

Aspecten van voedselproductie in Waddenzee en aangrenzende zeegebieden in relatie met de vogelrijkdom

Door C. Swennen

Foto's: Jan van de Kam

Inleiding

In de loop der evolutie heeft een aantal landdieren zich min of meer aan het leven in het mariene-milieu aangepast. Bij de vogels richt deze aanpassing zich in hoofdzaak op de mogelijkheden van het exploiteren van de in zee voorkomende voedselbronnen. In de voortplantingstijd blijkt dat zij in wezen landdieren zijn gebleven.

Twee milieufactoren op zee verschillen extreem met de toestand op het land: het is er zout en nat. De directe voorouders van de vogels, de reptielen, ontwikkelden reeds een speciaal orgaan om de onvermijdelijke hoeveelheden opgenomen zout weer uit te scheiden. Als koudbloedige dieren deerde hen de nattigheid nog niet. Vogels handhaven echter een hoge lichaamstemperatuur en zij kunnen dat met behulp van de voortreffelijk isolerende eigenschappen van hun verenkleed. De isolatie werkt echter alleen als het verenkleed droog blijft. Uiterst geraffineerde voorzieningen zijn dan ook nodig om het verenkleed niet alleen waterafstotend te maken, maar ook om bij de duikende soorten penetratie van water onder hoge druk in het poreuze verenkleed te voorkomen.

In grote lijnen kan worden gesteld, dat verder van het land de omgeving extremer wordt. Het is dan ook niet verwonderlijk dat in een gebied als de Waddenzee, dat uitermate is gedifferentieerd en gedeeltelijk nog als land en gedeeltelijk als zee is te beschouwen, en dat bovendien door zoveel land is omgeven, een grote variatie aan vogelsoorten te vinden is. Dat de Waddenzee van al deze soorten ook nog zoveel individuen rijk is, heeft echter een geheel andere achtergrond. In eerste instantie is dit een gevolg van de uitzonderlijke voedselcondities in het gebied.



De herbivore Rotganzen en de carnivore steltlopers zijn een groot deel van het jaar op de gastvrije Waddenzee aangewezen. Hun broedplaatsen in het hoge noorden zijn slechts enkele maanden bewoonbaar.

Enkele aspecten van de voedselproductie en de voedselconsumptie in de Nederlandse Waddenzee zullen hier in relatie met die in andere zeegebieden worden behandeld.

Het biologisch belang van waddengebieden is vaak vele malen groter dan hun omvang doet vermoeden. Twee zaken springen daarbij vooral in het oog. Ten eerste is het leven er geconcentreerder dan in andere zeeën en ten tweede vervult een wad vaak gedurende langere perioden een gastheerrol voor verschillende dierpopulaties afkomstig uit een zeer groot areaal, waardoor de invloed op het leven elders aanzienlijk is.

Het belang van de Waddenzee voor dierpopulaties elders

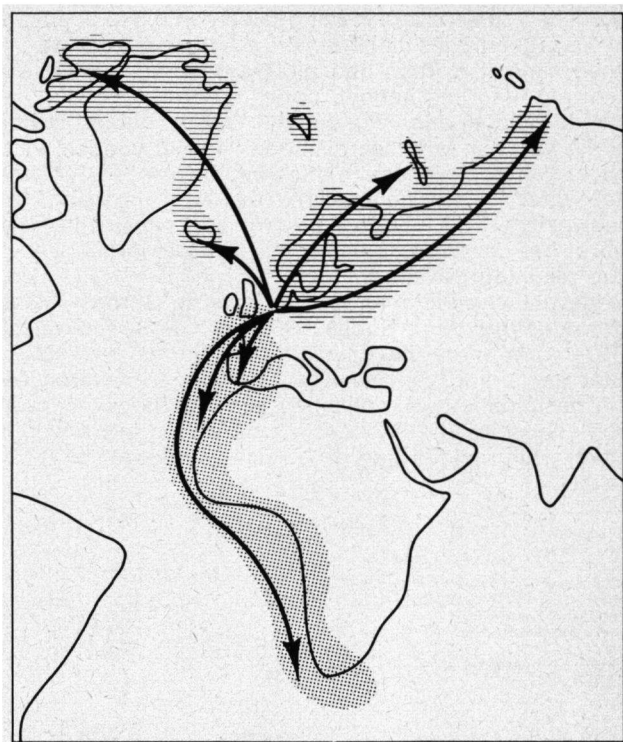
De fauna van de Waddenzee vormt geen gesloten systeem. Naast een eigen, min of meer stationaire fauna, verblijven er in de Waddenzee het gehele jaar door telkens verschillende groepen dieren, die voor een bepaalde tijd van hun leven op een verblijf in dit gebied zijn aangewezen.

Van de crustacea (kreeftachtigen) blijkt de commercieel belangrijke Noordzeepopulatie van de Garnaal (*Crangon crangon*) voor 35 % in de Nederlandse Waddenzee op te groeien. Van het in het Nederlandse deel van de Noordzee aanwezige vissenbestand aan jonge Schol (*Pleuronectes platessa*) en Tong (*Solea solea*) bevindt zich in het voorjaar 80 %, respectievelijk 53 % in de Nederlandse Waddenzee en de jonge Haring (*Clupea harengus*) voor bijna 100 %. Dat betekent dat van deze drie commercieel zo belangrijke vissoorten van de gehele Noordzeepopulatie respectievelijk 28, 19 en 35 % voor een belangrijke periode van hun levensgeschiedenis op de Nederlandse Waddenzee zijn aangewezen (Zijlstra 1972, Becker & Postuma 1974). Van de Harder (*Mugil labrosus*) zijn het juist de grotere exemplaren die in het voorjaar omstreeks april de Waddenzee binnentrekken om hier te foerageren op de ondiepe platen. De dieren verlaten het gebied weer in oktober-november. Waar zij de rest van het jaar verblijven en waar zij zich voortplanten, is niet bekend; misschien gaan zij ver weg op de Noordzee of zelfs wel naar de randen van de oceaan. Jonge exemplaren worden slechts zelden aangetroffen en hebben dan altijd al een zekere grootte. Van de twee talrijk voorkomende Zeegrondel-soorten (*Pomatoschistus minutus* en *P. lozanoi*) toonde Fonds (1973) aan dat zij zich voortplanten in de Noordzee, maar dat de dieren de Waddenzee gebruiken om op te groeien. Het areaal van de vispopulaties die hierboven zijn genoemd is dus zeer omvangrijk.

De Waddenzee is ook de permanente of tijdelijke verblijfplaats van vele soorten vogels. Van ongeveer 50 soorten is bekend dat bepaalde populaties geheel of grotendeels voor ten minste een bepaalde periode van het jaar, zoals in de broedtijd, tijdens de rui, gedurende de winter of tijdens de trek op de voedselbronnen van het gebied zijn aangewezen. Deze overwintelaars, ruiers en doortrekkers komen van broedplaatsen die zich in noordwestelijke en noordoostelijke richting over een afstand van 4 à 5.000 km van hier uitstrekken tot ver in de poolstreken. De zomervogels en de doortrekkers overwinteren verder langs de atlantische kusten van Europa en Afrika tot over een afstand van 10.000 km naar het zuiden. Ornithologisch is het gebied derhalve van mondiaal belang (fig. 1).

