. 37 en fig. 38 van de juveniele grondels in de eerste maanden mei, juni en juli zijn dus overschattingen omdat een groot deel van de populatie door selektieve bemonstering (maaswijdteselektie) in het geheel niet werd gevangen. Dit geldt zeker voor grondels kleiner dan 15 mm (lengteklassen 0,1 en 2). De gemiddelde aantallen in dezelfde periode zijn om dezelfde redenen onderschattingen. Voor de berekening van de voedselopname van de bentisch levende grondels op de

platen zullen deze over- en onderschattingen echter van weinig invloed zijn, omdat het grootste gedeelte van deze kleine grondeltjes nog pelagisch is. Een onderschatting van de aantallen kleine al bentisch levende grondels (kleiner dan 22 mm) die in het geheel niet werden gevangen zal een kleine onderschatting van de consumptie in deze periode opleveren.

IV. GROEI

1a. Inleiding

De groei van vissen is een proces dat afhankelijk is van milieu-faktoren zoals de temperatuur en de beschikbaarheid van voedsel. Deze faktoren veranderen gedurende het jaar, waarbij ze in verschillende jaren onderling ook kunnen verschillen.

Voor het beschrijven van de specifieke lengtegroei van een vis in een populatie gedurende zijn gehele leven wordt meestal de BERTALANFFY groeivergelijking

$$l_t = \ln (1 - \exp (-k(t - t_o))) \qquad (5a)$$

gebruikt. (BERTALANFFY, 1934, 1938, 1957; BEVERTON & HOLT, 1957; HOHENDORF, 1966). De oorspronkelijke BERTALANFFY groeivergelijking is:

$dl/dt = A.L^2 + D.L^3$, waarin A en D assimilatie- resp. dissimilatieconstanten zijn en L de lengte van de vis is. De assimilatieprocessen worden proportioneel met de oppervlakte verondersteld, de dissimilatieprocessen proportioneel met het volume van de vis. De groei is het netto resultaat van deze processen.

De groeivergelijking (5a) is van deze vergelijking afgeleid. In deze vergelijking is L_∞ de max. eindlengte die de vis gedurende zijn leven kan bereiken. In feite geeft L_∞ de verhouding tussen assimilatie en dissimilatieconstanten (A/D) weer. Omdat de dissimilatie toeneemt met een 3e macht van de lengte en de assimilatie met een 2e macht, kan de

groeisnelheid alleen maar afnemen. De groeiremming wordt in de vergelijking aangegeven door L - exp(-k), waarin -k een maat is voor de groeivertraging. Deze k is een specifieke constante die proportioneel is met de dissimilatieconstante D. De term t_o geeft het beginpunt aan van de curve die de vergelijking beschrijft.

De vergelijking wordt meestal gebruikt voor het beschrijven van groei over een aantal jaren zodat L_∞ en k betrekkelijk onafhankelijk zijn van veranderlijke seizoensfaktoren, doch voor eenzelfde soort in verschillende populaties iets kunnen verschillen (HOHENDORF, 1966). Gedeeltelijk kunnen die verschillen tussen de populaties genetisch bepaald zijn, daarnaast zouden faktoren zoals temperatuur en voedselaanbod een rol kunnen spelen.

LOCKWOOD (1974) vond dat de groei van 0-groep schol binnen één groeiseizoen ook paste in het BERTALANFFY groeimodel. Dit bleek eveneens het geval voor de groei van 0-groep en I-groep grondels op het Balgzand. De parameters L_∞ en k van de BERTALANFFY vergelijking krijgen dan wel een andere betekenis. De parameter L_∞ stelt dan de gemiddelde eindlengte voor die een jaarklasse in een jaar (groeiseizoen) kan bereiken. Het bereiken van deze eindlengte wordt veroorzaakt door een tijdelijke groeistop welke een gevolg is van de winteromstandigheden. Deze jaarklasse eindlengte is niet ieder jaar even groot, maar wordt beinvloed door milieuomstandigheden tijdens het groeiseizoen. Gunstige groeiomstandigheden hebben een gunstige invloed op het assimilatie-dissimilatie-evenwicht en dus op de eindlengte.

De k is hier een maat voor de maandelijkse groeivertraging, dus een tijdconstante. De k verandert alleen afhankelijk van de lengte van de groeiperiode en kan dus voor een jaarklasse van jaar op jaar iets verschillen. L_∞ en k zijn niet meer alleen soortspecifiek, maar ook beinvloed door milieuomstandigheden. L_∞ en k zeggen dan iets over de groei-

omstandigheden.

Op deze wijze wordt het mogelijk de groei van verschillende 0-groep (of I-groep) jaarklassen onderling te vergelijken (LOCKWOOD, 1974). Bovendien wordt de groei in een eenvoudig model vastgelegd.

De lengtegroei werd gemeten als de toename van het maandelijks gemiddelde van de lengteklassenfrequentieverdeling van de grondels in de vangsten, gecorrigeerd voor de selektie van het net. Om eerder genoemde redenen is ook hier geen rekening gehouden met lengtekrimp als gevolg van de conservering in formaline-oplossing.

1b. Resultaten en discussie

De gemiddelde lengtegroei van de 0-groep P. microps (jaarklasse 1975) kon beschreven worden met de vergelijking:

$$L_t = 3.6\ (1 - \exp\ (-\ 0.7\ (t - 5.8))) \qquad (5)$$

waarin L_t de gemiddelde lengte is in cm in maand t (augustus: t = 8, sept.: t = 9, enz.). Deze vergelijking is gedefineerd tussen juli en december ($7 \leq t \leq 12$) (fig. 17). De gemiddelde lengte van de juveniele grondels neemt aanvankelijk zeer sterk toe. Na september neemt de groeisnelheid sterk af zodat de theoretische gemiddelde eindlengte voor dat seizoen bereikt wordt bij een lengteklasse gemiddelde 6.8, dat wil zeggen bij een lengte van 3.6 ± 0.25 cm.

De I-groep van P. microps (jaarklasse 1974) groeide in het voorjaar door na de "wintergroeistop", maar verdween na juli uit de vangsten. De lengtegroei van de I-groep kan beschreven worden door de vergelijking:

$$L_t = 4.7\ (1 - \exp\ (-\ 0.4\ (t - 0.5))) \qquad (6)$$

waarin L_t gedefineerd is tussen april en juni ($4 \leq t \leq 6$) (fig. 17). De data van de maand augustus zijn hierbij buiten beschouwing gelaten. De gemiddelde afmetingen van de grondels in deze maand was lager dan

verwacht werd. Mogelijk waren dit kleinere nog niet paairijpe achtergebleven vissen die nog moeten paaien. De grotere P. microps waren toen van de platen verdwenen. De overgebleven restgroei kan dan niet meer als representatief voor de oorspronkelijke populatie worden beschouwd.

De groeiconstante k voor de I-groep (0.4) is lager dan die voor de O-groep (0.7). Dit wil zeggen dat het groeiproces van de O-groep sneller verloopt dan die van de I-groep, de groeivertraging is sterker en de eindlengte wordt eerder bereikt. De groei van de I-jarige grondels begint eerder en gaat langzamer. De gemiddelde eindlengte van 4.7 cm werd niet bereikt, omdat na augustus de 2 jaarklassen niet meer konden worden gescheiden. In oktober en november werden weer grondels groter dan 5 cm gevangen die bij deze groep zouden kunnen behoren.

Het verloop van de gemiddelde lengtecurve van de O-groep P. minutus gedurende het groeiseizoen bleek in de eerste maanden anders te verlopen dan die van P. microps. De gemiddelde lengte neemt in de maanden mei, juni en juli slechts weinig toe. Dit wil geenszins zeggen dat de groei in deze maanden gering is. De gemiddelde lengte van de O-groep grondels in mei is gebaseerd op enkele vroeg in het seizoen geboren vissen die op de platen aanwezig waren. De paaitijd van P. minutus duurt echter van eind april tot in juni (FONDS, 1973). Tijdens en na deze periode komen er voortdurend juveniele P. minutus de Waddenzee binnen, die zich vestigen op de platen bij de eerder gevestigde grondels. Zolang er immigratie van juveliele grondels plaats vindt zullen deze de gemiddelde lengte op de plaat "drukken". Deze immigratie stopt begin augustus.

Vanaf eind juli blijft de populatie op de plaat constant en de gemiddelde groei laat zich dan beschrijven door de vergelijking:

$$L_t = 5.6\ (1 - \exp\ (-\ 0.99\ (t - 6.3))) \qquad (7)$$

Deze vergelijking is gedefineerd tussen juli en december ($7 \leq t \leq 12$) (fig. 18)

De k voor de 0-jarige P. minutus is groter dan die voor 0-jarige P. microps, hetgeen inhoudt dat P. minutus sneller groeit. Hoewel de eindlengte van P. minutus groter is dan die van P. microps wordt deze eindlengte in korter tijd bereikt.

De 1-jarige P. minutus begint in april naar dieper water te trekken om daar te paaien. Deze trek wordt waarschijnlijk bepaald door de gonaderijping. De I-groep die tussen april en augustus in de Waddenzee op de platen voorkomt is dus niet representatief voor de gehele populatie. De gemiddelde lengte van de grondels op de platen neemt in deze periode niet toe, wat een gevolg kan zijn van selektieve migratie.

HEALEY (1971) vermeldt dat de oudere grondels in het Ythan estuarium reeds in november, december uit z'n vangsten verdwenen, terwijl de 0-groep pas in januari-februari verdween. Dit was volgens hem een gevolg van gonaderijping die bij oudere grotere vissen eerder optreedt. Voor de 1-jarige P. minutus op de plaat kon dan ook geen groeicurve worden berekend.

2. Lengte - gewichtrelaties

Bij vissen kan de lengte-gewicht relatie meestal beschreven worden met de vergelijking: $W = a.L^b$ (10')

waarin de exponent b meestal waarden heeft die liggen tussen 2 en 4 (RICHTER, 1968). Als $b = 3$ dan groeit de vis symetrisch. Wanneer $b \neq 3$ dan spreekt men van allometrische groei. Dit houdt b.v. in dat als $b > 3$ de vis relatief zwaarder wordt naarmate de lengte toeneemt en dus van vorm verandert.

VAAS, VLASBLOM & DE KOEIJER (1975) vinden bij Gobius Niger L (zwarte grondel) een seizoensvariatie van de exponent b tussen 2.9 en 3.4. De exponent b was maximaal in de winter. De vissen waren toen veel zwaarder dan vissen van gelijke lengte in het voorjaar. In de zomer, vlak na de

paaitijd, was de exponent het laagst.

Verschillen in b kunnen het gevolg zijn van verschil in sexe, seizoensveranderingen veroorzaakt door gonadevorming, de opslag van reservestoffen, ofwel verschillen in maagvulling (dagelijks ritme). Een vis doorloopt tijdens z'n leven een aantal stadia (larvaal, juveniel, adult) waarbij in ieder stadium een verschillende L-W relatie kan optreden.

De relatie tussen lengte en gewicht werd bepaald voor beide grondelsoorten bij vers gevangen exemplaren waarvan onmiddellijk de lengte (tot op 1 mm nauwkeurig) en het gewicht (tot op 0.01 gr. nauwkeurig) werd bepaald. Voor het wegen werden de dieren voorzichtig tussen 2 handdoeken gedroogd zodat geen aanhangend water, en in de kieuwholte aanwezig water, werd meegewogen.

De lengte-gewicht relatie bij P. minutus, bepaald voor een groot aantal ♂♂ en ♀♀ vissen, gevangen over het gehele jaar was:

$$W = 33.10^{-4} \cdot L^{3.4} \quad (n = 191,\ r = 0.992) \qquad (8)$$

en bij P. microps:

$$W = 37.10^{-4} \cdot L^{3.5} \quad (n = 87,\ r = 0.976 \qquad (9)$$

W = gewicht in grammen, L = lengte in centimeters (fig. 19).
Er werd geen onderscheid gemaakt tussen de verschillende jaarklassen.

De exponent b is niet gelijk voor beide sexen. HEALEY (1971) vindt bij P. minutus voor ♀♀ een b van 3.04 en voor de ♂♂ een b van 2.95, welke beide echter niet significant afweken van 3. Deze meting werd gedaan aan vissen die 24 uur in 10% formaline waren bewaard. In maart werd door ons wel onderscheid gemaakt tussen ♂♂ en ♀♀. De exponent van vers in het veld gevangen ♂♂ en ♀♀ bedroeg resp. 3.51 en 3.44 (n = 30 resp. 46).

Uit de gevonden lengte-gewicht relaties werd een lengteklasse-gewichtrelatie berekend door de gewichten behorend bij 5 in één lengteklasse voorkomende lengtes te middelen. De gevonden relaties werden gebruikt voor het berekenen van de biomassa aan de hand van de lengte-

frequentieverdelingen van de vangsten.

V. VOEDSELOPNAME EN VOEDSELSAMENSTELLING

1. Inleiding

De voedselopname of consumptie van P. minutus en P. microps werd om praktische redenen niet in het veld gemeten, maar werd berekend uit gegevens verkregen d.m.v. experimenten in het laboratorium. Het doel van deze experimenten was het verkrijgen van kwantitatieve gegevens over de hoeveelheid voedsel die een vis per dag op kan nemen. Omdat de vissen in het laboratorium niet onder hun natuurlijke omstandigheden hebben geleefd geeft deze methode slechts schattingen van de voedselopname in het veld, welke op verschillende gronden zowel als overschattingen als onderschattingen kunnen worden beschouwd.

De hoeveelheid opgenomen voedsel is afhankelijk van de grootte van de vis, de temperatuur van het water en de aanwezigheid van voedsel. Deze faktoren zijn in het laboratorium gemakkelijk in de hand te houden.

De experimenten werden gedaan in de maand augustus met groepjes vissen van eenzelfde lengteklasse bij 3 verschillende temperaturen. Aangezien de faciliteiten en de tijd door omstandigheden in deze periode door omstandigheden beperkt waren kon deze voedselopname niet bij alle gewenste temperaturen en alle in het veld voorkomende lengteklassen grondels bepaald worden. Daarom zijn na het bewerken van de gegevens een aantal extrapolaties toegepast.

De voedselsamenstelling van P. minutus bestaat volgens KÜHL (1961), HEALEY (1971a) en FONDS (1973) hoofdzakelijk uit kleine crustaceeën zoals copepoden, kleine amphipoden en mysiden. Over de voedselsamenstelling van P. microps zijn geen literatuurgegevens bekend.
Van beide vissoorten werden maandelijks een aantal maaginhouden onderzocht op prooidiersamenstelling om een indruk te krijgen wat de vissen,

die op het Balgzand fourageren, eten.

2. Voedselopname

2a. Methoden

De voedselopname werd bepaald met een door KLEIN BRETELER (1976b) ontwikkelde methode, waarbij aan groepen vissen die gehouden werden bij 3 verschillende temperaturen (15, 20 en 25°C) de voedselopname werd nagegaan. De groepen grondels kregen een portie afgewogen verse mossel aangeboden, na 24 uur werd de niet opgegeten mossel weer teruggewogen. In verband met de geringe grootte van de grondeltjes werden de experimenten uitgevoerd met groepen vissen, om een duidelijk meetbare gewichtsafname van het voedsel te krijgen en om weegfouten tot een minimum te beperken. Iedere groep bestond uit een aantal vissen behorende tot dezelfde lengteklasse. Bij P. minutus werden de experimenten uitgevoerd met 3 lengteklassen nl. LK 7, 9 en 11 overeenkomend met gemiddeld 3.75, 4.75 en 5.75 cm (± 0.25 cm). Bij P. microps werd één lengteklasse gebruikt (LK 5 = 2.75 ± 0.25 cm). Het aantal vissen per groep was voor iedere lengteklasse niet gelijk (zie tabel IX).

De vissen werden gevangen in de Mokbaai in de maand augustus. Ze werden onmiddellijk verdoofd en geselekteerd in lengteklassen. Voordat met het experiment werd gestart werden ze gedurende 4 dagen bij bovengenoemde temperaturen geacclimatiseerd.

De groepen vissen werden gehouden in rechthoekige P.V.C.-bakken (50 x 30 x 30cm) met geperforeerde wanden en dichte bodem. De wanden van de bakken van P. microps werden bekleed met fijn gaas omdat bleek dat deze kleine grondeltjes door de perforaties konden ontsnappen. De basins waarin de bakken hingen hadden een afmeting van 250 x 50 x 50 cm, met doorstromend zeewater bij constante temperaturen van 15, 20

en 25°C. In ieder basin hingen 4 bakken; 3 bakken met groepjes *P. minutus* van 3 verschillende lengteklassen en één bak met *P. microps*.

Het experiment werd als volgt uitgevoerd:
Aan iedere groep grondels werd iedere dag een paar gewogen verse hele mosselen als voedsel aangeboden. De mossels waren ontdaan van hun schelp, uitgespoeld en "gedroogd" tussen 2 vochtige handdoeken om het meeste aanhangend water kwijt te raken. Vervolgens werden ze gewogen en gedurende 24 uur aan de vissen aangeboden. De niet opgegeten mossels werden op dezelfde wijze na 24 uur weer "gedroogd" en teruggewogen. De mossels namen echter ook in gewicht af zonder dat de vissen er van aten. Om voor deze laatste gewichtsafname te kunnen corrigeren werden bij iedere temperatuur 2 voorgewogen extra mossels ingezet (blanco's) zonder vissen. Aangenomen werd dat de gevonden gewichtsafname van de mossel in de bakken met de vissen procentueel even groot zou zijn als de gewichtsafname van de controle mossels.

De mosselopname per vis werd berekend met de formule:

$$W_0 = ((W_a - b.W_a) - W_b)/n \qquad (10)$$

waarin W_0 het aantal grammen opgenomen vers voedsel per vis is. W_a is het aantal grammen aangeboden voedsel, W_b is het aantal grammen teruggewogen voedsel, b is het percentage natuurlijk gewichtsverlies in de controle mossels per 24 uur, en n is het aantal vissen in de groep.

De afname van het mosselgewicht t.g.v. de voedselopname van de vissen en de afname tengevolge van andere faktoren (bacteriële afbraak, oplossen ect.) zijn 2 afzonderlijke processen die zich tegelijkertijd naast elkaar afspelen. De formule (10) veronderstelt dat de afname t.g.v. consumptie door vissen pas plaatsvindt na de "natuurlijke gewichtsafname". Beide soorten van afname worden dus van het aangeboden mosselgewicht afgetrokken (fig. 19b). Dit is in werkelijkheid niet het geval omdat de vissen voortdurend op verschillende tijden binnen de 24 uur

eten en er b.v. na 12 uur geen sprake meer kan zijn van "natuurlijke gewichtsafname" van voedsel dat reeds is opgegeten. In feite geeft de berekening dus een onderschatting van de werkelijke voedselopname. Deze onderschatting wordt gedeeltelijk weer gecompenseerd (of misschien wel overgecompenseerd) door de vissen zelf, die door rukken en trekken aan de mossel bij het afbijten van kleine stukjes een gedeelte zullen vermorsen.

In maart-april is eerder getracht een dergelijk experiment op te zetten. Dit is toen mislukt omdat de volwassen paairijpe vissen agressief gedrag vertoonden. De mortaliteit tengevolge van beschadigingen opgelopen bij onderlinge "gevechten" was toen erg hoog. Bovendien was de kwaliteit van de mossels in deze periode zeer slecht. In deze periode is tevens getracht met andere soorten voer dan verse mossel te werken zoals licht gekookte mossel, verse gepelde en ongepelde garnalen en stukjes hardervlees. De gekookte mossel werd na 24 uur tot een papperig geheel dat niet meer "gedroogd" en teruggewogen kon worden. De garnalen en het hardervlees bleken sterk op te zwellen en in gewicht toe te nemen, zodanig dat de gewichtstoename groter was dan de hoeveelheid die de vissen er af konden eten. De beste resultaten werden verkregen met vers mosselvlees. Het voordeel van vers mosselvlees is dat de mossel nog geruime tijd nadat hij uit de schelp is gehaald blijft leven en dus langer vers blijft (FONDS, pers. med.).

Tijdens het experiment was er een geringe mortaliteit onder de vissen. Wanneer in een bak een dode vis of een vis in slechte conditie werd aangetroffen (vinrot, kapotte bekken) werd deze verwijderd en werd aangenomen dat deze de laatste 24 uur niet had gegeten. Meestal werd deze vervangen door een nieuwe gezonde vis van dezelfde lengteklasse uit een reservebak. Het experiment duurde slechts 7 dagen.

2b. Resultaten

De procentuele gewichtsafname van de controlemossels bleek een niet onbelangrijk gedeelte van de afname in de experimenten met vissen te kunnen bedragen en nam bovendien in de loop van het experiment toe (tab.VIIIa,b en c). Aanvankelijk werd gedacht dat de kwaliteit van de mossels in het laboratorium afnam, maar vers aangevoerde mossels, afkomstig van het mosselproefstation van het RIVO te Texel gaven dezelfde resultaten.

Dit toenemend verbruik in de blanco's werd vermoedelijk veroorzaakt door een toename van microfauna in de bakken in de loop van het experiment (KLEIN BRETELER, 1976b). De gewichtsafname van de blanco's kon voor de 3 verschillende temperaturen in de tijd worden beschreven door de vergelijkingen in fig. en tab.VIIIa,b en c. Deze vergelijkingen zijn gebruikt voor de correcties (b) in formule (10) bij de berekening van de dagelijkse netto voedselopname (W_0) van de grondeltjes (tabel IX).

De netto voedselopname (W_0) zou voor beide soorten van dag op dag kunnen variëren, maar de vissen zouden in de loop van het experiment ook meer of minder kunnen gaan eten. Bij beide soorten variëerde de voedselopname van dag tot dag nogal, in het bijzonder bij P. minutus, maar vertoonde geen tendens tot af- of toename (fig. 23b, c en d). Bij P. microps trad het merkwaardige verschijnsel op dat de variatie in de voedselopname per dag bij de verschillende temperaturen in de verschillende basins parallel liep. Dit was bij P. minutus niet het geval. Mogelijk is dit een gevolg van reacties op veranderingen in het experimenteergebouw van het NIOZ, waar de experimenten werden uitgevoerd. Ook zou het kunnen duiden op een verschil in adaptatiemogelijkheid tussen beide soorten.

De voedselopname bij de verschillende temperaturen voor de verschillende lengteklassen van P. minutus is aangegeven in tabel IX en in fig. 21 en 22, in grammen vers mosselvlees per vis per dag (24 uur). Een maximum voedselopname voor de 3 lengteklassen werd gevonden rond 20°C. Om de voedselopname bij tussenliggende temperaturen en lengteklassen te kunnen schatten is getracht een beschrijvende formule te berekenen.

Aangenomen werd dat over het gemeten temperatuurtrajekt de relatie voedselopname-temperatuur een 2e graad vergelijking was (fig. 21a, b en c).

$$V = a' + b.T + c.T^2 \qquad (11')$$

De relatie tussen lengte en voedselopname werd in het traject tussen de lengteklassen 7 en 11 lineair verondersteld (fig. 22a, b en c).

$$V = a'' + d.LK \qquad (11'')$$

De uiteindelijke formule met beide variabelen (T en LK) wordt dan

$$V = a + d.LK + b.T + c.T^2 + h.LK.T \qquad (11''')$$

waarin h.LK.T een interaktieterm tussen temperatuur en lengte is. Door middel van "curve fitting" werd de uiteindelijke formule berekend:

$$V = -1.288 + 0.015.LK + 0.121.T - 0.003267.T^2 + 0.0016.LK.T \qquad (11)$$

waarin V de voedselopname per vis per dag in grammen versgewicht is (fig. 24).

De aanname dat de relatie tussen lengte en voedselopname lineair is, is eigenlijk onjuist, maar slechts beschrijvend over een kort lengtetrajekt bedoeld.

Uitgebreide metingen van de voedselopname van 0-jarige tong (Solea solea) bij verschillende temperaturen onder ongeveer dezelfde condities en op dezelfde wijze als in dit experiment (FONDS, pers. med.) bleken de volgende exponentiele relatie te geven: $V = a.W^b$ waarin W het gewicht van de vis was terwijl de exponent b variëerde van 0.35 tot 1.10 afhanke-

lijk van de temperatuur.

Op grond van bovenstaande aanname is het onjuist vergelijking (11) te extrapoleren buiten de grenzen van de ingevoerde variabelen (temp. 15-25°C, LK 7-11). Gegevens over de voedselopname buiten deze grenzen ontbreken dus. Nu was de temperatuur op het Balgzand echter nimmer hoger dan 23°C. Van april tot juni variëerden de temperaturen tussen de 4 en 10°C, terwijl er bovendien weinig grondels op de plaat aanwezig waren, die bovendien bij deze temperaturen weinig aten.

In oktober en november lag de temperatuur tussen de 13,8 en 9°C. In deze periode werd verondersteld dat de vissen 5% van hun lichaamsgewicht zouden eten. (deze veronderstelling werd gedaan op grond van de resultaten van voedselopname experimenten met volwassen P. minutus gedaan in het voorjaar van 1975 bij 10°C, onder ongeveer dezelfde experimenteeromstandigheden. De belangrijkste periode, waarin de grootste aantallen grondels op de platen zitten ligt tussen juni en september bij temperaturen tussen 15 en 23°C.

De voedselopname per gram vis (theoretisch gewicht) neemt af naarmate de vis groter en zwaarder wordt (fig. 26). Een P. minutus van 0.3 gram eet 46% van z'n lichaamsgewicht per dag bij 20°C. Dit zijn zeer hoge waarden als men deze vergelijkt met de waarden gevonden door HEALEY (1971). Deze berekende voor iedere maand de voedselopname van P. minutus in het Ythan estuarium aan de hand van a. de hoeveelheid onverteerd voedsel aanwezig in de maag bij laag water en b. de verteringssnelheid (digestion rate) van het voedsel, bepaald d.m.v. experimenten in het laboratorium en in het veld. Hij ging er van uit dat de vissen zowel overdag als 's nachts alleen bij hoog water eten. De gemiddelde maandtemperatuur in het estuarium kwam nooit boven de 15°C, terwijl de maximum temperatuur in de maanden juli-augustus schommelde rond de

14°C. Voor deze temperaturen berekende HEALEY dagelijkse voedsel-opnamen van 14% en 10% van het lichaamsgewicht voor juveniele grondels van 0.18 resp. 0.32 gram versgewicht, en van 2% voor grondels van 3.9 en 3.2 gram (deze lichaamsgewichten zijn uit HEALEY's data teruggerekende waarden waarbij werd verondersteld dat het versgewicht van een grondel 4x het drooggewicht is). Voor temperaturen tussen de 3° en 13°C berekende hij dagelijkse voedselopnamen variërend tussen 0.6% en 3.9% van het lichaamsgewicht.

Op grond van onze gegevens bij 15°C, waarbij voor vissen van 0.31, 0.68 en 1.3 gram een dagelijkse voedselopname van resp. 24%, 21% en 16% van het lichaamsgewicht werd gevonden (fig. 26a), kunnen we zien dat deze voedselopnamen bij 15°C ongeveer 2.5 tot 5x zo groot zijn als de waarden door HEALEY gevonden.

De verschillen zouden verklaard kunnen worden door het feit dat de grondels in ons experiment overmaat aan voedsel hadden. Daartegenover staat dat de vissen geen energie voor het zoeken naar voedsel behoefden te gebruiken (aktiviteit). Men mag daarom verwachten dat de energie en dus voedsel behoefte in het laboratorium minder is. De verse mossel die bij de experimenten gebruikt werd is niet het natuurlijke voedsel van de grondels. Ze eten op het Balgzand hoofdzakelijk garnaal e.a. crustaceeën. Wanneer de vissen behoefte hebben aan een bepaalde voedsel-component die wel in crustaceeën voorkomt, maar kwantitatief minder in mosselvlees dan zouden de vissen om toch aan die behoefte te voldoen meer mossel moeten gaan eten. Bovendien is het niet zeker dat alle opgenomen voedsel ook wordt geassimileerd. De experimenten werden gedaan met groepen vissen in onnatuurlijke grote dichtheden. Hierdoor zou een groepseffect kunnen optreden, waarbij de vissen elkaar stimuleren om te eten. Als laatste en mogelijk ook één van de belangrijkste oorzaken voor de hoge voedselopnamen zou kunnen worden aangevoerd dat

de grondels tijdens het eten rukken en trekken aan de mossel en zo voedsel vermorsen (KLEIN BRETELER, 1976b). Het lijkt daarom niet onredelijk de gevonden waarden voor de voedselopname als overschattingen te beschouwen.

