

ZE 88-01

VOORKOMEN EN VOEDSEL VAN
LIOCARCINUS HOLSATUS (F.)
IN HET NEDERLANDSE KUSTWATER
EN DE OOSTERSCHELDE

M. Bruné

ZE 88-01

RIJKSINSTITUUT VOOR VISSERIJONDERZOEK

Haringkade 1 - Postbus 68 - 1970 AB IJmuiden - Tel.: +31 2550 64646

Afdeling: Biologisch Onderzoek Zeevisserij

Rapport: ZE 88-01

VOORKOMEN EN VOEDSEL VAN
LIOCARCINUS HOLSATUS (F.)
IN HET NEDERLANDSE KUSTWATER
EN DE OOSTERSCHELDE

Auteur(s): M. Bruné

Project: 10.015 - Schaaldieronderzoek

Projectleider: Dr. R. Boddeke

Datum van verschijnen: januari 1988

Inhoud:

zie pag 2

**DIT RAPPORT MAG NIET GECITEERD WORDEN ZONDER TOESTEMMING VAN
DE DIRECTEUR VAN HET R.I.V.O.**

2292041

1. INLEIDING

De garnaal Crangon crangon (L.) is de kleinste garnalensoort waarop in Europese wateren commerciële visserij bedreven wordt. Het verspreidingsgebied van deze soort strekt zich uit over de zanderige en slibrijke kustzones en estuaria van de Noordzee, de Oostzee, de Middellandse Zee en de Atlantische kusten van Europa. Vanwege het economische belang van de Crangon crangon is er reeds veel onderzoek naar deze garnalensoort verricht.

Door Ramaekers (1985) is onderzoek verricht aan de invloed in tijd en plaats van predatoren op populaties van Crangon crangon, met name voor het open Nederlandse kustgebied. Dit doctoraalonderzoek heeft zich op de volgende predatoren toegespitst: schar, grondel, wijting, kabeljauw, steenbolk, harnasmannetje, slakdolf en poon. Voornamelijk is gekeken naar het belang van de grondel (Pomatoschistus minutus Pallas) als predator. Het vermoeden dat deze vissoort van bepalende invloed zou kunnen zijn op fluctuaties van de garnalenstand in de Nederlandse kustwateren bleek echter onjuist te zijn. De invloed van de predatoren op de garnalenstand in het zomerhalfjaar bleek redelijk constant. Gedurende het winterhalfjaar is echter sprake van een sterk fluctuerende mortaliteit, veroorzaakt door kabeljauw en wijting. Deze mortaliteit bepaalt het aantal wijfjes met rijpe eieren in het voorjaar en daardoor het recruitment in de belangrijkste aanvoer maanden september, oktober en november (Boddeke 1982). Hierdoor zijn er toch jaren te onderscheiden met geringe en met een hoge garnalenaanvoer van de Nederlandse kust.

De zwemkrab Liocarcinus holsatus (F.) verschijnt gedurende de zomer in de Nederlandse kustwateren in vaak zeer grote aantallen. Met de strandkrab Carcinus maens (L.) is het de gewoonste krab langs de Nederlandse kust. Maar terwijl de strandkrab uitsluitend een min of meer smalle kustzone en het water binnengaats bewoont, beheerst de zwemkrab de gehele zee van beneden laag water tot op vrij grote diepte. Het is dan ook verreweg de talrijkste krab die in de Noordzee voorkomt. Van noord naar zuid komt de zwemkrab voor van IJsland, de Farøer en Trondheim, tot de Canarische Eilanden en de Middellandse Zee. Ook in de Zwarte Zee wordt deze soort aangetroffen maar in de Adriatische Zee ontbreekt ze. Als bodembewoner is ze speciaal gebonden aan fijne zandgronden en grind, waarin het dier zich ingraaft (Ingle, 1980). De zwemkrab vermijdt absoluut het brakke water. De ondergrens van het zoutgehalte bevindt zich rond 20-25 ‰ (Verweij, 1978; Wolff en Sandee, 1971; Venema en Crentzberg, 1973). Van het voedsel is weinig bekend, maar gezien de dichtheden en het formaat van de zwemkrab zou de invloed van predatie op mogelijke prooidieren als juveniele tong, dikkopje en jonge garnaal aanzienlijk kunnen zijn.

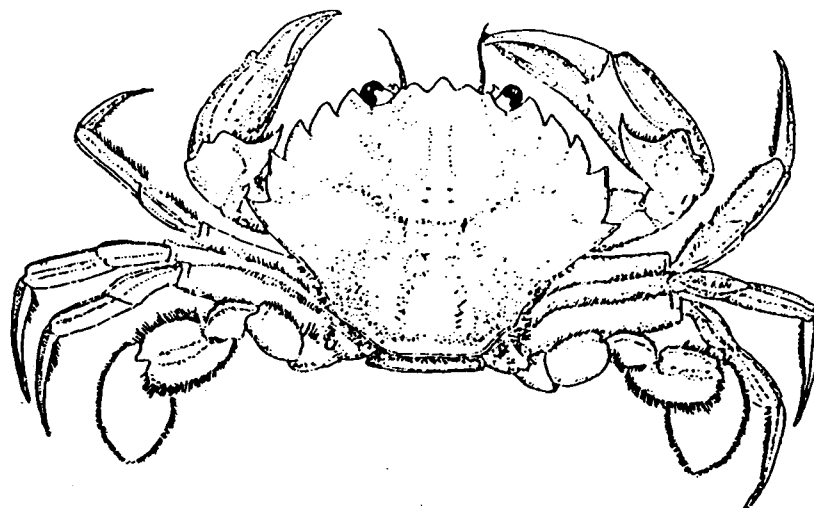
Aan het einde van de jaren '50 onderzocht Amrom (1961) voor het eerst het voedsel van de zwemkrab voor de Belgische kust, door de inhoud van ongeveer 800 krabbenmagen te analyseren. Zij vond in 53% van de magen garnaalresten, die zonder uitzondering als Crangon crangon geïdentificeerd werden. Amrom voerde tevens in vitro experimenten uit over de predatie van krabben op levende garnalen. Zij heeft verschillende malen waargenomen dat de zwemkrab in staat is levende garnaal te vangen en op te eten. Zij concludeerde dat de garnaal Crangon

crangon de belangrijkste voedselbron voor de zwemkrab vormt en dat de predatie door de zwemkrab een reëel gevaar betekent voor de garnaalstock en dus indirekt voor de garnaalvisserij. Deze veronderstelling werd naderhand door andere onderzoekers overgenomen, hoewel de predatie door zwemkrabben op garnaal nooit gekwantificeerd werd.

Borremans (1982) startte voor het eerst een programma om de predatie van de zwemkrab op garnaal te kwantificeren. In vitro experimenten leverden echter verbazingwekkende resultaten op. De krabben bleken bijna geen levende garnalen te kunnen vangen. Bovendien wilden ze geen dode garnalen eten als deze niet in kleine stukjes waren gebroken. Maaganalyses leverden slechts verteringsresten op die niet aan een bepaalde prooi soort konden worden toegeschreven.

Mijn onderzoek is opgezet om een beter overzicht te verkrijgen van de relatieve dichtheden van zwemkrab, strandkrab en garnaal in de Zeeuwse estuaria, voor de Nederlandse kust en in de Westeuropese kustzone in zowel voor- als najaar in verschillende jaren. Vooral is gekeken naar de seizoensmatige fluctuaties in abundantie en biomassa van de zwemkrabbenpopulatie in de Oosterschelde. Getracht is om waarden voor de groei te berekenen. Om de intensiteit van de predatie door zwemkrab op garnaal na te gaan, zijn kwantitatieve maaganalyses op zwemkrab uitgevoerd. Aan de hand van in vitro experimenten is het fourageergedrag van de zwemkrab bestudeerd om vast te stellen of het dier al dan niet in staat is levende garnalen te vangen en op te eten. De dagelijkse consumptie van garnaal van verschillende grootteklassen door zwemkrab is door middel van aquariumproeven vastgesteld, ten einde een schatting van de predatiemortaliteit van garnaal door zwemkrab te kunnen maken.

Om een antwoord op deze vragen te kunnen geven is gebruik gemaakt van gegevens verzameld in het kader van het "Waddenzeeproject", uitgevoerd door het RIVO over de jaren 1976 tot en met 1986. Tevens zijn bestandsopnamen, uitgevoerd door het Delta Instituut in de Oosterschelde over de jaren 1983 tot en met 1986 gebruikt. Bovendien zijn gedurende de zomer en het najaar van 1986 op verschillende plaatsen langs de Nederlandse kust en in de Oosterschelde monsters genomen van de zwemkrabbenpopulaties.



2. MATERIALEN EN METHODEN

2.1. Surveys

Van de zwemkrab Liocarcinus holsatus, de strandkrab Carcinus maenas en de garnaal Crangon crangon zijn uit gegevens van bijvangsten van het DYFS-project, dichtheden (opp. eenheid 1000 m² per station) per gebied vastgesteld (fig. 1, tabel 1 t/m 3). De dichtheden van garnaal hebben alleen betrekking op zogenaamde pufgarnaal (< 54 mm). Deze keuze werd gemaakt nadat uit waarnemingen was gebleken dat ondermaatse garnaal gemakkelijker door de zwemkrab werd gevangen dan grotere exemplaren van deze soort. Het Demersal Young Fish and Brown Shrimp Survey (DYFS - ofwel Waddenzeeproject) heeft tot doel een schatting te verkrijgen van de sterkte van de jaarklassen van tong en schol op 0- en 1-jarige leeftijd. Tevens is het een garnalenbestandsopname. Daarnaast worden gegevens verzameld omtrent het voorkomen van andere vissoorten en de belangrijkste bodemorganismen in het kustgebied. Naast Nederland participeren België en West-Duitsland in deze surveys, die vrijwel het gehele continentale kustgebied in de Noordzee bestrijken.

Het Waddenzeeproject wordt uitgevoerd met een standaard boomkor van 6 m. in de Noordzee van 3 m. in de estuaria, opgetuigd met een garnalennet en één wekker. De staart van het net heeft een maaswijdte van 10 x 10 mm. Het door Nederland uitgevoerde programma wordt met behulp van diverse schepen gerealiseerd. M.S. Tridens bemonstert de raaien in de Noordzee. De kustzone is in het verleden door verschillende schepen bemonsterd (M.S. Willem Beukels, WR 17 en GO 29). Vanaf 1984 wordt de kustzone door M.S. Isis bemonsterd. De Waddenzee wordt bemonsterd door M.S. Stern en de Zeeuwse stromen door M.S. Schollebaar.

DYFS

Gebieds_codering

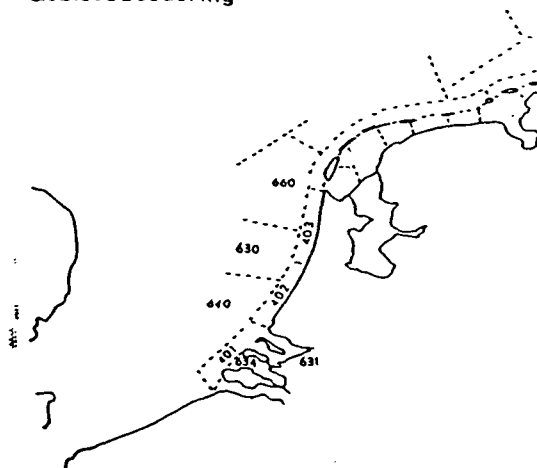


Fig. 1: Gebiedscodering Waddenzeeproject

In het kader van een project van het Delta Instituut te Yerseke worden drie keer per jaar bestandsopnamen in de Oosterschelde gemaakt. Daarbij worden dan 30 à 36 trekken van 3000 m² gedaan. Het project wordt

uitgevoerd door de Luctor met een 3 m. boomkor en één wekker. De maaswijdte van het net is 10 x 10 mm. in de staart. De carapaxbreedte van de verzamelde zwemkrabben wordt per 5 mm. klasse ingedeeld, dus 6 t/m 10 mm., 11 t/m 15 mm., enz. Er wordt onderscheid gemaakt tussen mannetjes en vrouwtjes. Parasitaire besmetting met Sacculina carcini, het zogenaamde krabbezakje, wordt geregistreerd.

De van het Delta Instituut afkomstige gegevens betreffende de periode juni 1983 t/m mei 1986, zijn tijdens dit doctoraal onderwerp uitgewerkt. De dichtheid van de zwemkrabben is vastgesteld. De biomassa per 1000 m² is berekend met de formule

$$y = 0,2317 \cdot x^{2.9717}$$

voor de mannetjes en

$$y = 0,2317 \cdot x^{2.8587}$$

voor de vrouwtjes, waarbij x = carapaxbreedte in cm. en y = versgewicht in g (Doornbos, pers. mededeling). Er zijn breedte-frequentiedistributogrammen gemaakt.

De zwemkrabben gebruikt voor de maaginhoudsanalyses waren afkomstig van een survey dat de Isis in juni 1986 uitvoerde langs de Zeeuwse kust en de Hollandse kust - Noord en - Zuid (gebied 401 - 403). Een deel van de zwemkrabben was afkomstig van een najaarssurvey langs de Zeeuwse kust en de Hollandse kust - Zuid (gebied 401 - 402) in oktober 1986 (Isis). Gevist werd met een 6 m. boomkor, opgetuigd met een garnalennet met een maaswijdte van 10 x 10 mm. in de staart. Tevens was een hoeveelheid zwemkrabben afkomstig van het najaarssurvey dat de Schollebaar in september 1986 uitvoerde in de Zeeuwse stromen (gebied 631 en 634). Hier werd een 3 m. garnalenboomkor met eenzelfde fijnmazige staart gebruikt. Met een injectiespuit werd 4% formaline door de mondopening in de maag van de zwemkrabben gespoten, teneinde het verteringsproces tot stilstand te brengen. Vervolgens werden de zwemkrabben geconserveerd in 4% formaline.