Er zijn verschillende indicaties voor de relatieve biologische rijkdom van de Nederlandse Waddenzee. Een groot deel van de fauna leeft op of in de bodem. Het macrobenthos, dat zijn de bodemdieren die zo groot zijn dat zij niet door een zeef met een maaswijdte van 1 mm gaan, bestaat in hoofdzaak uit mollusken, wormen en crustaceën. Hun gezamenlijke biomassa uitgedrukt in grammen as-vrij drooggewicht per m² bedraagt in de Nederlandse Waddenzee gemiddeld 30 (J. J. Beukema, NIOZ, pers. med.). In de Noordzee langs de Nederlandse kust is de biomassa van het macrobenthos gemiddeld slechts enkele grammen (Beukema, pers. med.). Het natgewicht van de dieren met hun schelpen en andere skeletdelen is uiteraard veel hoger. In de Noordzee vond McIntyre (1961) op de Fladen gronden een biomassa van 6,42 gram natgewicht en voor de kust van Northumberland vonden Buchanan & Warwick (1974) ongeveer 4 gram natgewicht. Voor de Atlantische Oceaan wordt 0,2 gram natgewicht opgegeven door Rowe, Polloni & Horner (1974). Bij vergelijking met opgaven van elders dient erop te worden gelet dat de hier gegeven getallen voor de Waddenzee gemiddelden zijn over het gehele

Fig. 1 Verspreidingsgebied
van vogels van de Waddenzee:
Strepen = broedareaal;
punten = winterareaal



ongeveer 2.600 km² grote gebied en niet van een speciaal biotoop zoals een mosselbank of andere dierlijke aggregaten, waar de dichtheid van de biomassa op kleiner bestek wel tientallen keren groter kan zijn.

De relatieve vogelrijkdom van wadden- en estuariene gebieden is algemeen bekend. Uit tabel 1 blijkt dat het aantal vogels per oppervlakte-eenheid van de oceaan, naar de open Noordzee, de kustzone en de Waddenzee telkens belangrijk toeneemt, zodat er bij gelijke oppervlakken op de Waddenzee gemiddeld 100x zoveel vogels zijn als op de Noordzee en meer dan 1.000x zoveel als op de oceaan. Jespersen (1929) probeerde reeds een verband te leggen tussen de aantallen zeevogels en de plaatselijke voedselrijkdom. Dit verband zal hierna nog nader worden geanalyseerd.

Tabel 1 Gemiddeld aantal vogels per vierkante kilometer.

Noord-Atlantische Oceaan ¹⁾	0.1
Centrale Noordzee ²⁾	3.4
Zuidelijke Bocht Noordzee ³⁾	2.8
Binnen 10 km voor de Nederlandse kust ³⁾	11.0
Nederlandse Waddenzee, inbegrepen de op de platen foeragerende vogels, die op land overlijen ⁴⁾	216

¹⁾ globaal berekend naar Jespersen (1929)

²⁾ in augustus volgens Boer (1971)

³⁾ in de winter volgens Swennen (ongepubliceerd)

⁴⁾ jaargemiddelde in deze publikatie

Voedselrelaties

Het zijn duidelijk de goede voedselcondities die vogels van zo uiteenlopende plaatsen voor kortere of langere perioden naar de Waddenzee doen komen. Dit is geen nieuw of incidenteel verschijnsel. De betreffende vogelsoorten bezitten allerlei specialisaties, nodig voor het opsporen en verwerken van prooien in een dergelijk biotoop. Dit blijkt bijvoorbeeld uit het gedrag, de snavelvormen en de eigenschappen van de spiermaag. Deze speciale eigenschappen kunnen slechts in de loop van een lange evolutie zijn ontstaan. Uit onderzoek is gebleken dat alle

typische vogelsoorten in het gebied een eigen voedselspectrum, foerageermethode of foerageerplaats hebben. Dit duidt er op dat de verschillende voedselbronnen goed kunnen worden geëxploiteerd, zonder dat er sterke concurrentie tussen de soorten onderling behoeft op te treden.

Om de rijkdom aan vogels in het Waddengebied te begrijpen is een nadere kennis nodig van hun voedsel, alsmede van het voedsel van hun voedsel enz. Als voorbeeld van zo'n voedselrelatiecomplex kan dienen het voedselweb om de Groenpootruiter (*Tringa nebularia*). Deze soort is maar korte tijd in het waddengebied aanwezig en het voedsel bestaat dan uit slechts enkele diersoorten. Voor 96 % wordt het gevormd door slechts 4 prooi-soorten, 2 ervan nemen samen 82 % voor hun rekening (Swennen 1970).

Gegevens van Plagmann (1939) voor de Garnaal, Healy (1972) voor de Wadgrondel (*Gobbius microps*), Ropes (1968) voor de Strandkrab (*Carcinus maenas*) en Goerke (1971 a) voor de Zeeduizendpoot (*Nereis diversicolor*), aangevuld en gewijzigd naar aanleiding van eigen waarnemingen, leveren een aantal voedselrelaties op die gesimplificeerd met pijlen zijn weergegeven in figuur 2. Andere soorten die een voedselrelatie hebben met de dieren in dit web staan aangegeven buiten de cirkel. Hun invloed kan groot zijn. Boddeke (1972) vond dat in de jaren met een

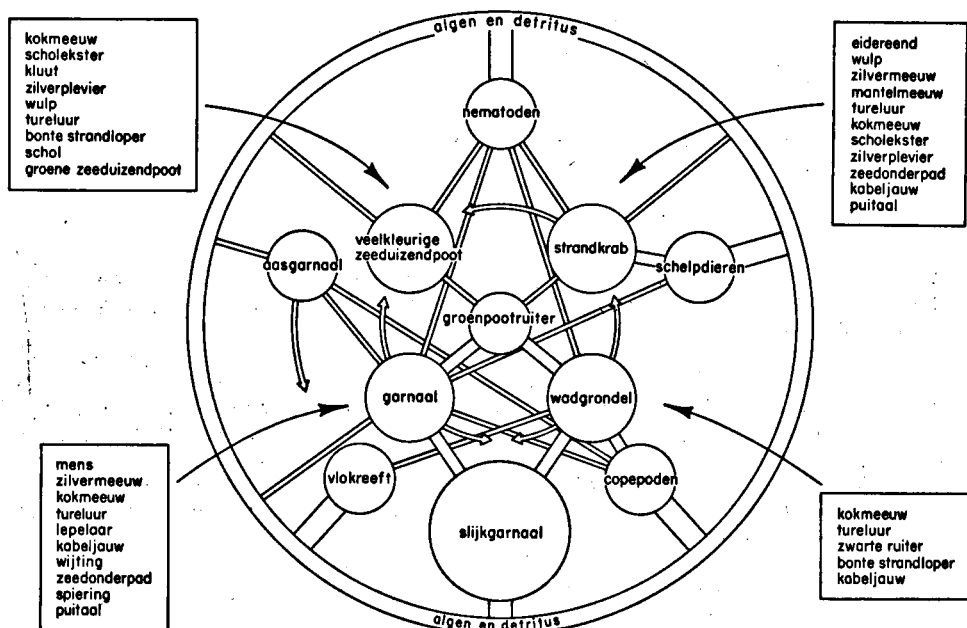
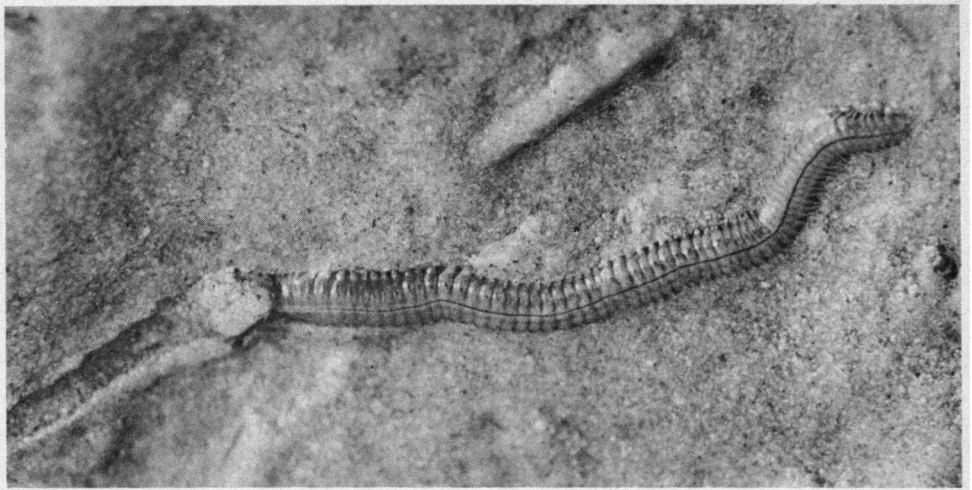