Wanneer men in het gebied tussen de 15° en 20°C de lengteklassen gaat extrapoleren in vergelijking (11) van LK = 11 tot LK = 15, komt men bij lengteklasse 15 tot voedselopnamewaarden tussen de 10% en 15% van het theoretisch lichaamsgewicht (fig. 26b). Deze waarden lijken acceptabel genoeg voor het beoogde doel, het berekenen van de consumptie, zodat deze extrapolatie is doorgevoerd. Voor de extrapolatie naar kleinere lengteklassen werden de bij de proef gevonden maximale waarden per gram lichaamsgewicht gebruikt (fig. 26a).

De situatie bij P. microps ligt aanzienlijk moeilijker aangezien maar één serie meetwaarden bij één lengteklasse beschikbaar was (LK = 7, T = 15, 20 en 25°C).

De maximum voedselopname van P. microps werd gevonden bij 25°C (fig. 21d), de optimum temperatuur voor de voedselopname ligt vermoedelijk boven de 25°C. Om toch een acceptabele schatting te krijgen van de voedselopname van P. microps tussen 15° en 25°C, voor de lengteklasse 5 t/m 9, is de volgende procedure gebruikt. Aangenomen werd voor P. minutus dat de voedselopname (V) per gram gewicht recht evenredig afnam met het gewicht van de vis W (fig. 26a) en de voedselopname van P. microps op dezelfde wijze ook recht evenredig met het gewicht zou afnemen volgens de lijn $V/W = a - b.W$, waarin de richtingscoëfficient b voor P. minutus en voor P. microps gelijk zou zijn. Het niveau van de lijnen van P. microps wordt bepaald door de drie wel bekende waarden (fig. 26a). Uit een aantal punten gelegen op deze lijnen werd de relatie voedselopname, temperatuur en lengteklasse berekend met dezelfde aannamen als bij P. minutus. De relatie tussen voedselopname, temperatuur

en lengte van de vis werd beschreven door de vergelijking

$$V = 0.047 - 0.046.LK - 0.004.T - 0.0004.T^2 + 0.05.T.LK \quad (12)$$

Literatuurgegevens over de dagelijkse voedselopname van P. microps zijn niet bekend.

Men mag veronderstellen dat wanneer de overschatting van de voedselopname van P. minutus met een factor 2.5 tot 5 reëel is dit ook zo zal zijn voor P. microps.

Bij het berekenen van de consumptie op het Balgzand zijn de waarden van de vergelijking (11) en (12) gebruikt. Vergelijking (12) werd gebruikt voor voedselopnamen tussen de 15° en 25°C, en lengteklassen tussen 5 en 9. Grotere lengteklassen dan LK 9 kwamen in het veld vrijwel niet voor. Voor lengteklassen kleiner dan LK = 5 werd de maximaal gevonden voedselopname per gram lichaamsgewicht bij de voorkomende temperatuur (fig. 26a) gebruikt.

3. Voedselsamenstelling

De voedselsamenstelling van de grondels in de Waddenzee werd iedere maand onderzocht aan de hand van een aantal vissen. Deze vissen werden verzameld op het Balgzand op 5 verschillende plaatsen aan de oostkant van dit gebied. Direkt nadat ze gevangen waren werden ze verdoofd met MS 222 SANDOZ om uitbraken van voedsel te voorkomen (KUIPERS, 1973) en daarna onmiddellijk in formaline 4% gefixeerd om de spijsverteringsprocessen te stoppen. De magen van de vissen werden onderzocht per lengtegroep (P. minutus: 0-35, 36-45, 46-60 en 61-80 mm, P. microps 0-35, 36-45 en 46-60 mm) om na te gaan of er verschil in voedselvoorkeur tussen grote en kleine grondels bestaat.

Getracht werd om van iedere lengtegroep per maand 10 vissen te onderzoeken. Dit aantal kon niet altijd bereikt worden omdat bepaalde lengtegroepen in een bepaalde tijd niet of schaars aanwezig waren.

Beide soorten bleken een ruime voedselkeuze te bezitten. Hun belangrijkste voedsel bestaat uit jonge garnaal (Crangon crangon), copepoden (Acartia, Temora en harpactociden) en amphipoden (Corophium volutator, gammariden). Daarnaast werden ook mysiden, viseieren, vislarven (gobius en bot), kleine mollusken (vnl. mosselbroed en Hydrobia), polychaeten (Nerius sp. en Arenicola marina), nematoden, krabresten, sipho's van mollusken (Macoma balthica) en zelfs op het wad gewaaide insekten (bladluizen en vliegjes) in de magen van de vissen aangetroffen. De magen bevatten meestal ook een aanzienlijke hoeveelheid zand.

FONDS (1973), HEALEY (1973) en KÜHL (1961) vinden vrijwel dezelfde prooisoorten voor P. minutus. HEALEY geeft als belangrijkste prooisoort voor P. minutus in het Ythan estuarium Corophium volutator (gemiddeld in 84% van het aantal magen). Op het Balgzand blijkt dit echter Crangon crangon te zijn, evenals in het Elbe estuarium.

Voor de belangrijkste prooisoorten werd een frequentietabel gemaakt (tabel X en XI). Hierin is aangegeven in hoeveel magen (frequentie) een bepaalde prooisoort voorkomt.

Uit de tabel voor P. minutus (tabel X) blijkt een toenemende voorkeur voor jonge garnaaltjes naarmate de vissen groter worden, terwijl de voorkeur voor copepoden en cyprislarven afneemt. De tabel geeft geen duidelijke voorkeursverandering in de loop van het seizoen.
Tabel XI geeft de frequenties van de prooisoorten in de magen van P. microps. Ook hier blijkt een toenemende voorkeur voor garnaal, Corophium en gammariden naarmate de vissen groter worden, en een afnemende voorkeur voor copepoden en cyprislarven.

Zowel P. minutus als P. microps blijken bij het zoeken naar voedsel een bepaald zoekbeeld te hebben. Dit blijkt uit het feit dat de maaginhoud van een aantal evengrote op dezelfde plaats en tijd gevangen vissen nogal sterk van elkaar verschillen. Vaak werd in een maag

één bepaalde prooisoort aangetroffen in grote hoeveelheden, terwijl even grote vissen op dezelfde plaats in dezelfde vangst gevangen deze prooisoort helemaal niet hadden gegeten.

Het voordeel van de gebruikte methode van maagonderzoek is dat men kan laten zien hoeveel procent van de populatie een bepaalde prooisoort pakt. Hieruit blijkt echter nog niet het kwantitatief belang van de prooisoort als voedsel voor de vissen. Nu waren bekend: a. de prooisoorten, b. hun aantallen en c. hun geschatte lengte. Wanneer de gewichten van de prooisoorten bekend zijn kan men door gewichten en aantallen te vermenigvuldigen een kwantitatief beeld van de voedselsamenstelling verkrijgen. Een dergelijke methode, eerder toegepast door DAAN (1973) bij Noordzee kabeljauw (Gadus morhua) werd ook toegepast voor beide grondelsoorten.

De gewichten van de prooisoorten werden berekend uit theoretische lengte (L)- gewicht (W) relaties of als gemiddelde waarden die verkregen werden uit de literatuur of zelf werden bepaald.

Dit gaf voor de garnaal: $W = 65.5\ 10^{-4}.L^{3.07}$ waarbij W in grammen versgewicht en L in cm (berekend uit data's FONDS), voor Corophium werd de relatie $W = 3.69\ 10^{-4} + 1.73\ 10^{-6}.(L = 199.33)$ waarin W in gr. drooggewicht en L in mm (GOSS-CUSTARD, 1969) aangehouden. Voor copepoden werd een gemiddeld drooggewicht van 99.10^{-7} gr. aangehouden (SMIDT, 1951), voor mosselbroed en Hydrobia 0.2-0.5 mgr per individu asvrij droogewicht (WOLFF, niet gepubl. data's). Voor polychaeten werd verondersteld dat 1 cm^3 overeenkomt met 1 gram. De gewichten van gammariden en mysiden werden gelijk verondersteld aan die van Corophium. Een gedeelte van de maaginhoud van de grondels bestond uit verteerd en onherkenbaar voedsel. Hiervan werd verondersteld dat het uit dezelfde prooisoorten zou bestaan, in dezelfde verhouding als de wel herkenbare prooisoorten. Fig. 36 geeft de procentuele prooisamenstelling in versgewicht voor

a. P. microps (0-45 mm, a) en voor P. minutus (0-45 en 46-80 mm, resp. b en c). Het op deze wijze berekende dieet van P. microps bestond in april en juni voor ongeveer 80% uit copepoden. In deze periode is er voor de volwassen paairijpe vissen vermoedelijk geen ander geschikt voedsel (formaat) op de platen aanwezig. De jonge grondels verschijnen eind juli in de vangsten ongeveer tegelijkertijd met het garnalenbroed, hun belangrijkste voedsel in deze en in de volgende maand. Daarna speelt de garnaal voor P. microps geen rol meer en schakelen de vissen over naar vnl. Corophium met daarnaast kleine mollusken (Hydrobia en mosselbroed) en copepoden (diverse pelagische en benthische soorten).

P. minutus is veel meer een garnaleneter. Zowel de kleine als de grote dieren voeden zich voor een belangrijk gedeelte van het jaar met kleine garnaaltjes. HEALEY (1971) vond Corophium volutator als belangrijkste voedsel voor P. minutus in het Ythan estuarium, maar de garnaal is in dit gebied minder talrijk. Hoewel Corophium volutator het belangrijkste voedsel is van P. microps op het Balgzand, speelt deze soort als prooi bij P. minutus geen belangrijke rol. Copepoden worden alleen in september, oktober en november in de magen van de jonge P. minutus aangetroffen. De grotere dieren schakelen in augustus, september en november over op kleine mollusken (fig. 36c).

In de regel verschijnen ook de juveniele P. minutus ongeveer tegelijk met het garnalenbroed in de vangsten. Dit garnalenbroed is aanvankelijk ook het belangrijkste voedsel van beide grondelsoorten. P. minutus lijkt, in tegenstelling tot P. microps, een tijdje met z'n belangrijkste prooi mee te groeien. Doch in september en oktober lijken de garnalen te groot te worden zodat de grondels over moeten schakelen op kleinere prooisoorten. In het volgende levensjaar komt er weer volop nieuw garnalenbroed tot hun beschikking zodat jonge garnaaltjes hun belangrijkste prooi blijven tot september. In de maanden juli en

augustus bestaat zelfs 100 resp. 96% van hun voedsel uit garnalenbroed. TIEUWS (1975) maakte geen onderscheid tussen beide grondelsoorten bij het zoeken naar de belangrijkste garnalenpredatoren in de Waddenzee. Hij vermeldt dat beide Pomatoschistussoorten samen behoren tot de belangrijkste garnalenpredatoren in de Waddenzee. Deze eer komt echter voornamelijk toe aan P. minutus aangezien P. microps niet in staat is met de jonge garnaal mee te groeien.

Het verschil van voedselsamenstelling tussen beide grondelsoorten kan verschillende oorzaken hebben. Aanvankelijk treffen we bij de jonge vissen van beide soorten vnl. copepoden, cyprislarven en heel jonge garnaaltjes aan. P. minutus blijft garnalen eten, P. microps schakelt na een maand over op Corophium volutator (slijkgarnaal). Corophium treft men voornamelijk hoog op het wad langs de dijken om het Balgzand aan in kwantitatief belangrijke hoeveelheden (BEUKEMA, pers. med.). Het feit dat Corophium alleen in de magen van P. microps voorkomt geeft aan dat deze soort vooral op de hoge delen van het wad fourageert. Corophium is mogelijk een gemakkelijker vangbare prooi voor P. microps dan de garnaal. P. minutus fourageert niet zo hoog op de plaat, maar langs de geulen en diepere prielen waar Corophium minder talrijk is. Het verschil in voedselsamenstelling tussen beide soorten is dus waarschijnlijk een gevolg van verschil in fourageerplaats. Ook gedragverschillen tussen beide grondelsoorten - in het bijzonder de vangwijze van de prooi - zou een rol kunnen spelen in de dieetverschillen tussen beide soorten.

VI. BIOMASSA, CONSUMPTIE EN PRODUKTIE OP HET WAD

Op grond van de aantallenschattingen, lengtegroei en lengte-gewichtrelatie kunnen de verandering van de biomassa van de populaties, en de produktie berekend worden.

Onder de biomassa of "standing crop" van een populatie verstaat men de grootte van de populatie uitgedrukt in nat-, droog- of asvrij-drooggewicht (N.w). De algenbiomassa in de Waddenzee, gevormd door primaire produktie mogelijk versterkt door import van organisch materiaal uit de Noordzee, is van belang als voedsel voor de bentische macrofauna. De biomassa hiervan in het Waddengebied is op zijn beurt weer belangrijk als voedsel voor een groot aantal vissen en vogels die in de Waddenzee leven en opgroeien (ZIJLSTRA, 1972). Schattingen van de primaire produktie in de Waddenzee zijn gemaakt door POSTMA & ROMMETS (1970) en CADEE & HEGEMAN (1974). Schattingen van de macro-benthos produktie zijn nog niet beschikbaar. De biomassa van het macrobenthos op het Balgzand ligt echter tussen de 20 en 30 gr. asvrij drooggewicht per m^2 gemiddeld over het hele jaar (BEUKEMA, 1975). De belangrijkste predatoren van het macrobenthos van het Balgzand zijn: de schol (Pleuronectes platessa), de bot (Platichthys flesus), de garnaal (Crangon crangon), de strandkrab (Carcinus maenas), diverse vogelsoorten, en de beide grondelsoorten P. microps en P. minutus.

Onder de produktie van een vispopulatie wordt verstaan de hoeveelheid nieuwgevormd visvlees in een bepaald tijdsinterval, inclusief datgene dat werd gevormd door vissen die in dat tijdsinterval zijn verdwenen, in grammen vers- of drooggewicht (IVLEV, 1966). Wanneer calorische waarden bekend zijn kan men de produktie ook in calorieën uitdrukken. Een toename van de biomassa houdt niet noodzakelijk in dat deze het gevolg is van produktie, maar kan ook door immigranten veroorzaakt worden. Een afname van de biomassa is meestal het gevolg van mortaliteit en emigratie.

De biomassa's van P. minutus en P. microps op de platen werden berekend uit de lengteverdeling van de grondels in de vangsten (fig. 37 en 38), de theoretische gewichten van de dieren (fig. 19), en de

aantallen grondels aanwezig op de plaat (fig. 9 en 10).
Per visweek werd het gemiddeld gewicht van de vissen ($\bar{w}$) berekend. De biomassa's van de beide soorten grondels ($N.\bar{w}$) zijn weergegeven in fig. 27 en 28 en in tab. XII, in grammen versgewicht per 1000 m^2 (de berekeningswijze van de biomassa kan gevolg worden aan de hand van een voorbeeld in tabel XIII). Experimenteel werd bepaald dat het drooggewicht van P. minutus ongeveer 23.4% van het versgewicht bedroeg, en het asvrij drooggewicht ongeveer 18.9% van het versgewicht. Voor het verkrijgen van asvrij-drooggewichten dient men dus de gevonden waarden met een faktor 0.2 te vermenigvuldigen.

De biomassa's van zowel P. minutus als P. microps zijn in het voorjaar tot eind juli laag (minutus: 5 - 15 mg./m^2 en microps 5 mg/m^2). Vanaf eind juli neemt de biomassa van P. minutus op de platen sterk toe tot ongeveer 170 mg versgewicht/m^2, voornamelijk tengevolge van de snelle groei van de jonge dieren en de geringe afname van de aantallen op de plaat. In de winter zal de biomassa op de plaat sterk afnemen tengevolge van migratie naar dieper water. De biomassa van P. microps neemt van eind juli tot midden augustus toe van ongeveer 5 mg tot ongeveer 200 mg versgewicht/m^2. Daarna neemt de biomassa weer af, voornamelijk tengevolge van de sterke afname van de aantallen vissen op de platen.
De betrouwbaarheid van de gevonden waarden is afhankelijk van de betrouwbaarheid van N en $\bar{w}$. Het schatten van de variantie van N is besproken in Hoofdstuk IV. Het gemiddeld gewicht ($\bar{w}$) werd bepaald m.b.v. de lengteverdeling van de grondels die afhankelijk is van de gebruikte efficiencycorrectie voor het net. Deze correctie zit ook in de aantallen (N) zodat de biomassa dus dubbel is beinvloed door de efficiency van het net.

De produktie in een populatie vindt voornamelijk plaats tijdens het groeiseizoen, dat in ons klimaat voor deze vissen slechts enkele maanden

per jaar duurt. De situatie zou eenvoudig zijn wanneer er geen mortaliteit en migratie op zou treden. De produktie in een bepaalde periode is dan gelijk aan de toename van de biomassa $N.(\bar{w}_2 - \bar{w}_1)$. Op het Balgzand dient men echter rekening te houden met een aantalsafname veroorzaakt door sterfte en eventueel emigratie. De verdwenen vissen hebben maar een beperkte tijd op de plaat geproduceerd evenals de vissen die later op de platen zijn verschenen (immigranten).

De produktie van P. minutus en P. microps werd bepaald m.b.v. de grafische methode van ALLEN (RICKER, 1971). Hierbij worden de aantallen (N) uitgezet tegen het gemiddeld gewicht ($\bar{w}$), het oppervlak dat de gevonden curve omsluit is de produktie. ALLEN-curven zijn uitgezet voor P. minutus in fig. 29, en voor P. microps in fig. 30. De aantallen (N), die in deze curven werden gebruikt, zijn afgeleid uit de regressies van de ln aantallen tegen de tijd. Hierbij is aangenomen, dat in de gevonden waarden de variantie op de aantalsbepaling verantwoordelijk was voor de onregelmatigheden (fig. 9 en 10).

De produktie van P. minutus (fig. 29) bedroeg over de gemeten periode van 11-7 t/m 6-11 ongeveer 190 gram versgewicht per 1000 m^2. Wanneer de eerder genoemde conversiefaktor versgewicht-asvrij drooggewicht van 0.2 wordt gehanteerd zou dit overeen komen met 38 mg asvrij drooggewicht per m^2. Omdat in deze periode vrijwel alle groei plaatsvindt is dit tevens de jaarproduktie.

De produktie van P. microps (fig. 30) bedroeg in dezelfde periode ongeveer 260 gram versgewicht per 1000 m^2, overeenkomend met 52 mg asvrij drooggewicht per m^2. In totaal wordt dus 0.45 gram versgewicht (90 mg asvrij drooggewicht) grondelvlees per jaar op 1 m^2 plaat geproduceerd. Ook hier moet men weer bedenken dat dit getal afhankelijk is van N en $\bar{w}$, en dus dubbel beinvloed door de selektie-ogive van het net.

Vervolgens kan berekend worden hoeveel voedsel nodig was voor deze produktie. De voedselconsumptie van de grondels op het wad werd geschat aan de hand van de voedselopnamegegevens uit de experimenten (Hoofdstuk V). In het veld werd geen voedselopname gemeten. De voedselopname per dag werd met behulp van de voedselopnameformules (11) en (12) uitgerekend (berekeningswijze zie tab. XIII) aan de hand van de lengteklassenfrequentietabellen (fig. 37 en 38), de temperatuur (fig. 31) en de aantallen vissen op de platen (ook hier werden berekende aantallen uit de regressie van ln aantallen tegen de tijd gebruikt). Temperatuurgegevens van het Balgzand waren niet bekend, daarom werden temperaturen genomen van de NIOZ-haven. Deze werden beschikbaar gesteld door het mosselproefstation van het RIVO te Texel. Uit deze gegevens werd het wekelijkse temperatuurgemiddelde van de laagste en de hoogste gemeten temperatuur per dag berekend (fig. 31). Verondersteld werd dat de voedselopname van één dag representatief was voor de hele week (7 dagen). In de weken waarin niet werd gevist werd het gemiddelde genomen van de berekende voedselopnames in de voorafgaande en de daaropvolgende week. In de periode van 23-10 en 7-11, bij een temperatuur rond de $10^{o}C$, werd een voedselopname van 5% van de op dat moment aanwezige biomassa verondersteld (zie Hoofdstuk V).

Zo wordt voor de periode tussen 12-6 en 7-11 voor P. minutus een voedselopname berekend van ongeveer 3 gram versgewicht per m^2 (experimenteel werd bepaald dat het asvrij drooggewicht van mosselvlees 19.9% van het versgewicht bedroeg, d.w.z. dat 3 gram versgewicht overeenkomt met 0.6 gr asvrij drooggewicht). Voor P. microps werd een voedselopname gevonden van ongeveer 4 gram versgewicht/m^2, wat overeenkomt met 0.8 gr. asvrij drooggewicht/m^2 (fig. 32 en 33). Men mag ook hier bij benadering spreken van een jaarlijkse consumptie omdat de voedselopname juist in die periode is bepaald waarin de grootste

aantallen vissen op de platen aanwezig zijn, de biomassa het hoogst is en de grootste produktie plaatsvindt. Buiten deze periode is bovendien de temperatuur zo laag dat de weinig talrijke vissen toch vrijwel niets zullen consumeren. De gevonden consumptie moet waarschijnlijk beschouwd worden als een overschatting, om dezelfde redenen als waarom de experimenteel bepaalde voedselopname als een overschatting beschouwd moest worden. Anderszijds zijn, zoals betoogd in Hoofdstuk III, de aantallen vissen onderschat, hetgeen enigszins compenserend werkt.

De efficiency van de omzetting van voedsel naar visweefsel bedroeg voor beide grondelsoorten voor de gehele populatie slechts ongeveer 6% (fig. 32 en 33), d.w.z. dat voor 1 gram groei ongeveer 15 gram voedsel moest worden geconsumeerd. Voor de schol (0, I en II groep) (Pleuronectes platessa) was dit percentage op het Balgzand ongeveer 12% (KUIPERS, in druk), en voor 0-groep tongen (Solea solea) in aquarium-experimenten 20 à 25% (FONDS, pers. med.).

Tabel XIV en fig. 39 geven de efficiencycoëfficient voluit in de verschillende perioden tussen 11-7 en 11-11. De efficiency is het hoogst bij de jongste vissen. Naarmate de grondels groeien neemt de efficiency af van 14-16% naar ongeveer 1%. Dit is een algemeen verschijnsel, dat geldt voor alle diersoorten: de volwassen dieren eten wel maar groeien niet meer zodat de efficiency uiteindelijk 0 wordt.

VII. ALGEMENE DISCUSSIE

De belangrijkste groei, produktie- en consumptieprocessen van de onderzochte grondelsoorten op de platen van het Balgzand, speelden zich in slechts enkele maanden tijds af. Dit maakte het mogelijk om in een kort tijdsbestek metingen aan deze processen te doen.

Het aantalsverloop van P. minutus was zeer merkwaardig: op de plaat bleven de aantallen constant terwijl ze in de geul voortdurend toenamen. Een 24 uur durend continu visprogramma op de platen en in de geulen (niet geheel uitgewerkt) deed het vermoeden ontstaan dat de platen toch niet het belangrijkste biotoop van P. minutus zijn, omdat de vangsten in de geul met hoogwater gemiddeld 5.6 x zo hoog waren als op de plaat. Het feit dat P. minutus met hoog water in de geul blijft zou kunnen samenhangen met de verblijfplaats van z'n belangrijkste voedsel: de garnaal (Crangon crangon).
P. microps is wel een echte getijdemigrant, die met ieder hoogwater vanuit de geulen de platen optrekt. Een groot gedeelte van de jonge P. microps blijft met laagwater achter in ondiepe plassen op de plaat, en kan zo een belangrijke prooi zijn voor fouragerende wadvogels. De aantallenschattingen van de grondels op de plaat vormden de belangrijkste basis voor de rest van de berekeningen. De meest onzekere faktor in deze schattingen was de correctie voor de efficiency van het net. Deze faktor blijft in verschillende berekeningen doorwerken, waarbij ook de groeicijfers werden beinvloed.

Voor de produktie van biomassa is altijd meer voedsel nodig dan er aan vlees wordt geproduceerd. Niet al het opgenomen voedsel wordt verteerd. Van het wèl verteerde voedsel wordt een gedeelte omgezet in arbeidsenergie en een gedeelte in groei (leeftijdsgroei, vetopslag, voortplantingsprodukten enz.). De efficiency van de omzetting van voedsel naar visweefsel bedroeg voor beide grondelsoorten over de gehele groeiperiode van de jonge grondels ongeveer 6%. Dit getal ligt aan de lage kant wanneer men deze vergelijkt met de 0, I en II-groep schol (Pleuronectes platessa) waarvoor op het Balgzand een gezamenlijk groeiefficiency van 12.5 à 15% werd gevonden (KUIPERS, in druk) terwijl FONDS (pers. med.) voor 0-groep tong (Solea solea) een efficiency tussen

de 20 en 25% vindt. Hierbij dient men te bedenken dat schol en tong langlevende soorten zijn , die in de meetperiode als juveniele dieren moeten worden beschouwd. Hoewel deze vissen ook na de meetperiode nog beschikken over een groot groeipotentieel zal hun efficiency toch afnemen met toenemende leeftijd. Voor de tong kan nog worden opgemerkt, dat de metingen verricht werden in een experimentele situatie, waarbij de dieren geen grote aktiviteit verrichten en het metabolisme vermoedelijk zeer laag was, dicht bij het rust-metabolisme.

De efficiency werd als volgt berekend:

$$EFF = \text{produktie/consumptie} = (N.W)(N.V) \qquad (13)$$

De efficiency is onafhankelijk van de aantallen dieren, omdat N zowel in teller als noemer van formule (13) verschijnt, en dus onafhankelijk van de correctiefaktor van het net voor de aantallen (Hoofdstuk III). Het gemiddeld gewicht van de grondels werd berekend uit de lengte-gewichtrelatie. Deze theoretische waarde zal niet ver van de werkelijke waarde liggen, zodat de lage efficiency bij de grondels hoofdzakelijk een gevolg moet zijn van de berekende voedselopname uit de laboratorium-proeven. Zoals reeds eerder is opgemerkt is deze mogelijk aan de hoge kant. Behalve bij de reeds onder "Voedselopname" (Hoofdstuk V) genoemde redenen, zijn er nog andere gronden om te veronderstellen dat de voedselopname in het veld kleiner is dan in het laboratorium. Wanneer we aannemen dat de vissen dag en nacht eten en hun prooi op het gezicht vinden, mogen we aannemen dat in de periode waarin het voedselexperiment werd uitgevoerd de vissen per dag ongeveer 16 uur de gelegenheid hebben gehad te eten in het laboratorium terwijl het 8 uur lang hiervoor te donker is geweest. Op de platen is echter gemiddeld over een maand ongeveer 12 uur per etmaal beschikbaar om te foerageren, ervan uitgaande dat er ook 's nachts wordt gefourageerd (KUIPERS, pers. med.). In dat geval zal de voedselopname in het veld 2/3 x die van de in het

laboratorium bepaalde waarden zijn. Dit houdt in dat de berekende consumptie (voor P. minutus 0.6 gr. asvrij drooggewicht per m^2 en voor P. microps 0.8 gr. asvrij drooggewicht per m^2) ook te hoog zijn. Op grond van bovenstaand argument zouden deze waarden 0.4 resp. 0.53 gram moeten worden, de efficiency wordt dan 9 à 10%.

Wanneer we de voedselgegevens van HEALEY (1971) in onze berekeningen betrekken, nl. een 2.5 tot 5x zo lage voedselopname in het veld, dan komen we op een efficiency tussen de 16 en 32%. Het eerste getal lijkt acceptabel, het tweede getal te hoog.

De berekende consumptie voor beide grondelsoorten samen was 1.4 gram asvrij drooggewicht per vierkante meter. Dit getal is voor de schol (Pleuronectes platessa) maximaal 5 gram asvrij drooggewicht per m^2 (KUIPERS, in druk). Voor de op het wad fouragerende vogels is het moeilijk één getal te geven. Gemiddeld over het Balgzand en Breehoorn werd een voedselopname van 6.2 gram asvrijdrooggewicht per m^2 aangehouden. Plaatselijk in zeer rijke voedselgebieden kan dit getal wel hoger dan 20 gr. asvrij drooggew./m^2 zijn (SWENNEN, pers. med.). Voor de strandkrab (Carcinus maenas) werd een voedselopname van 1.5 gram asvrij drooggewicht per m^2 berekend (KLEIN BRETELER, in druk). Behalve bovengenoemde predatoren, waarvan de consumptie op het Balgzand bekend is, zijn de bot (Platichtys flesus) en de garnaal (Crangon crangon) de enige andere predatoren op het wad die van belang kunnen zijn. Als we hun gezamenlijke predatiedruk op het wad voorzichtig schatten op 5 gram asvrij drooggewicht per m^2, dan moet de totale predatie door vogels, vissen, krabben en garnalen gezamenlijk op het Balgzand rond de 22 gram asvrij drooggewicht per m^2 liggen. Indien deze schatting de werkelijkheid benadert en de consumptie geheel uit organismen uit het macrobenthos bestaat, dan zou dat betekenen dat de gehele biomassa van deze fauna (BEUKEMA, 1974) jaarlijks wordt geconsumeerd.