Tijdens dit onderzoek zijn 1197 magen van adulte *L. holsatus* (35 - 45 mm. carapaxbreedte) op hun inhoud onderzocht. De inhoud van de magen was teveel vermalen om een lengte-analyse van geconsumeerde garnaal mogelijk te maken of om aantallen van deze soort in de magen te kunnen bepalen.

2.2. Aquariumproeven

Om na te gaan of zwemkrabben al dan niet in staat zijn levende garnalen, op of in het zand, te pakken, werd een aquariumexperiment uitgevoerd. In juli 1986 werden voor de kust van Noord-Holland, ter hoogte van Wijk aan Zee, levende zwemkrabben en garnalen verzameld. Gedurende enkele dagen konden de dieren acclimatiseren in grote aquariumbakken. De zwemkrabben werden 3 dagen uitgehongerd. In glazen aquariumbakken van 20 x 30 cm. werden levende garnalen van diverse grootte aan de uitgehongerde zwemkrabben aangeboden. De bodem van de bakken was bedekt met een laag foraminiferenzand van 3 cm. dik. De bakken waren gevuld met zeewater afkomstig van de noordelijke Noordzee. De temperatuur van het water bedroeg 12 C en de saliniteit was 32-33 0/00. Het water werd continu ververst middels een doorstroomsysteem. De garnalen konden op geen enkele wijze uit de bakken ontsnappen, doordat de bovenkanten afgedekt en de waterafvoeren beveiligd waren. De belichting benaderde de natuurlijke condities, met gedempt licht overdag en bijna donker 's nachts.

Bak A bevatte 100 garnalen van 6-25 mm lengte, bak B bevatte 50 garnalen van 25-50 mm lengte en in bak C bevonden zich 20 garnalen die groter waren dan 50 mm. De lengte van de garnaal is gedefinieerd als de afstand

tussen het voorste punt van het scaphoceriet en de achterrand van het telson. In elke bak zaten twee uitgehongerde adulte zwemkrabben. Er werd gedurende 9 dagen, 7 uur per dag, geobserveerd. Omdat er alleen overdag werd waargenomen, werden de zwemkrabben na 24 uur gedood om door middel van maaginhoudsanalyse vast te stellen of ze 's nachts garnalen hadden geconsumeerd. Vervolgens werden er in elke bak twee andere uitgehongerde zwemkrabben gezet en geobserveerd.

Om de animo van zwemkrabben voor verse dode garnaal te testen, werden er 10 recentelijk doormidden gesneden volwassen garnalen aan 6 uitgehongerde zwemkrabben aangeboden en de reactie geregistreerd.

Ter bepaling van de grootte van de dagelijkse garnalenconsumptie van de zwemkrab per grootteklasse van garnaal, werd de eerder beschreven proefopstelling gebruikt. Dezelfde aantallen garnalen werden aangehouden, het aantal volwassen zwemkrabben per aquariumbak werd verhoogd tot 4. Gedurende het experiment, dat 109 dagen werd voortgezet, bleven de zwemkrabben constant in de bakken. Dode zwemkrabben werden steeds door gezonde exemplaren vervangen.

De blanco proefopstelling bestond uit dezelfde bakken met overeenkomstige aantallen garnalen, echter zónder zwemkrabben. De blanco proefopstelling had tot doel de sterfte onder de garnalen zonder predatiedruk te bepalen. De garnalen in alle proefopstellingen werden gemiddeld om de 3 á 4 dagen geteld. Na de tellingen werden de garnalen tot hun oorspronkelijke aantallen aangevuld.

3. RESULTATEN

3.1. Verspreiding

De dichtheden van de Liocarcinus holsatus, Carcinus maenas en Crangon crangon (< 54 mm.), berekend uit de gegevens van de voor- en najaarssurveys uitgevoerd in het kader van het Waddenzeeproject over de jaren 1976 t/m 1986, staan vermeld in de tabellen 1 t/m 3. Op de horizontale as zijn de onderzochte soorten en de surveys uitgezet. De verticale as geeft het tijdsbestek weer. De exacte ligging van de gebieden staat weergegeven in figuur 1.

Uit de tabellen blijkt dat de onderzochte soorten in het najaar in de ondiepe kustwateren het talrijkst zijn (tab. 2). De zwemkrab en de strandkrab bereiken zowel in voor- als najaar de laagste dichtheden in de Oosterschelde (tab. 1). De garnaal is in de Oosterschelde en buiten de Nederlandse kustzone het minst vertegenwoordigd (tab. 1 en 3). De zwemkrab is hier zeer veel talrijker dan de strandkrab. Een uitzondering hierop vormt de situatie in de Oosterschelde. Het voorkomen van de zwemkrab in gebied 631 is nihil, terwijl de strandkrab hiernog in kleine aantallen aanwezig is. In gebied 634 komen 2 à 3 keer zoveel zwemkrabben als strandkrabben voor. Voor beide krabbensoorten geldt dat ze in het najaar veel talrijker zijn dan in het voorjaar, over het algemeen geldt dit ook voor de garnaal. Slechts in gebied 640 kwamen er in het voorjaar van 1984 meer strandkrabben voor dan in het najaar.

In de Oosterschelde (tab. 1) is de zwemkrab zowel in voor- als najaar vrijwel uitsluitend geconcentreerd in gebied 634. De strandkrab daarentegen komt ongeveer gelijk verdeeld over de gebied 631 en 634 voor. De garnaal is in het voorjaar wisselend verdeeld over de twee gebieden. Per jaar liggen de verhoudingen anders. De gemiddelde dichtheden over de jaren 1976 t/m 1981 van de twee gebieden ontlopen elkaar echter weinig. In het voorjaar daarentegen is de garnaal vooral in gebied 634 geconcentreerd.

In de Nederlandse kustwateren (tab. 2) werden de grootste hoeveelheden zwemkrab in het voorjaar langs de Hollandse kust - Zuid (gebied 402) gevonden, met een piek in 1982 en 1984. In het najaar verschuiven deze concentraties iets naar het noorden (gebied 403). Voor de Hollandse kust - Noord kwam de zwemkrab in bijzonder hoge aantallen voor in het najaar van 1983. De strandkrab is in het voorjaar min of meer gelijk verdeeld over de gebieden. De hoeveelheid strandkrabben neemt in het najaar toe richting Zeeuwse kust, waar in het najaar van 1984 een piek optrad. De garnaal is zowel in het voor- als najaar wisselend verdeeld over de gebieden 401-403. Per jaar is een ander gebied in het voordeel t.o.v. de overige twee gebieden. De gemiddelde garnaaldichtheden over de jaren 1976 t/m 1981 van de drie gebieden liggen in het voorjaar tussen de 164 en 184 per 1000 m². In het najaar heeft gebied 402 gemiddeld genomen de grootste dichtheden garnaal, gevolgd door gebied 403 en op de derde plaats gebied 401. In het najaar van 1985 trad er voor de garnaal een piek op in gebied 401, in het najaar van 1980 en 1981 in gebied 402 en in het najaar van 1980, 1982 en 1985 in gebied 403.

Buiten de Nederlandse kustzone (tab. 3) komen de hoogste dichtheden van de zwemkrab zowel in voor- als in najaar voor in de Scheveningenraai (gebied 640), met afnemende concentraties richting Texelraai (gebied 660). Voor de zwemkrab trad een piek op in het voorjaar van 1984 in de Scheveningenraai. De strandkrab is in te verwaarlozen kleine aantallen aanwezig. In het najaar van 1976 was de strandkrab in iets ruimere mate vertegenwoordigd in de Texelraai, evenals in het voorjaar van 1984 in de Scheveningenraai. De garnaal is zowel voor- als in najaar in gebied 640 sterker vertegenwoordigd dan in het noordelijker gelegen gebied 630 met een piek in het najaar van 1976. Helaas zijn de gegevens van gebied 660 niet beschikbaar zodat er geen vergelijkingen met dit gebied zijn te maken.

Tabel 1. Dichtheden van Liocarcinus holsatus, Carcinus maenas en Crangon crangon (<54 mm) in de Oosterschelde (gebied 631-634).

Zeeuwse wateren
Gebied 631

Species	<u>L. holsatus</u>		<u>C. maenas</u>		<u>Cr. crangon</u>	
	a	s	a	s	a	s
1976	0	0+	2	2	28	136
1977	0+	0+	4	1	161	78
1978	0+	0	0+	3	34	59
1979	0	0	1	2	49	9
1980	0	0	0+	9	110	72
1981	0	0	2	3	12	-
1982	0	0+	0+	12	-	-
1983	0+	0	0	0+	-	-
1984	0+	0	6	3	-	-
1985	0	0	0+	3	-	-
1986	0+	0+	0+	1	71	2322

Gebied 634

Species	<u>L. holsatus</u>		<u>C. maenas</u>		<u>Cr. crangon</u>	
	a	s	a	s	a	s
1976	2	17	0+	4	84	361
1977	5	1	2	1	104	73
1978	2	8	2	10	31	312
1979	0+	3	0+	1	29	175
1980	5	7	1	7	151	336
1981	1	7	1	2	65	-
1982	6	6	1	9	-	-
1983	4	14	0+	1	-	-
1984	2	23	2	4	-	-
1985	1	29	4	1	-	-
1986	1	160	0+	2	44	998

a = april/mei

s = september/oktober

0+ = dichtheden <0,5/1000m²

- = niet bemonsterd of gegevens niet beschikbaar

Tabel 2. Dichtheden van Liocarcinus holsatus, Carcinus maenas en Crangon crangon (< 54mm) voor de Nederlandse kust (gebied 401-403).

Zeeuwse kust
Gebied 401

Species	<u>L. holsatus</u>		<u>C. maenas</u>		<u>Cr. crangon</u>	
	a	s	a	s	a	s
1976	2	-	0	-	40	-
1977	-	18	-	3	-	339
1978	4	25	0+	0	29	778
1979	-	-	-	-	218	-
1980	8	88	1	1	160	1894
1981	32	160	1	7	373	1128
1982	133	158	5	5	-	1942
1983	19	251	3	10	-	1303
1984	93	120	3	23	-	646
1985	82	85	0	2	-	3081
1986	-	266	-	9	-	423

Hollandse kust - Zuid
Gebied 402

Species	<u>L. holsatus</u>		<u>C. maenas</u>		<u>Cr. crangon</u>	
	a	s	a	s	a	s
1976	17	-	1	-	241	-
1977	-	15	-	1	-	249
1978	44	37	0+	0	62	489
1979	-	64	-	2	168	575
1980	94	158	3	3	308	9956
1981	18	171	2	10	143	4226
1982	181	107	8	4	-	1995
1983	24	232	1	4	-	751
1984	204	98	1	1	-	815
1985	112	74	0+	1	-	1121
1986	-	55	-	1	-	686

Hollandse kust - Noord
Gebied 403

Species	<u>L. holsatus</u>		<u>C. maenas</u>		<u>Cr. crangon</u>	
	a	s	a	s	a	s
1976	1	-	0+	-	198	-
1977	-	5	-	2	-	282
1978	69	85	1	1	116	857
1979	-	21	-	0	155	383
1980	28	271	0	1	112	3609
1981	21	116	1	2	254	977

1982	18	1033	1	16	-	1940
1984	47	159	13	5	-	1289
1985	13	92	0	0+	-	525
1986	-	58	-	0+	-	525

Tabel 3. Dichtheden van Liocarcinus holsatus, Carcinus maenas en Crangon crangon (<54 mm) buiten Nederlandse kustzone (gebied 640-660).

Scheveningenraai
Gebied 640

Species	<u>L. holsatus</u>		<u>C. maenas</u>		<u>Cr. crangon</u>	
	a	s	a	s	a	s
1976	0+	135	0	0	41	1063
1977	11	11	0	0+	68	179
1978	2	57	0	0	20	445
1979	10	50	0	0+	184	222
1980	11	131	0	0	76	577
1981	3	115	0	0	-	-
1982	40	133	0	0	-	-
1983	15	133	0	0	-	-
1984	100	78	6	0	-	-
1985	21	129	0	0	-	-
1986	30	8	0	0	88	72

IJmuidenraai
Gebied 630

Species	<u>L. holsatus</u>		<u>C. maenas</u>		<u>Cr. crangon</u>	
	a	s	a	s	a	s
1976	0+	64	0	0	59	346
1977	15	13	0	0	56	123
1978	2	37	0	0+	14	394
1979	1	39	0	0	68	480
1980	4	46	0	0	51	105
1981	0	30	0	0	-	-
1982	8	48	0	0	-	-
1983	7	39	0	0	-	-
1984	1	76	0	0	-	-
1985	5	120	0	0	-	-
1986	3	15	0	0	97	65

Texelraai
Gebied 660

Species	<u>L. holsatus</u>		<u>C. maenas</u>		<u>Cr. crangon</u>	
	a	s	a	s	a	s
1976	5	54	0+	2	-	-
1977	4	3	0+	0+	-	-
1978	1	46	0+	0	-	-
1979	2	4	0	0	-	-
1980	1	23	0	0+	-	-
1981	1	9	0	0	-	-
1982	2	8	0	0	-	-
1983	7	83	0	0	-	-
1984	4	13	0	0+	-	-
1985	2	29	0+	0	-	-
1986	1	20	0	0	58	79

De uitgewerkte gegevens van het Delta Instituut staan weergegeven in tabel 4. Op de horizontale as zijn de onderzochte parameters uitgezet. De verticale as geeft het tijdsbestek weer. Breedte-frequentiedistributiediagrammen staan weergegeven in de figuren 2 t/m 10.