Fig. 2 Voedsel en voedselrelaties van de Groenpootruiter tijdens zijn verblijf in de Waddenzee

goede ontwikkeling van de stand van de jonge Kabeljauw (*Gadus morhua*) door predatie van deze op de Garnaal de commerciële vangst van de laatste met 60 % terugloopt. Ook binnen het web komen dit soort relaties voor. De twee belangrijkste prooidieren, Garnaal en Wadgrondel, blijken niet alleen voor een deel op het zelfde voedsel te zijn aangewezen, maar grote exemplaren van de ene soort eten de kleinere van de andere wederzijds op. Door Kühl (1972) is gevonden dat als door hydrografische omstandigheden de jongen van de ene soort een paar weken eerder op het wad verschijnen dan de jongen van de andere soort dit de omvang van de populatie van de later komende soort nadelig kan beïnvloeden. Doorgaans komen de jongen echter vrijwel gelijktijdig.

Veel van dit soort interacties is nog volkomen onbekend en zeker niet gekwantificeerd. Het voedsel van vele evertebraten is evenals hun biologie en populatiedynamica nog nauwelijks onderzocht. Het lijkt er echter op dat, ondanks allerlei interactie tussen de prooi-soorten, de voedselvoorziening voor de toppredatoren



De Veelkleurige Zeedulzendpoot, *Nerela diversicolor*, haalt zijn voedsel grotendeels van het wadoppervlak. Om het risico van vogelpredatie te verkleinen houden zij daarbij een deel van hun lichaam in hun hol.

in het algemeen door verschuivingen binnen het voedselpakket gewaarborgd wordt. Zo aten de Groenpootruiters in de jaren 1963 en 1964, toen de Wadgrondel (*Pomatoschistus microps*) op het Nederlandse wad door de strenge winter van 1962/63 ontbrak, bijna uitsluitend Garnalen, die toen juist zeer talrijk waren. Ook voor de mens blijkt dit principe te werken. In de jaren dat de vangst van consumptiegarnalen met 60 % achteruit ging, nam de vangst van Kabeljauw met een factor 3-7 toe (Boddeke & Daan 1971, Boddeke 1972). Dynamische processen spelen in de ecologie een grote rol. Consumptie is hier niet hetzelfde als potverteren.

De energiestroom

De energie voor alle biologische processen is afkomstig van de zon. Het zijn de planten, die deze energie direct benutten om van eenvoudige anorganische verbindingen meer complexe, energierijke organische stoffen te maken. Men noemt de planten dan ook primaire producenten. Zij vormen het begin van een voedselketen. Herbivore dieren maken van plantaardig materiaal op hun beurt vlees. Deze dieren zijn de secundaire producenten. Zij kunnen op hun beurt weer worden verorberd door carnivore dieren, de tertiaire producenten, want ook zij maken weer vlees, enz. Men spreekt van het eerste, tweede, derde enz. trophische niveau als men respectievelijk de primaire, secundaire of tertiaire producenten als groep samen neemt. Aan het einde van deze voedselketen staan de topcarnivoren, hun vleesproductie is vergeleken met hun voedselopname te verwaarlozen. Zij gebruiken na een korte groeifase vrijwel alle opgenomen stoffen voor het vrijmaken van energie voor hun levensprocessen. Planten en dieren die niet zijn gegeten of slechts gedeeltelijk zijn gebruikt in de voedselketen worden uiteindelijk afgebroken tot anorganische stoffen door de decomposers (bacteriën, schimmels enz.). Hierbij gaat uiteindelijk alle nog aanwezige chemische energie als warmte verloren, maar komen de voor nieuwe plantenproductie noodzakelijke anorganische componenten weer vrij.

Zoals aan de hand van het eerder gegeven voedselweb rond de Groenpootruiter kan worden afgeleid, is het geheel van voedselrelaties echter uitermate ingewikkeld, vooral door allerlei interacties tussen diverse producenten, die zich in de praktijk vrijwel nooit voor 100 % op slechts één trophisch niveau voeden. Om het geheel ook maar enigszins overzichtelijk te houden zijn grove schematiseringen noodzakelijk. Relatief het simpelst te analyseren is de productie van materiaal door de primaire producenten en de consumptie door de laatste trap van de consumenten. Zij zullen voor het Nederlandse deel van de Waddenzee meer in detail worden behandeld. De belangrijkste relaties zijn weergegeven in figuur 3.

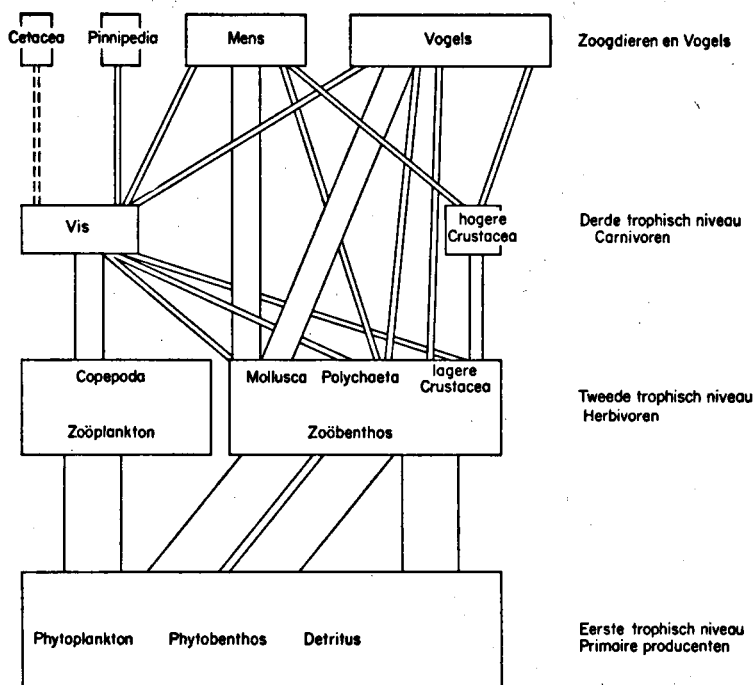


Fig. 3 Sterk vereenvoudigd voedselketen-systeem in de Waddenzee

De zoogdieren en de carnivore vogels van de Waddenzee

In het schema (figuur 3) zijn zij verdeeld in vier groepen. Van de cetacea waren er veertig jaar geleden nog twee soorten algemeen: de Tuimelaar (*Tursiops truncatus*) en de Bruinvis (*Phocaena phocaena*). De Tuimelaar verdween tegen het einde van de dertiger jaren gelijk met zijn voedsel, de Zuiderzee-haring, die zich door afdamming van een belangrijk deel van haar gebied, de Zuiderzee, hier niet meer kon voortplanten. De Bruinvis verdween in het begin van de zestiger jaren; de oorzaak is niet precies bekend, maar dat het geweten kan worden aan de activiteiten van de mens lijkt wel zeker. Cetacea zijn in het schema dus alleen van historisch belang. Van de Pinnipedia is er slechts één soort: het is de Zeehond (*Phoca vitulina*). Het aantal Zeehonden gaat de laatste jaren zo sterk achteruit, dat hun rol in het geheel belangrijk is verkleind. Hun visconsumptie kan worden geschat op 425 ton vers gewicht per jaar (P. J. H. Reijnders, NIOZ, pers. med.) wat overeenkomt met $0,6 \times 10^9$ Kcal.