Behalve P. minutus prederen al deze soorten op de benthische macro- en microfauna, welke hoofdzakelijk bestaat uit herbivore organismen zoals wormen, mollusken en kleine kreeftachtigen. P. minutus eet echter vooral garnalen. Deze garnalen zelf zijn omnivoor en leven voor het belangrijkste deel van de macro- en microfauna (TIEUWS, 1967). P. minutus staat dus in de Waddenzee een stapje hoger in de voedselketen dan de hierboven genoemde soorten. Wanneer men aanneemt dat P. minutus uitsluitend garnalen zou eten, dan betekent dit, dat alleen deze soort per jaar per vierkante meter op het Balgzand 3846 garnalen van 0.5 cm (of 458 garnalen van 1 cm, of 131 van 1.5 cm, of 54 van 2 cm) kan consumeren (berekend uit lengte-gewichtrelatie garnaal, Hoofdstuk V).

P. minutus speelt daarom waarschijnlijk een belangrijke rol bij de mortaliteit van de garnaal in het platengebied.

VIII. LITERATUUR

BEUKEMA, J.J., 1974. Seasonal changes in the biomass of the macrobenthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 8 (1): 94-107.

BEVERTON, R.J.H. & S.J. HOLT, 1957. On the dynamics of exploited fish populations. - Fishery Invest., Lond. (2) 19: 1-533.

CADEE, G.D. & J. HEGEMAN, 1974a. Primary production of phytoplankton in the Dutch Waddensea. - Neth. J. Sea Res. 8(2): 240-259.

———, 1974b. Primary production of the benthic microfauna living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 8(2/3): 260-291.

DAAN, N., 1973a. A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod (Gadus morhua). - Neth. J. Sea Res. 6(4): 479-517.

EDWARDS, R. & J.H. STEELE, 1968. The ecology of 0-group plaice and common dabs at Loch Ewe. I. Population and Food. - J. exp. mar. Biol. Ecol. 2: 215-238.

ELLIOT, J.M., 1971. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. - Fresw. Biol. Ass. sc. publ.: 25.

FONDS, M., 1971. The seasonal abundance and vertebral variation of Pomatoschistus minutus and lozanoi (Gobiidae) in the Dutch Wadden Sea. - Vie Milieu 22 (suppl.) 277-386.

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

FONDS, M. & C. VELDHUIS, 1973. Oxygen consumption of different Pomatoschistus species (Pisces, Gobiidae) in relation to water temperature. - Neth. J. Sea Res. 7 ( ): 277-386.

GOSS CUSTARD, J.D., 1969. The response of Redshank (Tringa totanus (L)) to spatial variations in the density of their prey. - J. Anim. Ecol. 39 p. 91-133.

HEALEY, M.C., 1971a. The distribution and abundance of Sand Gobies, Gobius minutus, in the Ythan estuary. - J. zool. Res., Lond. 163: 177-229.

---, 1971b. Gonad development and fecundity in the sand goby, Gobius minutus Pallas. - Trans. Am. Fish. Soc. 100(3): 520-526.

---, 1972a. Bio-energetics of a sand goby (Gobius minutus) population. - J. Fish. Res. Bd. Can. 29: 187-194.

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

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

IVLEV, V.S., 1966. The biological productivity of waters. J. Fish. Res. Bd Can. 23. 11, 1727-1759 (Translation with annotations).

JONES, D. & P.J. MILLER, 1966. Seasonal migrations of the common goby, Pomatoschistus microps (Kroyer) in Morecambe Bay and elsewhere.

- Hydrobiologia 27: 515-528.

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

——, 1976. Settlement, growth and production of the shore crab, Carcinus maenas, in the western Wadden Sea. - Neth. J. Sea Res. 10(3) (in press).

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

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

KÜHL, H., 1961. Nahrungsuntersuchungen an einigen Fischen im Elbe-Mündungsgebiet. - Ber. Dt. Wiss. Kommn. Meeresforsch. 16(2): 90-104.

LOCKWOOD, S.J., 1973. Weight and length changes of 0-group plaice (Pleuronectes platessa L.) after preservation in 4% neutral formalin. - J. Cons. int. Explor. Mer 35(1): 100-101.

——, 1974. The use of the von Bertalanffy growth equation to describe the seasonal growth of fish. - J. Cons. int. Explor. Mer 35(2): 175-179.

MANN, H., 1964a. Vorkommen, Verbreitung und Schadwirkung von Lernaeocera minuta T. Scott (Copepoda parasitica). - Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhafen 9: 79-83.

PARKER, R.P., 1963. Effects of formalin on length and weight of fishes. - J. Fish. Res. Bd Can., 20(6): 1441-1455.

POSTMA, H. & J.W. ROMMETS, 1970. Primary production in the Wadden Sea - Neth. J. Sea Res. 4: 470-493.

SMIDT, E.L.B., 1951. Animal production in the Wadden Sea. - Meddr Danm. Fisk. -of Havunders. 11(6): 1-151.

SWEDMARK, M., 1958. Sur la variation géographique de Gobius minutus Pallas. I. Biologie et croissance. - Arschs Zool. esp. gén 95 (1): 32-51.

SWENNEN, C., 1971. Het voedsel van de groenpootruiter (Tringa Nebularia) tijdens het verblijf in het Nederlandse Waddengebied. - Limosa 44(3-4): 71-83.

——, 1975. Aspecten van voedselproduktie in Waddenzee en aangrenzende zeegebieden in relatie met de vogelrijkdom. Het Vogeljaar 23(4): 141-156.

TIEUWS, K., 1967. Synopsis of biological data on the common shrimp (Crangon crangon). FAO Fish. Synopsis No. 91 1167-1224.

——, 1975a. Predator-prey relationship between fish populations and the stock of brown shrimp (Crangon crangon L.) in German coastal waters. Symp. on the changes in the North Sea Fish Stocks and their causes, No. 49, 1-27.

——, Non-commercial fish species in the German Bight, records of by-catches of brown shrimp fishery. Symp. on the changes in the North Sea Fish Stocks and their causes, No. 13 1-21 1975.

VAAS, K.F. & A.G. VLASBLOM & P. DE KOEIJER, 1975. Studies on the Black goby (Gobius Niger, gobiidae, pisces) in the Veerse Meer. - Neth. J. Sea Res. 9(1): 56-68.

WAETHERLEY, A.H., 1972. Growth and Ecology of Fish populations. - Academic press Lond. N.Y.

WIJVENKATE, M.L., 1971. Verklarende statistiek. - Aula 39 12e druk.

ZIJLSTRA, J.J., 1972. On the importance of the Wadden Sea as a nursery area in relation to the conservation of southern Sea fishery resources. - Symp. zool. Soc. Lond. 29: 233-258.

TABEL 1

LK	K_1	K_2	K_3	K_4	$\overline{K}$	var $\overline{K}$	Z_1	Z_2	Z_3	Z_4	$\overline{Z}$	var $\overline{Z}$	EFF
2	0	0	0	0	0	0	0	160	1200	160	380	0	0
3	0	0	348	649	249	97931	80	520	1800	800	800	532257	31
4	222	1276	8699	3463	3415	14231152	1320	476	13500	10400	7495	30036537	46
5	10524	5603	21227	14069	12856	43196310	3120	9160	25500	25760	15885	13271155	81
6	5981	2743	6612	6278	5404	3212303	1520	2920	9000	8640	5520	14868196	98
7	2734	1116	2435	1948	2058	499509	560	840	5100	3680	2545	4887813	81
8	513	425	348	649	484	16679	80	160	1800	1120	790	676654	61
9	684	255	0	216	289	82007	120	40	900	480	385	154496	75
10	684	245	0	0	232	110589	120	40	300	1120	395	245431	59
11	0	202	0	216	105	14593	40	40	300	320	175	24364	60
12	0	43	0	0	11	462	40	0	0	640	170	98533	6
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
14	0	64	0	0	16	-	0	0	0	0	0	0	-

LK: lengteklasse, K_1 t/m K_4: aantallen per korvangst per 1000 m^2, $\overline{K}$: gemiddeld aantal vissen per korvangst per 1000 m^2, var $\overline{K}$: variantie op $\overline{K}$, Z_1 t/m Z_4: aantallen per zegentrek per 1000 m^2, $\overline{Z}$: gemiddeld aantal vissen per zegentrek per 1000 m^2, var $\overline{Z}$: variantie op Z, EFF: efficientie ($\overline{K}/\overline{Z}$ x 100).

voor tabel 2: zie fig. 5

Tabel 3 Dichtheid *P. minutus* en *P. microps* per 1000 m^2 gecorrigeerd voor de selectie van het net

datum	visweek	dichth. O-groep minutus	spreiding	dichth. I-groep minutus	spreid.	dichth. O-groep microps	spreid	dichth. I-groep microps	spreid.
1/3-4	1	-	-	32.9	20.6	-	-	17.5	7.8
16/17-4	2	-	-	8.4	5.3	-	-	22.3	19.9
2-5	3	-	-	5.4	3.0	-	-	2.8	1.9
14/15-5	4	0.5	0.9	8.3	3.5	-	-	6.0	3.3
29/28-5	5	4.0	2.2	3.5	2.7	-	-	1.0	0.9
12/13-5	6	3.9	4.0	2.6	1.6	-	-	4.9	3.2
1/2-7	7	37.1	19.5	1.6	1.3	-	-	5.3	3.1
10/11-7	8	199.2	93.1	5.4	2.8	-	-	6.7	6.7
29/30-7	9	192.5	59.1	17.8	14.7	1508.9	1890.9	48.3	39.8
12/13-8	10	198.3	14.5	7.0	3.5	669.1	454.1	7.8	11.5
28/29-8	11	107.7	34.6	-	-	959.9	642.2	-	-
8/9/11-9	12	137.4	51.5	-	-	574.7	343.1	-	-
24-9	13	151.5	44.9	-	-	446.2	294.0	-	-
8/9-10	14	179.5	45.7	-	-	280.4	128.9	-	-
23/24-10	15	119.5	68.8	-	-	103.9	41.6	-	-
6/7-11	16	161.5	50.3	-	-	113.9	67.5	-	-

tabel 4 Aantallen oost en westzijde Balgzand

P. microps

maand	aantallen oostkant/1000 m^2	aantallen westkant/1000 m^2	west/oost
april	14.8	29.7	2.0
mei	2.8	7.8	2.8
juni	2.5	8.3	3.5
juli	73.0	992.9	13.6
aug.	312.3	1428.4	4.6
sept.	453.7	887.5	2.0
okt.	89.9	320.1	2.6
nov.	71.0	167.5	2.4

tabel 5 Aantallen west en oostzijde Balgzand

P. minutus

aantallen oostkant/1000 m^2	aantallen westkant/1000 m^2	west/oost
13.0	51.0	3.9
7.0	10.1	1.4
3.9	9.8	2.5
110.5	195.9	1.8
114.5	203.5	1.8
135.0	165.7	1.3
129.5	174.5	1.4
206.4	105.5	0.5

tabel 6 P. microps effect netefficientie

maand	berekende dichtheid/1000 m^2	vangst per 1000 m^2	dichth./vangst
april	19.2	13.3	1.4
mei	3.9	3.0	1.3
juni	4.9	3.4	1.4
juli	493.5	223.9	2.2
aug.	822.5	638.5	1.3
sept.	540.4	456.9	1.2
okt.	192.2	156.6	1.2
nov.	113.9	58.1	1.9

tabel 7 P. minutus effect netefficientie

berekende dichtheid per 1000 m^2	vangst per 1000 m^2	dichth./vangst
24.2	16.9	1.5
7.6	3.7	2.1
6.4	2.9	2.2
149.6	76.8	1.9
155.2	111.6	1.4
141.1	87.8	1.6
149.5	89.3	1.7
161.6	127.3	1.3

TABEL 8 a, b en c GEWICHTSAFNAME CONTROLEMOSSELS

dat.(x)	a) 15° W_i	W_t	b	b) 20° W_i	W_t	b	c) 25° W_i	W_t	b
12-8 (1)	9.45	8.66	8.4	11.20	10.08	10.0	10.91	9.43	13.5
	10.50	9.60	8.6	10.47	9.21	12.0	10.88	9.85	9.5
13-8 (2)	10.80	9.70	10.2	13.60	12.62	7.2	11.39	10.01	12.1
	11.22	9.82	12.5	13.12	11.31	13.8	12.75	11.18	12.3
14-8 (3)	13.91	12.20	12.3	12.68	10.08	20.5	13.93	11.33	18.6
	14.68	12.81	12.7	12.31	10.72	12.9	17.12	13.88	18.9
15-8 (4)	11.65	10.56	9.4	11.50	9.88	14.1	10.40	8.47	18.5
	13.59	12.17	10.5	13.50	11.82	12.4	10.00	8.22	17.8
16-8 (5)	13.14	10.72	18.4	11.42	9.34	18.2	12.87	10.55	18.0
	10.48	8.70	17.0	17.00	13.81	18.8	18.08	14.51	19.7
17-8 (6)	14.16	11.48	18.9	14.72	11.62	21.1	13.72	11.09	19.2
	17.48	14.37	17.7	14.83	12.16	18.0	12.77	9.24	27.6
18-8 (7)	12.67	10.06	20.6	13.81	12.02	12.8	12.60	9.35	25.8
	11.79	9.76	17.2	13.39	10.82	19.2	13.92	10.81	22.4

a) $b = 8.07 + 0.933x + 0.105x^2$

b) $b = 6.69 + 3.51\,x - 0.281x^2$

c) $b = 8.44 + 2.67\,x - 0.088x^2$

W_i: ingezette vers mosselgewicht controle mossels, W_t: teruggewogen versgewicht na 24 uur,
b: % uitspoeling in 24 uur.

TABEL 9 VOEDSELOPNAME IN GRAMMEN VERSGEWICHT

P. minutus LK 11 25° C							P. minutus LK 9 25° C					
dat.	n	b	W_a	W_b	$n.W_o$	W_o	n	b	W_a	W_b	$n.W_o$	W_o
12-8	10	11.2	11.57	6.50	3.774	0.377	20	11.2	12.37	6.70	4.284	0.214
13-8	10	13.8	12.80	7.89	3.144	0.314	20	13.8	12.84	5.88	5.188	0.259
14-8	10	16.3	14.08	9.79	1.995	0.200	20	16.3	16.46	8.77	5.007	0.250
15-8	10	18.5	14.74	8.70	3.313	0.331	20	18.5	13.07	8.22	2.432	0.122
16-8	10	20.6	14.20	9.63	1.645	0.165	20	20.6	15.31	9.22	2.936	0.147
17-8	10	22.5	15.21	7.60	4.188	0.419	20	22.5	13.52	8.30	2.178	0.109
18-8	10	24.2	15.97	9.62	2.485	0.249	20	24.2	15.01	7.05	4.328	0.216
						$\bar{x}$ = 0.294						$\bar{x}$ = 0.188
						sd = 0.093						sd = 0.062
			20°							20°		
12-8	10	9.9	12.73	8.00	3.470	0.347	20	9.9	11.08	5.38	4.603	0.230
13-8	10	12.6	14.95	8.35	4.716	0.472	20	12.6	12.58	5.66	5.335	0.266
14-8	10	14.7	12.58	6.68	4.051	0.405	20	14.7	15.06	9.13	3.715	0.186
15-8	10	16.2	11.18	5.97	3.398	0.340	20	16.2	13.51	6.74	4.581	0.229
16-8	10	17.2	12.05	6.32	3.657	0.366	20	17.2	12.04	5.42	4.549	0.227
17-8	10	17.6	15.07	8.51	3.908	0.391	20	17.6	15.57	7.77	5.059	0.252
18-8	10	17.5	14.83	9.36	2.874	0.274	20	17.5	13.48	4.83	6.291	0.315
						$\bar{x}$ = 0.373						$\bar{x}$ = 0.232
						sd = 0.058						sd = 0.028
			15°							15°		
12-8	10	9.1	12.62	10.24	1.232	0.123	20	9.1	10.11	7.73	1.460	0.073
13-8	10	10.4	12.53	8.58	2.647	0.265	20	10.4	15.30	11.47	2.240	0.112
14-8	10	11.8	15.54	10.84	2.867	0.287	20	11.8	11.50	6.55	3.593	0.180
15-8	10	13.5	12.08	8.35	2.099	0.210	20	13.5	13.07	8.78	2.526	0.126
16-8	10	15.4	11.18	7.94	1.518	0.152	20	15.4	13.81	8.96	2.723	0.136
17-8	10	17.4	13.58	8.77	2.447	0.245	20	17.4	16.01	9.76	3.464	0.173
18-8	10	19.7	14.88	9.91	2.037	0.204	20	19.7	14.88	7.77	4.179	0.209
						$\bar{x}$ = 0.212						$\bar{x}$ = 0.144
						sd = 0.059						sd = 0.046

verder zie volgende pag.

vervolg TABEL 9 VOEDSELOPNAME IN GRAMMEN VERSGEWICHT

P. minutus LK 7 25° C							P. microps LK 5 25° C					
dat.	n	b	W_a	W_b	n.W_o	W_o	n	b	W_a	W_b	n.W_o	W_o
12-8	15	11.2	10.59	7.73	1.674	0.112	100	11.2	10.44	4.06	5.210	0.052
13-8	15	13.8	14.07	10.63	1.498	0.099	100	13.8	12.74	3.03	7.951	0.075
14-8	15	16.3	15.90	11.93	1.378	0.091	100	16.3	15.84	3.86	9.398	0.094
15-8	15	18.5	12.25	8.16	1.824	0.122	100	18.5	13.73	4.03	7.159	0.072
16-8	15	20.6	15.21	11.05	1.027	0.068	100	20.6	18.86	8.73	6.244	0.062
17-8	16	22.5	14.41	9.27	1.898	0.119	100	22.5	18.76	7.17	7.369	0.074
18-8	15	24.2	14.68	10.50	0.627	0.042	100	24.2	18.73	7.01	7.187	0.072
					$\bar{x}$ =	0.093					$\bar{x}$ =	0.072
					sd =	0.029						0.013
			20°							20°		
12-8	15	9.9	11.89	9.72	0.993	0.066	98	9.9	11.34	5.43	4.787	0.049
13-8	15	12.6	14.79	9.88	3.046	0.203	100	12.6	15.39	7.71	5.741	0.057
14-8	15	14.7	12.72	9.28	1.570	0.105	100	14.7	13.57	5.10	6.475	0.065
15-8	14	16.2	13.20	8.82	2.241	0.160	100	16.2	12.61	5.08	5.467	0.055
16-8	15	17.2	11.66	7.85	1.804	0.120	100	17.2	15.07	7.61	4.868	0.049
17-8	15	17.6	15.10	10.37	2.072	0.138	100	17.6	18.33	9.68	5.423	0.054
18-8	15	17.5	18.46	11.97	3.260	0.217	100	17.5	16.16	7.18	6.162	0.062
					$\bar{x}$ =	0.144					$\bar{x}$ =	0.056
			15°		sd =	0.054				15°	sd =	0.062
12-8	15	9.1	10.47	8.61	0.907	0.060	100	9.1	11.19	7.47	2.702	0.027
13-8	15	10.4	14.99	12.12	1.311	0.087	100	10.4	12.57	7.72	3.543	0.035
14-8	15	11.8	11.49	8.85	1.284	0.086	100	11.8	13.34	7.49	4.276	0.043
15-8	15	13.5	12.51	9.64	1.181	0.079	100	13.5	11.28	5.68	4.077	0.041
16-8	15	15.4	12.76	9.25	1.545	0.103	100	15.4	13.25	8.46	2.750	0.028
17-8	15	17.4	13.56	10.13	1.070	0.071	100	17.4	17.14	11.38	2.778	0.028
18-8	15	19.7	15.59	11.82	0.690	0.046	100	19.7	13.56	8.46	2.429	0.024
					$\bar{x}$ =	0.076					$\bar{x}$ =	0.323
					sd =	0.019					sd =	0.007

n: aantal vissen per groep, b: correctiefaktor controle volgens formule a), b) en c) in tab. 20, W_a: hoeveelheid aangeboden vers mosselvlees in grammen, W_b: teruggewogen mosselvlees in grammen, n.W_o: voor uitspoeling gecorrigeerde hoeveelheid per groep vissen opgenomen mossel = $(W_a - b.W_a) - W_b$, W_o: het aantal grammen opgenomen verse mossel per vis.

TABEL 10	Frequentietabel voedsel P. Minutus								
	april	mei	juni	juli	aug.	sept.	okt.	nov.	april t/m nov.
Aantal magen en (lege magen.	– – 7(0) 5(0)	– – 5(0) 9(0)	10(0) 10(2) 6(0) 3(0)	2(0) 10(3) 3(0) –	10(1) 10(2) 10(0) 10(1)	3(0) 10(2) 10(0) 10(2)	1(0) 10(2) 10(1) 10(2)	1(0) 10(1) 10(0) 10(2)	27(1) 60(12) 61(1) 57(7)
garnalen			.10 .38 .83 1.00	– – 1.00	.11 – .40 1.00	– .38 .30 .50	– .25 .78 .25	– .22 .10 .50	0.08 0.21 0.52 0.68
copepoden			.50 .25 – –	– – – –	.22 – – –	1.00 .50 .30 .13	x .75 .11 –	x .22 .20 .13	0.46 0.29 0.13 0.06
cyprislarven			.50 .25 – –	– – – –	.22 – – –	1.00 .50 – –	x .75 – –	x .22 – –	0.46 0.29 0.13 0.05
mollusken			.10 .25 .17 .66	1.00 .14 – –	.11 – .20 .22	– – .20 .25	x .13 .22 .13	– – .30 .38	0.19 0.08 0.16 0.28
gammariden			.10 .38 .17 –	– – – –	.11 – .40 .11	– .38 .10 .25	– .25 .44 .13	– .22 .10 .13	0.07 0.21 0.20 0.12
aantallen	12(0)	14(0)	29(2)	15(3)	40(4)	33(4)	31(5)	31(3)	
garnalen	0.67	0.79	0.44	0.25	0.41	0.34	0.42	0.25	
copepoden	0.17	0.07	0.26	–	0.05	0.37	0.31	0.21	
cyprislarven	0.25	0.14	0.26	–	0.05	0.24	0.27	0.11	
mollusken	0.25	0.07	0.22	0.25	0.14	0.14	0.19	0.21	
gammariden	0.17	–	0.19	–	0.17	0.21	0.27	0.14	

In de laatste kolom is de prooifrequentie aangegeven over het hele seizoen voor grondels van resp 0-35, 36-45, 46-60 en 61-80 mm. In de onderste kolom wordt de prooifrequentie per maand voor alle lengtegroepen grondels gegeven.

TABEL 11 Frequentietabel voedsel P.Microps

	april	mei	juni	juli	aug.	sept.	okt.	nov.	april t/m nov.
Aantal magen en (lege magen.	2(1) 4(1) 1(0)	- 10(0) 3(0)	1(0) 3(0) -	10(0) 2(0) 9(1)	10(1) 10(1) 2(0)	10(0) 10(2) -	10(0) 10(2) 3(1)	10(1) 10(0) 1(0)	53(3) 59(6) 19(2)
copepoden	- - -	 .40 -	1.00 - -	1.00 - -	.78 - -	.90 .50 -	.70 .25 -	.67 .11 -	0.78 0.20 -
cypruslarven	- - -	 .30 -	- - -	.80 .50 -	.33 .22 -	.30 - -	.30 .13 -	- - -	0.34 0.13 -
garnaal	- - -	 .40 .33	- - -	.20 1.00 .63	.22 .11 -	.10 - -	.10 - -	.44 .10 -	0.20 0.15 0.35
corophium	- - -	 .20 .66	- - -	.20 .50 .50	- .11 -	- .25 -	- .38 -	- .10 -	0.04 0.19 0.35
gammariden	- - -	 - -	- - -	.20 .50 .88	- .22 -	- .25 -	.10 - -	.11 .30 -	0.08 0.15 0.47
wormen	- - -	 - .33	- - -	- - .13	- - 1.00	- .13 -	.10 .25 .33	- .30 -	0.02 0.11 0.29
aantallen	7(2)	13(0)	4(0)	21(1)	22(2)	20(2)	23(3)	21(1)	
copepoden	-	0.30	-	0.50	0.35	0.72	0.45	0.35	
cypruslarven	-	0.23	-	0.45	0.25	0.17	0.20	-	
garnaal	-	0.38	-	0.45	0.15	0.05	0.05	0.25	
corophium	-	0.31	-	0.35	0.05	0.11	0.15	0.05	
gammariden	-	-	-	0.55	0.10	0.11	0.05	0.20	
wormen	-	0.08	-	0.05	0.10	0.05	0.20	0.15	

In de laatste kolom is de prooifrequentie aangegeven over het hele seizoen voor grondels van resp. 0-35, 36-45 en 46-60 mm. In de onderste kolom wordt de prooifrequentie per maand voor alle lengtegroepen grondels aangegeven.

datum	aant. vissen per 1000 m² (n)	gemiddeld versgew. in gr. per vis	biomassa (B) per 1000 m² (n.w) in gr. versgew.	consumptie per 1000 m² per dag (C) versgewicht	C/B
P. minutus					
1/3-4	32.9	1.65	54.2		
16/17-4	8.4	1.57	13.1		
2-5	5.4	2.12	15.6		
14/15-5	8.8	1.49	13.1		
28/29-5	7.5	0.90	6.8		
12/13-6	6.4	0.83	5.3	0.9	17
1/2-7	38.8	1.59	6.2	2.4	39
10/11-7	204.6 (193)	0.08 (0.08)	16.9 (15.4)	5.8	38
29/30-7	210.4 (184)	0.44 (0.35)	92.4 (64.4)	30.0	47
12/13-8	205.3 (175)	0.55 (0.71)	112.8 (124.3)	34.4	28
28/29-8	107.7 (167)	0.92 (0.95)	98.6 (158.7)	42.7	27
8/9/11-9	137.4 (159)	0.99 (1.06)	135.5 (168.5)	34.4	20
24-9	151.5 (152)	0.98 (1.11)	148.3 (168.7)	27.4	16
8/9-10	179.5 (148)	1.23 (1.13)	221.2 (167.2)	21.7	13
23/24-10	119.5 (138)	1.14 (1.14)	132.6 (157.3)	7.8	5"
7/6-11	161.6 (134)	1.27 (1.14)	205.9 (153.8	7.6	5"
P. microps					
1/3-4	17.5	0.44	7.7		
16/17-4	22.3	0.36	8.1		
2-5	2.8	0.44	1.3		
14/15-5	6.0	0.54	3.3		
28/29-5	1.0	0.67	0.7		
12/13-6	5.0	0.64	3.2	0.7	23
1/2-7	5.3	0.78	4.2	1.0	25
10/11-7	6.7	0.69	4.6	1.3	28
29/30-7	1557.0 (1559)	0.10 (0.10)	149.5 (159.9)	45.9	29
12/13-8	667.0 (1071)	0.19 (0.19)	131.3 (203.5)	85.6	42
28/29-8	959.9 (717)	0.27 (0.27)	216.9 (193.6)	72.0	37
8/9/11-9	574.7 (481)	0.31 (0.33)	179.2 (158.7)	36.6	23
24-9	446.2 (322)	0.35 (0.35)	158.5 (112.7)	22.6	20
8/9-10	280.4 (264)	0.37 (0.37)	104.4 (97.7)	13.5	14
23/24-10	103.9 (144)	0.35 (0.37)	36.0 (53.3)	2.7	5"
7/6-11	113.9 (118)	0.38 (0.38)	43.5 (44.8)	2.2	5"

tabel 12 BIOMASSA en CONSUMPTIE per visdag

() De getallen tussen haakjes zijn waarden berekend uit de ln regressie tegen de tijd.

" aangenomen waarden voor temperaturen beneden 15 °C

(C)onsumptie/(B)iomassa x 100: hoeveelheid voedsel per dag, uitgedrukt in % van de biomassa.