Uit de tabel blijkt dat het aantal zwemkrabben in de Oosterschelde in het voorjaar laag is, gedurende de zomer stijgt, in augustus/september een maximum bereikt en in het najaar drastisch afneemt. In mei 1984 is het aantal zwemkrabben buiten de Stormvloedkering ruim twee keer zo groot als in de Oosterschelde. De biomassa van de zwemkrabben vertoont hetzelfde seizoensmatige verloop als de dichtheid. In mei 1984 is de biomassa voor de Stormvloedkering echter ongeveer even groot als in de Oosterschelde. In augustus 1985 neemt de biomassa veel minder sterk toe dan de dichtheid.

3.2. Groei

Uit de gemiddelde carapaxbreedteverdeling is af te leiden dat de zwemkrabben van mei tot juli 1984 aanzienlijk groeien. In 61 dagen neemt de gemiddelde carapaxbreedte van de mannelijke zwemkrabben met 10-22 mm. toe. De groeisnelheid van de mannetjes is in deze periode 0.17 mm. per dag. De gemiddelde carapaxbreedte van de mannelijke en de vrouwelijke zwemkrabben samen neemt in deze periode met 8.96 mm. toe. De groeisnelheid van beide sexen samen is 0.15 mm. per dag.

Door de gegevens van juni 1983 in de berekeningen te betrekken is het mogelijk om de groeisnelheden van mei tot juni 1984 en van juni tot juli 1984 te berekenen. In de eerste periode vindt er bij de mannelijke zwemkrabben respectievelijk mannetjes en vrouwtjes samen een toename van 8.53 mm. respectievelijk 7.08 mm. plaats. De groeisnelheden zijn respectievelijk 0.20 en 0.17 mm. per dag. In de periode van juni tot juli is er bij de mannelijke zwemkrabben respectievelijk beide geslachten samen sprake van een van de toename carapaxbreedte van 1.69 mm. respectievelijk 1.88 mm. Dit komt neer op groeisnelheden van respectievelijk 0.09 mm en 0.10 mm per dag.

Tabel 4. Uitgewerkte gegevens van de bestandsopnamen in de Oosterschelde uitgevoerd door het Delta Instituut.

Parameters	1	2	3	4	5	6	7	8
14 juni 1983	5.2	61	38.07	29.11	36.72	85	3	13.3
* 3 mei 1984	4.9	16	23.08	22.46	22.97	81	1	13.6
1-4 mei 1984	2.3	14	29.54	30.18	29.64	84	3	14.2
3-4 juli 1984	3.1	43	39.76	31.90	38.60	85	4	14.3
24-28 sept. 1984	6.8	70	36.49	27.32	34.31	76	0	14.2
23-25 apr. 1985	0.9	5	28.28	27.15	27.79	56	2	12.2
16-22 aug. 1985	8.2	23	20.06	17.74	19.24	65	0	16.1
28-30 okt. 1985	2.2	20	35.49	31.33	34.24	70	0	16.0
29 apr. - 2 mei 1986	3.7	16	26.28	24.99	25.77	58	1	15.5

1 = Aantal zwemkrabben per 1000 m².

2 = Biomassa van de zwemkrab in g per 1000 m².

- 3 = Gemiddelde carapaxbreedte van de mannelijke zwemkrabben in mm.
- 4 = Gemiddelde carapaxbreedte van de vrouwelijke zwemkrabben in mm.
- 5 = Gemiddelde carapaxbreedte van beide sexen samen in mm.
- 6 = Percentage mannelijke zwemkrabben.
- 7 = Percentage met Sacculina carcini besmette zwemkrabben.
- 8 = Gemiddelde diepte in m. waarop werd gevist.

* = Noordzee, voor de Oosterscheldemonding.

De gegevens van september 1984 zijn niet geschikt voor het berekenen van groeisnelheden daar als gevolg van rekrutering, de zwemkrabben gemiddeld kleiner zijn dan in juli 1984. De gegevens van 1985 zijn door een leemte tussen april en augustus onbruikbaar voor de berekening van groeisnelheden. Bovendien is in oktober 1985 slechts een kwart van de populatie die in augustus de Oosterschelde bewoonde over. Dat dit restant representatief zou zijn voor de gehele populatie, mag in verband met de predatiemortaliteit in deze periode van vooral kleinere zwemkrabben niet zonder meer worden aangenomen.

In mei 1984 zijn de zwemkrabben buiten de Stormvloedkering gemiddeld aanzienlijk kleiner dan in de Oosterschelde. In september 1984 zijn de zwemkrabben naar verwachting gemiddeld iets kleiner dan in mei 1984. In augustus 1985 is de zwemkrab 15 mm kleiner dan in september 1984, in oktober 1985 is het verschil met september 1984 minimaal. De gevonden waarden van oktober 1985 liggen in werkelijkheid iets lager, omdat de gegevens van de kleinste zwemkrabben niet beschikbaar waren. In april/mei 1986 zijn de zwemkrabben iets kleiner dan in dezelfde periode van de voorafgaande twee jaren. De gegevens van de kleinste zwemkrabben in april/mei 1986 ontbreken, zodat de gevonden waarden eigenlijk iets hoger liggen dan in werkelijkheid het geval is. De vrouwelijke zwemkrabben zijn over het algemeen gemiddeld iets kleiner dan de mannelijke zwemkrabben. De situatie in mei 1984 vormt hierop een uitzondering, de mannelijke zwemkrabben waren toen gemiddeld iets kleiner dan de vrouwelijke zwemkrabben.

3.3. Man/vrouw verhouding

In juni 1983, mei 1984 en juli 1984 ligt het percentage mannelijke zwemkrabben rond de 85. In september 1984 vindt er een lichte verschuiving richting vrouwelijke zwemkrabben plaats. In april 1985 is het percentage mannetjes iets hoger dan 50%. In het najaar van 1985 krijgen de mannetjes de overhand. In het voorjaar van 1986 zijn de mannelijke zwemkrabben slechts iets in het voordeel ten opzichte van de vrouwtjes.

3.4. *Sacculina carcini*

Het aantal besmettingen met *Sacculina carcini* is gering, met een maximum van 4% in juli 1984, zoals blijkt uit gegevens van het Delta instituut. De gemiddelde diepte waarop in elke periode werd gevist, schommelt tussen de 12 en 16 m.

3.5. Recruitment

Uit figuur 3 blijkt dat er in mei 1984 zeer veel juveniele zwemkrabben, met een carapaxbreedte kleiner dan 25 mm., voor de Stormvloedkering aanwezig zijn. In de Oosterschelde (fig. 4) is dit aantal in dezelfde periode veel kleiner. In mei 1984 bereiken de grootteklassen van 25-30 mm. en van 30-35 mm. in de Oosterschelde een maximum. In juli 1984 (fig. 5) betreft dit de grootteklassen van 35-40 mm. en van 40 - 45 mm. De gegevens van juni 1983 (fig. 2) passen met maxima bij 35-40 mm. en 40-45 mm. in dit beeld. In september 1984 (fig. 6) valt het op dat de zwemkrabben die kleiner zijn dan 25 mm., in vergelijking met juli 1984

sterk in aantal zijn toegenomen. Er is een sterke piek bij de grootteklassen van 30-35 mm. en 35-40 mm. In april 1985 (fig. 7) is het aantal zwemkrabben laag. Een carapaxbreedte van 25-30 mm. komt het meest voor. Een extreem hoog aantal juveniele zwemkrabben behoort in augustus 1985 (fig. 8) tot de grootteklassen 10-15 mm. en 15-20 mm. In oktober 1985 is deze piek sterk afgenomen en verschoven naar de 30-35 mm. klasse (fig. 9). De gegevens van april/mei 1986 komen met maxima bij de 20-25 mm. en 25-30 mm (fig. 10). grootteklassen ongeveer overeen met het beeld van mei 1984 en april 1985, bij de laatste is het aantal zwemkrabben echter zeer laag.

3.6. Voedsel

Tabel 5 geeft de maaginhoudsanalyses weer van Liocarcinus holsatus. Uit deze tabel blijkt dat Crangon crangon het hoofdbestandsdeel van het voedsel van de zwemkrab vormt, gevolgd door Pectinaria koreni. In de zomer werden, in afnemende mate van de Zeeuwse kust richting Hollandse kust - Noord, naast garnaal en goudkammetje, ook Hydrozen en vis door de zwemkrab geconsumeerd. In het voorjaar werden voor de Zeeuwse kust tevens vooral Hydrozoa en Bryozoa gegeten, en voor de Hollandse kust - Zuid meer Hydrozoa en vis. In de Oosterschelde werd het voedsel naast garnaal en goudkammetje in het najaar gevormd door andere polychaeten, in gebied 634 aangevuld met Hydrozoa en vis.

Het meest werden garnalen werden gegeten in het najaar binnen de Oosterschelde. Hier werd in ca. 60% van de onderzochte magen garnaal aangetroffen. Voor de Hollandse kust, zowel in zomer als in najaar, schommelde dit percentage rond de 34. Voor de Zeeuwse kust in juni werd in 22% van de magen garnaal aangetroffen, in oktober was dit percentage 14. Daar juist binnen de Oosterschelde niet commercieel op garnalen wordt gevist maken deze gegevens het onaannemelijk dat de zwemkrab voor zijn garnalenconsumptie in sterke mate afhankelijk zou zijn van discards van garnalenschepen.

3.7. Fourageergedrag

Het fourageergedrag van de zwemkrab kan als volgt beschreven worden. De zwemkrab zoekt met zijn pereopoden de zandbodem af naar ingegraven garnalen. De garnalen schrikken van deze bewegingen, bevrijden zich uit het zand en gaan rondzwemmen. De zwemkrab loopt achter de zwemmende garnalen aan en haalt met snelle bewegingen zijn chelipeden naar hen uit. Bij het uitstoten van de chelipede zijn dactylus en propodus geopend, aan het einde van de uitstotende bewegen sluiten de dactylus en propodus zich. De garnalen, die van nature "sprinters" zijn, reageren hierop door met grote snelheid weg te schieten, zodat de zwemkrab in de meeste gevallen zijn prooi mist.

Een enkele keer lukt het de zwemkrab om een garnaal tussen dactylus en propodus van de chelipede in te klemmen. Het vastklemmen van de garnaal kan op iedere plek tussen kop en telson van de garnaal plaatsvinden. De zwemkrab doodt de garnaal door hem met zijn chelipede doormidden te knijpen. Hij heeft nu twee stukken prooi, door beide chelipeden wordt een deel van de prooi vastgehouden. Het eerste deel wordt door de

mond delen verwerkt, waarbij de doormidden geknepen kant het eerst aan bod komt.

De monddelen bestaan in volgorde van aanhechting uit mandibels, eerste en tweede maxillae (respectievelijk de maxillule en maxilla genaamd) en drie paar maxillipeden. Het voedsel wordt door het derde paar maxillipeden vastgehouden en in stukken getrokken. Door de gecombineerde werking van het derde en tweede paar maxillipeden en de maxillules wordt het voedsel verder uit elkaar getrokken. De maxillules en de tweede en eerste maxillipeden duwen het voedsel naar de mandibels (Ingle, 1983).

Als het eerste deel van de prooi verwerkt is, is er één chelipede vrij. Met deze chelipede worden er stukjes van het tweede deel van de prooi afgetrokken en met behulp van de monddelen naart binnen gewerkt. Als er nog maar een klein stukje van de prooi over is, wordt dit in zijn geheel via de monddelen in één keer naar binnen geduwd. Het tweede deel van de prooi kan ook door beide chelipeden tegelijk worden vastgehouden en verorberd worden als beschreven voor het eerste deel van de prooi.

Een geheel andere manier van consumeren is de volgende. De zwemkrab houdt een levende garnaal met één of beide chelipeden vast, met het telson van zich af gericht. De garnaal wordt door de monddelen vermalen en naar binnen gewerkt. De garnaal kan tijdens deze behandeling nog enige tijd met abdomen en telson blijven bewegen.

Een variant hierop vormt de volgende methode. Een complete garnaal wordt met een chelipede bij de kop vastgeklemd en hierdoor gedood. Met de andere chelipede worden er stukken van het achterlijf getrokken en opgevreten. De zwemkrab werkt op deze manier van achteren naar voren.

Voor een fouragerende zwemkrab kost het minder energie om een soortgenoot een stuk prooi afhandig te maken, dan om zelf een levende garnaal te vangen en te doden. Daarbij komt dat de zwemkrab met in elke chelipede een halve garnaal, niet goed in staat is om zichzelf te verdedigen, zonder daarbij het prooi los te laten. Het komt dan ook voor dat zwemkrabben stukken garnaal van elkaar afpakken.

Een zwemkrab heeft ongeveer 15 minuten nodig om een garnaal te verorberen. Soms pauzeert een zwemkrab een half uur voordat hij aan de tweede helft van de prooi begint.

In totaal werden 42 zwemkrabben bij dit experiment gebruikt. Er werd gedurende 9 dagen, 7 uur per dag, geobserveerd. In deze periode werd 8 keer waargenomen dat een zwemkrab een levende garnaal te pakken kreeg en consumeerde. Dit gebeurde twee keer in bak A, vier keer in bak B en twee keer in bak C. Na maaginhoudonderzoek bleken er 18 garnalen 's nachts te zijn geconsumeerd, namelijk 7 in bak A, 5 in bak B en 6 in bak C.

Het testen van de animo van zwemkrabben voor verse dode garnaal resulteerde in het volgende. De 6 uitgehongerde zwemkrabben vielen onmiddellijk aan op de 10 recentelijk doormidden gesneden volwassen garnalen en aten ze direct op de reeds beschreven manier op.

3.8. Dagelijkse consumptie van garnaal door zwemkrabben

De grootte van de dagelijkse garnalenconsumptie van de zwemkrab per grootteklasse van garnaal werd als volgt bepaald. De zwemkrabben en garnalen in bak A hebben samen, gedurende 104 dagen, 472 garnalen gevreten. In de blanco bak A zijn er in dezelfde periode 250 garnalen verdwenen. De consumptie van de vier zwemkrabben in bak A zal dus ca. 222 garnalen zijn geweest in 104 dagen. Dat komt neer op een consumptie van 0.534, afgerond op een halve, garnaal van 6-25 mm. lengte per zwemkrab, per dag.