De mens oogst uit de Nederlandse Waddenzee voornamelijk Mosselen (*Mytilus edulis*), waarvan door het overbrengen van jonge dieren naar gunstige plaatsen de opgroei wordt versneld. Voorts is er enige visserij op andere mollusken, voornamelijk Kokkels (*Cardium edule*), ook wel op Wulk (*Buccinum undatum*) en Ali-kruuk (*Littorina littorea*), op Garnalen (*Crangon crangon*) en vis: Paling (*Anguilla anguilla*), Tong (*Solea solea*), Spiering (*Osmerus eperlanus*) en Bot (*Platichthys flesus*). Ook worden massa's borstelwormen — Zeeper (*Arenicola marina*) en Zager of Groene Zeeduizendpoot (*Nereis virens*) — verzameld voor de sportvisserij, die voornamelijk elders langs de kust wordt uitgeoefend. Het door de mens direct uit de Waddenzee gehaalde materiaal staat samengevat in tabel 2. Hierin is uiteraard niet begrepen de in de Noordzee gevangen hoeveelheden van soorten die een deel van hun groei in de Nederlandse Waddenzee hebben doorgemaakt. In de Noordzee worden jaarlijks de volgende hoeveelheden gevangen van dieren, die een deel van hun jeugd in de Waddenzee hebben doorgebracht: Gar-naal 8 x, Tong 5 x, Schol 32 x en Haring 175 x 10^6 kg versgewicht (Waddencom-missie 1974). Het is nog niet goed bekend welk deel van dit gewicht door voed-selconsumptie in de Waddenzee is gevormd.

De niet in de aanvoercijfers opgenomen vangsten van de sportvisserij en het deel dat buiten de veiling is verkocht wordt geacht van kleine omvang te zijn. De door

de visserij gevangen kleine vis, die weer in zee wordt teruggezet is ook niet geschat. Hiervan gaat wel een aanzienlijke hoeveelheid direct naar de decomposers en is dus voor de voedselketen verloren, maar een ander deel gaat naar de Strandkrabben of is als vogelconsumptie terug te vinden.

Tabel 2 Gemiddelde aanvoer voor de visserij in de Nederlandse Waddenzee.

vis ¹⁾	versgewicht 10 ³ kg	asvrijdrooggewicht ⁵⁾ 10 ³ kg	Calorische waarde ⁵⁾ 10 ⁶ Kcal
crustacea	426	85	554
Garnaal ¹⁾	2 277	424	2 373
mollusken			
Mossel ²⁾	17 493	3 595	18 693
Kokkel ³⁾	471		
Alkruuk en Wulk ¹⁾	10		
wormen ⁴⁾		75	420
Totaal		4 179	22 040

¹⁾ gemiddeld versgewicht over de jaren 1966 t/m 1971 (Waddencommissie 1974)

²⁾ gemiddeld vleesgewicht over de seizoenen 1968/69 - 1973/74 naar opgave van de heer J. Bol, Rijksinstituut voor Visserij Onderzoek

³⁾ vleesgewicht gemiddeld over 1964 - 67 volgens de Jaarcijfers van de visserij; In later jaren is de visserij tijdelijk gestopt, het gemiddelde over 1951 t/m 1960 bedroeg 309 ton.

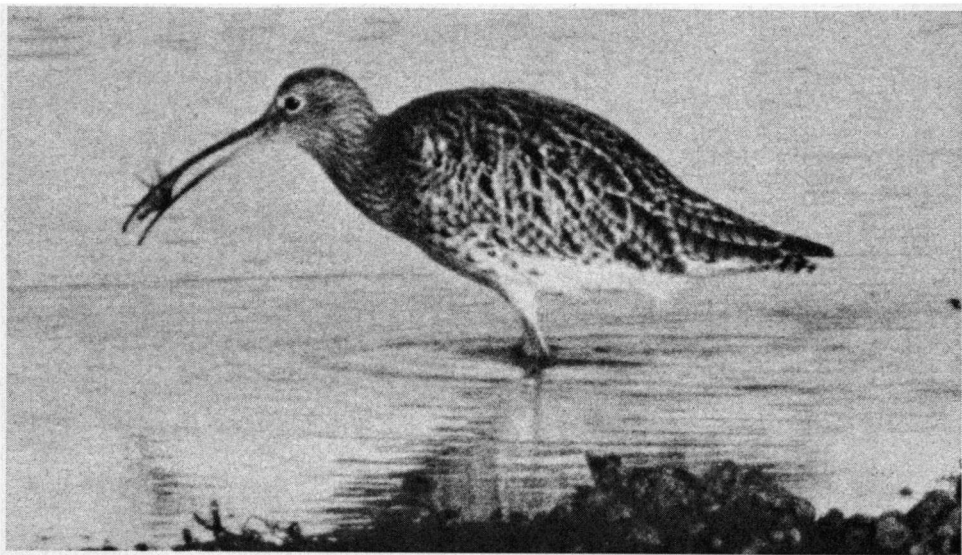
⁴⁾ ruwe schatting van 50 - 100 ton asvrijdrooggewicht (J. J. Beukema, NIOZ, pers. med.)

⁵⁾ asvrijdrooggewicht en calorische waarden berekend naar gemiddelde waarden blijkens bepalingen op het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee

Van de carnivore vogels zijn er 30 soorten waarvan de gemiddelde biomassa een bijdrage van betekenis levert aan de totale gemiddelde vogelbiomassa. Zij kunnen worden verdeeld in drie groepen:

1. de vogels die op het water foerageren en daar ook rusten (duikeenden, zaagbekken, futen),
2. de meeuwen en sterns,
3. de vogels die tijdens laagwater op de droogvallende zeebodem foerageren en tijdens hoogwater op het land komen rusten (steltlopers, Bergeend).

Het gemiddelde jaarlijkse aantal van de soorten uit groep 1 en 2 werd bepaald aan de hand van tellingen die over een aantal jaren zijn verricht vanaf een schip en vanuit de lucht. Het gemiddelde aantal van de derde groep werd in overleg met de heer J. B. Hulscher (Zoöl. Lab., Haren) berekend aan de hand van gegevens over de variatie gedurende het jaar op enkele plaatsen (Mörzer Bruijns & Braaksma 1954, Rooth 1960, Braaksma en Timmerman 1969), enkele tellingen over het gehele gebied (Rooth 1966, Spaans 1967, Boere & Zegers 1974) en



De Wulp zoekt op de mosselbanken bij voorkeur de Strandkrab, *Carcinus maenas*

enkele speciale studies betreffende de Zilvermeeuw (Spaans 1971), de Kluut (Tjallingii 1969) en de Scholekster (Hulscher 1971).

Aan de hand van eigen bepalingen en literatuur-opgaven over het gemiddelde gewicht van deze soorten werd de gemiddelde biomassa bepaald. De uitkomsten zijn samengevat in tabel 3. Wat de biomassa betreft zijn de Eidereend, de Scholekster en de Wulp de belangrijkste wadvogels. Alle soorten zijn min of meer gespecialiseerd op één of meer prooidiergroepen of prooidiersoorten. De belangrijkste groepen prooidieren zijn de schelpdieren, de schaaldieren, de borstelwormen en de vissen (respectievelijk mollusca, crustacea, polychaeta en pisces in de tabel). Door van iedere vogelsoort na te gaan welke de belangrijkste prooiën zijn, kan worden berekend welk percentage van de vogelbiomassa op een prooidiergroep is aangewezen (tabel 4). Samenvattend kan worden gesteld dat de carnivore vogels van de Nederlandse Waddenzee globaal een jaargemiddelde hebben van 550.000 individuen met een gemiddeld gewicht van 621 gram. Deze 'gemiddelde' vogels voeden zich voor ongeveer 72% met mollusken, 12% met kreeftachtigen, 10% met vissen en 6% met wormen.