De consumptie is gebaseerd op waarden verkregen uit laboratoriumproeven

Tabel 13 Berekeningswijze biomassa en voedselopname in het veld (voorbeeld) P. minutus

week 11 28/29-8 | temp. 19.69 °C | aantal vissen 107.7 (volgens ln regr. 167) per 1000 m^2

LK	freq. LK	w_{LK}	fLK x w_{LK}	voedselopname per vis per lengteklasse volgens verg. (11)(HIII)	voedselopname per vis maal freq. LK
5	0				
6	1	0.1926	0.1926	0.1069	0.1069
7	6	0.3106	1.8637	0.1534	0.9200
8	18	0.4723	8.5014	0.1999	3.5980
9	21	0.6859	14.4042	0.2464	5.1748
10	26	0.9601	24.9623	0.2929	7.6160
11	19	1.3038	24.7728	0.3390	6.4490
12	6	1.7265	10.3589	0.3859	2.3150
13	3	2.2377	6.7132	0.4324	1.2973
14	0		+		+

versgewicht per 100 vissen 91.7692 gr.
gemiddeld gewicht per vis 0.92 gram
Uit de ln regressie met de andere berekende gewichten volgt een gecorrigeerd gewicht van 0.95 gr. (tab. 26)
De biomassa (n.w) = 167 x 0.95 = 158.65 gr.

de voedselopname is 25.549 gram per 100 vissen, per vis 0.2555 gram
de consumtie per 1000 m^2 (167 vissen) wordt dan 42.66 gram per dag.

LK: lengteklasse, freq. LK (fLK) : verhouding LK onderling (ΣLK = 100), w_{LK}: gewicht van een vis met die lengteklasse berekend uit de theoretische lengte-gewicht relatie

voor tabel 14 : zie fig. 39

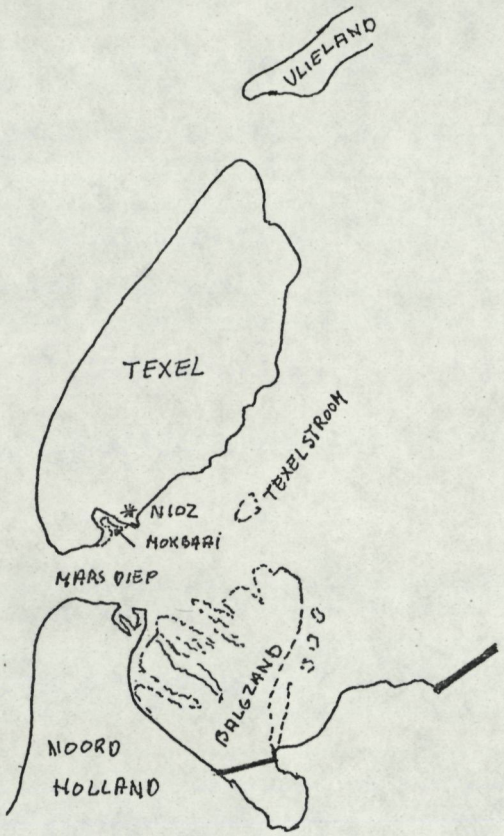


fig. 1

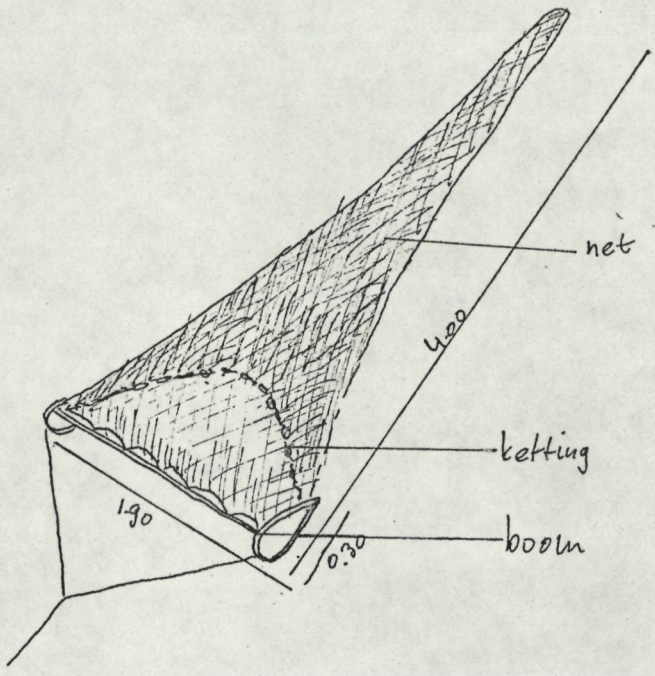


fig. 2 de 2-meter boomkor

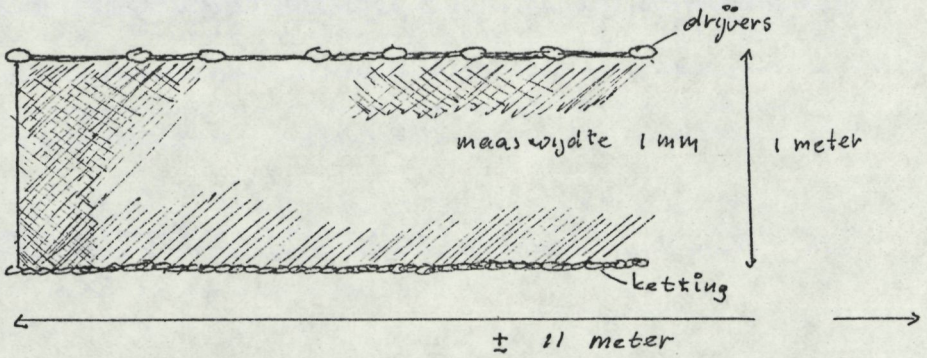
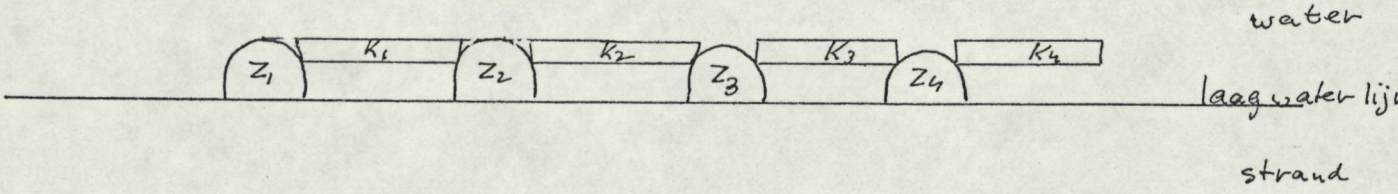


fig. 3 het zegen-net

fig. 4

schematische voorstelling van de gevolgde werkwijze



Z_1 t/m Z_4 : zegentrekken van ± 25 m^2

K_1 t/m K_4 : trekken met de boomkor van ± 100 m^2

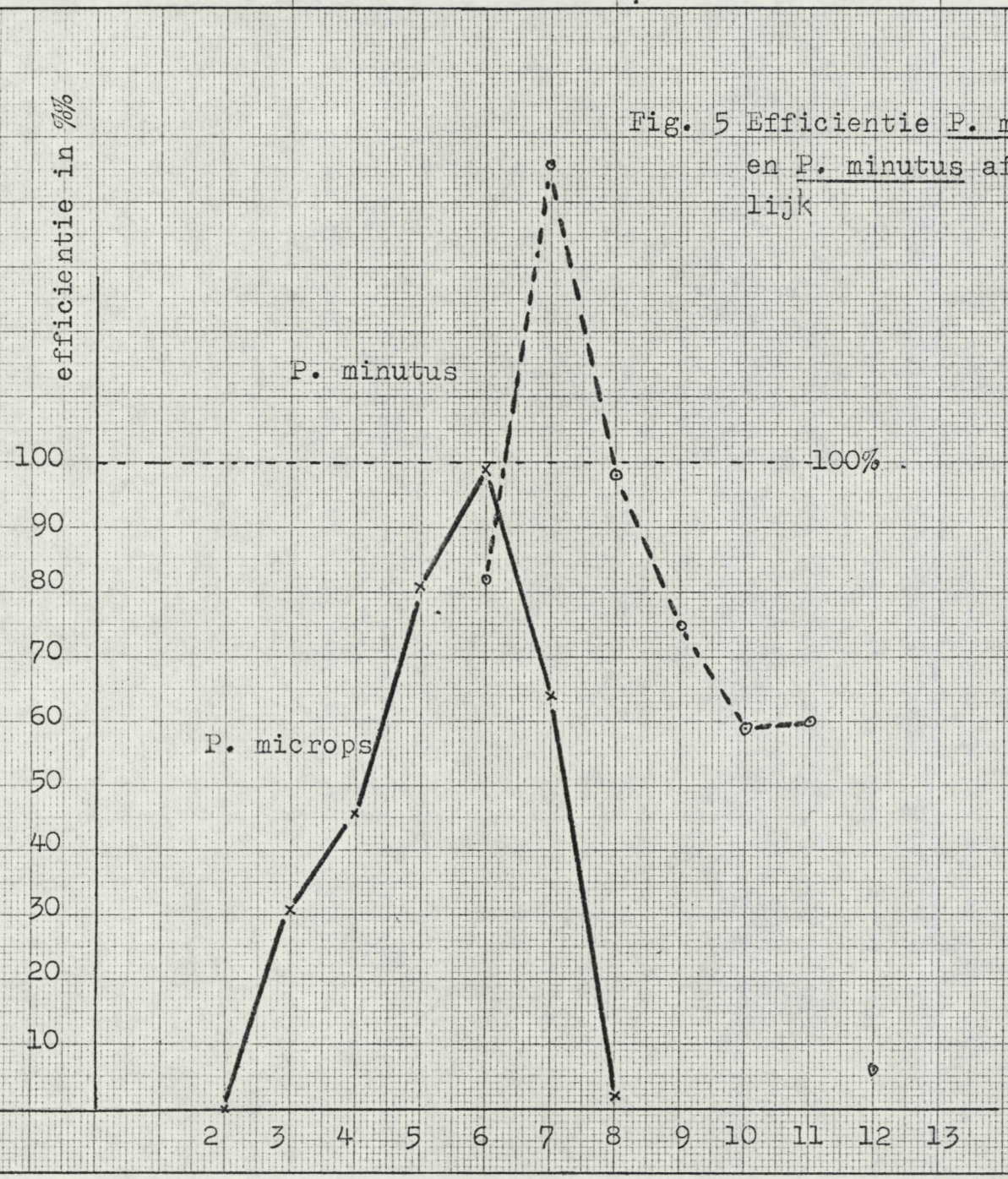


Fig. 5 Efficientie P. microps en P. minutus afzonderlijk

TABEL 2

LK	K	Z	EFF
P. microps			
2	-	1520	0
3	997	3200	31
4	13660	29980	46
5	51423	63540	81
6	20679	20940	99
7	5161	8080	64
8	21	1200	2
P. minutus			
6	935	1140	82
7	3072	2100	146
8	1914	1960	98
9	1155	1540	75
10	929	1580	59
11	418	700	60
12	43	680	6
13	-	-	-
14	-	-	-

LK: lengteklasse, K: aantal vissen met kor
net gevangen per 4000 m^2, Z: aantal vissen
met zegennet gevangen per 4000 m^2, EFF:
efficientie van het kornet in procenten.

Fig. 6 De EFFICIENTIE van de boomkor voor P. minutus en P. microps gezamelijk

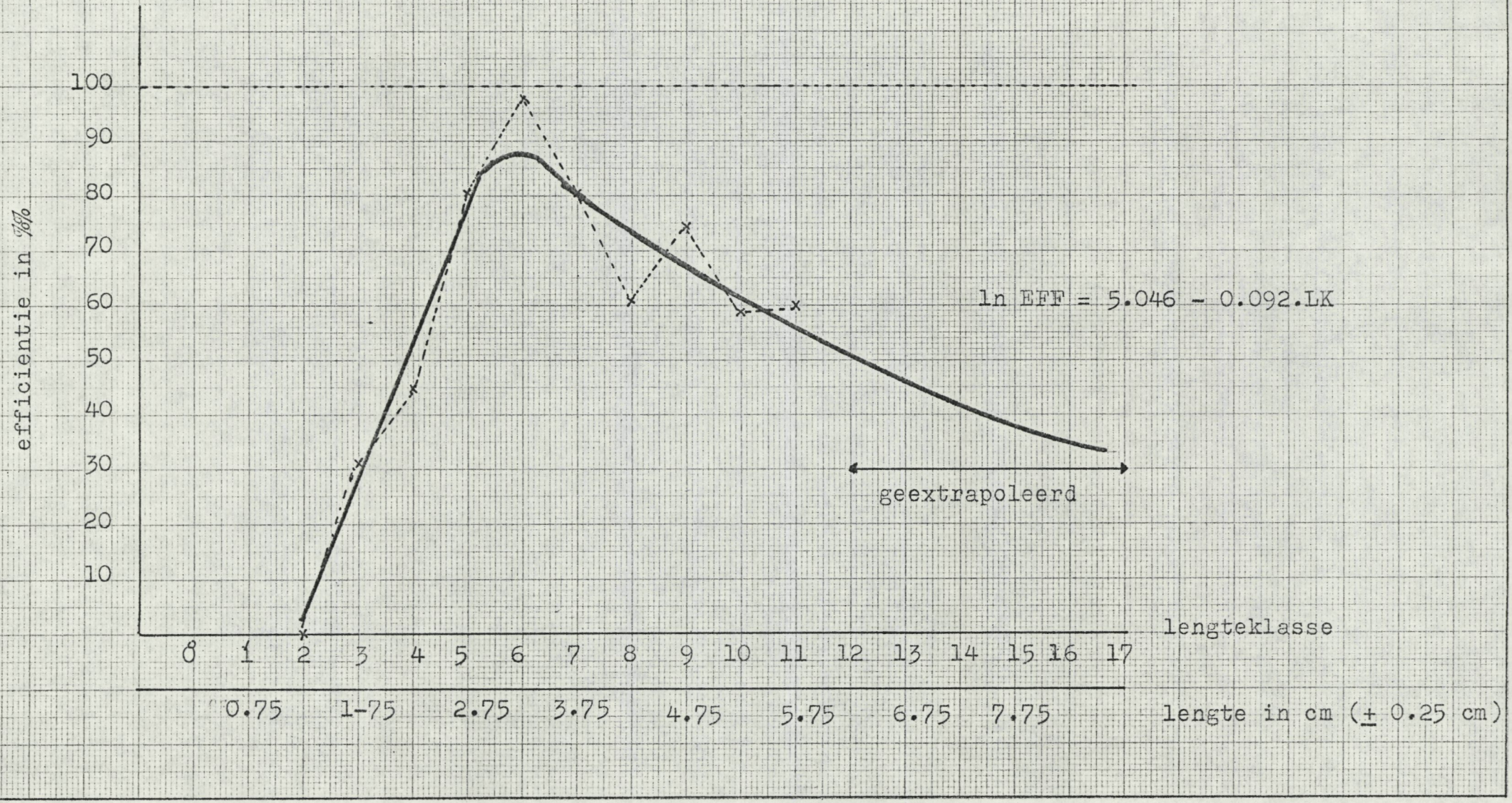


Fig. 7 Efficientie boomkor
le (niet gebruikte) bepaling

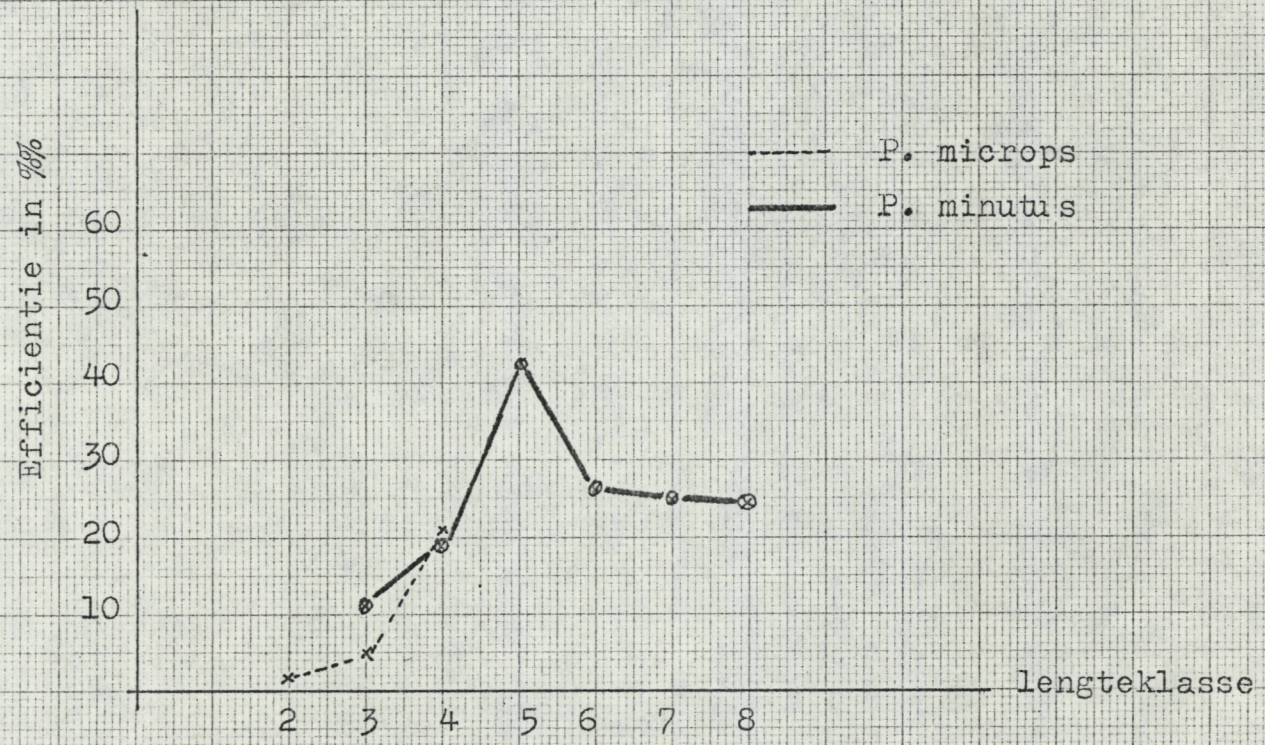


Fig. 8

Monsterplaatsen op het Balgzand

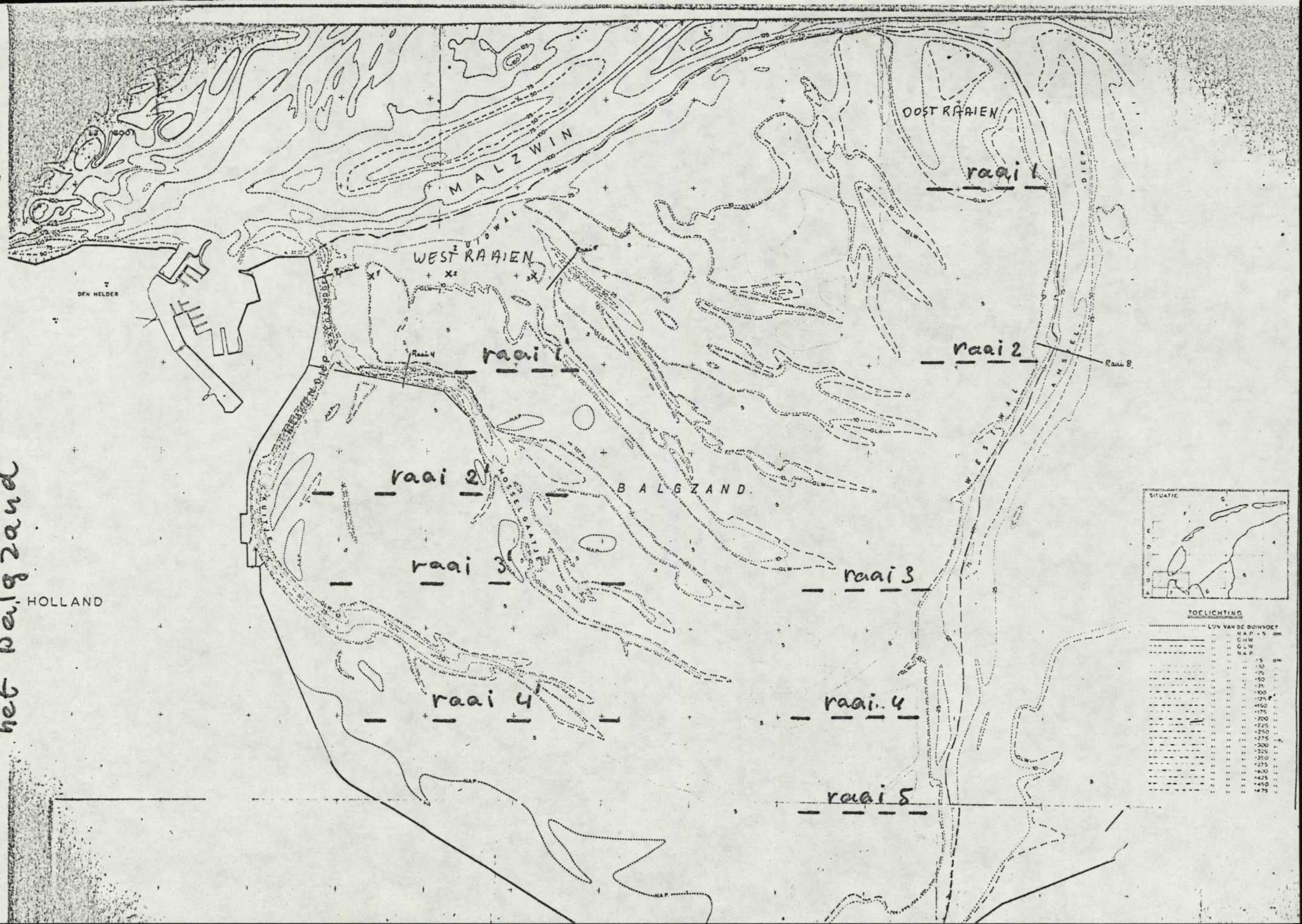
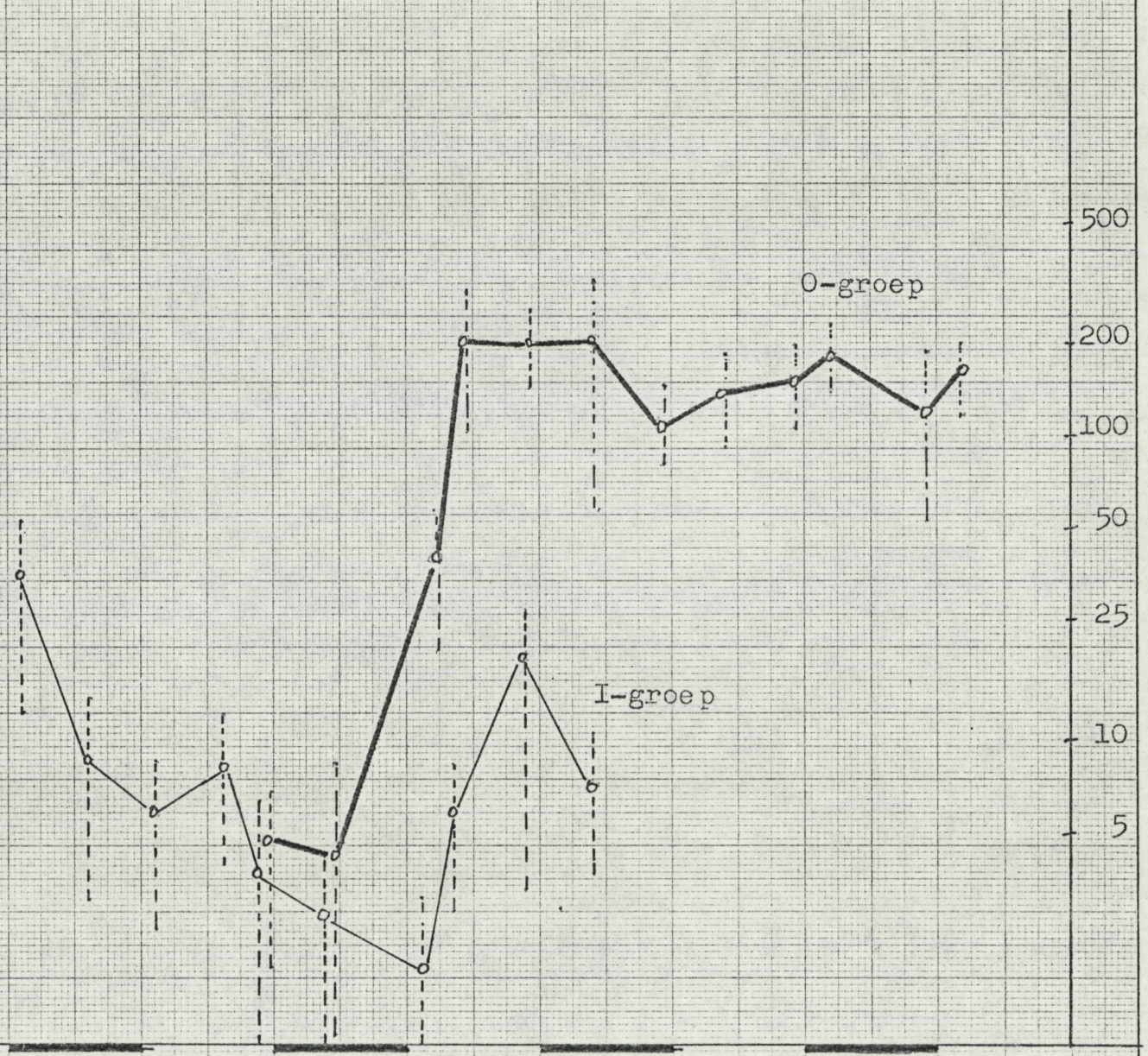
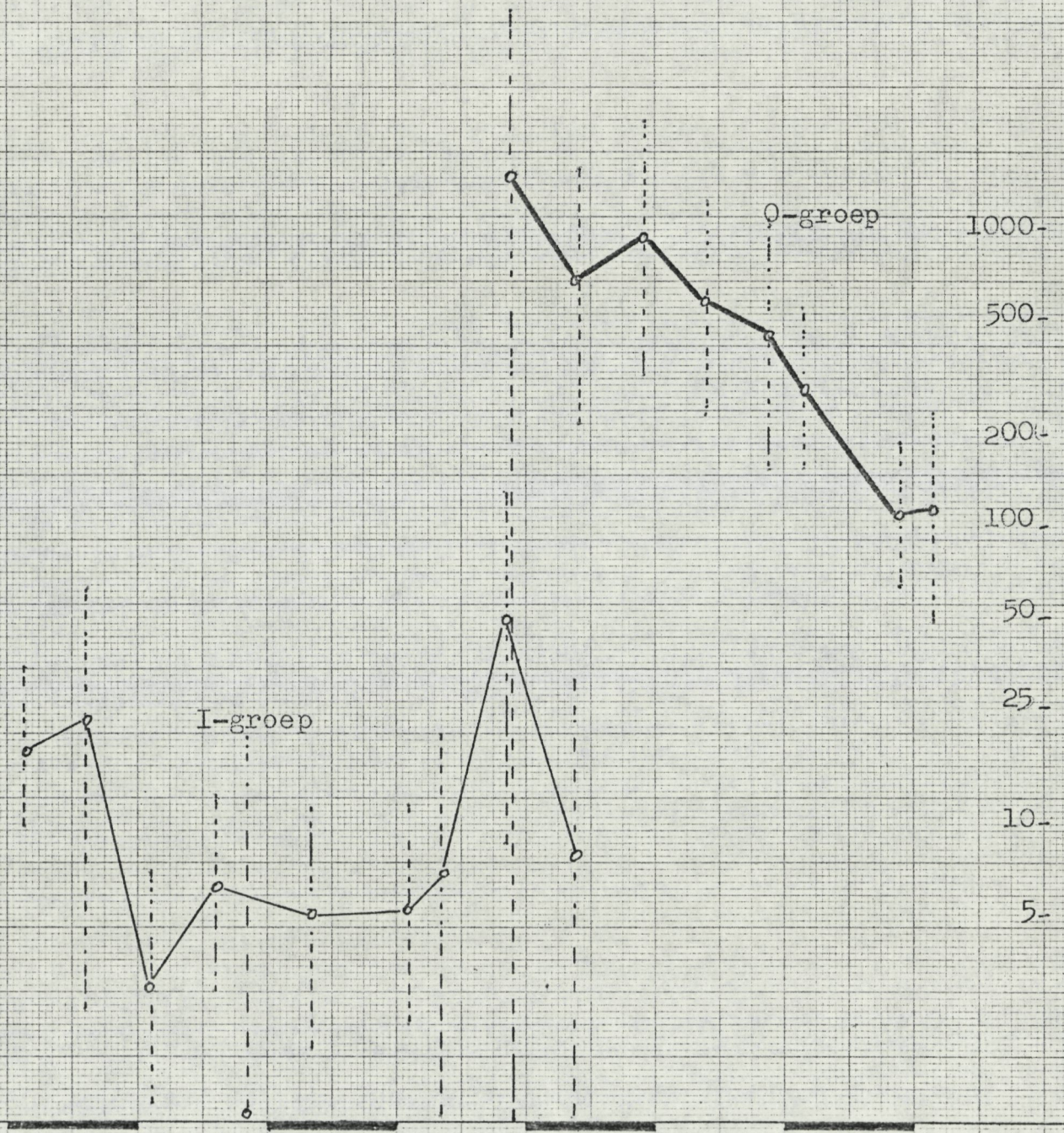