In bak B zijn er in een periode van 101 dagen 242 garnalen door de vier zwemkrabben plus garnalen geconsumeerd. Het kannibalisme in de blanco bak B betrof 135 garnalen. De consumptie van de zwemkrabben zal dus 107 garnalen in 101 dagen hebben bedragen. De consumptie van 25-50 mm. lange garnalen bedraagt 0.265, dat is ongeveer een kwart, garnaal per zwemkrab, per dag.

Voor bak C is gevonden dat er gedurende 106 dagen 109 garnalen zijn verdwenen. Voor de blanco bak C waren dat er 40. De zwemkrabben worden geacht verantwoordelijk te zijn voor het verdwijnen van 69 garnalen groter dan 50 mm. De garnalenconsumptie is hier 0.163, dat is afgerond 1/6 garnaal per zwemkrab, per dag.

Het experiment is 109 dagen voortgezet. Bij bovenstaande berekeningen zijn enkele dubieuze gegevens niet gebruikt, waardoor er ook enkele dagen minder in de berekeningen zijn meegenomen.

4. DISCUSSIE EN CONCLUSIES

4.1. Verspreiding

De zwemkrab, de strandkrab en de garnaal zijn het gehele jaar door algemene bewoners van de Noordzee. Zij zijn het meest geconcentreerd in de (Nederlandse) kustwateren. Veel lagere aantallen komen voor buiten de kustzone en in de Oosterschelde (DYFS-gegevens: tabel 1-3). Deze gegevens zijn echter gebaseerd op garnalen-boomkorvangsten met één wekker. Creutzberg, Duineveld en Van Noord (1985) vonden bij het gebruik van 6 kettingen 7.5 keer zoveel zwemkrabben en 1.8 keer zoveel garnalen op zandbodems als bij het gebruik van 1 ketting. De efficiëntie per soort van het gebruikte vistuig is niet precies bekend, zodat er geen correctiefactor kon worden ingevoerd. De aantallen in de tabellen moeten dan ook niet gelezen worden als "aanwezige aantallen" maar als "gevangen aantallen" per 1000 m². Al zijn de werkelijke dichtheden van de populaties niet bekend, het is toch mogelijk om dichtheden uit verschillende perioden en/of gebieden met elkaar te vergelijken.

De zwemkrab stelt hoge eisen aan de saliniteit. Hij vermijdt absoluut het brakke water. De ondergrens ligt rond de 20-25 ‰, de bovengrens rond de 35 ‰ (Verweij 1978; Wolff en Sandee, 1971; Venema en Creutzberg, 1973). Dit verklaart de afwezigheid van de zwemkrab in gebied 631 van de Oosterschelde. Door de instroom van zoetwater uit de Maas, is het zoutgehalte hier voor de zwemkrab onaantrekkelijk laag. De strandkrab daarentegen is een uitgesproken brakwaterdier en kan een saliniteit van 7 ‰ nog verdragen. Gebied 631 behoort dan ook tot het verspreidingsgebied van deze soort, ook de garnaal komt hier voor.

Er is geen enkel direct verband gevonden tussen dichtheden van zwemkrab en concentraties garnaal. Eveneens is er geen relatie gevonden tussen de aantallen strandkrab en dichtheden van garnaal. Het ontbreken van een dergelijk verband is analoog aan de verspreiding van Pomatoschistus minutus wiens trek naar dieper water met toenemende grootte, zijn rol als predator van garnalen sterk verkleind (Boddeke, et al, 1986).

4.2 Migratie

De drie onderzochte soorten zijn in het najaar veel talrijker dan in het voorjaar. Voor de zwemkrab blijkt dit tevens uit de waarnemingen van het Delta Instituut (tab. 4, fig. 2 t/m 10). Dergelijke seizoensfluctuaties zijn voor de zwemkrab ook vastgesteld door Van der Baan, Holthuis en Schrieken (1972) bij Texel, door Venema en Creutzberg (1973) in de Waddenzee, door Verweij (1978) in de Waddenzee en voor de Nederlandse kust, door Wolff en Sandee (1971) in de Zeeuwse estuaria, door Edwards (1958) voor de Oostengelse kust en door Naylor (1962) voor de Zuidwestengelse kust.

In de literatuur zijn er twee verklaringen voor dit patroon te vinden. Volgens Venema en Creutzberg (1973) kunnen deze fluctuaties voor de zwemkrab volledig verklaard worden door een temperatuur-saliniteitsafhankelijke migratie van deze dieren. Deze trek is noodzakelijk, omdat de lagen zoutgehalten van de wateren die 's zomers bewoond worden, bij koude niet verdragen worden. Omgekeerd zijn waarschijnlijk de hogere

zoutgehalten van het buitenwater bij hogere temperaturen, zoals die 's zomers voorkomen, schadelijk. Een dergelijke trek, maar uitsluitend onder invloed van de temperatuur, vinden we ook bij de strandkrab en de garnaal (Boddeke, 1975).

De zwemkrab is in de Zeeuwse estuaria gewoonlijk bijna geheel afwezig tot mei. Daarna breidt het dier zijn geografische verspreiding tot de estuaria uit, zodat het aantal langzaam begint te stijgen. De gemiddelde temperatuur van de estuaria is dan hoger dan 10°C. In augustus en september zijn de aantallen het grootst. In november daalt de watertemperatuur in de estuaria beneden de 10°C. De zwemkrab ontloopt de lage temperaturen door in het late najaar en de winter naar dieper water te trekken. Uit waarnemingen van locale vissers en uit onderzoek van Wolff en Sandee (1971), Venema en Creutzberg (1973) en Verweij (1978) blijken de variaties in aantal door migratiebewegingen te worden veroorzaakt. Volgens de locale vissers heeft de voorjaarsimmigratie een zeer snel karakter, de dieren komen binnen enkele dagen over het gehele gebied verspreid voor.

Eén van de karakteristieke kenmerken van L. holsatus is de mogelijkheid om te zwemmen door middel van zijn gespecialiseerde 4de potenpaar. De zwemkracht is te verwaarlozen in vergelijking met de snelheid van de getijdestroming en heeft dan ook geen betekenis voor lange afstandmigratie. Het "zwemmen" lijkt alleen van belang te zijn voor het laten zweven van het dier in de waterlagen. Waarschijnlijk heeft de zwemkrab geen andere middelen om te migreren dan door selectief passief transport. Als zwemkrabben worden blootgesteld aan afnemende saliniteit, neemt de zwemactiviteit toe. Als de saliniteit weer toeneemt, aan het begin van de vloed, stopt het zwemmen. Dit gedrag bezorgt de zwemkrab een betrouwbaar mechanisme, dat het in staat stelt om ongunstige saliniteit, zodra deze voorkomt, te vermijden, door eenvoudig van de bodem op te stijgen. De getijdestroom zal de dieren dan altijd in de "goede" richting vervoeren. Als wintercondities optreden zal dit mechanisme ongetwijfeld de migratie van de zwemkrab uit de estuaria vergemakkelijken. Dit houdt in dat zwemactiviteit geïnduceerd door saliniteitsafname eerder in het late najaar zal optreden dan bijvoorbeeld in de zomer. Temperatuurdaling alleen, terwijl de saliniteit constant wordt gehouden, induceert geen zwemactiviteit (Venema en Creutzberg, 1973).

Volgens Morgan (1967) zou de zwemkrab, door zijn gevoeligheid voor het verschil in hydrostatische druk, eb en vloed kunnen onderscheiden. Hoewel het passief transport voor de migratie vaststaat, levert dit toch een probleem op. De getijdestromingen in de Noordzee lopen evenwijdig aan de kust, terwijl de migratie van de zwemkrabben loodrecht op de kust gebeurt.

De fluctuaties in populatiegrootte van de zwemkrab voor de Belgische kust kunnen echter moeilijk aan variaties in de saliniteit worden toegeschreven aangezien deze in de loop van het jaar maar weinig verandert. De populatiedynamika van de zwemkrab geeft hier een mogelijke verklaring. De factoren die het voorkomen en de biomassa van de zwemkrab beïnvloeden zijn nataliteit, groei, mortaliteit en migratie.

C. Voortplanting en ontwikkeling

Het gehele jaar worden dragende wijfjes waargenomen, behalve in de wintermaanden. Twee keer per jaar, in het voorjaar en de zomer, treedt er een piek op in het aantal eidragende wijfjes. De zwemkrab doorloopt vijf zoëa stadia. De ontwikkelingsduur van de larven bedraagt waarschijnlijk 3 á 4 weken. De jonge pelagische larven zwemmen in de bovenste waterlaag waar het fytoplankton wordt geproduceerd. Ze vormen dan een uitstekend voedsel voor planktonische predatoren zoals kwallen en plankton etende vissen, waaronder jonge haring. Borremans (1982) vond voor de Belgische kust de grootste hoeveelheid larven in de periode juli-september. Van der Baan, Holthuis en Schrieken (1972) constateerden bij Texel eveneens een overvloed aan larven in deze periode, met een uitloop naar oktober. Het megalopastadium vormt de overgang tussen de pelagische larven en de benthische krabben. Deze oudere larven laten zich op de bodem zakken en zoeken een geschikt substraat op. De megalopa metamorfoseert na één maand tot het eerste krabstadium. Het dier moet nog meerdere krabstadia doorlopen om zich tot adult te ontwikkelen. Het volwassen stadium wordt pas na drie tot vier jaar bereikt.

De maaswijdte in de staart van een garnaaltrawl (10 x 10 mm), is te groot om ook de kleinste krabben tegen te houden. De kleinste exemplaren die door de Luctor in de Oosterschelde zijn gevangen, hebben een carapaxbreedte van 5 mm. Dit komt overeen met het zesde krabstadium. De ontwikkelingsduur van de eerste zes krabstadia van de zwemkrab wordt geschat op twee á drie maanden. Als de larven voor augustus-september metamorfoserend, kunnen de eerste zes krabstadia, mede door de gunstige watertemperatuur, vóór de winter doorlopen worden. Deze krabbetjes worden in de bestandsopnamen van het najaar teruggevonden. De eieren die pas na augustus worden afgezet, metamorfoserend nog wel voor de winterkoude, maar de temperatuur van het water is reeds te laag om de krabbetjes snel te laten verschalen. De eerste krabstadia worden pas in de lente doorlopen, wanneer de temperatuur weer stijgt. De krabbetjes die de winter overleefden, worden in de bestandsopname van het voorjaar teruggevonden (Borremans, 1982).

D. Groei

Volwassen krabben die als predatoren van garnalen een belangrijke rol spelen, zijn in het bijzonder talrijk in zomer en najaar als de stand van kleine garnalen een hoogtepunt bereikt. De groeisnelheid van de zwemkrab in de Oosterschelde is in de periode mei-juli 1984 0.15 mm per dag. De groeisnelheden in de overige perioden zijn niet te berekenen door een gebrek aan voldoende gegevens. Om de groeisnelheid van de zwemkrab exacter te kunnen bepalen zouden er gedurende het voorjaar en de zomermaanden om de 14 dagen zwemkrabben op dezelfde plaats verzameld moeten worden en de carapaxbreedte zou moeten worden bepaald. De vrouwtjes zijn over het algemeen kleiner dan de mannetjes. Ingle (1983) vermeldt hetzelfde voor volwassen strandkrabben.

E. Mortaliteit

Voor verschillende demersale vissoorten uit de kustzone speelt de zwemkrab als prooidier een belangrijke rol. De belangrijkste predatoren

zijn kabeljauw en wijting. De zwemkrab wordt bovendien in de maag van schelvis, schol, steenbolk en Trigla species aangetroffen. Sepia officinalis voedt zich hoofdzakelijk met zwemkrab (Borremans 1982; Verwey, 1978). De seizoensale fluktuaties in de dichtheid van kabeljauw en wijting vallen nauw samen met die van de zwemkrab. In de herfst en winter bereiken de dichtheden van beide predatoren een hoogtepunt, terwijl er dan juist veel zwemkrabben aanwezig zijn. De predatiemortaliteit zal in het najaar het hoogst zijn.

De visserijintensiteit van de garnaalvloot is in de periode september-november het grootst. De zwemkrabpopulatie bereikt in de periode juli-september haar maximale dichtheid. De mortaliteit ten gevolge van de garnaalvisserij zal gedurende de herfst zowel absoluut als relatief het grootst zijn. De vierde faktor die het voorkomen en de biomassa van de zwemkrab beïnvloedt, namelijk de migratie, is reeds uitvoerig besproken.