De belangrijkste vraag is nu hoeveel deze vogels eten. Tot dusver is dit slechts van enkele van onze soorten bepaald. De voedselopname vertoont echter een duidelijke relatie met het lichaamsgewicht. Aan de hand van eigen ongepubliceer-

Tabel 3 Gemiddeld aantal en biomassa van de carnivore vogels in de Nederlandse Waddenzee.

1. Duikeenden enz.

	aantal	biomassa in kg
Eidereend	63 000	140 175
Zwarte Zeeëend	8 000	8 400
Middelste Zaagbek	3 900	4 387
Toppereend	4 500	4 050
Grote Zaagbek	2 300	3 738
Brilduiker	1 800	1 485
Fuut	1 000	1 125
Grote Zeeëend	250	350
IJseend	250	175

2. Meeuwen en sterns

Zilvermeeuw	20 000	20 000
Kokmeeuw	35 000	9 100
Stormmeeuw	10 000	4 200
Grote Mantelmeeuw	1 500	2 250
Grote Stern	1 500	375
Visdief	2 000	270
Noordse Stern	500	55

3. Steltlopers enz.

Scholekster	124 000	62 000
Wulp	42 000	33 600
Wilde Eend	10 000	11 000
Bergeend	10 000	10 500
Kanoetstrandloper	60 000	7 200
Rosse Grutto	20 000	5 400
Bonte Strandloper	100 000	5 000
Kluut	7 000	2 520
Tureluur	10 000	1 300
Zilverplevier	1 500	300
Steenloper	3 000	261
Groenpootruiter	1 000	175
Bontbekplevier	2 000	120
Zwarte Ruiter	500	70

Subtotalen	gemiddeld aantal	biomassa in kg	uit beide vorige kolommen berekend gemidd. gewicht in grammen
1. Duikeenden enz.	85 000	163 885	1 928
2. Meeuwen en sterns	70 500	36 250	514
3. Steltlopers enz.	391 000	139 446	357
Alle carnivore vogels samen	546 500	339 581	621

Tabel 4 Percentage van de vogelbiomassa dat zich voedt met de vermelde prooigroepen, alsmede de berekende jaarconsumptie.

groep	polychaeta	crustacea	mollusca	pisces	Totaal
1. Duikeenden enz.	0,1	6,4	87,9	5,6	
2. Meeuwen en sterns	2,0	14,4	18,0	65,6	
3. Steltlopers enz.	13,2	18,0	68,4	0,4	
alle soorten	6	12	72	10	100%
consumptie x 10 ⁹ Kcal	3	6	38	5	52
consumptie x 10 ⁶ kg					
asvrijdroog	0,5	1,1	7,2	0,8	10

de gegevens betreffende voedselopname van de Kokmeeuw (0,58 Kcal/gram vogel/per dag) en de Eidereend (0,33 Kcal/gram vogel/per dag) kan de voedselbehoefte van vogels met een tussenliggend gewicht worden geschat. Deze schattingen komen voor een vogel als de Scholekster goed overeen met wat door Brown & O'Conner (1974) in Ierland is gevonden. Voor de 'gemiddelde' vogel van 641 gram kan op deze manier een bruto opname van 260 Kcal per dag worden aangenomen. De jaarlijkse bruto opname van de carnivore vogels in de Nederlandse Waddenzee kan worden gesteld op $365 \times 550.000 \times 260 \text{ Kcal} = 52 \times 10^9 \text{ Kcal}$. Verdeeld over de verschillende prooigroepen en teruggerekend op asvrij drooggewicht wordt de verdeling zoals is weergegeven onderin tabel 4.

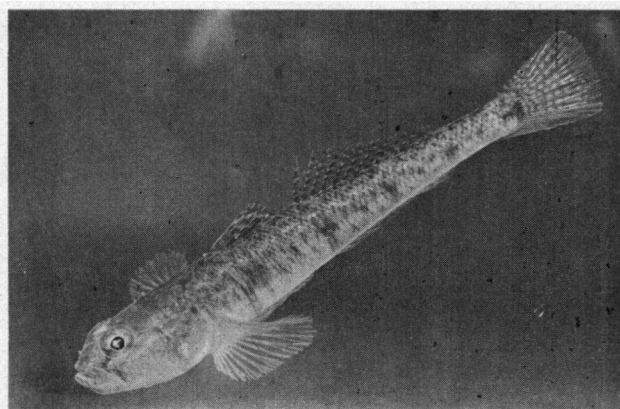
De totale consumptie van de warmbloedigen, met name zeehond, mens en vogels, kan derhalve gesteld worden op $(0,6 + 22 + 52) \times 10^9 \text{ Kcal}$ of $14 \times 10^6 \text{ kg}$ asvrij drooggewicht. Dit geeft omgerekend op het gehele gebied van 2600 km² een consumptie per m² per jaar van 28,6 Kcal of 5,5 gram asvrij drooggewicht vlees. Door de vogels wordt hiervan 19,9 Kcal of 3,7 gram asvrij droog genomen.

Concurrentie tussen dier en mens

Tienduizenden jaren, en vermoedelijk veel langer, hebben vogels en zeezoogdieren gebruik gemaakt van de voedselbronnen in waddenzeeën langs de West-europese kust. Blijkens opgravingen en terpvondsten begon de mens pas één tot tweeduizend jaar geleden enig voedsel aan het wad te onttrekken, maar de totale hoeveelheid zal lange tijd te verwaarlozen zijn geweest. Pas zeer recentelijk bereikte de exploitatie de huidige omvang. Toch is er ook thans van directe concurrentie nauwelijks sprake. Wat de mens onttrekt, zijn in hoofdzaak de door de vogels niet geliefde grote vissoorten, dieper levende garnalen, grote mossels of in overvloed aanwezige wormen. Als zodanig heeft de mens zich als predator goed ingepast.

Alleen bij de kokkelvisserij is er sprake van directe concurrentie met de vogels. Mens en vogels halen de Kokkels (*Cardium edule*) op de zelfde plaatsen uit het wad en gebruiken het zelfde formaat. Gelet op de moeilijkheden van de mechanische kokkelvisserij, die door natuurlijke fluctuaties in het bestand vaak weinig rendabel is, zou de vangst van Kokkels in het belang van de vogels beter kunnen worden beëindigd.

De Zeegrondel, *Gobius minutus*, is een van de talrijkst voorkomende vissoorten in de Waddenzee. De dieren worden slechts 6-8 cm lang en zijn commercieel voor de mens van geen belang, maar voor grotere vissoorten en voor de vogels vormen zij een belangrijk voedsel.