Fig. 9 P. minutus, Aantallen op de plaat
(Uitgezet op nat. log. schaal) per 1000 m^2



A 4 210 x 297 mm
MADE IN GERMANY

Fig 10 P. microps, aantallen op de plaat (uitegezet op nat. log schaal) per 1000 m²

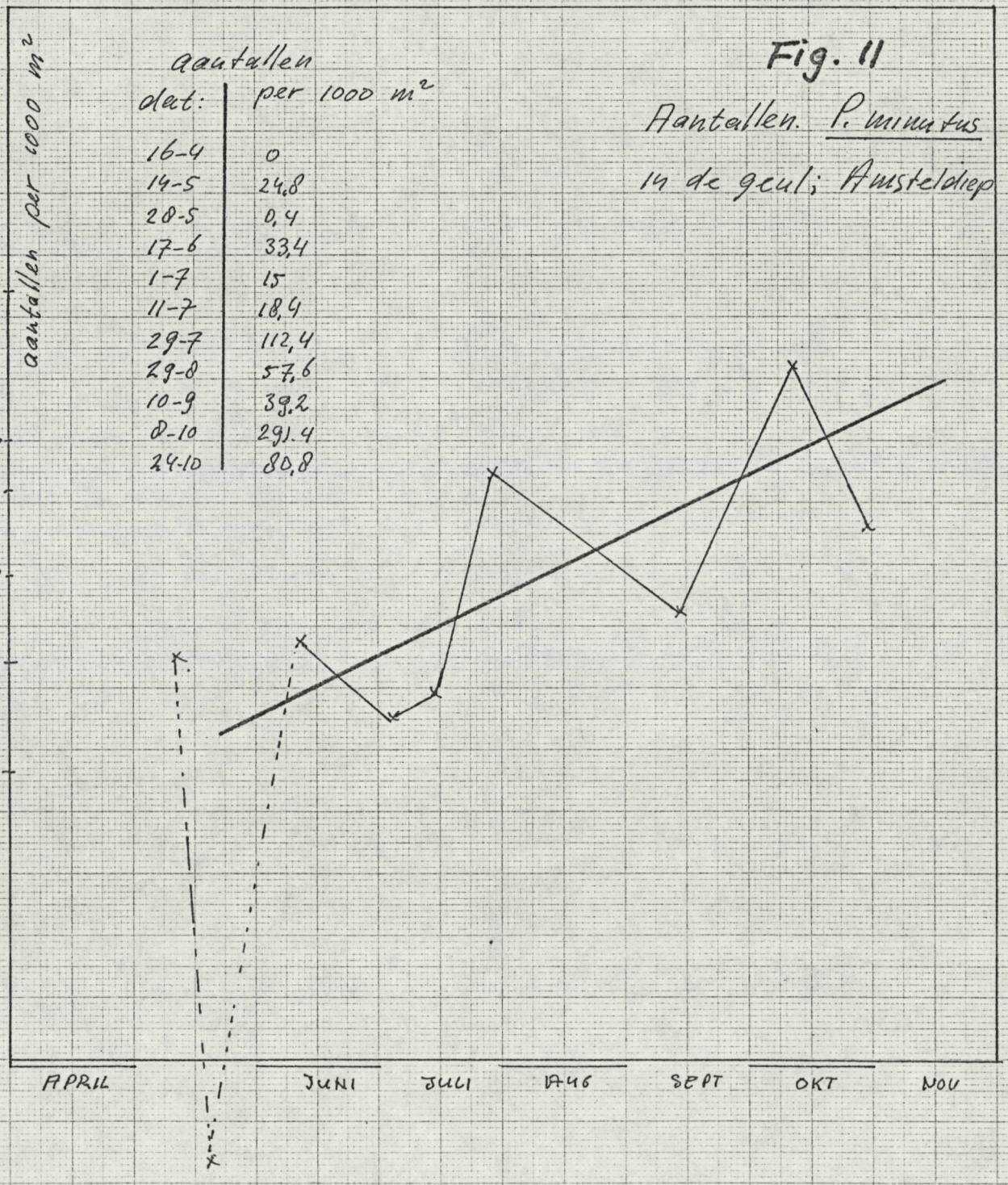


A 4 210 x 297 mm
MADE IN GERMANY

Fig. 11

Aantallen P. minutus in de geul; Amsteldiep

dat:	aantallen per 1000 m²
16-4	0
14-5	24,8
28-5	0,4
17-6	33,4
1-7	15
11-7	18,4
29-7	112,4
29-8	57,6
10-9	39,2
8-10	291,4
24-10	80,8



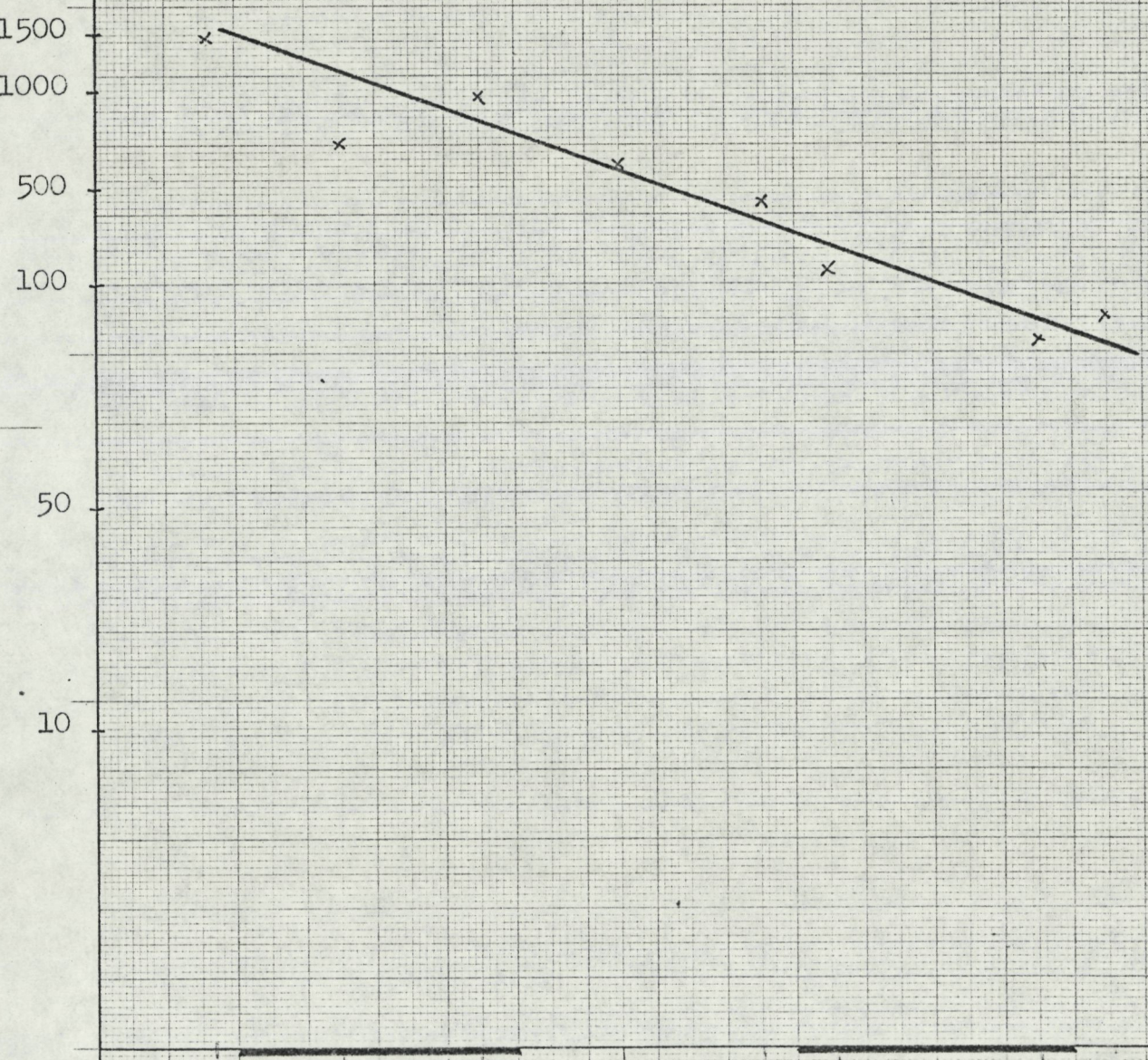
A4 210x297 mm
MADE IN GERMANY

Fig 12 Mortaliteit van P. microps op de plaat

$N_t = N_o \cdot e^{-Mt}$ ----- $\ln N_t = N_o - Mt$

$Mt = \ln N_o/N_t = 2.708$

$t = 13$ weken --- $M = 2.708/13 = 0.208$ per week



SELECTA A 4 210 x 297 mm
MADE IN GERMA

Fig 13 Aantallen OOST en WEST P. microps

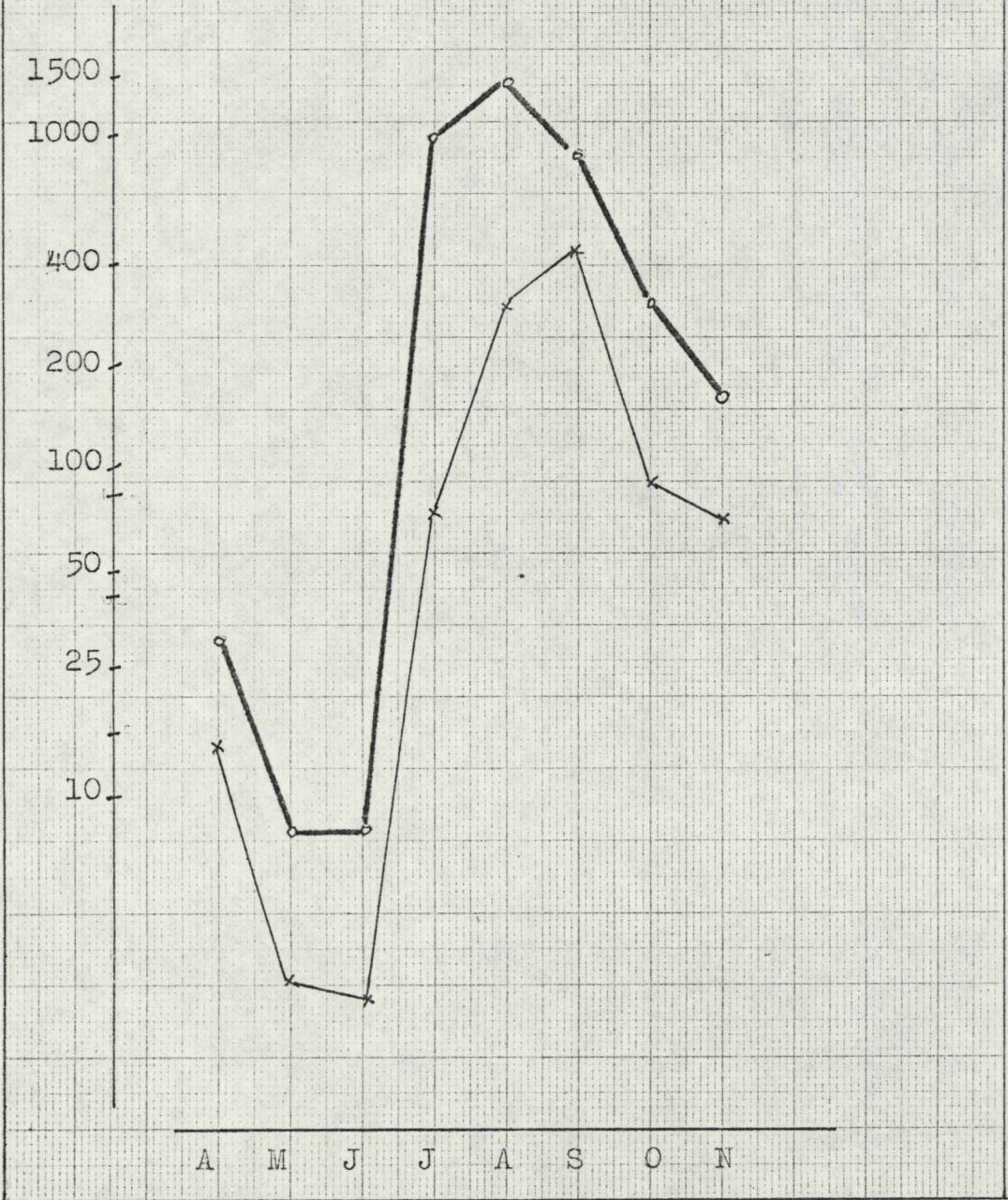


Fig 14 Aantallen OOST en WEST P. minutus

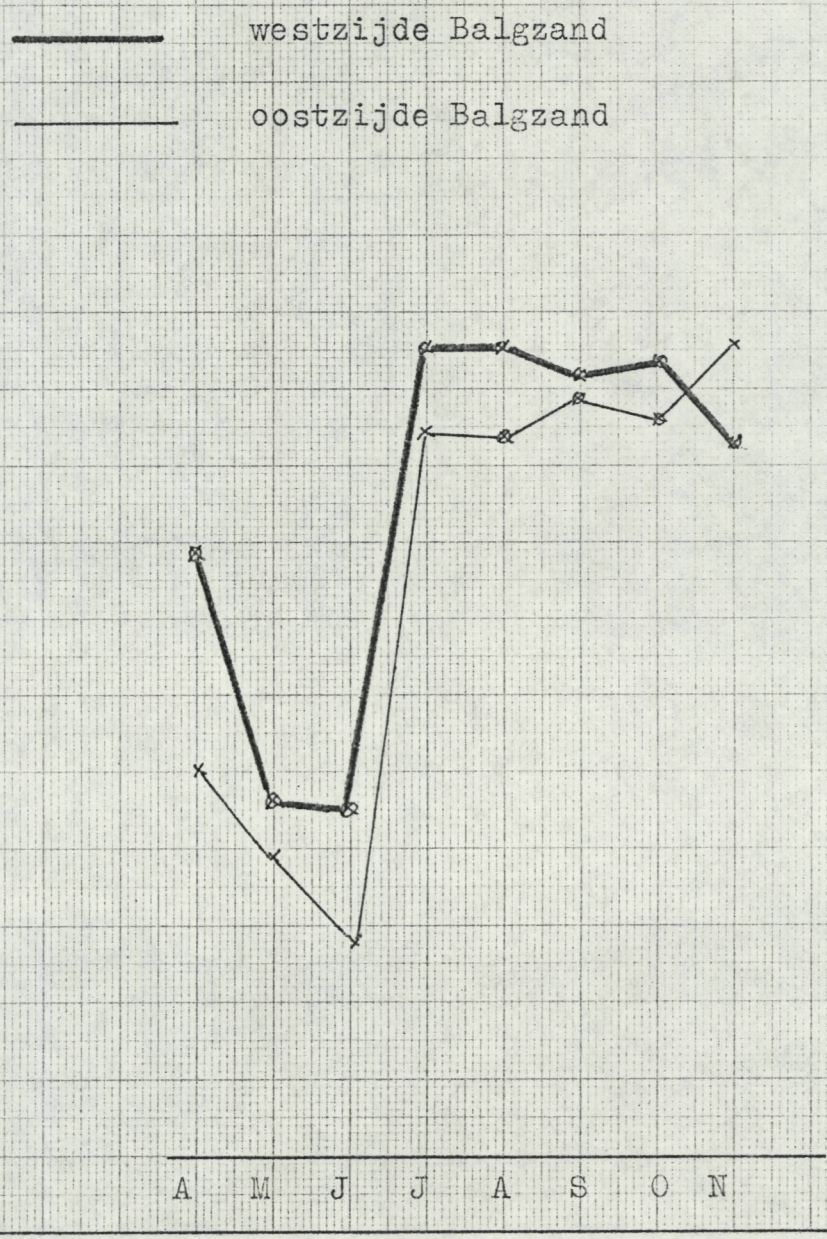


Fig 15 Effect netefficientie op de vangsten van P. microps

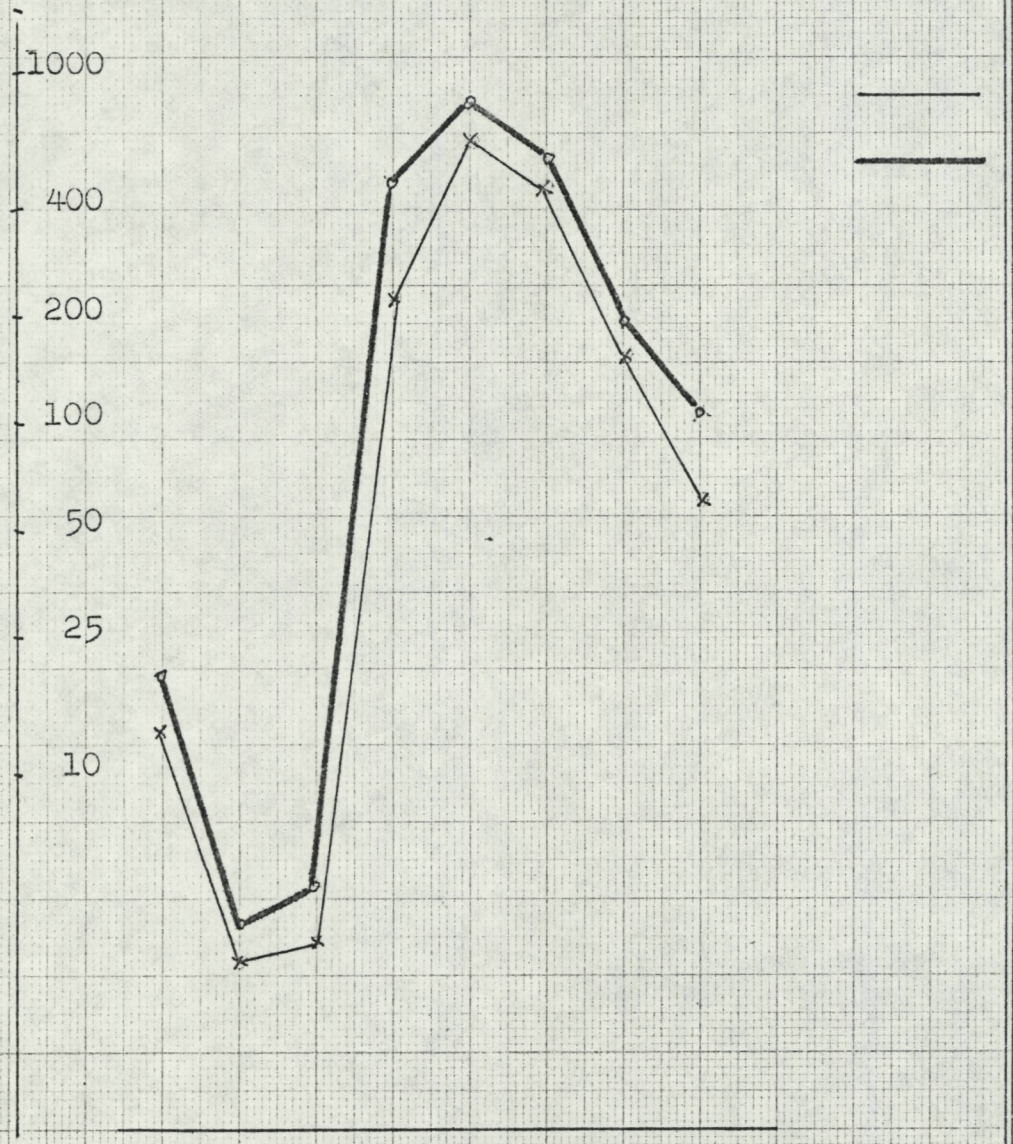


Fig 16 Effect netefficientie op de vangsten van P. minutus

Gemiddelde vangst/1000 m^2 per maand

gemiddelde berekende populatie dichtheid/1000 m^2 per maand (dus vangst gecorrigeerd voor neteff-icientie).

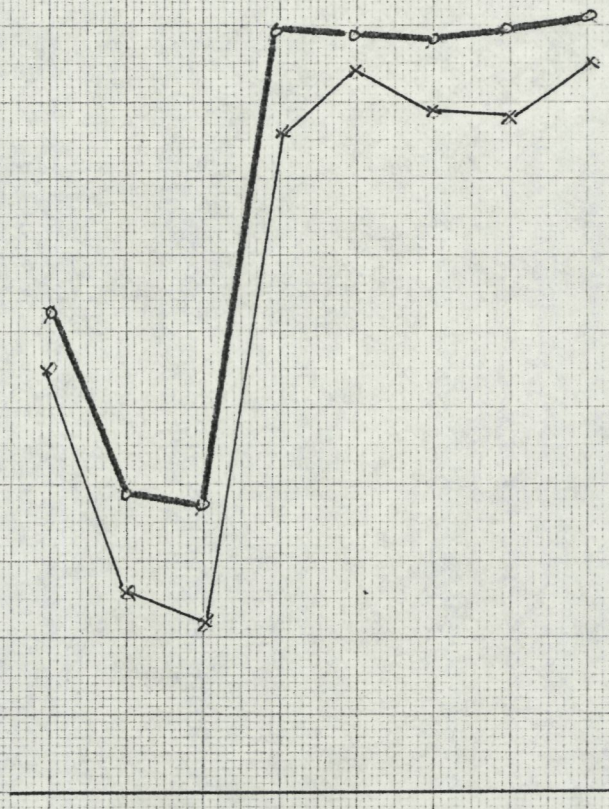
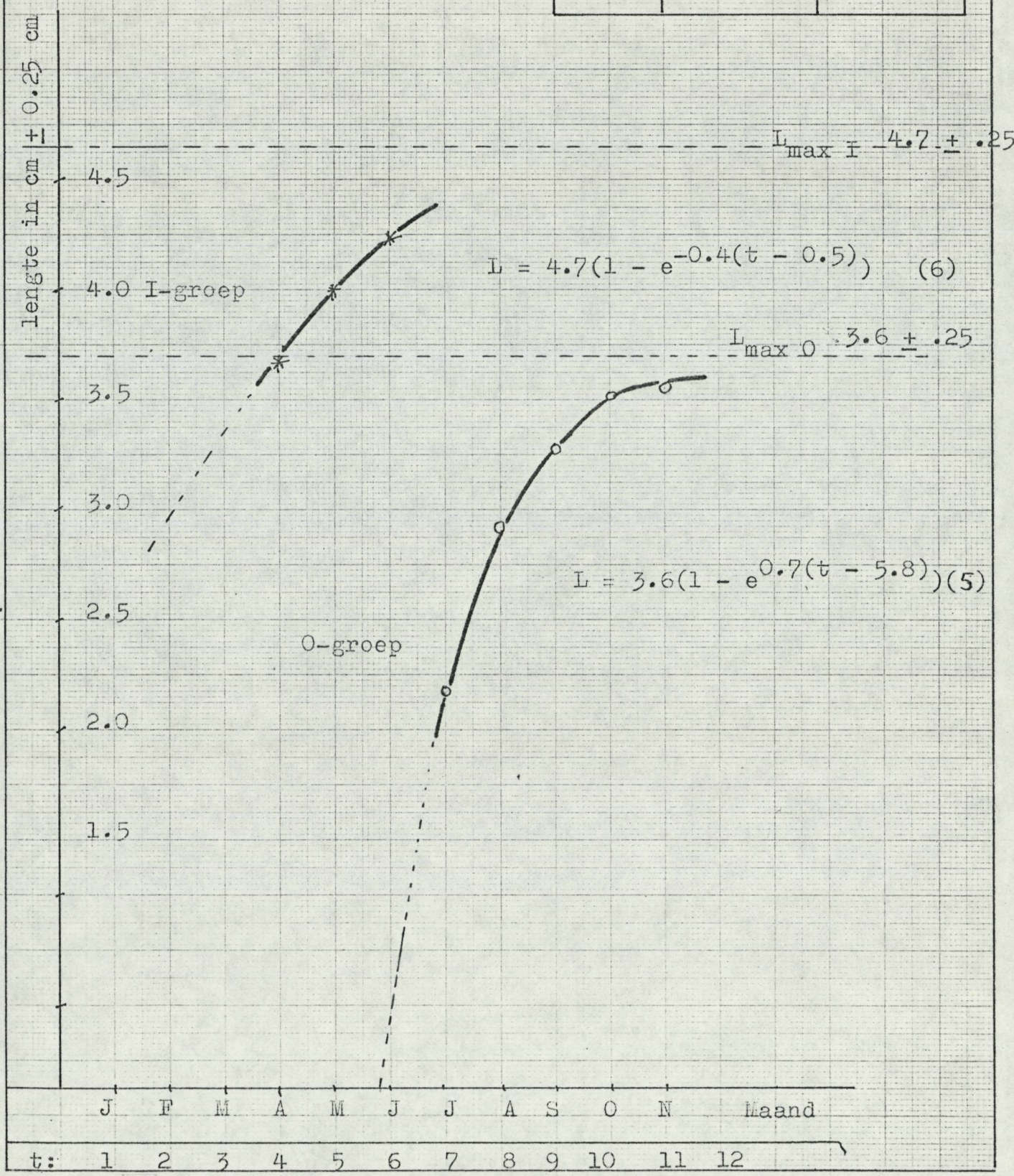


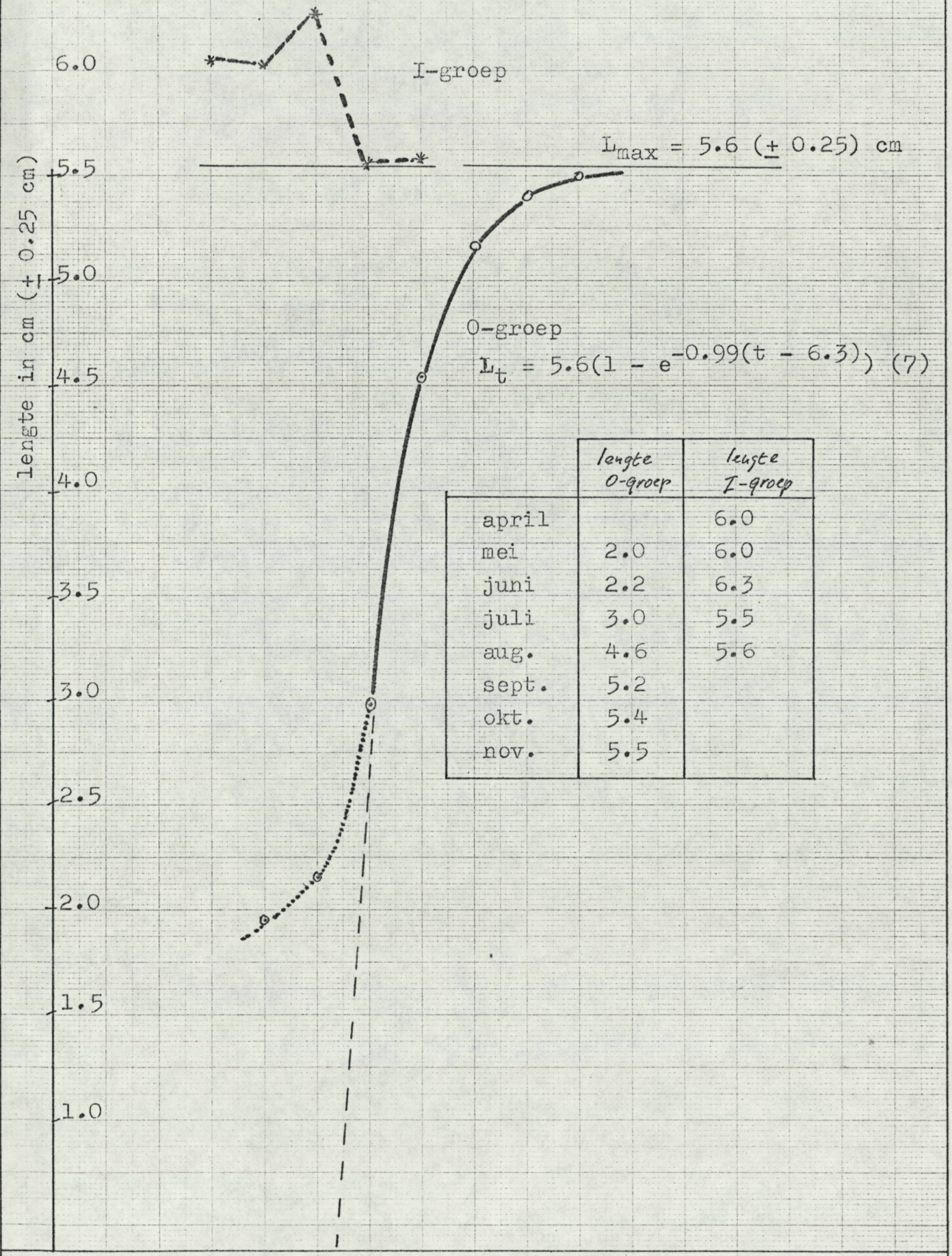
Fig. 17 Lengtetoename op de platen van het Balgzand (P. microps)

	lengte O-groep	lengte I-groep
april		3.67
mei		4.01
juni		4.24
juli	2.16	(3.72)
aug.	2.91	(3.87)
sept.	3.28	
okt.	3.51	
nov.	3.55	