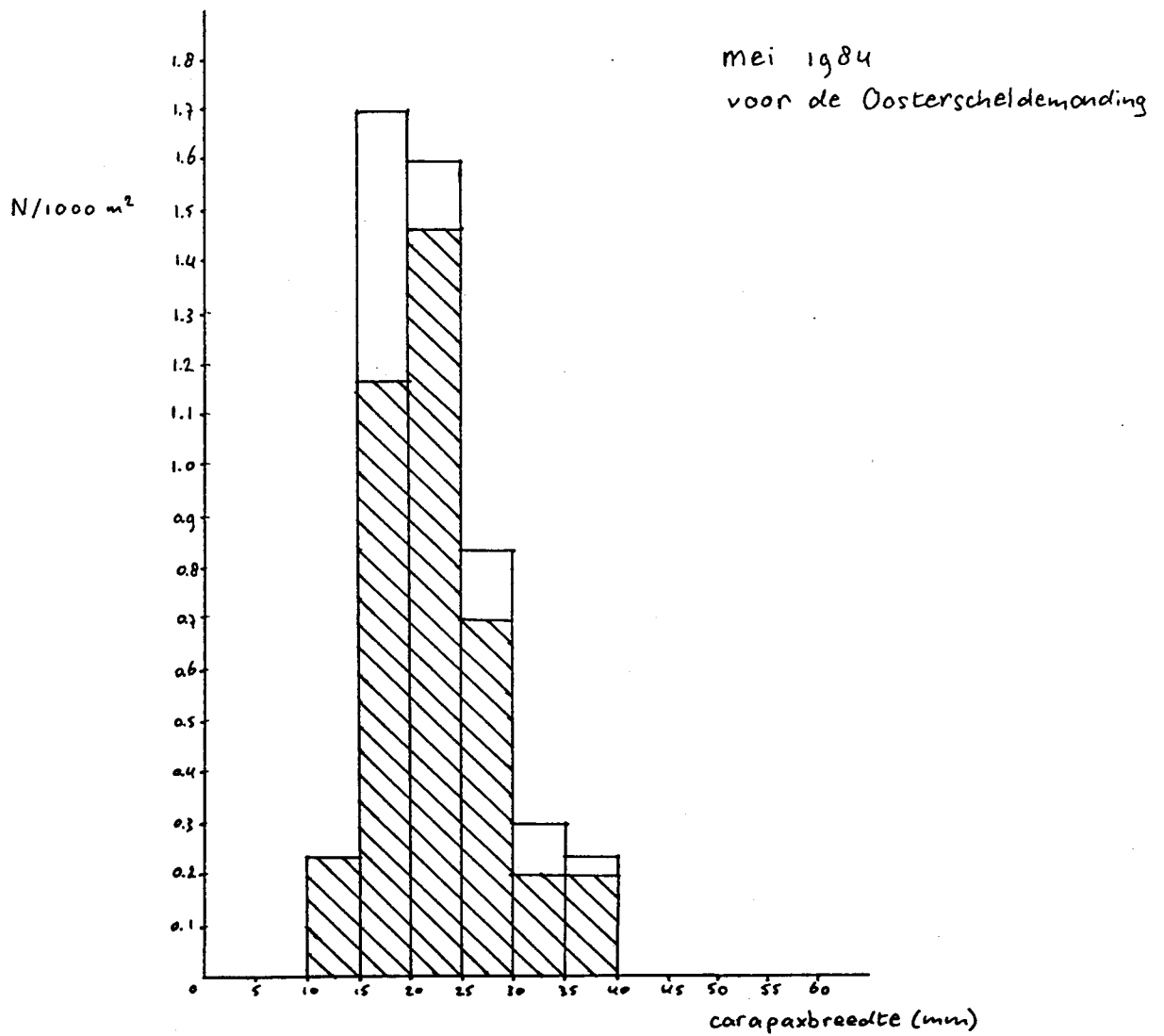
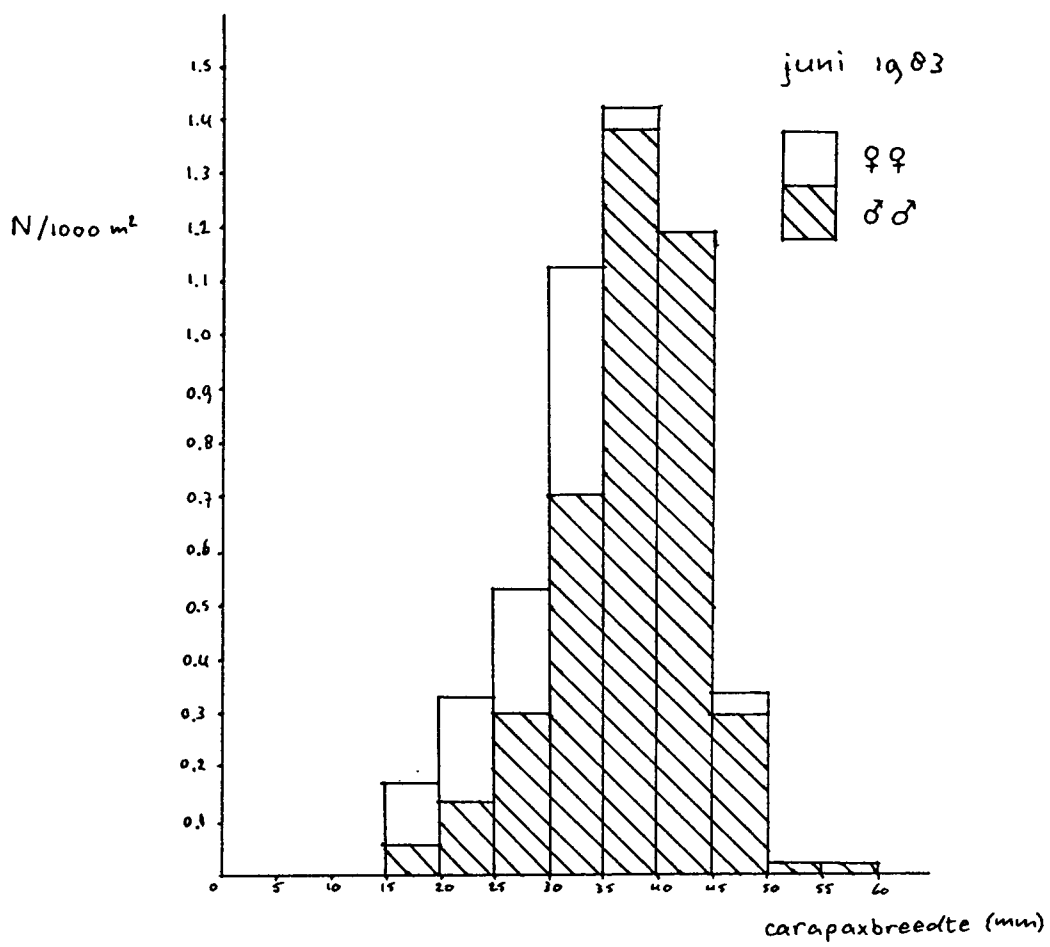
F. Populatie dynamika

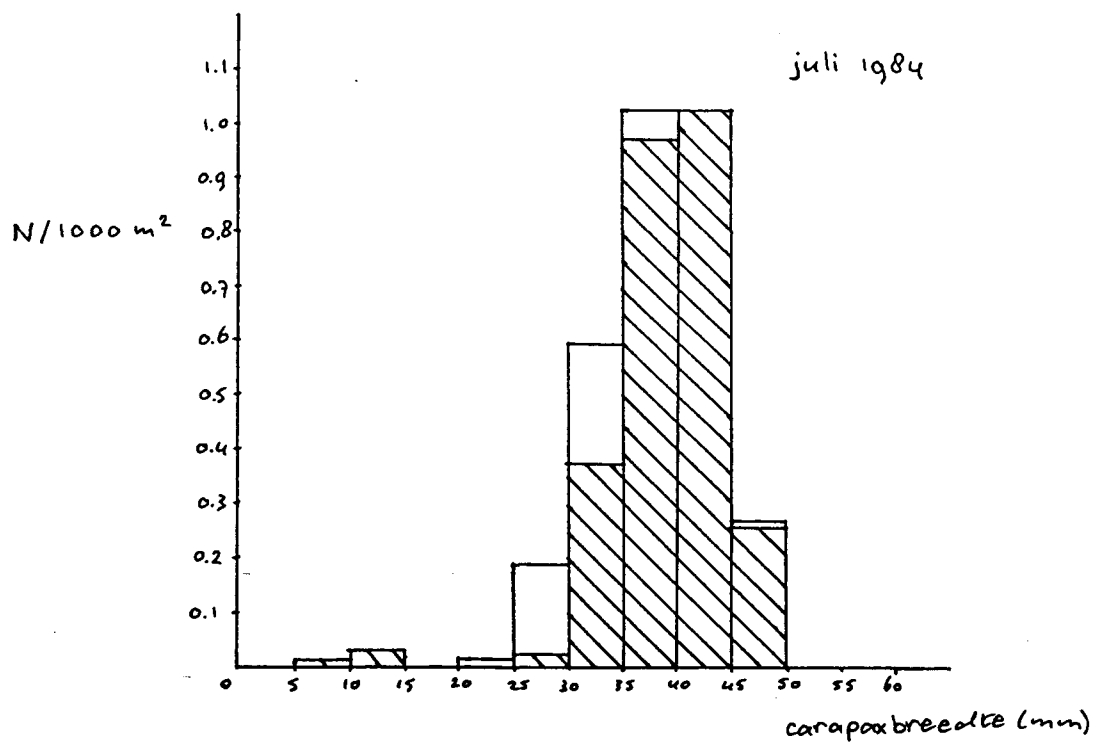
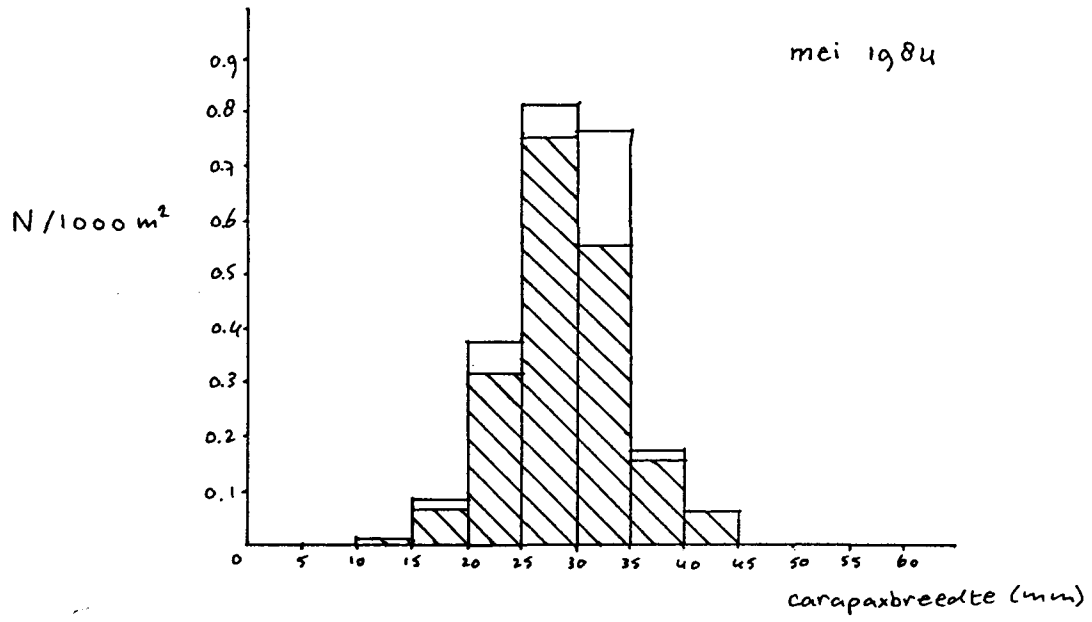
Aan de hand van bovenstande gegevens over de ontwikkeling en de migratie van de zwemkrab, en de invloed van demersale predatoren en de garnaalvisserij, zal hieronder getracht worden om de seizoens fluctuaties en het verloop van de leeftijdsstructuur in de stand van de zwemkrab te verklaren.