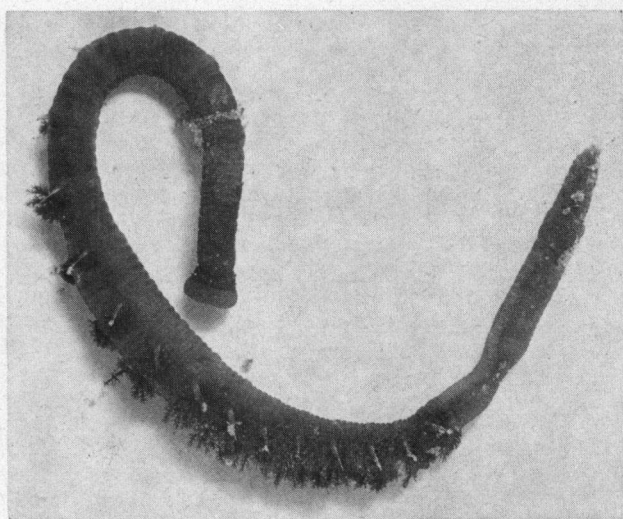


Op de details van de concurrentie tussen mens en dier, waarbij vooral populatiedynamische aspecten een rol spelen zal hier niet nader worden ingegaan. Op één aspect dient echter nog wel te worden gewezen. Als nieuwe predator werkt de mens op het wad weinig efficiënt. Wat dit betreft kan hij niet tippen aan de oude predatoren, die geen potentiële prooien ongebruikt vernietigen, en van de bemachtigde prooi zoveel calorieën efficiënt gebruiken als fysiologisch maar mogelijk is. Bij de vangst van vis en garnaal door de mens wordt globaal de helft van de opgehaalde biomassa als te klein van stuk of als niet-marktwaardige soort dood of stervend in zee teruggestort. Van de aan land gebrachte vissen wordt vervolgens ongeveer de helft als afval weggeworpen. Ook van de gevangen garnalen wordt maar een deel van de calorieën gebruikt.

Bij het verzamelen van wormen (polychaeta) op het wad worden vele andere dieren gelijktijdig vernietigd. Bij het zoeken naar Zagers of Groene Zeeduizendpoten (*Nereis virens*) gaat meer dan het tienvoud aan molluskenvlees verloren dan er uiteindelijk als wormenvlees wordt afgevoerd. Ook bij de mechanische vangst van mosselen gaat een opmerkelijk groot percentage van de biomassa door schelpbreuk verloren. De conclusie moet dan ook zijn dat de mens als weinig subtiele predator aanmerkelijk meer aan de voedselketen onttrekt, mogelijk het dubbele, dan hetgeen in tabel 2 staat aangegeven. Tevens zal het aan de mens als predator ten goede vallende deel door slecht gebruik nog iets lager zijn dan de tabel aangeeft.

De Zeepler, *Arenicola marina*, vormt een belangrijk voedsel voor Rosse Grutto, Wulp en andere vogels. Zij worden door de mens gebruikt als aas voor de sportvisserij.

Deze wormen leven tot 20-30 cm diep in het wad. Hun karakteristieke uitwerpselen-hoopjes bestaan uit zand dat aan de oppervlakte wordt gedeponneerd. Doordat ongeveer eenmaal per uur de darm wordt geleegd krijgt het wadoppervlak tijdens laagwater na enige tijd een bobbelig oppervlak.



Een tweede belangrijk verschil tussen de mens als predator en de reeds van oudsher aanwezige warmbloedige predatoren is dat deze laatsten de energie die er nodig is om het voedsel in de Waddenzee te verzamelen uit dit voedsel zelf verkrijgen. De mens daarentegen gebruikt tegenwoordig om zijn voedsel te vangen voornamelijk fossiele energie.

Er zijn 78 mosselvaartuigen op de Waddenzee werkzaam; zij gebruiken voor de vangst en de afvoer van hun producten gemiddeld 46.500 kg stookolie per jaar. Verder zijn er 40 specifieke waddenkotters en 24 vaartuigen, die 1/3 tot 1/2 van de tijd op het wad vissen. Stel 50 kleine kotters met een gemiddeld verbruik van 7400 kg olie per jaar. Bij een waarde van 9700 Kcal per kg olie is het totale verbruik 35×10^9 , respectievelijk 4×10^9 Kcal is samen 39×10^9 Kcal. De totale opbrengst van de visserij is, zoals eerder werd berekend, slechts 22×10^9 Kcal. Als er alleen op de calorische opbrengst wordt gelet, werkt de mens dus tegenwoordig met groot verlies. Hij werpt een Kabeljauw uit om een Spiering te vangen!

De primaire produktie

In tegenstelling tot de situatie op het land wordt de primaire produktie in zee vrijwel uitsluitend geleverd door microscopisch kleine planten, ééncellige algen,



De Noordse Stern eet veel crustacea, zoals de Strandkrab, *Carcinus maenas*

voornamelijk diatomeeën en flagellaten, met een kleine biomassa, maar met een grote produktie van nieuw materiaal. In een kustgebied komen daarbij nog grote meercellige algen en op zacht substraat ook nog Zeegrassen.

Het Grote Zeegras (*Zostera marina*) is in de Nederlandse Waddenzee in de dertiger jaren door een ziekte verdwenen en kon zich door verhoging van de stroomsnelheden ten gevolge van de afsluiting van de Zuiderzee later niet meer vestigen. Tot in de dertiger jaren werd Zeegras door de mens in grote hoeveelheden geoogst voor isolatiemateriaal, matrasvulling en vroeger ook wel voor het maken van dijken. Het totale bestand van het Kleine Zeegras (*Zostera noltii*) is dermate klein dat het geen rol speelt in de primaire produktie in het gebied. De hogere algen, voornamelijk Fucacea die langs dijkgedeelten en ook plaatselijk wel op mosselbanken voorkomen, spelen ook geen rol van betekenis. Hier en daar komen grotere velden semi-pelagische wieren tot ontwikkeling: Enteromorpha, Ulva, Cladophora en ook wel Ectocarpales. Hun invloed is plaatselijk wel van betekenis, maar voor de totale produktie in het gebied lijkt hun rol gering.

De produktie van de planktonische algen is onderzocht door Postma & Rommets (1970) en Cadée & Hegeman (1974a) met de ^{14}C -methode, waarmee een jaarproduktie van ongeveer 100-120 g C/m²/jaar werd vastgesteld. Tijdens laagwater valt de helft van het gebied droog en op deze plaatsen is dan geen plankton meer aanwezig. Een deel van de tijd is er op de platen ook zo weinig water dat de planktonlaag te dun is om de volle produktie te bereiken. Dit wordt echter ruimschoots gecompenseerd door de produktie van op de bodem op en tussen de zandkorrels levende micro-algen. Cadée & Hegeman (1974b) vonden op de wadplaten een produktie van ongeveer 100 g C/m²/jaar door de benthische flora, aangevuld met ongeveer 20 g C/m²/jaar door het plankton. Gemiddeld over het gehele gebied zal de primaire produktie dus ongeveer 110 g C/m²/jaar zijn. Dit komt overeen met ongeveer 275 gram droge organische stof.

Doordat de Waddenzee dank zij het getij als een val voor organisch materiaal uit de Noordzee werkt, is er daarenboven nog 600 gram organisch materiaal per m² extra beschikbaar (Jonge & Postma 1974). Dit was in 1950 nog slechts 200 gram (Postma 1954). Vermoedelijk door verrijking van de Rijn met voedingsstoffen is de totale produktie in de strook langs de Nederlandse Noordzeekust vergroot. In totaal is in de Waddenzee per m² per jaar dus netto voor consumptie door de primaire consumenten beschikbaar 275 gram autochtoon en 600 gram allochtoon geproduceerd organisch materiaal. In de Noordzee is de produktie langs de Nederlandse kust ongeveer 250 gram (W. W. C. Gieskes NIOZ, pers. med.) en op de open zee 220-225 gram (Steele & Baird 1961; Gieskes, pers. med.). Voor de oceaan wordt een getal van 125 gram per m² per jaar aangehouden (Ryther 1969).

Vergelijking van de voor de dierenwereld beschikbare hoeveelheid organische stof in de reeks van Oceaan naar Waddenzee geeft een verhouding van 1 : 1,8 : 2,4 : 7. Dit is een zelfde trend als gevonden werd bij de vogels (tabel 1), maar hier zijn de verschillen belangrijk groter 1 : 34 : 110 : 2160. Er moet dus naast verschillen in primaire produktie nog een belangrijke factor zijn die deze trend versterkt. Door Ryther (1969) is erop gewezen dat naast verschillen in primaire produktie ook verschillen in lengte van de voedselketen bepalend kunnen zijn voor de mogelijkheden van de topcarnivoren. Derhalve zal ook dit in onze beschouwing moeten worden betrokken.