A4 210x297 mm
MADE IN GERMANY

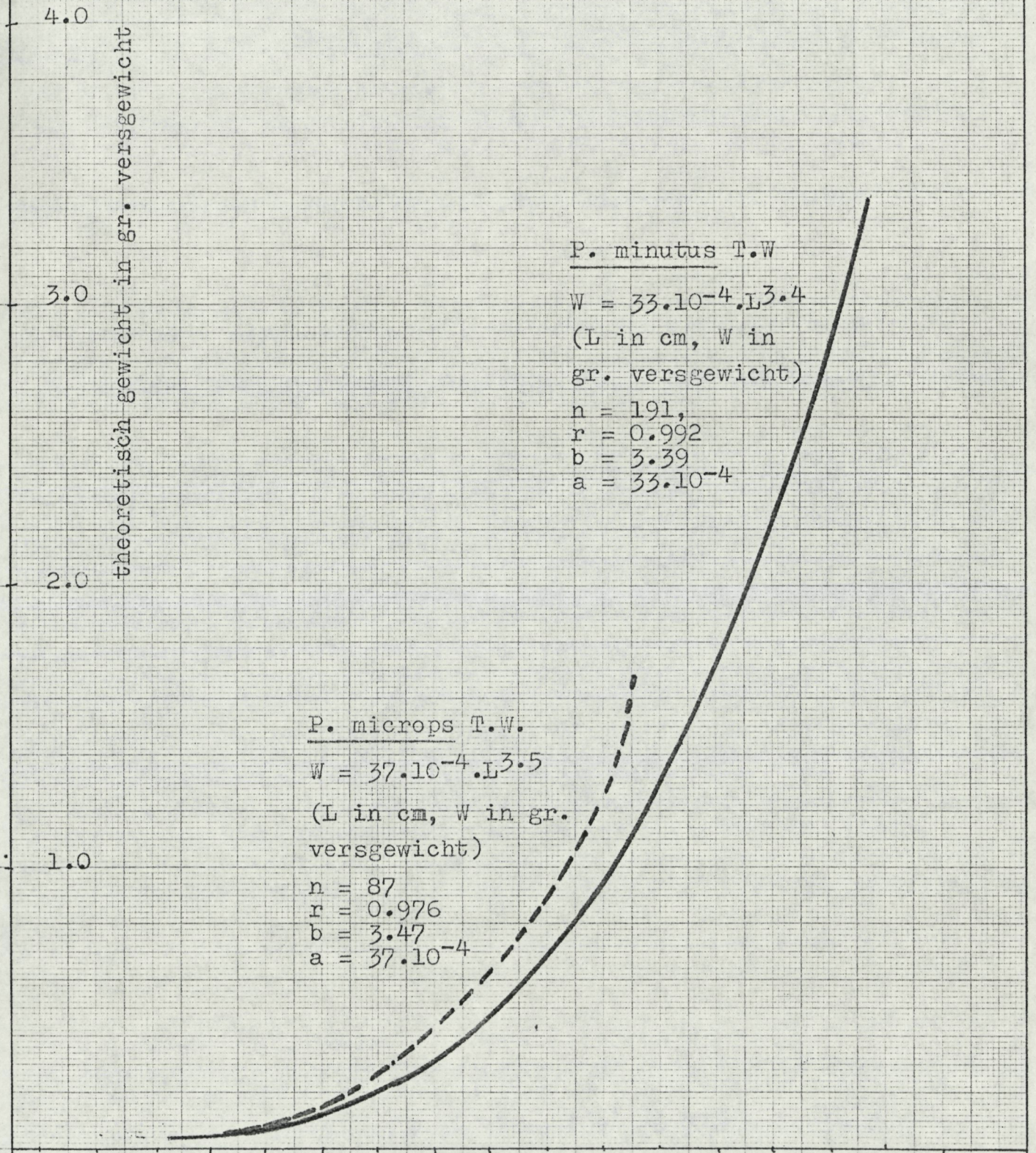
Fig 18 Lengtetoename op de platen van het Balgzand van P. minutus



	lengte 0-groep	lengte I-groep
april		6.0
mei	2.0	6.0
juni	2.2	6.3
juli	3.0	5.5
aug.	4.6	5.6
sept.	5.2	
okt.	5.4	
nov.	5.5	

A4 210 x 297 mm
MADE IN GERMANY

Fig. 19 Lengte gewicht relaties P. minutus en P. microps



Het theoretisch gewicht per lengteklasse is het gemiddelde van de theoretishce gewichten van de in die lengteklasse voorkomende lengten (bijv. bij P. minutus LK 9 is het gewicht het gemiddelde van de gewichten behorende bij L = 4.6, 4.7, 4.8, 4.9 en 5.0 cm en dat is .686 gram)

A4 210x297 mm
MADE IN GERMANY

Fig. 19b Schema berekeningswijze voedselopname in aquarium

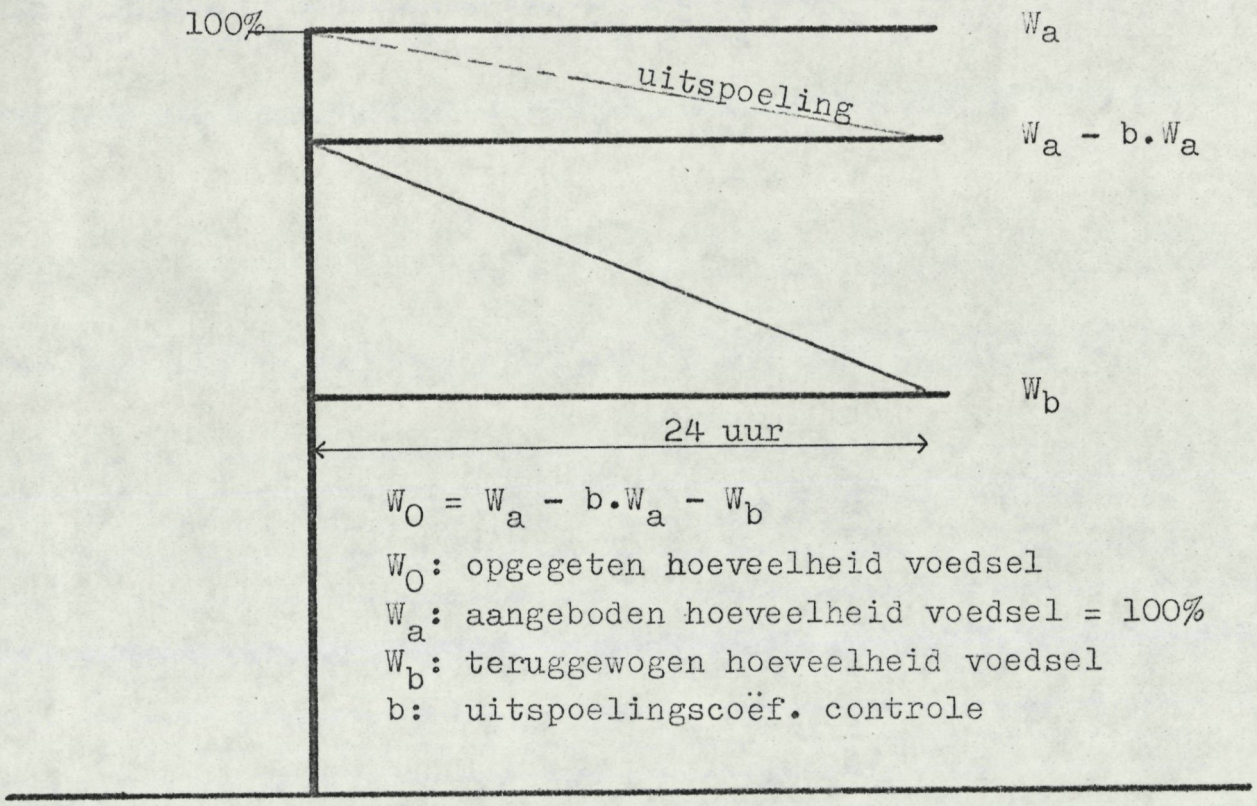
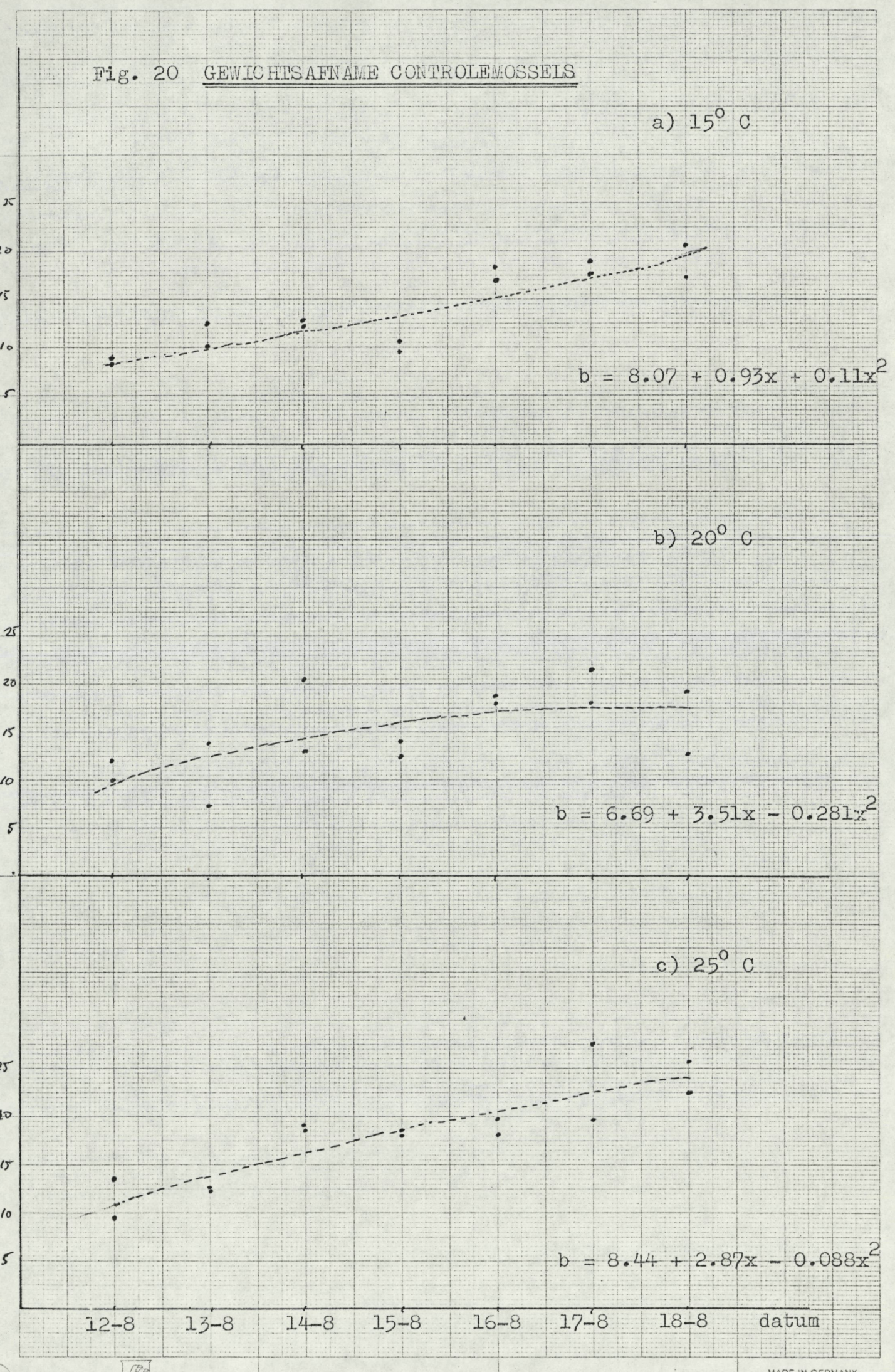
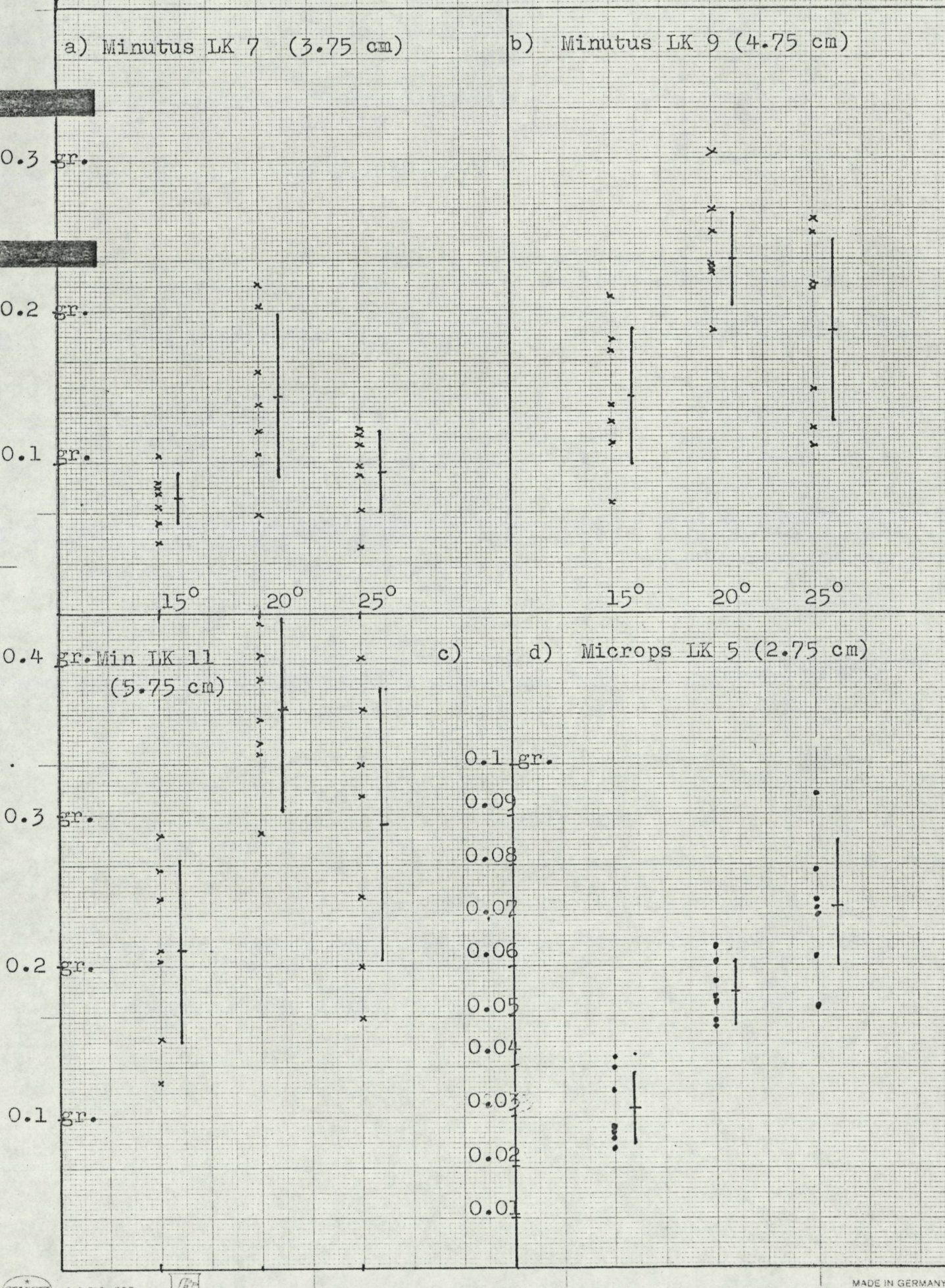


Fig. 20 GEWICHTSAFNAME CONTROLEMOSSELS



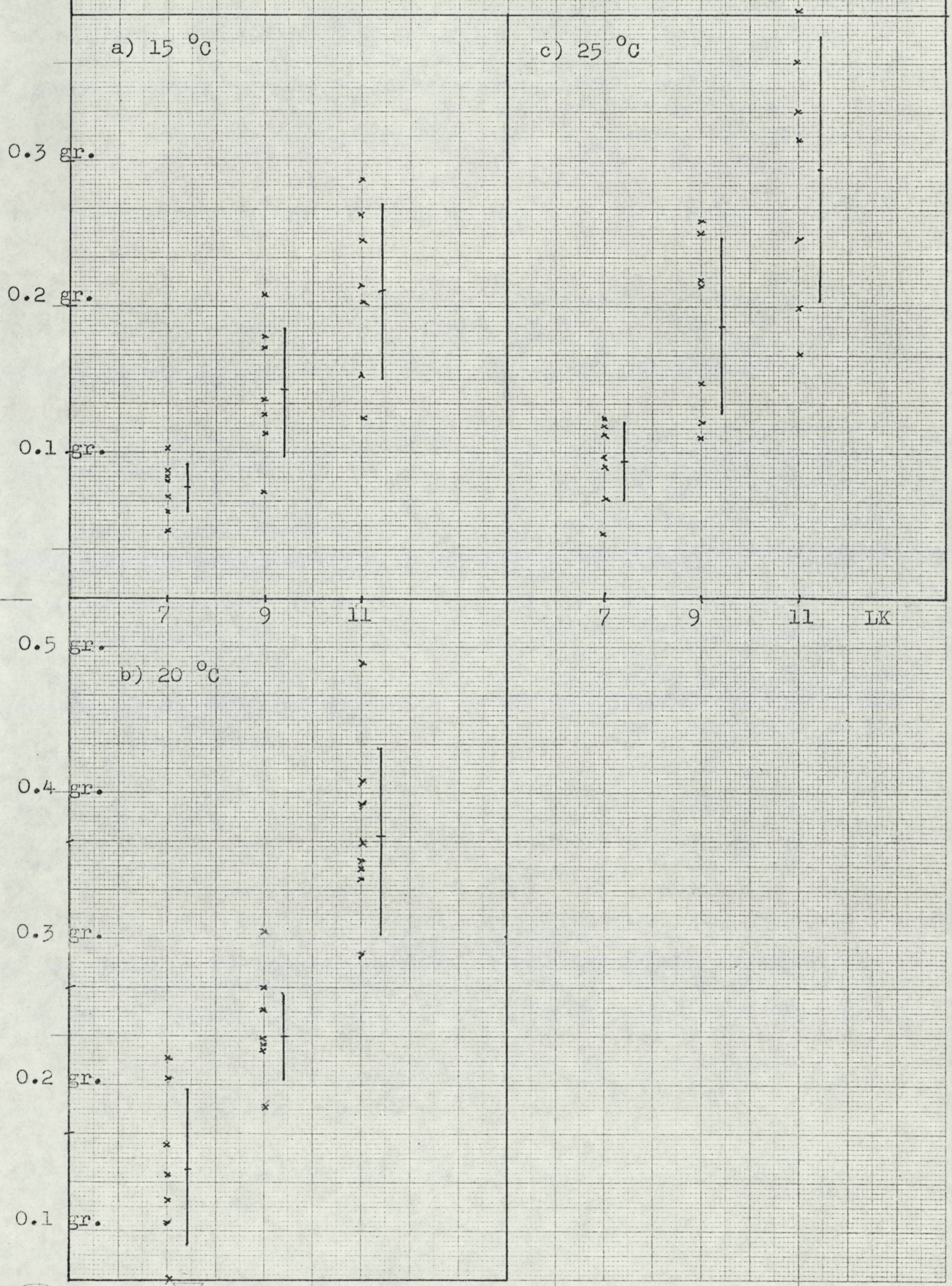
A 4 210 x 297 mm
MADE IN GERMANY

Fig. 21 VOEDSELOPNAME in grammen versgewicht per vis tegen temp. in °C



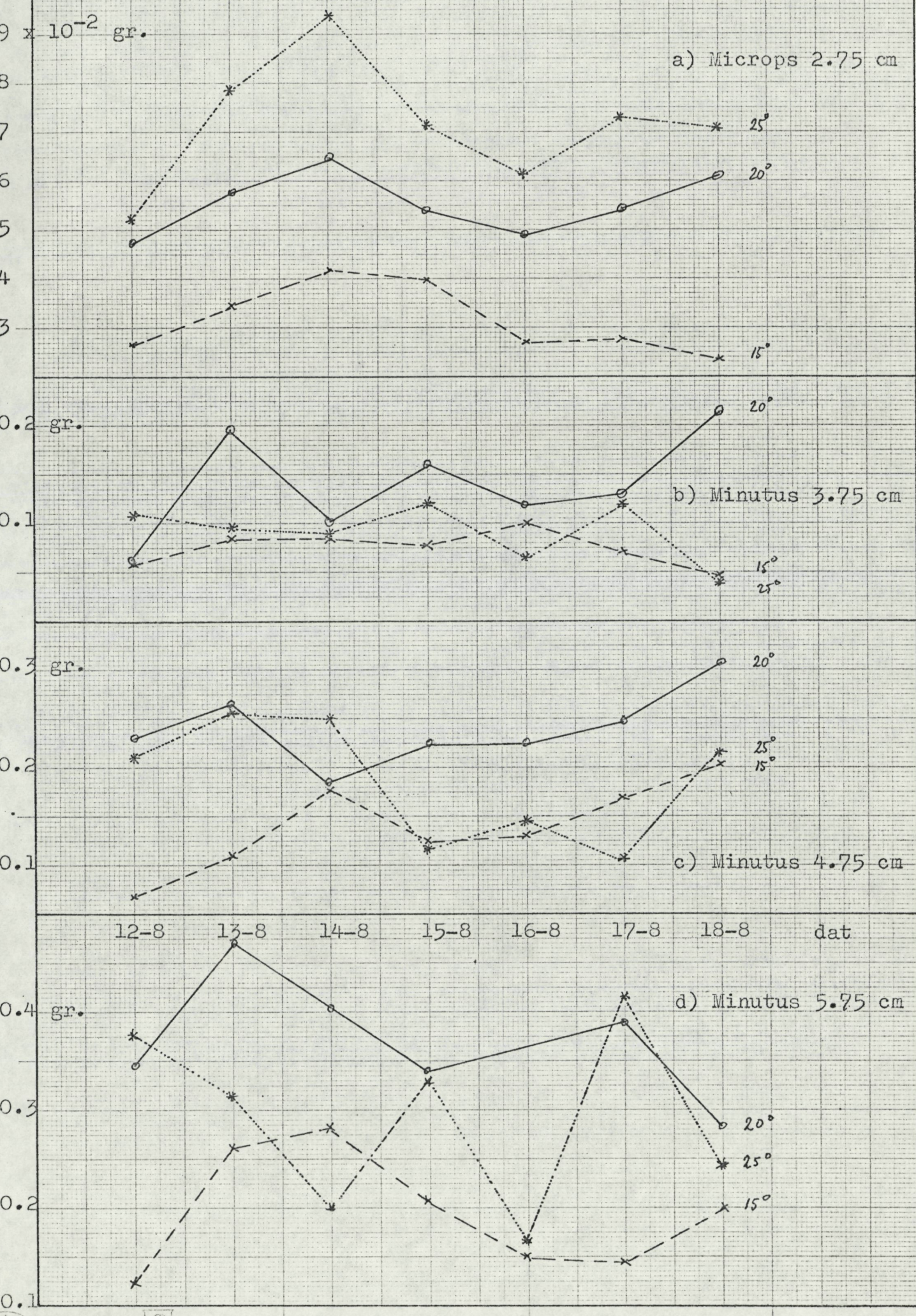
SELECTA A 4 210 x 297 mm MADE IN GERMANY

Fig. 22 VOEDSELOPNAME P. minutus bij 15°, 20° en 25 °C per lengteklasse per vis.