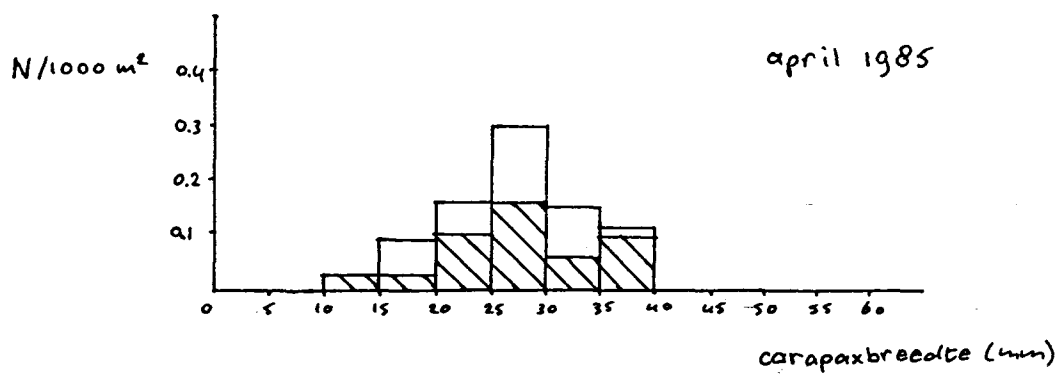
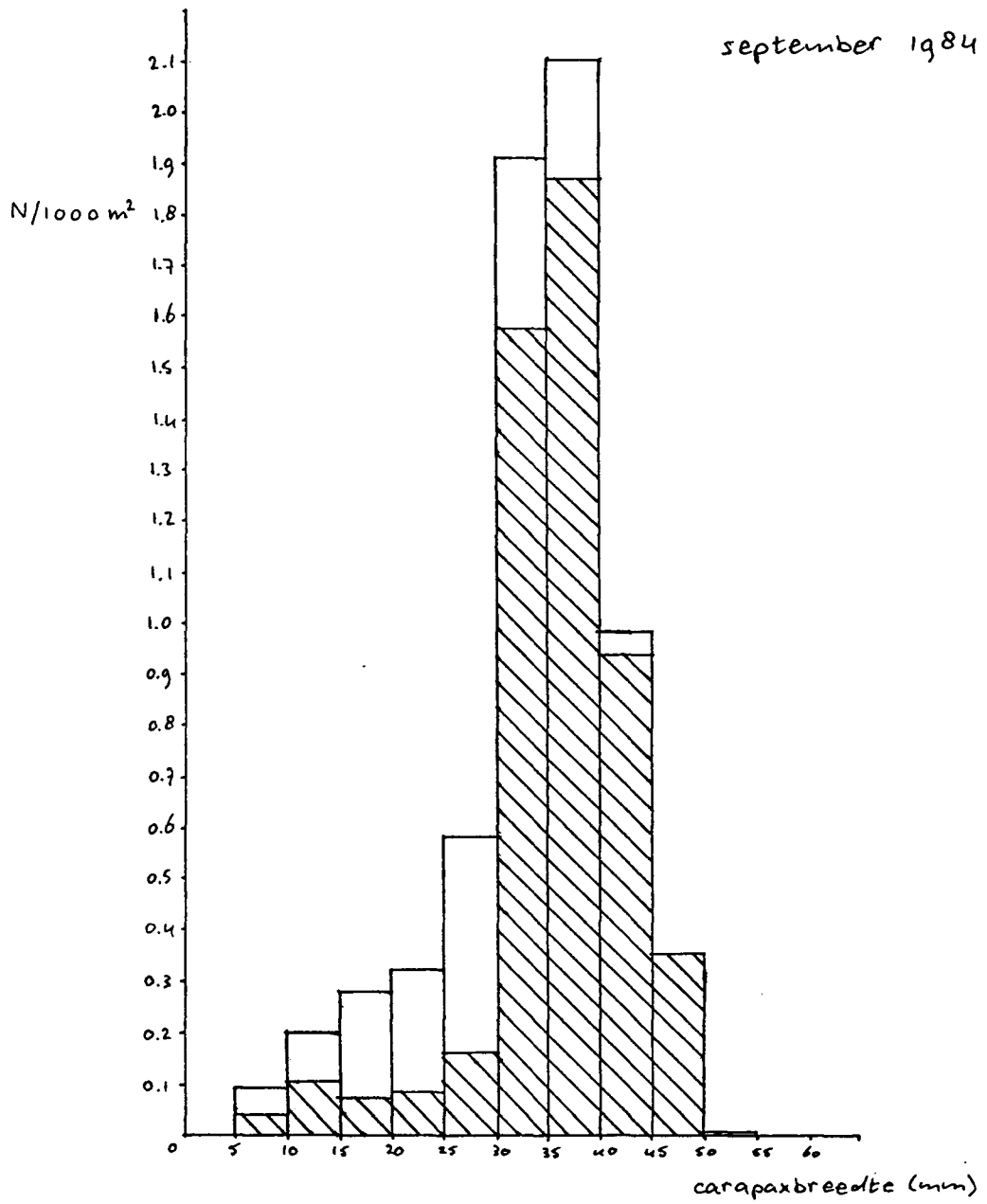
In mei 1984 werd in de Oosterschelde, een toename van de hoeveelheid kleine krabbetjes geconstateerd, voortkomend uit de eitjes die in de herfst werden afgezet. Buiten de Stormvloedkering zijn dan tweemaal zoveel zwemkrabben als in de Oosterschelde. Zij zijn kennelijk pas begonnen met hun voorjaarsintrek. Doordat de krabben voor de Stormvloedkering kleiner zijn dan in de Oosterschelde ontlopen de biomassa's in beide gebieden elkaar niet veel. De watertemperaturen in de Oosterschelde stijgen in het voorjaar sneller dan in zee en waarschijnlijk is er ook meer voedsel voor de jonge krabben aanwezig. Dit is natuurlijk gunstig voor een snelle ontwikkeling van de eerste stadia. Ook zijn er oudere krabben die de winter overleefden. Deze krabben, met een carapaxbreedte van meer dan 30 mm, zijn in de Oosterschelde veel talrijker dan voor de Stormvloedkering. In mei beginnen zij of zijn reeds in ruime mate bezig met hun lente migratie naar ondiep water.

In juli 1984 is de piek die in mei 1984 bij de grootteklassen van 25-30 mm en 30-35 mm lag, verscholen naar de grootteklassen van 35-40 mm en 40-45 mm. De krabben zijn, mede onder invloed van het warmere water, gegroeid. De dichtheid van de krabben is bijna $1\frac{1}{2}$ maal zo groot geworden. Dit is het gevolg van de lente migratie. Dankzij de groei is de biomassa echter met een faktor 3 toegenomen.

In juni 1983 is bij dezelfde grootteklassen als in juli 1984 een piek te zien. De piek is echter extremer waaruit afgeleid kan worden dat meer krabben de wintermaanden hebben overleefd. In juni 1983 waren er evenals in mei 1984 veel kleine krabbetjes. In juli 1984 was t.o.v. mei 1984 een aanzienlijke groei te constateren.







In september 1984 heeft reeds een groot deel van de gemetamorfoseerde larven de eerste krabstadia doorlopen, waardoor er krabbetjes van 5 à 15 mm carapaxbreedte in de monsters verschijnen. Ook de krabben met een carapaxbreedte van 15-40 mm zijn ten opzichte van juli 1984 aanzienlijk in aantal toegenomen, met een extreme piek voor de grootteklassen van 30-35 mm en 35-40 mm. De zwemkrabpopulatie maakt in de zomermaanden een explosieve groei door. Dichtheid en biomassa bereiken dan hun top. De populatie bestaat nu uit twee belangrijke componenten, te weten een eerste groep rekruten, met een carapaxbreedte van ongeveer 35 mm. Deze krabben waren in augustus nog veel kleiner en zijn ondertussen opgegroeid. Een tweede groep zijn rekruten met een carapax van 5-30 mm breed, uit de eitjes die na april werden afgelegd.

Na de winter zijn er slechts zeer weinig krabben, merendeels volwassen. De zeer lage temperaturen zijn ongunstig voor de overlevingskansen bij de verschaling. Doordat de verschaling langzamer verloopt, is de krab langer kwetsbaar. Predatie, intensieve visserij en migratie naar dieper water resulteren tezamen in lage dichtheid en biomassa van de krabben in de kustzone in het voorjaar. Quantificeren van de invloed van deze drie factoren apart is op grond van de beschikbare gegevens onmogelijk.

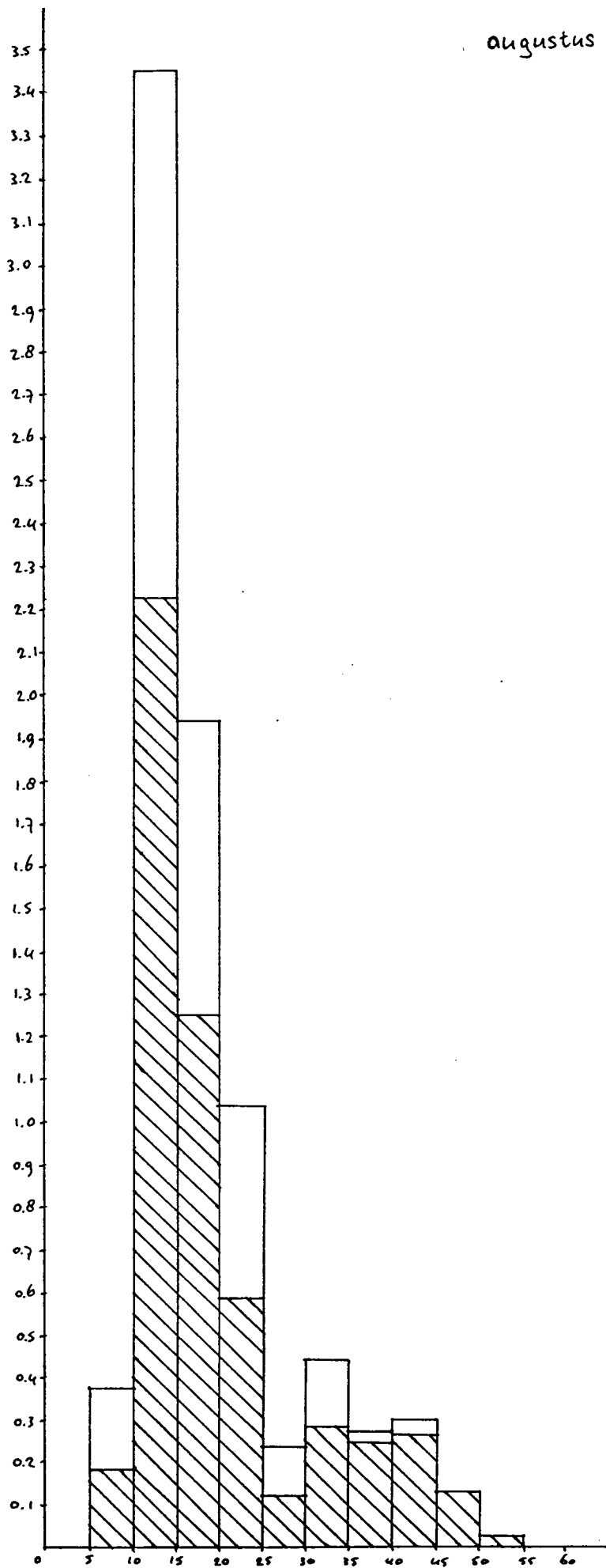
Augustus 1985 geeft een zeer sterke groep rekruten met een carapaxbreedte van 10 à 15 mm te zien, die voortkomen uit na april afgezette eitjes. Een tweede piek treedt op bij de grootteklasse van 30-35 mm. Deze dieren zijn de laatste maand sterk gegroeid. Daarnaast neemt de hoeveelheid kleine krabbetjes toe, waardoor de gemiddelde grootte van de dieren sterk afneemt ondanks deze snelle groei.

In oktober 1985 bestaat de gehele populatie uit volgegroeide krabben. De twee groepen zijn niet meer duidelijk gescheiden. Naarmate de krabben groter worden, wordt de periode tussen de verschalingen langer. De piek van de traag groeiende oudere krabben wordt zodoende door de piek van de snel groeiende jonge krabben ingehaald. Het aantal krabben is sinds de vorige bemonstering tot een kwart teruggelopen, vermoedelijk ten gevolge van de najaarsmigratie en toegenomen mortaliteit. De predatoren die in het najaar een hoogtepunt bereiken, en de garnalvisserij die in deze periode het intensiefst is, zijn waarschijnlijk schuldig aan de toegenomen mortaliteit. De biomassa is nauwelijks afgenomen dankzij het feit dat de meeste krabben nu opgegroeid en dus zwaarder zijn.

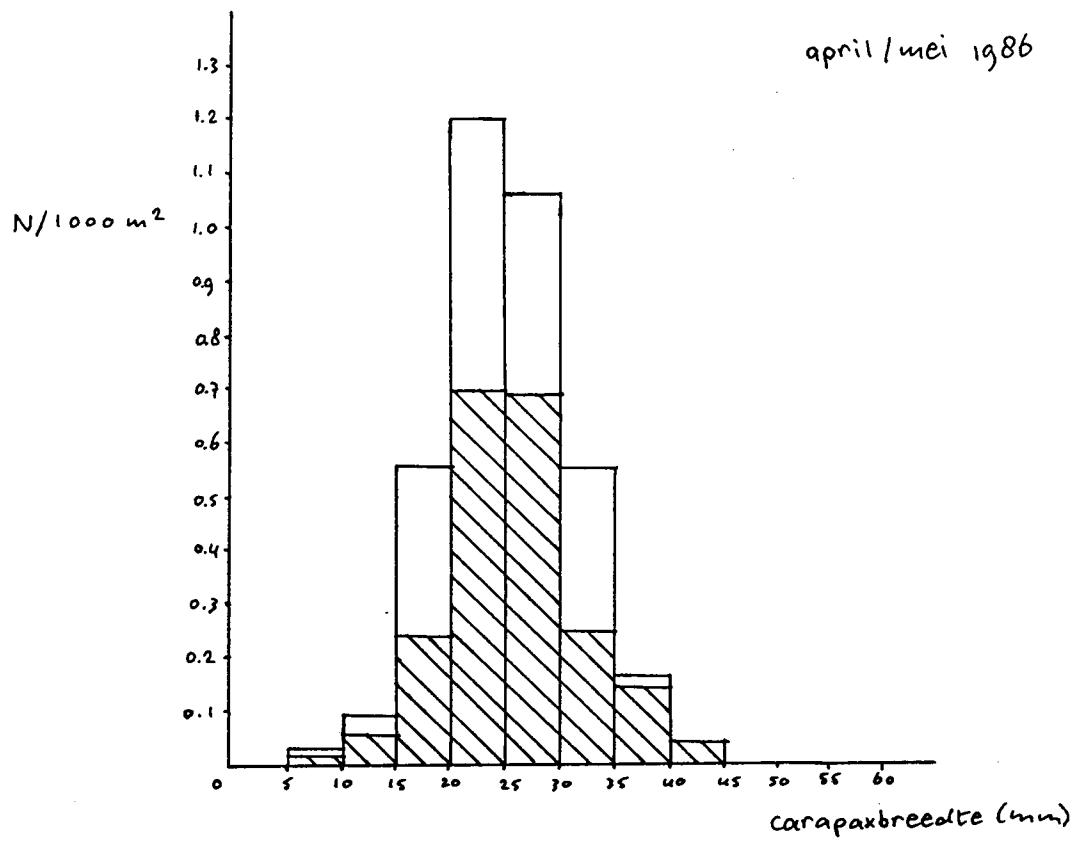
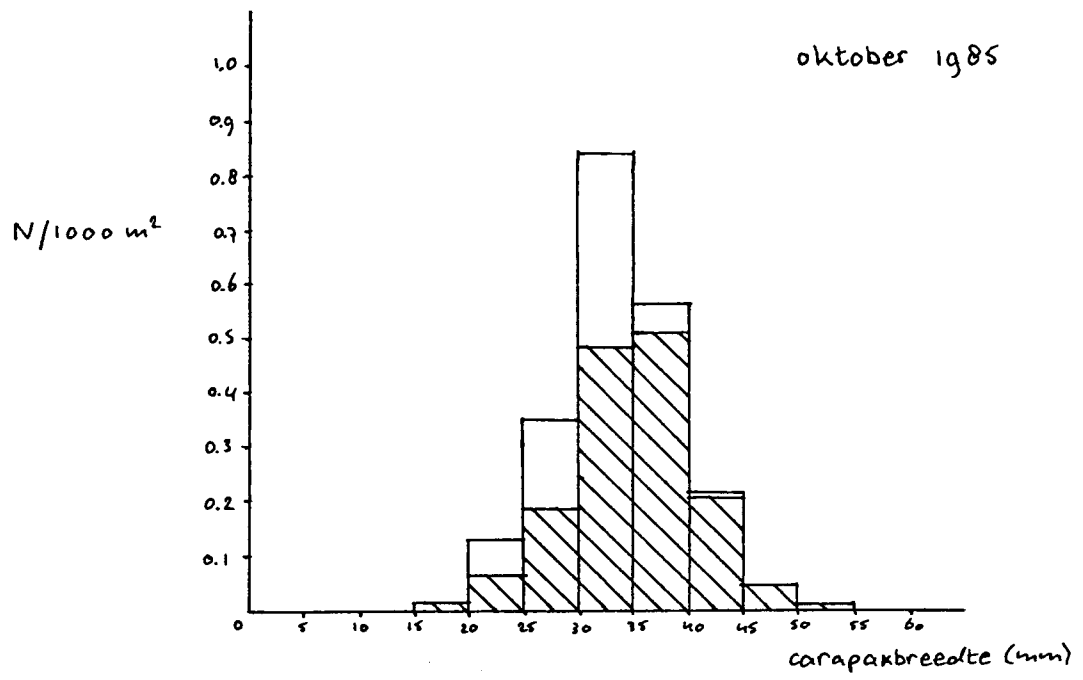
In mei 1986 is er een toename van de hoeveelheid kleine krabbetjes, geboren uit in de herfst afgezette eitjes. Er zijn ook oudere krabben, met een carapax breder dan 30 mm, die de winter overleefd hebben. Zij zijn bezig met de voorjaarstrek naar ondiep water. Er is een variatie van jaar tot jaar. Dit blijkt uit de verschillen met mei 1984 en april 1985. In mei 1984 is de breedte-frequentiedistributie ten opzichte van mei 1986 iets naar rechts verschoven. De dichtheid is wat lager, de biomassa is daarentegen ongeveer gelijk. April 1985 vertoont dezelfde verspreiding als mei 1986, met een veel lagere dichtheid en biomassa. Deze variatie van jaar tot jaar is vermoedelijk het gevolg van verschillen in predatie, migratie en fysische en chemische factoren.