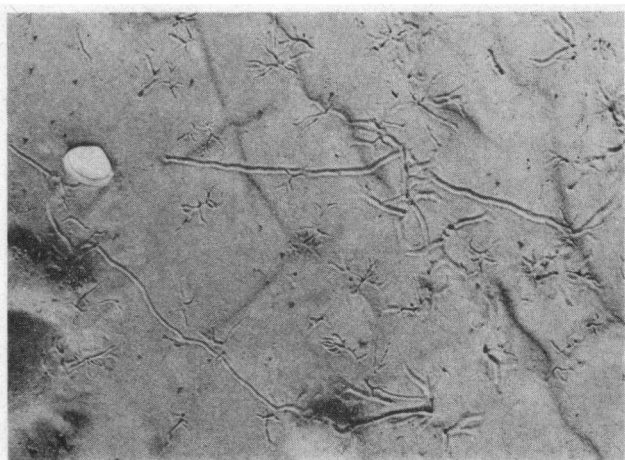
De lengte van de voedselketen

Van de vogels die hun voedsel uit de Waddenzee betrekken, zijn alleen de Rotgans (*Branta bernicla*) en de Smient (*Anas penelope*) herbivoren. Samen vormen zij ongeveer 4% van de gemiddelde totale vogelbiomassa. Vogels die hun voedsel grotendeels uit de kweldervegetatie halen, zijn hier nergens meegerekend. Van de resterende 96%, de carnivoren, eet ongeveer 80% primaire consumenten en 15% secundaire consumenten, waartoe hier naast de vissen ook gedeeltelijk carnivore evertebraten als Garnaal, Strandkrab, Zeeduizendpoot en de worm Nephthys worden gerekend. De voedselketen omvat dus gemiddeld nauwelijks meer dan één schakel tussen de primaire producenten en de vogels.

Op de Noordzee is de voedselketen langer. Daar zijn geen herbivore vogelsoorten en het voedsel van de vogels wordt voornamelijk gevormd door vissen en hogere crustacea. Hier zijn dus twee schakels tussen het fytoplankton en de topcarnivoren. Het voedsel van de vogels, die op de oceaan leven, is minder goed bekend. Litteratuurgegevens duiden erop dat hier naast vissen en hogere crustacea vooral ook cephalopoda (inktvissen) belangrijk zijn. Daar cephalopoda zich grotendeels voeden met vissen en hogere crustacea betekent dit dat de voedselketen hier gemiddeld 2½ schakel tussen fytoplankton en topcarnivoren omvat en waarschijnlijk meer. Het fytoplankton op de oceaan bestaat namelijk vooral uit zeer kleine nannoplanktonsoorten, die gegeten worden door micro-zoöplankton, waarmee de gebruikelijke planktonische copepoda zich voeden, omdat het fytoplankton voor deze organismen te klein is. Hierdoor is er in het algemeen nog een extra schakel in de voedselketen op de oceaan, zodat de afstand tussen primaire producenten en vogels daar door 3 à 4 schakels overbrugd moet worden. Hoe langer deze weg is, hoe minder efficiënt dit is voor de laatste consumenten in de keten.

De efficiëntie

De produktie van dierlijke biomassa gaat altijd ten koste van het lagere trophische niveau. Daarbij is veel meer voedsel nodig dan er aan vlees wordt geproduceerd. In de eerste plaats kan niet alles van het gevangen voedsel worden verteerd, een deel wordt direct als faeces uitgescheiden. Vervolgens kan niet al het



De karakteristieke stervormige vertakte sporen van de Veelkleurige Zeeduizendpoot, *Nereis diversicolor*

verteerde voedsel worden gemetaboliseerd en dat deel wordt bijvoorbeeld als urine afgevoerd.

De belangrijkste verliesfactor is echter het gebruik van energie om werk te verrichten, bijvoorbeeld voor het vangen, eten en verteren van voedsel. Uiteindelijk wordt deze energie in warmte omgezet. Wat er dan nog overblijft kan worden gebruikt voor eigen groei en voor de groei van voortplantingsprodukten, voor de vorming van nieuw weefsel dus.

Een beeld van de efficiëntie, waarmee de omzetting van organisch materiaal voor een vogel verloopt, geeft tabel 5, waarin dit voor de Kokmeeuw is weergegeven.

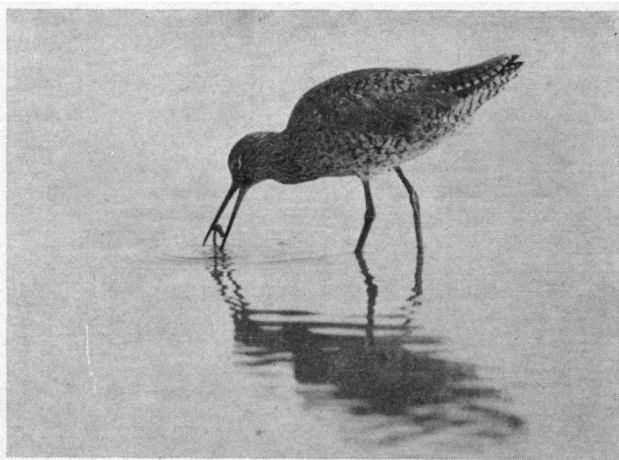
Tabel 5 Bruto voedselopname en groei van de Kokmeeuw (*Larus ridibundus*)

maand	1	2	3	4	tot max. ong. 360 mnd
voedsel in grammen	3 200	4 300	4 300	4 300	enz.
groei in grammen	228	0	0	0	enz.
energiecoëfficiënt K_1	7,1	0	0	0	enz.

Energiecoëfficiënt gedurende de eerste levensmaand:

dag	0-3	4-6	7-9	10-12	13-15	16-18	19-21	22-24	25-27	28-30
K_1	23,0	16,4	14,0	11,5	9,0	8,0	5,4	4,0	1,2	0,5

Het geboortegewicht is 25 gram en het gewicht van de volgroeide vogel ongeveer 250 gram. Dit gewicht wordt in ongeveer 30 dagen bereikt en blijft daarna het gehele verdere leven min of meer constant. De gewichtstoename bedraagt over de gehele groeiperiode gerekend 7,1% van het gewicht van het opgenomen voedsel.



De Tureluur eet graag de
Veelkleurige Zeeduilzendpoot,
Nereis diversicolor, uit het slik
tussen de mosselbanken

Al het voedsel dat later wordt gebruikt leidt niet tot verdere groei. Produktie in de vorm van eieren is te verwaarlozen. In de groeiperiode blijkt de energie-coëfficiënt ($K_1 = \frac{\text{gewichtstoename} \times 100}{\text{gewicht van het voedsel}}$) van 23 in het begin geleidelijk tot 0 te

minderen (Swennen ongepubl.).

De energie-coëfficiënt van koudbloedige dieren zoals vissen en evertbraten is doorgaans aanzienlijk groter. Bovendien sterven vele soorten kort nadat zij volgroeid zijn. Goerke (1971b) geeft voor de Groene Zeeduilzendpoot (*Nereis virens*) waarden die van 50 aflopen tot 35%, wat tamelijk hoog is vergeleken met de reeks waarden tussen 10 en 30 voor uiteenlopende evertbraten en vissen volgens de samenvatting van litteratuurgegevens door Welch (1968).

Uiteraard kan de totale efficiëntie tussen de trophische niveaus niet hoger zijn dan die van de afzonderlijke soorten. Een ecologische efficiëntie van 10%, dat wil zeggen 90% verlies naar iedere volgende schakel, werd als vuistregel gegeven door Slobodkin (1960). Deze 10% wordt voor visserij-berekeningen vaak gebruikt.