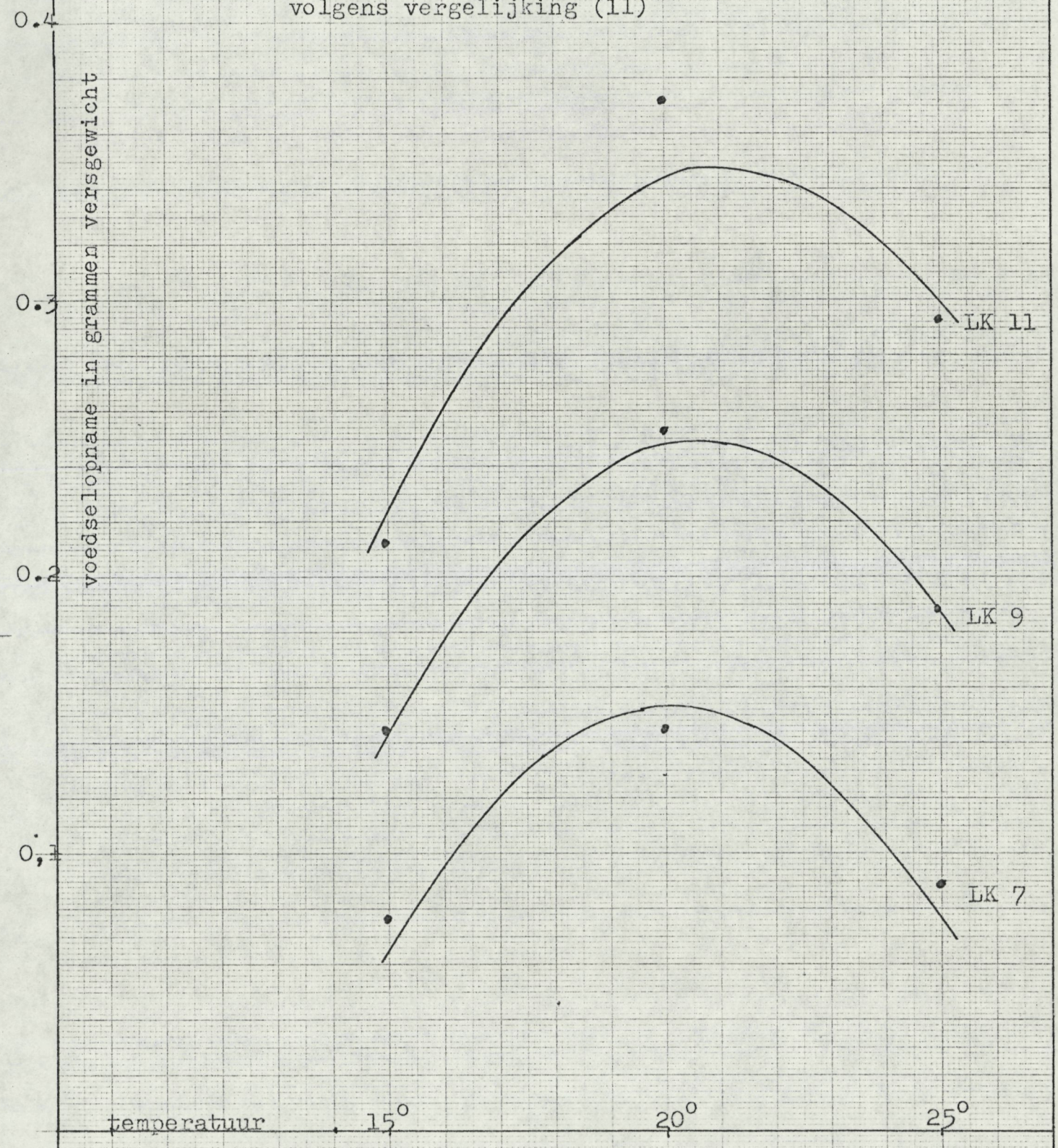
SELECTA A 4 210x297 mm
MADE IN GERMANY

Fig. 23 dagelijks gemeten VOEDSELOPNAME (versgewicht) per vis



A4 210x297 mm
MADE IN GERMANY

Fig. 24 VOEDSELOPNAME P. Minutus in relatie tot temperatuur en lengteklasse (tussen 15° en 25 °C) volgens vergelijking (11)

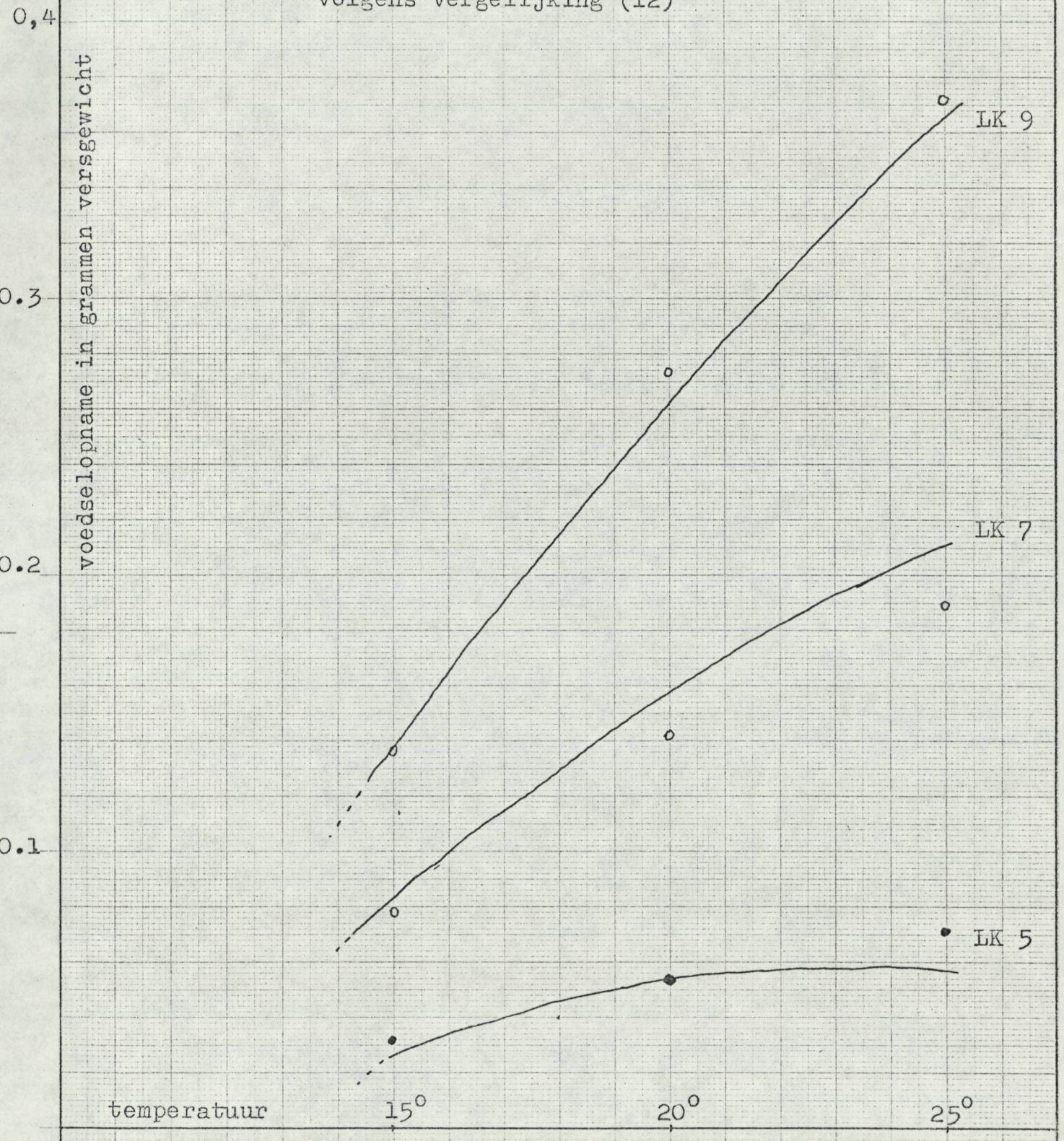


(11) $V = -1.288 + 0.015.LK + 0.121.T - 0.003267.T^2 + 0.0016.LK.T$

(• werkelijke meetwaarden)

A4 210 x 297 mm
MADE IN GERMANY

Fig. 25 VOEDSELOPNAME P. microps in relatie tot temperatuur en lengteklasse GESIMULEERD (tussen 15° en 25 °C volgens vergelijking (12)



(12) $V = 0.047 - 0.046.LK - 0.004.T - =.0004.T^2 + 0.005.T.LK$

(o gevonden meetwaarden)
(o gextrapoleerde waarden uit fig 26a)
(—— berekende lijnen

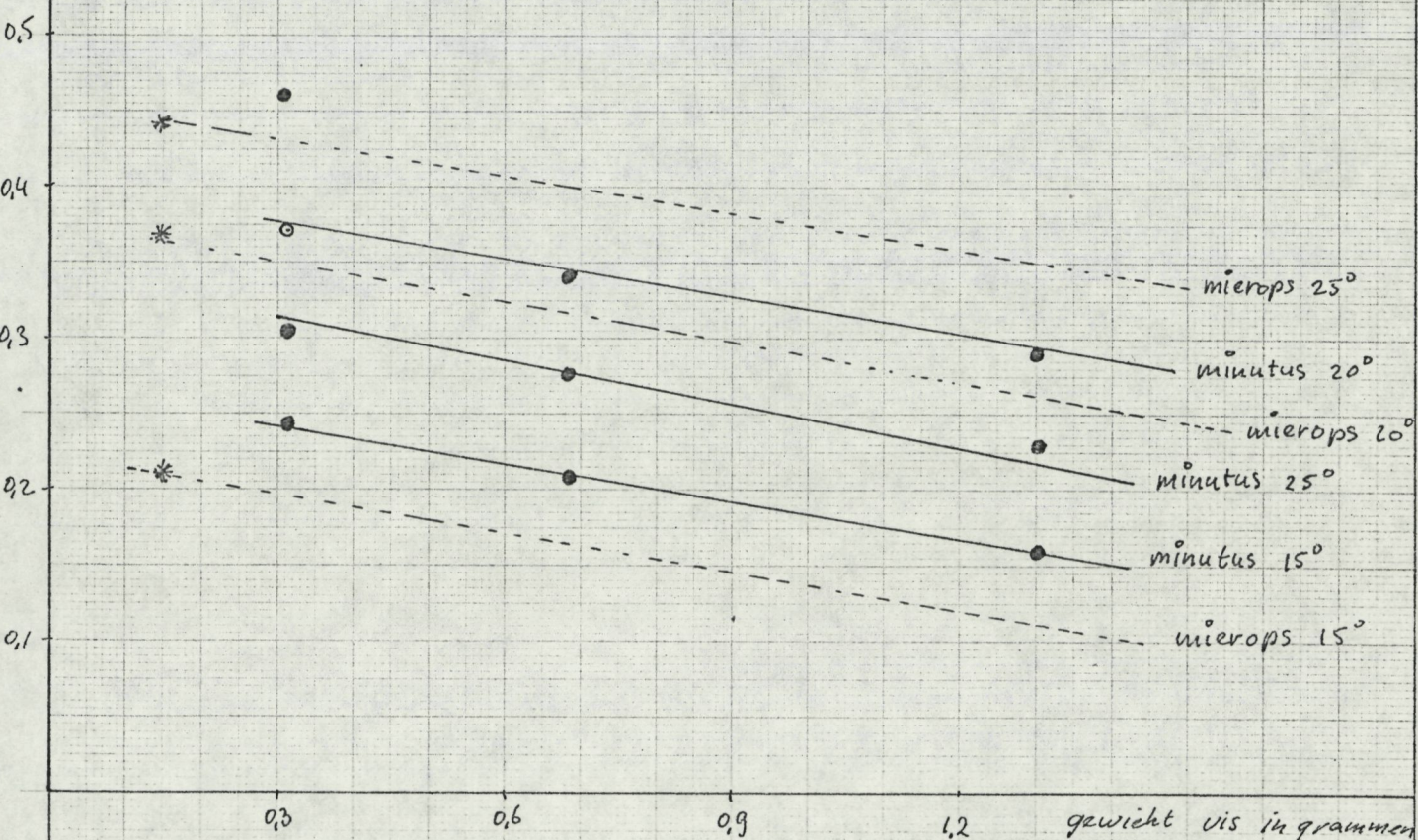
A 4 210x297 mm
MADE IN GERMANY

De voedsel opname van P. minutus kan beschreven worden met de formule

$$V/W = -1{,}239 - 0{,}0831\,W + 0{,}157\,T - 0{,}00377\,T^2 + 0{,}00022\,WT$$

Fig: 26a

- ● laboratorium waarden voedsel opname P. minutus
- * laboratorium waarden voedsel opname P. mierops
- ----- gextrapoleerde waarden van de voedsel opname van P. mierops



A4 210 x 297 mm
MADE IN GERMANY

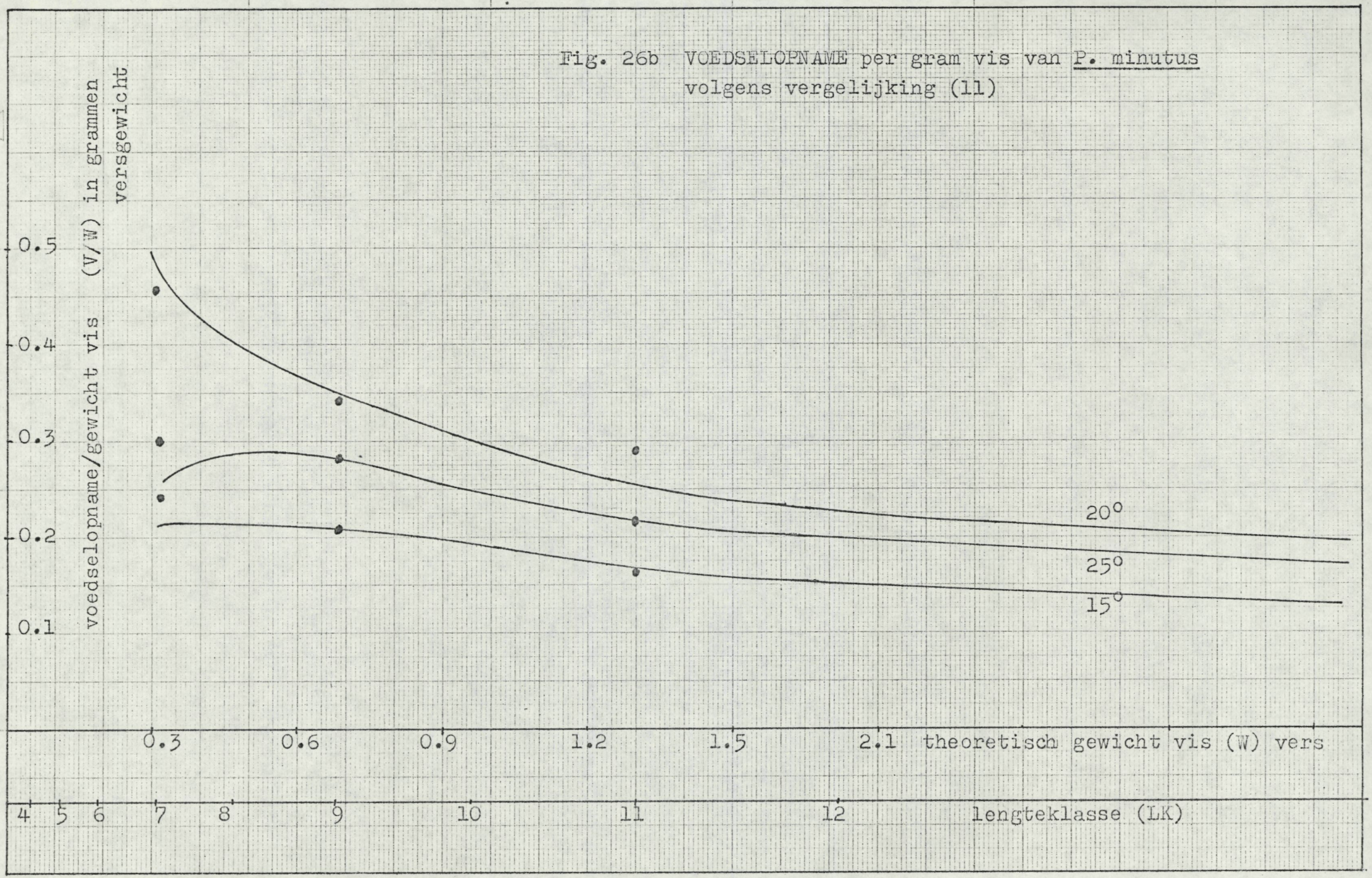
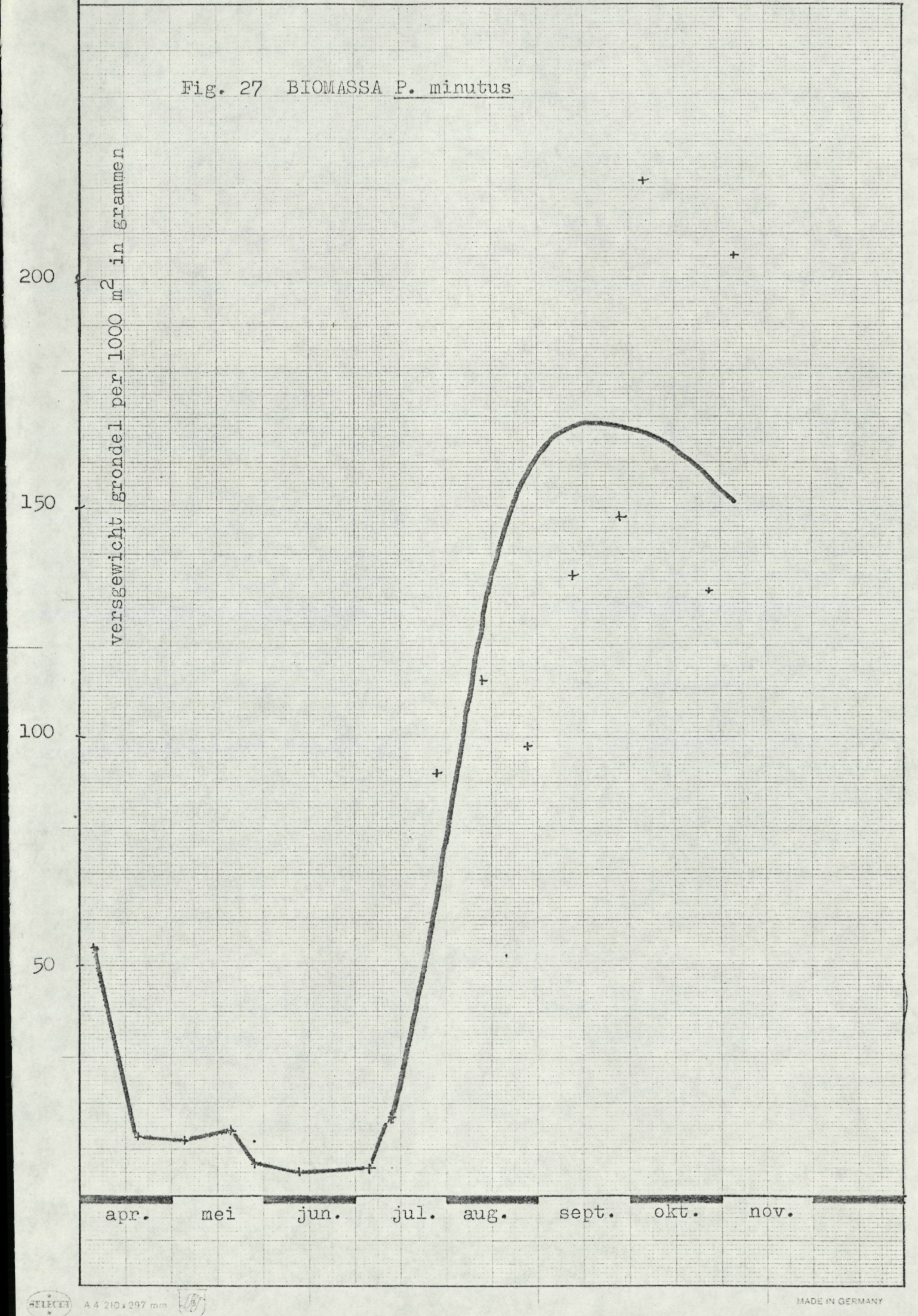
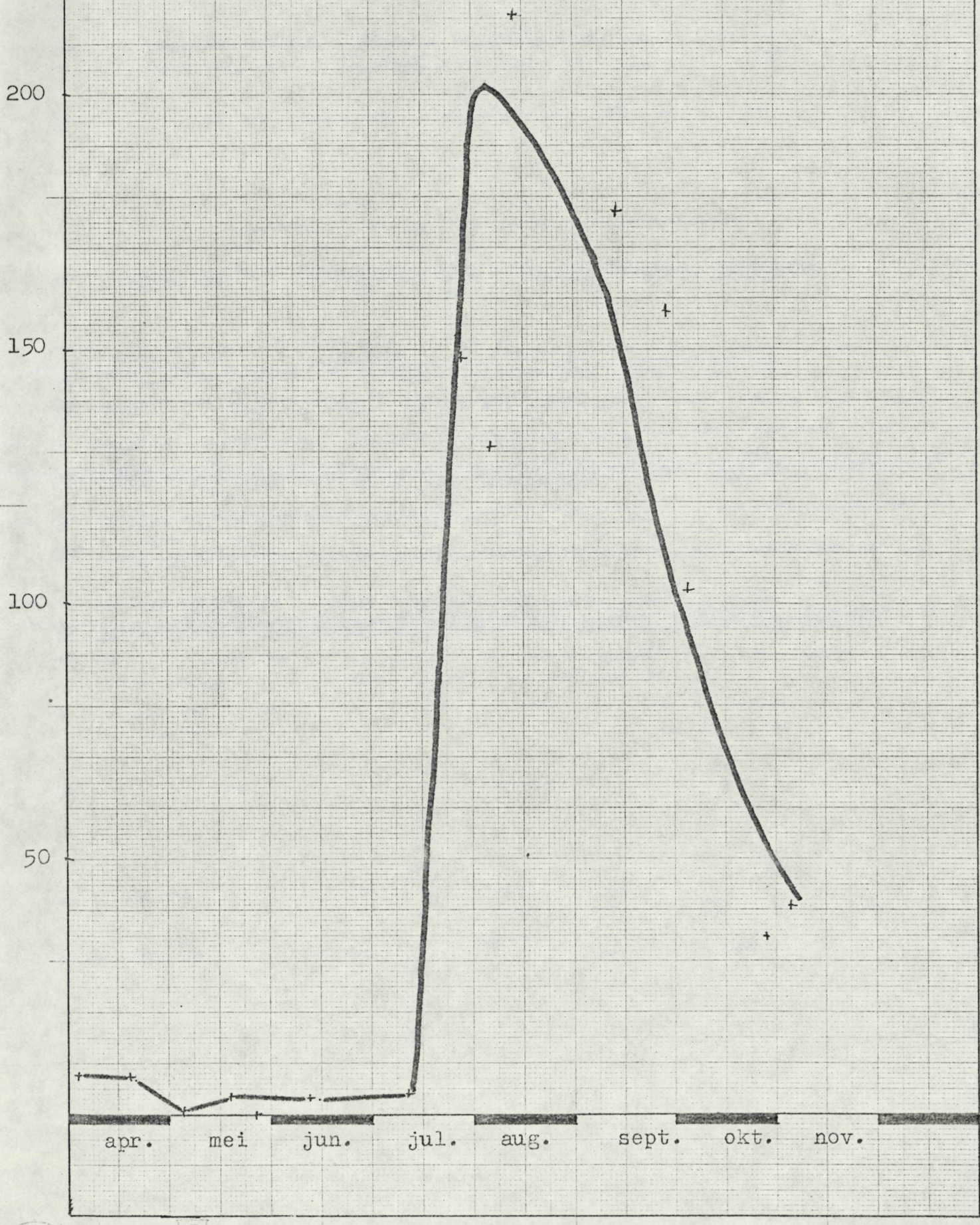

Fig. 26b VOEDSELOPNAME per gram vis van P. minutus
volgens vergelijking (11)
voedselopname/gewicht vis (V/W) in grammen
versgewicht
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
20°
25°
15°
0.3
0.6
0.9
1.2
1.5
2.1
theoretisch gewicht vis (W) vers
4
5
6
7
8
9
10
11
12
lengteklasse (LK)

Fig. 27 BIOMASSA P. minutus



SELECTA A 4 210 x 297 mm
MADE IN GERMANY

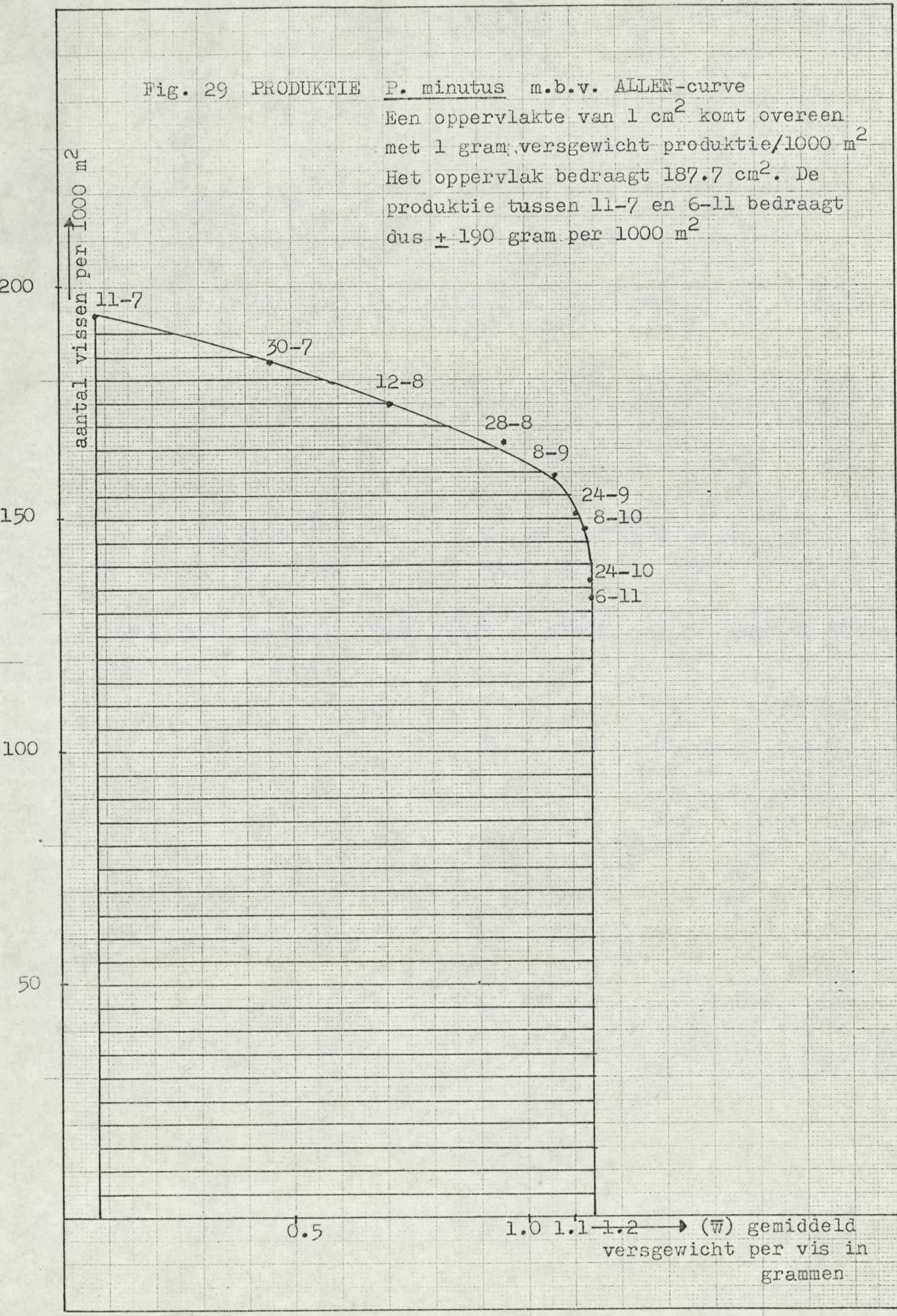
Fig. 28 BIOMASSA P. microps



SELECTA A4 210×297 mm MADE IN GERMANY

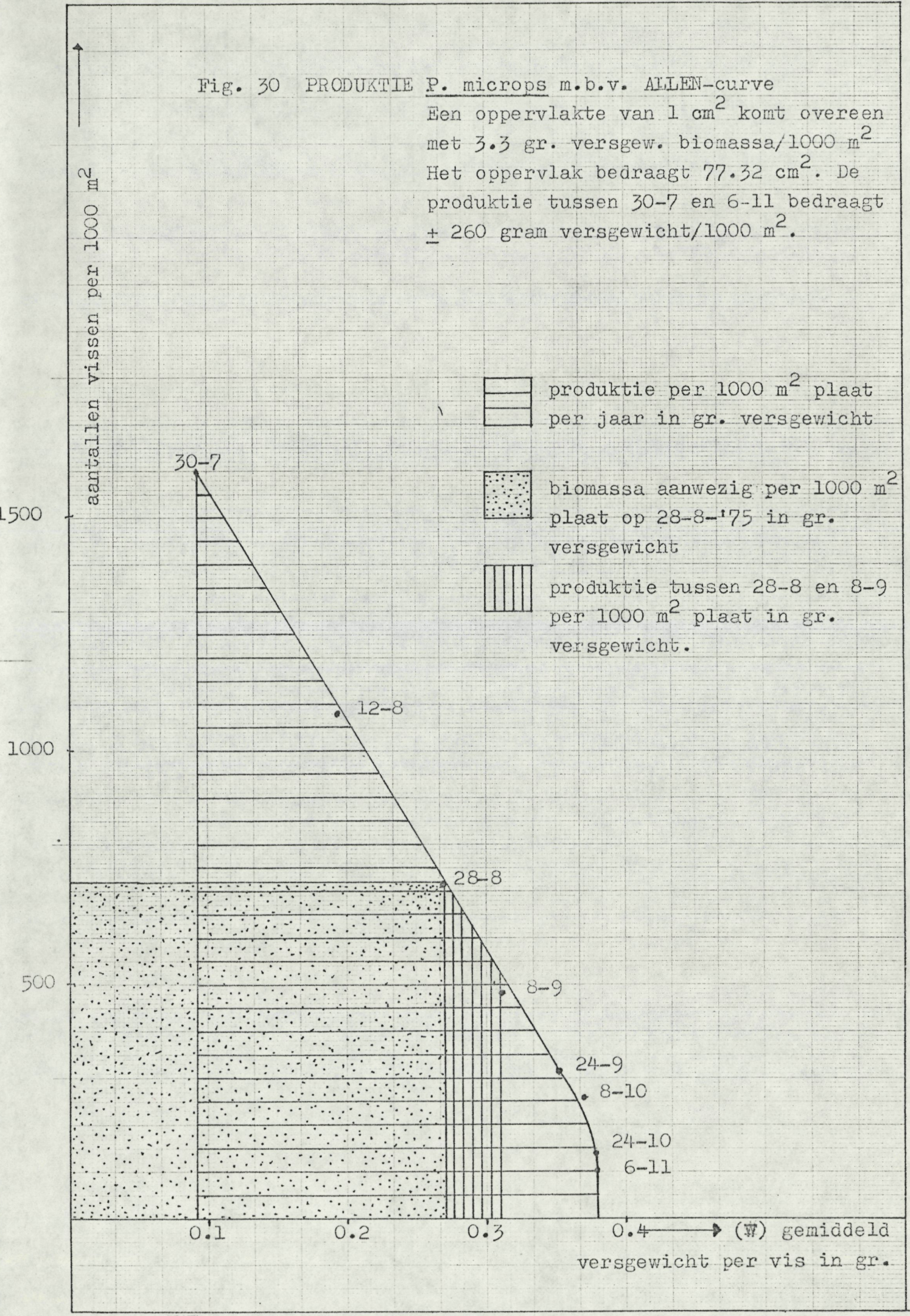
Fig. 29 PRODUKTIE P. minutus m.b.v. ALLEN-curve