Augustus 1985

$N/1000\text{ m}^2$



carapaxbreedte (mm)



G. " - verhouding"

Als de sexeratio's in ogenschouw worden genomen blijkt de verhouding tussen mannelijke en vrouwelijke zwemkrabben in het vroege voorjaar ongeveer gelijk te zijn. In de loop van het voorjaar en de zomer krijgen de mannetjes de overhand en bereiken een percentage van 85. Aan het eind van de zomer en in het voorjaar trekken de verhoudingen weer langzaam bij. Van der Baan, Holthuis en Schrieken (1972) constateerden in het voorjaar bij Texel zelfs een meerderheid aan vrouwtjes.

H. Gacculina carcini

De parasiet gacculina carcini (Cirripedia) boort zich vlak na de vervelling van de krab door de carapax heen. De parasiet groeit en ontwikkelt een netwerk van filamenten dat zich door het lichaam van de gastheer vertakt om voedsel te absorberen. Later valt hij op door een gezwel onder het abdomen van de krab (Crothers, 1968). Het aantal besmette krabben was 4% in juli 1984. De gemiddelde diepte waarop in elke periode werd gevist bedraagt 12-16 m en mag als constante faktor worden beschouwd.

I. Geschematiseerd beeld van de seizoensfluctuaties en het verloop van de leeftijdsstructuur

Wanneer deze waarnemingen samengevoegd worden, levert dit het volgende geschematiseerde beeld van de seizoenmatige veranderingen in de populatiestructuur van de zwemkrab op. In de loop van de zomer stijgt het aantal zwemkrabben en de biomassa, om na de herfst weer gevoelig af te nemen. Identieke fluctuaties werden reeds in de literatuur beschreven door Wolff en Sandee (1971), van der Baan, Holthuis en Schrieken (1972), Venema en Creutzberg (1973), Verwey (1978) en Borremans (1982) voor de zwemkrab en door Edwards (1958), Naylor (1962), Wolff en Sandee (1971) en Verwey (1978) voor de strandkrab. De grootte van de zwemkrabben neemt naar het einde van het jaar toe. In de zomermaanden is er een duidelijke piek van kleine zwemkrabben, die in de herfst en vroege winter geleidelijk naar de grotere breedteklassen verschuift. Hetzelfde verloop van de leeftijdsstructuur van een populatie zwemkrabben tijdens een jaar werd door van der Baan, Holthuis en Schrieken (1972) bij Texel en door Borremans (1982) voor de Belgische kust geconstateerd.

Uit deze resultaten kan worden geconcludeerd dat:

temperatuur-saliniteitsvariatiën en populatiedynamika samen een passende verklaring geven voor de seizoensschommelingen en het verloop van de leeftijdsstructuur van een populatie zwemkrabben. Met alleen fysische factoren of populatiedynamika zijn de seizoensmatige veranderingen in de populatiestructuur niet uit te verklaren.

J. Voedsel

De zwemkrab is uitgesproken carnivoor en fourageert overdag. Maagonderzoek leverde vooral resten van wormen, schaaldieren, stekelhuidigen, schelpdieren en vissen op (Verwey, 1978). Amron (19610 vond tevens Hydrozoa en in 53% van de 800 onderzochte zwemkrabmagen garnalenresten, die zonder uitzondering geïdentificeerd werden als Crangon crangon.

De tijdens dit onderzoek gevonden prooidieren (tab. 5) komen overeen met de in de literatuur bekende gegevens. Bryozoa blijken ook een bescheiden aandeel in de voedselvoorziening van de zwemkrab te hebben. De tamelijk hoge percentages onherkenbare organische materie in de magen, variërend van 5-43 %, zijn te wijten aan de manier van voedselverwerking van de zwemkrab. Het voedsel wordt in kleine stukjes geconsumeerd en vervolgens door twee kauwtanden in de maagwand vermalen. Hoe meer het voedsel is verteerd, hoe moeilijker de indentificatie.

Crangon crangon vormt het hoofdbestanddeel van het voedsel. In de Oosterschelde werden in het najaar zelfs hogere percentages gevonden dan de 53 % die Amron (1961) vond. In dit gebied komen tevens de hoogste dichtheden van garnaal voor. In dezelfde periode maakte de garnaal voor de Hollandse kust-Zuid een kleiner deel van het voedsel uit dan in de Oosterschelde. De dichtheid van garnaal is in dit gebied ook lager dan in de Oosterschelde. Voor de Zeeuwse kust werd in het najaar in slechts 14 % van de magen garnaal gevonden. In dit gebied is de dichtheid van de garnaalstand lager dan voor de Hollandse kust-Zuid en in de Oosterschelde. De vangstgegevens van de Nederlandse kustwateren in juni 1986 zijn helaas zoekgeraakt. Het aandeel van garnaal in de magen van desbetreffende zwemkrabben kan hierdoor niet gerelateerd worden aan de dichtheid van garnaal in de zomer in deze wateren. Voor de Hollandse kust-Zuid maakt garnaal zowel in zomer als in najaar 1/3 van het voedsel van de zwemkrab uit. Voor de Zeeuwse kust wordt er 's zomers in 22 % van de magen garnaal gevonden, terwijl dat in het najaar slechts 14 % bedraagt.

Pectinaria koreni vormt na garnaal de belangrijkste voedselbron voor de zwemkrab. In tegenstelling tot de garnaal kan het in het zand ingegraven goudkammetje niet wegschieten en heeft als enige ontsnappingsmogelijkheid het zich terugtrekken in de koker. Zodoende is deze kokerworm een makkelijke prooi voor de zwemkrab. Hydrozoa en Bryozoa zijn sessiele dieren zonder enige mogelijkheid tot vluchten. Het is niet zo verwonderlijk dat zij een aanvulling op het voedsel van de zwemkrab vormen.

De vis die in de magen van de zwemkrabben is gevonden is juveniel. Adulte exemplaren zijn te groot en te snel om door de zwemkrab te kunnen worden gevangen.

Een suggestie voor verder onderzoek is om te bepalen of de voedselvoorkeur in de loop van het zomerhalfjaar verandert en hoe het voedsel van juveniele zwemkrab is samengesteld.

K. Strandkrab

Met Liocarcinus holsatus is de strandkrab Carcinus maenas de gewoonste krab langs de Noordzeekust. De strandkrab is omnivoor, hoewel in hoofzaak Carnivoor, waarbij zowel levende dieren als aas geconsumeerd worden. Het dier eet anemonen (Verwey, 1978), polychaeten, Crustacea zoals levende Crangon, steurgarnaal en krabben (Crothers, 1968), Mollusca waaronder Gibbula cineraria, de wulk, Nucella lapillus (Muntz, Ebling en Kitching, 1965), alikruik, mossels, oesters, Pectinidae en Myidae, de zeeëgel Paracentrotus lividus (Kitching en Ebling, 1967),

juvenile vis, kleine Arthropoda, zeepokken, Foraminifera, kolonie vormende Hydrozoa, insekten en algen (Crothers, 1968; Ropes, 1969; Ingle, 1983). Aangenomen mag worden dat met Crangon de soort Crangon crangon bedoeld wordt, aangezien de gegevens van Crothers (1968) Britse strandkrabben betreffen. De strandkrab is echter een uitermate onbelangrijke predator van garnaal omdat garnaal slechts een bescheiden deel van zijn voedsel vormt (Kuipers, NIOZ, pers. mededeling). Bovendien komt de strandkrab ten opzichte van garnaal in verwaarloosbaar kleine aantallen langs de Noordzeekust en in de Zeeuwse estuaria voor.

L. Fourageergedrag

Borremans (1982) heeft in vitro experimenten uitgevoerd om de verteringstijd van garnalen in zwemkrabbenmagen te bepalen. De beide soorten bleken elkaar te ontwijken, de krabben maakten zelfs afwerende gebaren met de scharen. Van agressief of predatorisch gedrag was volstrekt geen sprake. De krabben bleken vrijwel geen levende garnalen te kunnen vangen. Bovendien wilden ze geen dode garnalen eten als deze niet in kleine stukjes waren gebroken.

Uit de observaties van het fourageergedrag van de zwemkrab blijkt echter dat het dier wel degelijk op levende garnaal jaagt en in staat is om deze prooidieren te pakken en op te eten. Misschien verkeerden de zwemkrabben die Borremans gebruikte in een slechte conditie waardoor ze zich minder actief gedroegen. Borremans gebruikte alleen grote garnalen, namelijk van 35-70 mm lengte. Een zwemkrab kan zulke grote garnalen niet met zijn chelipeden omvatten, zodat hij ze veel moeilijker kan vangen dan kleinere garnalen. Dit verklaart mogelijk ook het minder actieve gedrag van de dieren.

De meeste garnalen werden 's nachts geconsumeerd terwijl uit de literatuur (Verwey, 1978) bekend is dat de zwemkrab overdag fourageert. Het afwijkende gedrag van de zwemkrabben in de in vitro experimenten is mogelijk te wijten aan het feit dat de dieren zodra ze in de aquariumbakken met garnalen gezet worden, eerst een acclimatisatieperiode nodig hebben om zich op de nieuwe situatie in te stellen, alvorens de garnalen aan te vallen. De animo van zwemkrabben voor verse dode garnaal blijkt zeer groot te zijn.

M. Dagelijkse consumptie van garnaal door zwemkrabben

Uit het experiment waarbij de hoeveelheid geconsumeerde garnaal werd bepaald, blijkt een zwemkrab dagelijks een halve garnaal van 6-25 mm, een kwart garnaal van 25-50 mm of 1/6 garnaal van meer dan 50 mm lengte te eten. Het is duidelijk dat een zwemkrab, om in zijn dagelijkse voedselbehoefte te voorzien, meer kleine garnalen nodig heeft dan grote.

Er zijn vier redenen om aan te nemen dat deze getallen in de natuurlijke situatie lager liggen. De dichtheid van garnaal in de bakken was veel hoger dan de natuurlijke dichtheid. Er werd gewerkt met een dichtheid van 1667 individuen per m² in bak A, 833 individuen per m² in bak B en 33 individuen per m² in bak C. In zee bedraagt de dichtheid maximaal 10 individuen kleiner dan 54 mm per m². (Hollandse kust-Zuid, najaar 1980). De gebruikte prooidichtheden zijn dus hoger dan in de natuur, wat

voordelen voor de predator oplevert. Borremans (1982) gebruikte in zijn experimenten een garnaaldichtheid van 50 per m². Er werd 1/10 garnaal per zwemkrab per dag geconsumeerd. Dit lage aantal kan te wijten zijn aan de lagere prooidichtheid waarmee gewerkt werd. Belangrijker lijkt echter dat er grotere garnalen gebruikt werden die moeilijker door de zwemkrabben gevangen kunnen worden. Bovendien duurde het experiment slechts 48 uur terwijl de zwemkrabben een aanzienlijk deel van de tijd nodig hebben om te acclimatiseren.

Een ander voordeel voor de zwemkrab is bij deze proeven is dat de garnaal, die van nature een "sprinter" is, in de bakken niet zo makkelijk kan ontsnappen als in open zee.

Een experiment van Walne en Dean (1972) suggereert dat een competitief element van belang kan zijn. Tien strandkrabben in èèn bak eten namelijk veel meer mercenaria, een schelpdier dan vijf krabben in individuele bakken, terwijl de predator-prooiverhouding constant was gehouden. Waarschijnlijk speelt een dergelijk competitief element van competitie ook een rol bij de consumptie van garnaal door de zwemkrab in het aquariumexperiment. Onder natuurlijke omstandigheden zal de zwemkrab dus minder garnaal eten dan uit het in vitro experiment is gebleken.

Uit de maaginhoudsanalyses is bovendien gebleken dat de zwemkrab zich, naast garnaal, nog met een heel scala van andere organismen voedt. Bij het in vitro experiment was garnaal de enige voedselbron, waardoor de zwemkrabben gedwongen werden om meer garnalen te eten dan in de natuurlijke situatie het geval zou zijn geweest, om in hun dagelijkse voedselbehoefte te voorzien.

N. Schatting van de predatiemortaliteit van garnaal door zwemkrab.

Het is onbekend voor welke lengteklasse van garnaal de zwemkrab voorkeur heeft. Dit is niet uit de maaganalyses op te maken omdat het voedsel geheel gemalen is. Verder onderzoek naar de preferentielengte van garnaal door middel van het aanbieden van garnalen van verschillende grootte aan zwemkrabben zou waardevolle resultaten kunnen opleveren.

Stel dat een zwemkrab een gemiddelde van een halve, een kwart en éénzesde garnaal van verschillende lengtecategorieën per dag eet, dus 0.306 garnaal per dag. In de Oosterschelde (gebied 63u) is in het najaar van 1986 de zwemkrabdichtheid 160 individuen per 100 m² en de dichtheid van garnaal < 54 mm is 998 per 1000 m². In de Oosterschelde zouden er dan per dag $160 \times 0.306 = 49$ garnalen per 1000 m² door de zwemkrab worden geconsumeerd. De zwemkrabben is het in vitro experiment consumeren naar alle waarschijnlijkheid meer garnaal dan in de natuurlijke situatie het geval is. Om dit verschil te compenseren moet er een correctiefactor worden ingevoerd. In de Oosterschelde werd er in 59 % van de onderzochte magen garnaal gevonden. Als de faktor 0.59 % bij deze berekening wordt ingevoerd komt men op een garnalenconsumptie van 29 per 1000 m² per dag. In een maand is dat 867 garnalen per 1000 m² terwijl de garnaaldichtheid 998 individuen per 1000 m² is.

Volgens deze schatting lijkt het alsof de zwemkrab bijna de gehele garnalenpopulatie in de Oosterschelde wegvangt. Deze garnaaldichtheid is echter gebaseerd op garnalenvangsten uitgevoerd met een net met een maaswijdte van 20 mm in de staart. De gemiddelde selektiefactor van garnaal is 2.41 (Bohl & Koura, 1962). Als men de selektiefactor van garnaal vermenigvuldigt met de minimum maaswijdte van het net, dan geeft dit de lichaamslengte van garnaal waarvan er 50 % in het net achterblijft. In dit geval is dat $2.41 \times 20 \text{ mm} = 48 \text{ mm}$, van de garnalen van 48 mm lengte blijft dus slechts 50 % in het net achter. De vangsten van

van 55 per 1000 m² en een correctiefactor van 0.31. De gevonden garnaaldichtheid is in deze periode 686 per 1000 m². Omgerekend levert dit de werkelijke populatiedichtheid van 2287 garnalen per 1000 m².

De geschatte predatiemortaliteit van garnaal door zwemkrab is zó groot, dat ze het aantal garnalen in de Oosterschelde en voor de Zeeuwse kust en Hollandse kust-Zuid aanzienlijk doet afnemen. Door juist binnen de Oosterschelde niet commercieel op garnalen wordt gevist, maken de gegevens het onaannemelijk dat de zwemkrab voor zijn garnalenconsumptie in sterke mate afhankelijk zou zijn van discards van garnalenschepen. Bovendien gaan pufgarnalen tegenwoordig veelal levend overboord. Het is een vaststaand feit dat zwemkrabben in staat zijn om levende garnalen te vangen en op te eten. De garnalen zullen dus levend worden gevangen en de zwemkrab brengt daarmee schade toe aan de garnaalstand en indirect aan de garnaalvisserij in het Nederlandse kustwater.

Om een completer beeld van de garnalenconsumptie door de zwemkrab in het gehele continentale kustgebied in de Noordzee te krijgen, zouden de dichtheden van zwemkrab en garnaal in de resterende DYFS-gebieden over de verschillende jaren berekend moeten worden. Tevens zouden de maaginhouden van zwemkrabben uit deze gebieden bekeken moeten worden.

REFERENTIES

- Amron, A. (1961). Verslag over de voeding van Portunus holsatus langs de Belgische kust. Ministerie van Landbouw, Comm. TW02, int.rapp.
- Baan, S.M. van der, L.B. Holthuis and B. Schrieken, (1972). Decapoda and decapod larvae in the surface plankton from the southern North Sea near "Texel" Lightship Zoöl. Bijdr. 13:75-97.
- Boddeke, R. (1975). Autumn migration and vertical distribution of the brownshrimp Crangon crangon in relation to environmental conditions. In H. Barnes (ed.): Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp., pp 483-494. Aberdeen Univ. Press.
- Boddeke, R. (1982). The occurrence of winter and summer eggs in the brown shrimp (Crangon crangon) and the pattern of recruitment. Neth. J. Sea Res. 16:151-162.
- Boddeke, R., G. Driessen, W. Doesburg and M.G.G. Ramaekers, 1986. Food availability and predator presence in a coastal nursery area of the brown shrimp (Crangon crangon). *Ophelia* 26:77-90.
- Bohl, H. and R. Koura (1962). Selektionsversuche mit Garnalengkurren vor der nord. friesischen Küste. Protol.z. Fischereitech. 8:1-33.
- Borremans, C. (1982). Populatiodynamiek van Macropipus holsatus (Fabr.) voor de Belgische kust. Proefschrift, Vrije Universiteit Brussel.
- Campbell, A.C. (1977). Elseviers gids van strand en kust. Elsevier, Amsterdam/Brussel.
- Creutzberg, F., G.C.A. Duineveld and G.J. van Noort (1985). The effect of different numbers of tickler chains on beam-trawl catches. NIOZ int. rapp. 1985-1.
- Crothers, J.H. (1986). The biology of the shore crab Carcinus maenas (L) 2. The life of the adult crab. Fld. Stud. 2 (5):579-614.
- Edwards, R.L. (1958). Movements of individual members in a population of the shore crab, Carcinus maenas L., in the littoral zone. J. Anim. Ecol. 27:37-45.
- Ingle, R.W. (1980). British crabs. Oxford Univ. Press, Inc., New York.
- Ingle, R.W. (1983). Shallow-water crabs. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Kitching, J.A. and F.J. Ebling (1967). Ecological studies at Lough Inc. Advances in Ecol. Res. U:197-291.

- Morgan, E. (1967). The pressure sense of the swimming crab Macropipus holsatus (Fabr.), and its possible role in the migration of the species. *Crustaceana* 13:275-280.
- Muuts, L., F.J. Ebling and J.A. Kitching (1965). The ecology of Lough Ine XIV. Predatory activity of large crab. *J. Anim. Ecol.* 34:315-329.
- Naylor, E. (1962). Seasonal changes in a population of Carcinus maenas (L.) in the littoral zone. *J. Anim. Ecol.* 31:601-609.
- Ramaekers, M.G.G. (1985). De invloed in tijd en plaats van predatoren op populaties van Crangon crangon. RIVO, doctoraalverslag.
- Ropes, J.W. (1969). Feeding habits of the green crab, Carcinus maenas (L.). *Fishery Bull. U.S. Fish Wildl. Serv.* 67(2):183-203.
- Venema, S.C. and F. Creutzberg (1973). Seasonal migration of the swimming crab Macropipus holsatus in an estuarine area controlled by tidal streams. *Neth. J. Sea Res.* 7:94-102.
- Verwey, J. (1978). Krabben van de zuidelijke Noordzee. NIOZ int. rap. 1978-10.
- Walne, P.R. and G.J. Dean (1972). Experiments on predation by the shore crab, Carcinus maenas, (L.), on Mytilus and Mercenaria. *J.Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 34(2):190-199.
- Wolff, W.J. and A.J.J. Sandee (1971). Distribution and ecology of the Decapoda Reptantia of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheld. *Neth. J. Sea Res.* 5(2): 197-226.

Tabel 5 Maaginhoud van Liocarcinus holsatus voor de verschillende gebieden.

Zeeuwse kust, juni 1986
(Renesse - Hoek van Holland)

	Score	%
Aantal magen	105	100
Lege magen	16	12
MAGEN MET:		
<u>Crangon Crangon</u>	28	22
<u>Pectinaria koreni</u>	11	8
Hydrozoa	9	7
Bryozoa	0	0
Echinoidea	2	2
Vis	8	6
Mollusca	1	1
Cephalopoda	0	0
Andere decapoda	5	4
Andere polychaetae	0	0
Calanoide caepoda	0	0
Mysidacea	0	0
<u>Caprella linearis</u>	0	0
Onherk. org. materie	45	35
Diversen	4	3

Andere decapoda: krabben en heremietkreeften

Andere polychaetae: o.a. tweemaal Aphrodite aculeata

Diversen: driemaal diatomeeën, tweemaal groenwier, eenmaal een
insectenvleugel, eenmaal ca. 100 stukjes van een niet
geïdentificeerd organisme.

Tabel 5 Maaginhoud van Liocarcinus holsatus voor de verschillende gebieden (vervolg).

Hollandse kust - Zuid, juni 1986.
(Hoek van Holland - IJmuiden)

	Score	%
Aantal magen	258	100
Lege magen	30	10
MAGEN MET:		
<u>Crangon crangon</u>	98	33
<u>Pectinaria koreni</u>	40	14
Hydrozoa	7	2
Bryozoa	0	0
Echinoidea	0	0
Vis	7	2
Mollusca	0	0
Cephalopoda	0	0
Andere decapoda	3	1

Andere polychaetae	0	0
Calanoide copepoda	1	0.3
Mysidacea	0	0
<u>Caprella linearis</u>	0	0
Onherk. org. materie	110	37
Diversen	3	1

Tabel 5 Maaginhoud van Liocarcinus holsatus voor de verschillende gebieden (vervolg)

Hollandse kust - Noord, juni 1986
(IJmuiden - Bergen)

	Score	%
Aantal magen	229	100
Lege magen	35	15
MAGEN MET:		
<u>Crangon crangon</u>	90	38
<u>Pectinaria koreni</u>	2	1
Hydrozoa	2	1
Bryozoa	0	0
Echinoidea	0	0
Vis	0	0
Mollusca	1	0.4
Cephalopoda	0	0
Andere decapoda	1	0.4
Andere polychaetae	0	0
Calanoide copepoda	3	1
Mysidacea	0	0
<u>Caprella linearis</u>	0	0
Onherk. org. materie	104	43
Diversen	0	0

Tabel 5 Maaginhoud van Liocarcinus holsatus voor de verschillende gebieden (vervolg).

Oosterschelde, september 1986
Gebied 631

	Score	%
Aantal magen	17	100
Lege magen	4	22
WAGEN MET:		
<u>Crangon crangon</u>	11	61
<u>Pectinaria koreni</u>	1	6
Hydrozoa	0	0
Bryozoa	0	0
Echinoidea	0	0
Vis	0	0
Mollusca	0	0
Cephalopoda	0	0
Andere decapoda	0	0
Andere polychaetae	1	6
Calanoide copepoda	0	0
Mysidacea	0	0
<u>Caprella linearis</u>	0	0
Onherk. org. materie	1	5

Diversen

0

0

Tabel 5 Maaginhoud van Liocarcinus holsatus voor de verschillende gebieden (vervolg).

Oosterschelde, september 1986.
Gebied 634

	Score	%	
Aantal magen	107	100	
Lege magen	22	19	
MAGEN MET :			
<u>Crangon crangon</u>	67	59	
<u>Pectinaria koreni</u>	1	1	
Hydrozoa	3	3	
Bryozoa	0	0	
Echinoidea	0	0	
Vis	2	2	
Mollusca	0	0	
Cephalopoda	0	0	
Andere decapoda		0	0
Andere polychaetae	3	3	
Calanoide copepoda	0	0	
Mysidacea	0	0	
<u>Caprella linearis</u>	0	0	
Onherk. org. materie	15	13	
Diversen	0	0	

Tabel 5 Maaginhoud van Liocarcinus holsatus voor de verschillende gebieden (vervolg).

Zeeuwse kust, oktober 1986.
Gebied 401
(Vlissingen _ Hoek van Holland)

	Score	%
Aantal magen	253	100
Lege magen	72	21
MAGEN MET:		
<u>Crangon crangon</u>	48	14
<u>Pectinaria horeni</u>	48	14
Hydrozoa	41	12
Bryozoa	21	6
Echinoidea	13	4
Vis	6	2
Mollusca	5	1
Cephalopoda	4	1
Andere decapoda	3	1
Andere polychaetae	0	0
Calanoide copepoda	0	0
Mysidacea	0	0
<u>Caprella linearis</u>	0	0
Onherk. org. materie	84	24

Diversen

0

0

Tabel 5 Maaginhoud van Liocarcinus holsatus voor de verschillende gebieden (vervolg).

Hollandse kust - Zuid, oktober 1986
 Gebied 402
 (Hoek van Holland - IJmuiden)

	Score	%
Aantal magen	228	100
Lege magen	53	18
MAGEN MET:		
<u>Crangon crangon</u>	87	31
<u>Pectinaria koreni</u>	45	16
Hydrozoa	28	10
Bryozoa	0	0
Echinoidea	7	2
Vis	16	6
Mollusca	3	1
Cephalopoda	1	0.3
Andere decapoda	2	1
Andere polychaetae	3	1
Calanoide copepoda	0	0
Mysidacea	1	0.3
<u>Caprella linearis</u>	1	0.3
Onherk. org. materie	36	13
Diversen	0	0