Een oppervlakte van 1 cm^2 komt overeen met 1 gram versgewicht produktie/1000 m^2
Het oppervlak bedraagt 187.7 cm^2. De produktie tussen 11-7 en 6-11 bedraagt dus ± 190 gram per 1000 m^2

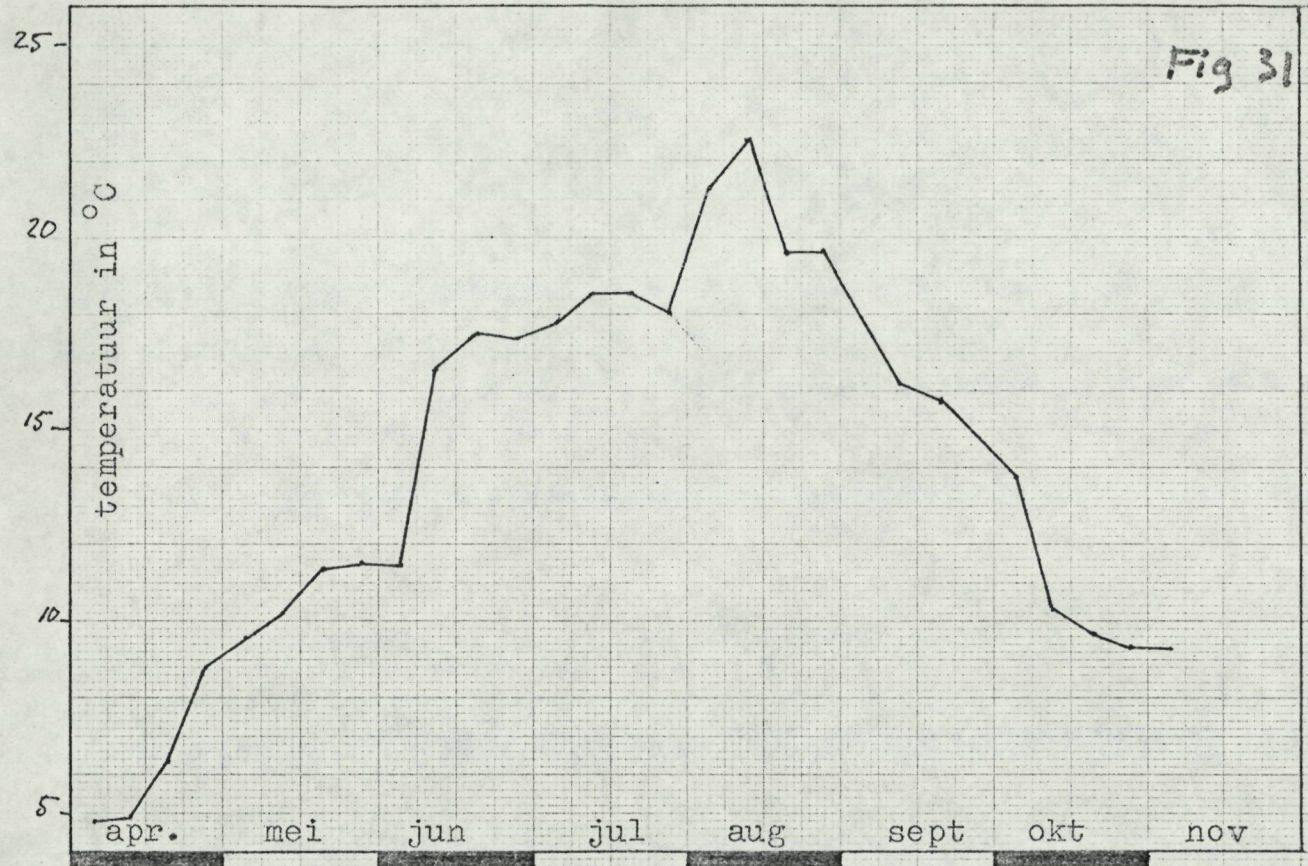


SELECTA A 4 210 x 297 mm
MADE IN GERMANY

Fig. 30 PRODUKTIE P. microps m.b.v. ALLEN-curve
Een oppervlakte van 1 cm^2 komt overeen met 3.3 gr. versgew. biomassa/1000 m^2
Het oppervlak bedraagt 77.32 cm^2. De produktie tussen 30-7 en 6-11 bedraagt ± 260 gram versgewicht/1000 m^2.



SELECTA A 4 210x297 mm
MADE IN GERMANY



TABEL Gemiddelde weektemperatuur
NIOZ-haven

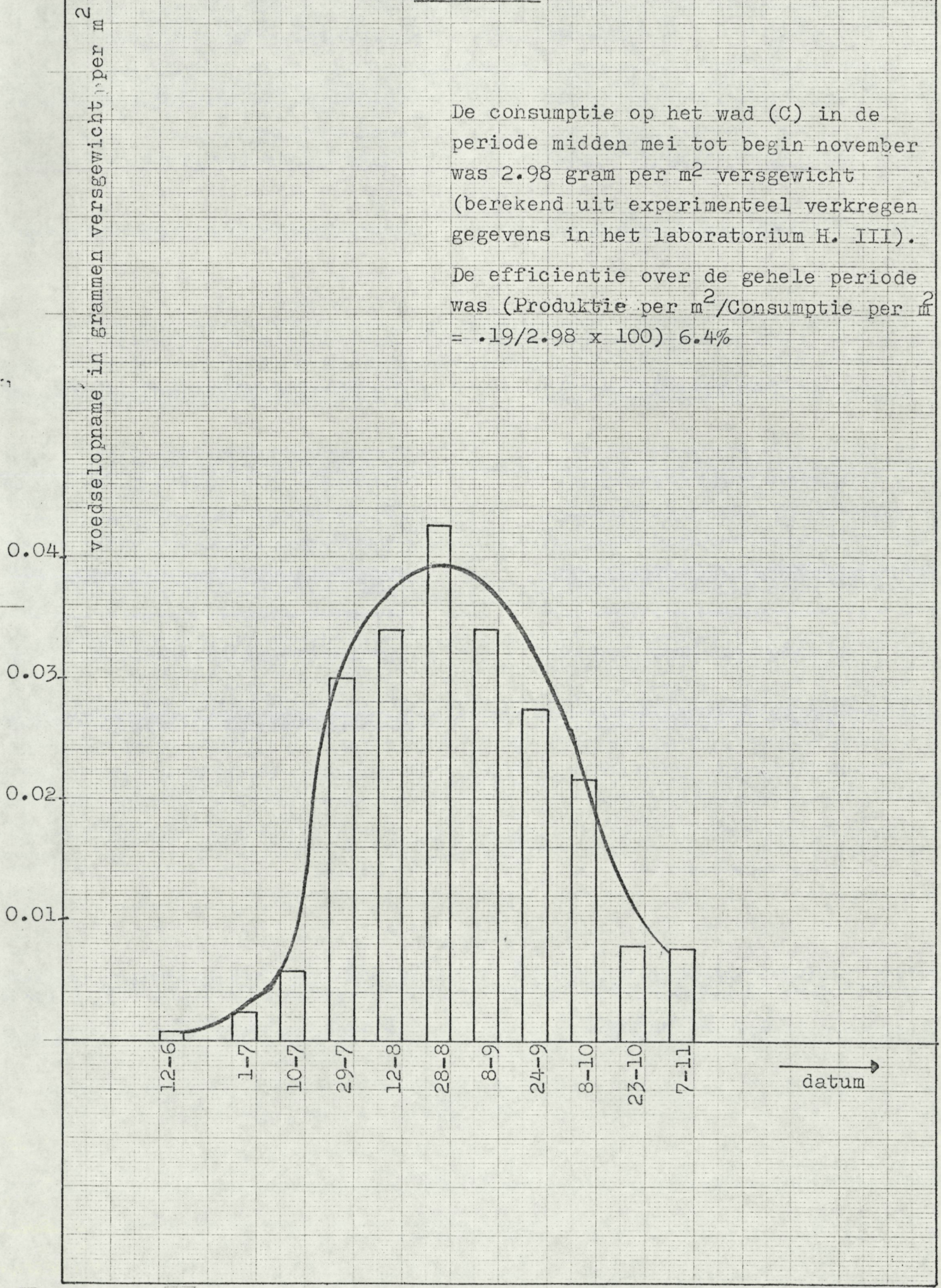
1e	week	april	4.78
2e	"	"	4.86
3e	"	"	6.27
4e	"	"	8.82
1e	"	mei	9.62
2e	"	"	10.14
3e	"	"	11.42
4e	"	"	11.70
1e	"	juni	11.48
2e	"	"	16.53
3e	"	"	17.53
4e	"	"	17.41
1e	"	juli	17.87
2e	"	"	18.62
3e	"	"	18.65
4e	"	"	18.01
1e	"	augustus	21.37
2e	"	"	22.50
3e	"	"	19.67
4e	"	"	19.69
1e	"	september	--.--
2e	"	"	16.18
3e	"	"	15.73
4e	"	"	--.--
1e	"	oktober	13.78
2e	"	"	10.30
3e	"	"	9.77
4e	"	"	9.39
1e	"	november	9.30

A 4 210 x 297 mm
MADE IN GERMANY

Fig. 32 CONSUMPTIE P. minutus

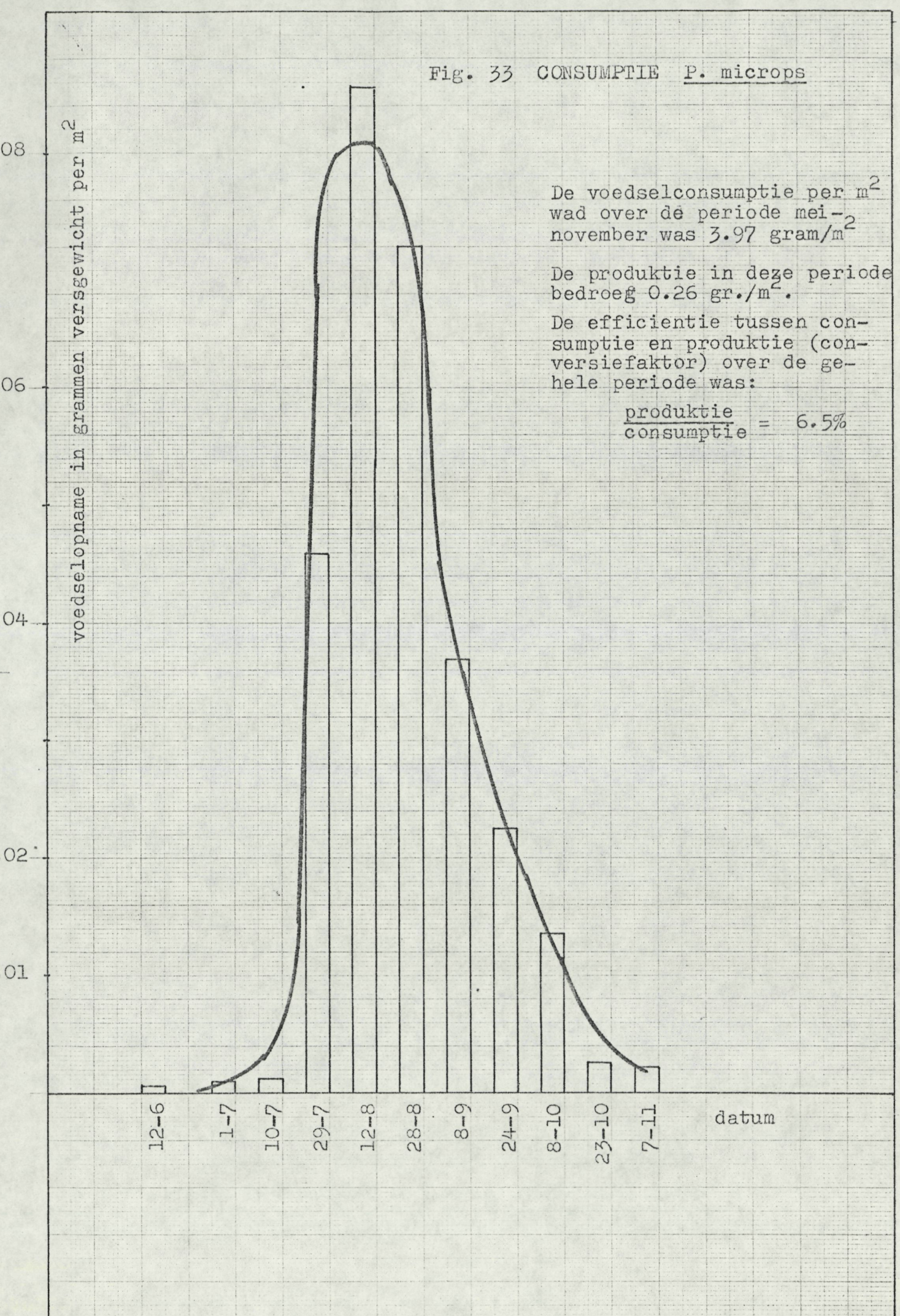
De consumptie op het wad (C) in de periode midden mei tot begin november was 2.98 gram per m^2 versgewicht (berekend uit experimenteel verkregen gegevens in het laboratorium H. III).

De efficientie over de gehele periode was (Produktie per m^2/Consumptie per m^2 = .19/2.98 x 100) 6.4%



SELECTA A 4 210x297 mm MADE IN GERMANY

Fig. 33 CONSUMPTIE P. microps



De voedselconsumptie per m^2 wad over de periode mei-november was 3.97 gram/m^2

De produktie in deze periode bedroeg 0.26 gr./m^2.

De efficientie tussen consumptie en produktie (conversiefaktor) over de gehele periode was:

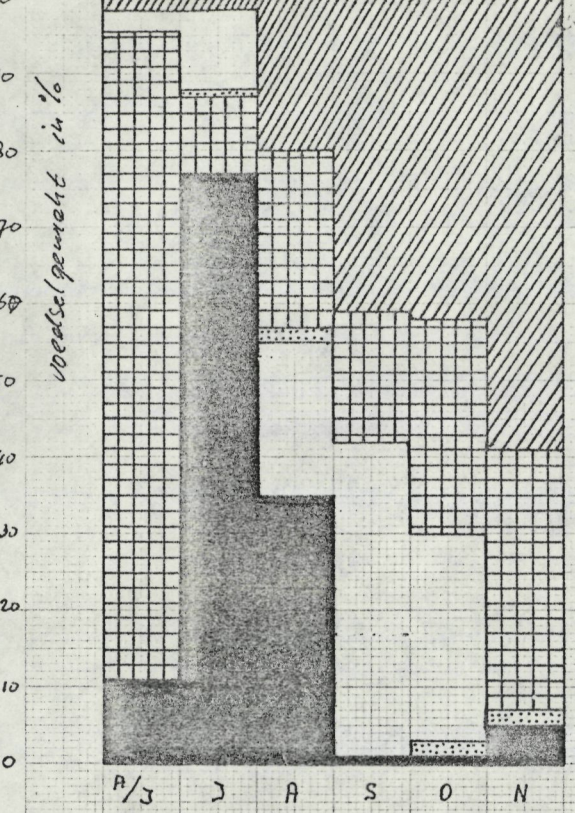
$$\frac{\text{produktie}}{\text{consumptie}} = 6.5\%$$

A4 210 x 297 mm
MADE IN GERMANY

Maaginhoud P. minutus
en P. microps

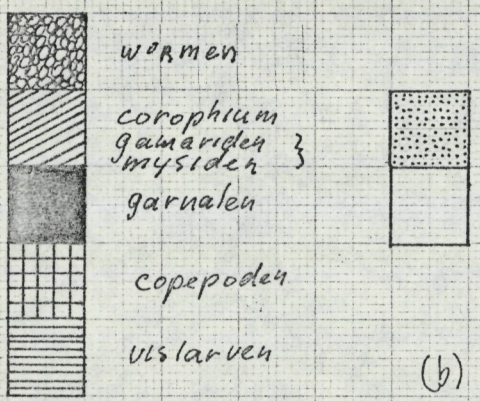
in procenten vers prooigewicht

Fig: 36



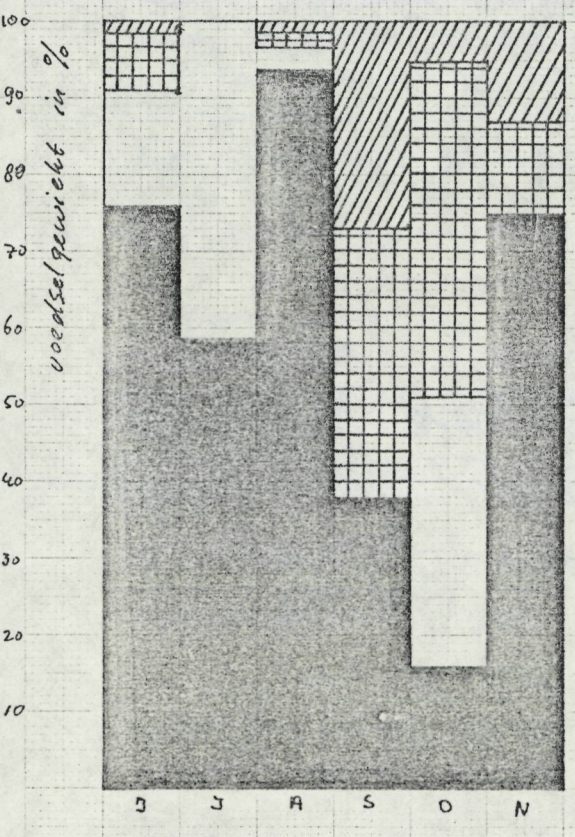
MICROPS
0-45 mm

(a)



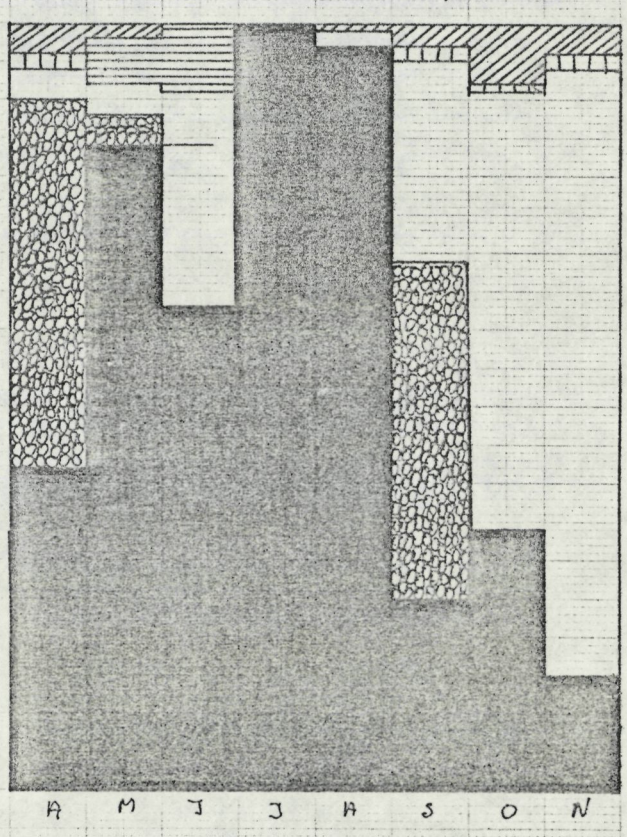
(b)

MINUTUS 0-45 mm



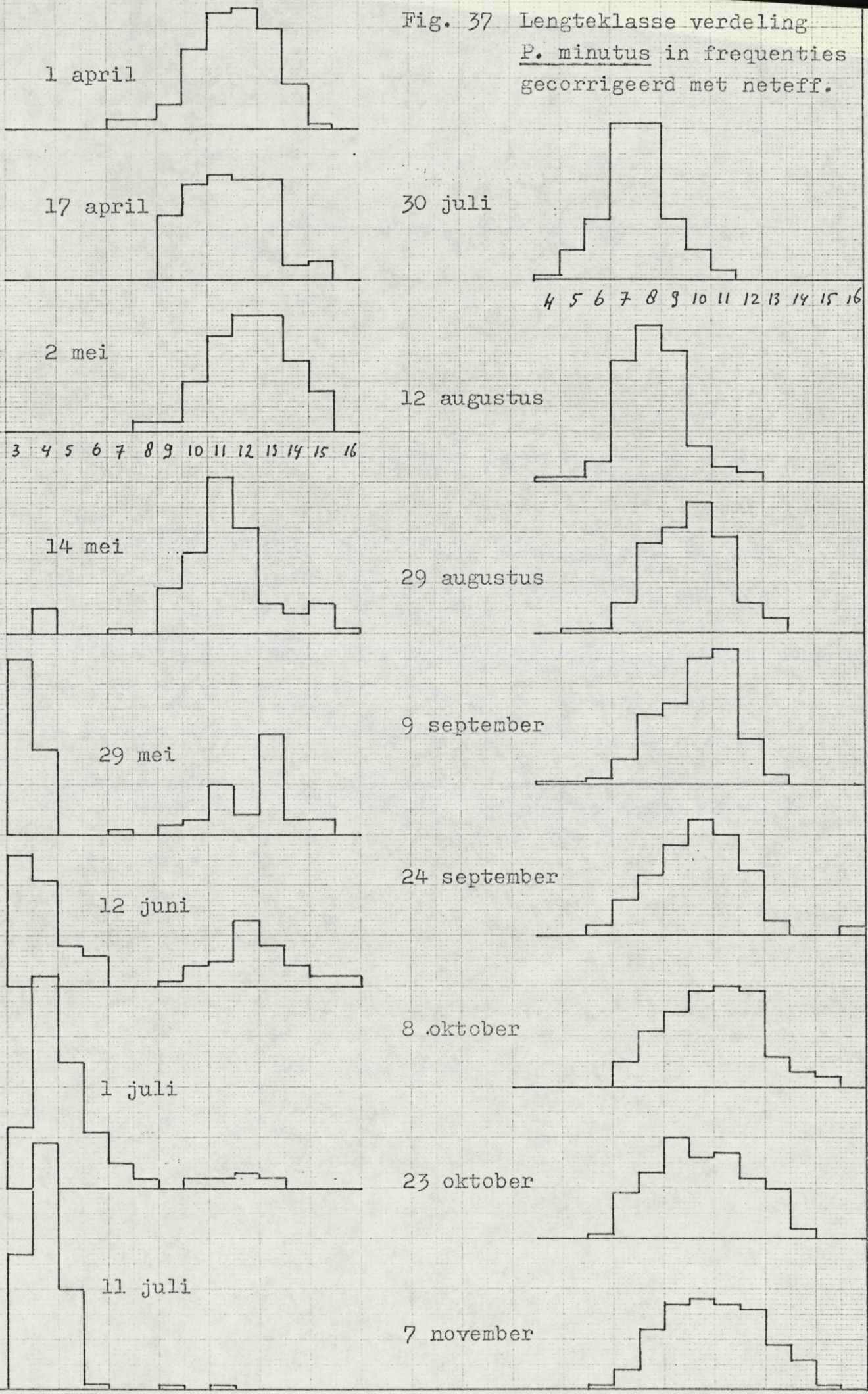
(c)

MINUTUS 46-80 mm



A4 210 x 297 mm
MADE IN GERMANY

Fig. 37 Lengteklasse verdeling P. minutus in frequenties gecorrigeerd met neteff.



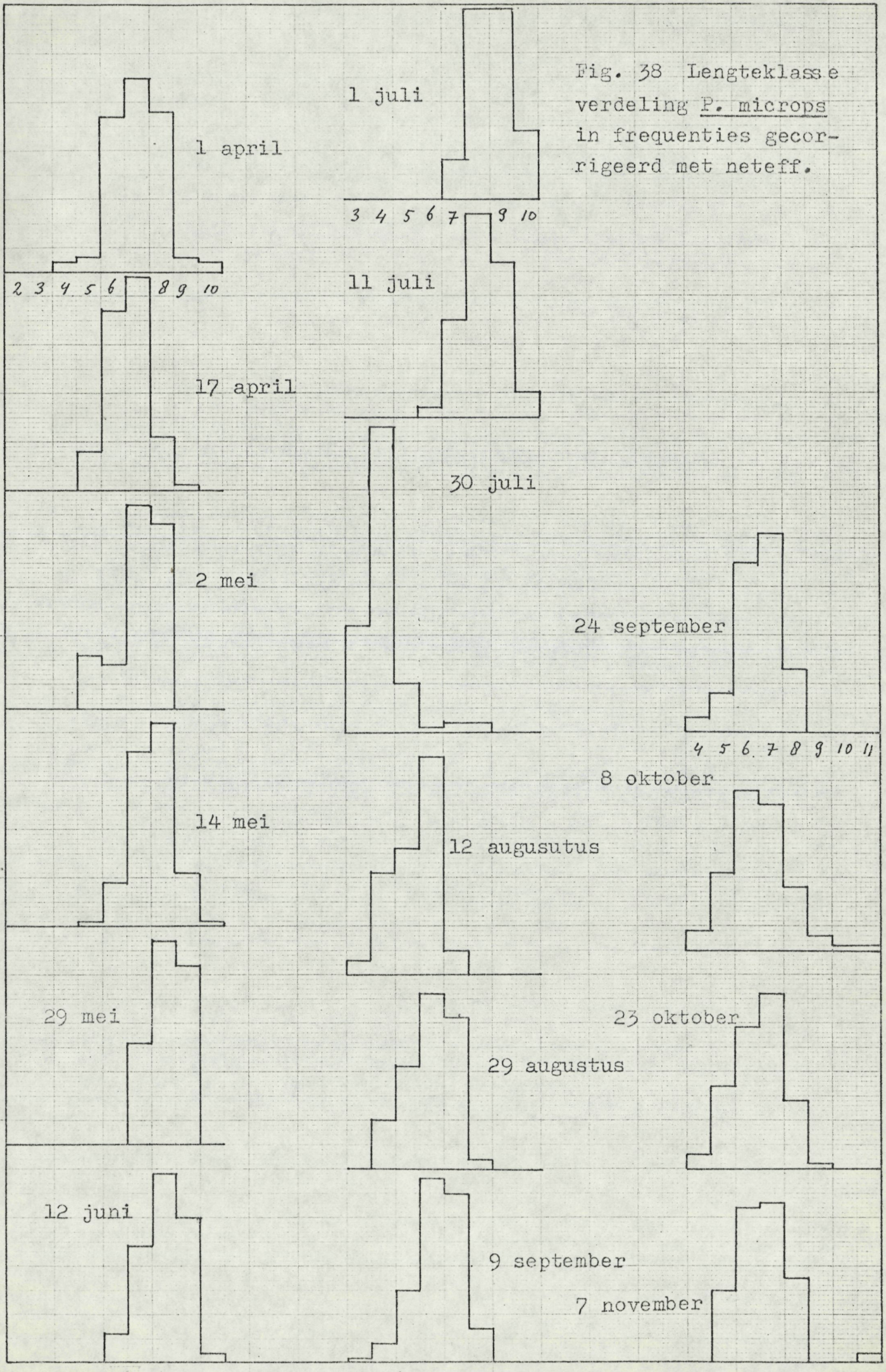


Fig. 38 Lengteklasse verdeling P. microps in frequenties gecorrigeerd met neteff.

A4 210 x 297 mm
MADE IN GERMANY

TABEL 14

periode	produktie	consumptie	conversie
P. minutus			
11-7/12-8	0.115 gr.	0.71 gr.	16.2%
12-8/8-9	0.060	1.02	5.8%
8-9/8-10	0.009	0.84	1.1%
8-10/11-11	0.003	0.42	0.7%
P. microps			
30-7/12-8	0.131 gr.	0.92 gr.	14.2%
12-8/8-9	0.092	1.81	4.9%
8-9/8-10	0.023	0.73	3.1%
8-10/11-11	0.002	0.21	1.0%

In kolommen 2 en 3 staan de produktie resp. conversie in grammen versgewicht per m^2 gedurende de in kolom 1 aangegeven periode. Kolom 4 geeft aan hoeveel % van de consumptie omgezet werd in produktie (conversie) "grondelvlees".
De conversiefaktor over alle perioden samen was voor beide vissoorten ongeveer 6%. (zie ook fig. 39)

Fig. 39 Afname van de conversiefaktor (produktie/consumptie) in de loop van het seizoen.