Een werkelijke bepaling stuit in het veld op vele praktische moeilijkheden. Bij een onderzoek van planktongemeenschappen in de Zwarte Zee komen Pepita et al (1970) tot veel hogere waarden, gemiddeld 30% per schakel in de bathyplanktongemeenschap. Het onderzoek bestrijkt echter maar een korte periode.

Uit de hierboven genoemde aflopende groeicoëfficiënten van Kokmeeuw en Zee-duizendpoot blijkt dat voor de bepaling van de ecologische coëfficiënt een minimumperiode van een jaar nodig is om het effect van een kortdurende grote efficiëntie door een geboortegolf van een talrijk voorkomend organisme te ontlopen. Het ongunstige effect van een langere voedselketen kan wat betreft het voedselaanbod voor de toppredatoren (mens, vogel, enz.) worden geïllustreerd met de cijfers in tabel 6. Hierin wordt voor een zelfde primaire produktie bij een efficiëntie van 10% de beschikbare hoeveelheid energie in de volgende schakels aangegeven.

Tabel 6 Effect van een langere voedselketen op het aanbod van voedsel voor vogels bij een gelijke primaire produktie en een veronderstelde ecologische efficiëntie van 10%.

Trophic levels	niveau waaruit de vogels hun voedsel betrekken		
	in		
carnivoren 3	oceaan		
carnivoren 2	1	Noordzee	
carnivoren 1	10	10	Waddenzee
herbivoren	100	100	100
primaire producenten	1000	1000	1000

Terwille van de eenvoud is hier een gelijke efficiëntie tussen de opeenvolgende schakels gehanteerd. De cijfers worden uitsluitend als voorbeeld gebruikt en vertegenwoordigen geen gevonden waarden. Duidelijk is te zien dat de toppredatoren in de Waddenzee wat betreft hun voedselaanbod veel gunstiger af zijn dan in de Noordzee of in de Atlantische Oceaan. Zij kunnen zo vroeg in de voedselketen opereren door de bijzondere eigenschappen van de bodemfauna. Deze bodemdieren behoeven weinig energie in verplaatsingen te verliezen en kunnen een grote omvang bereiken doordat hun voedsel ten dele door de dynamiek van het getij wordt aangevoerd en ten dele direct op het substraat zelf groeit.

Eerder is gesteld dat het aanbod van primaire produkten en detritus in de Waddenzee enkele malen hoger is dan in de Noordzee en de oceaan, zodat beide factoren (- de verschillen in lengte van de voedselketen en de verschillen in primaire produktie -) elkaar versterken. De algengroei op de bodem vervalt in het iets diepere water in de kustzone van de Noordzee, waar uitsluitend de getijstroom het benthos nog direct van primair geproduceerd voedsel voorziet. In open zee komt de primaire produktie niet langer direct ten goede aan het benthos, maar vrijwel uitsluitend aan het zoöplankton. De meeste vertegenwoordigers van het zoöplankton zijn te klein om direct als voedsel voor toppredatoren te dienen en hierdoor wordt de voedselketen verlengd.

Er is een derde factor, die eveneens in de zelfde richting bijdraagt tot de grotere vogelrijkdom van wad- en kustgebieden. De biomassa van potentiële prooidieren bestaat op het wad grotendeels uit voor vogels hanteerbare eenheden (voornamelijk kleine of jonge vis, kleinere crustacea enz.). Op open zee daarentegen bestaat de biomassa overwegend uit eenheden die veel te klein of veel te groot zijn om door vogels te worden gevangen of verwerkt.

Ten slotte is er nog een vierde factor van belang. De per oppervlakte eenheid aanwezige biomassa is in de Waddenzee vrijwel geheel gecomprimeerd in een hoogstens enkele decimeters diepe kolom in en op de bodem. Langs de kusten van de Noordzee speelt het benthos zoals eerder werd vermeld nog maar een kleine rol, en verder in zee in het geheel geen rol. Hier is de biomassa verdeeld over een waterkolom van 20-200 meter en in de oceaan over een hoogte van 200-3000 meter. Deze verdunningsfactor maakt dat het opsporen van de aanwezige prooiën daar zeer tijd- en energieverslindend is.

**De Grote Stern eet kleine vis.
De Zandspijring, *Ammodytes lancea*, die hier wordt aan-
gevoerd vormt in het Wadden-
gebied de belangrijkste prooi-
soort.**



Samenvatting

Een aantal vogelsoorten heeft zich ter exploitatie van het daar aanwezige voedsel aangepast aan het leven op zee. Het aantal vogel-individueen per oppervlakte-eenheid is het grootst in de zeegebieden waar het meeste voedsel wordt geproduceerd. Het waddengebied is zo'n productief gebied. Voorbeelden worden gegeven van de produktiviteit, de voedselketens en de voedselconsumptie door warmbloedigen in de Nederlandse Waddenzee. De totale oogst aan vlees door mens, zeehond en vogels samen, wordt berekend op 74 miljard Kcal of 14 miljoen kg asvrij drooggewicht per jaar. De vogels nemen hiervan het grootste deel.

De mens is als predator een nieuwkomer. Hij werkt momenteel weinig efficiënt en vernietigt bij het vangen van voedsel nog meer dan hij uiteindelijk als consumptie onttrekt. Daarbij gebruikt de 'moderne' mens tegenwoordig 39 miljard Kcal aan fossiele brandstof voor zijn vissersschepen om 22 miljard Kcal aan vlees te oogsten, zodat zijn activiteiten hem energetisch geen winst opleveren.

De grote vogelrijkdom van de Waddenzee ten opzichte van andere zeegebieden is mogelijk door een viertal elkaar versterkende factoren:

1. er is een relatief grote primaire produktie (275 gram organische stof) die nog belangrijk wordt aangevuld met (600 gram) allochtoon geproduceerd materiaal, doordat het gebied door het getij als een fuik voor zwevend materiaal werkt.
2. er is gemiddeld maar één schakel tussen de primaire producenten en de vogels en andere warmbloedigen. Dat is voor op zee een korte, dus efficiënte voedselketen.
3. de door de factoren 1 en 2 grote produktie aan prooidieren bestaat in de Waddenzee voor een groot deel uit voor vogels hanteerbare eenheden.
4. door de geringe diepte van het gebied is de verdunningsfactor voor de per oppervlakte-eenheid aanwezige prooien klein. Dit draagt mede bij tot een relatief geringe onderlinge afstand tussen de prooien, hetgeen economisch foerageren bevordert.

Naschrift

Dit artikel is een bewerking van een voordracht gehouden op 3 december 1974 in Heiligenhafen op de International Conference on the Conservation of Wetlands and Waterfowl. Aan de gegeven getallen moet een zekere relatieve waarde worden toegekend. Het zwakste punt in de gegevens betreft waarschijnlijk de opgave van het gemiddelde aantal vogels. Deze is grotendeels gebaseerd op niet geheel nauwkeurige schattingen en de interpretaties ervan. In grote lijnen zal het hier gestelde echt wel met de werkelijkheid overeenstemmen.

Veel dank ben ik verschuldigd aan de heren P. Duiven, R. Bakker, W. de Bruin, M. Mulder, B. Schrieken en J. Zuidewind voor de hulp bij de bepalingen van de vogelconsumptie, en aan mej. S. M. van der Baan en de heren J. J. Beukema, M. Fonds, W. W. C. Gieskes en J. J. Zijlstra voor het geven van informatie en het leveren van kritiek op een eerdere versie van dit verhaal.

● C. Swennen, Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, postbus 59, Texel

LITTERATUUR:

- Becker, H. B. & K. H. Postuma (1974): Enige voorlopige resultaten van vijf jaar 'Waddenzee-project'. *Visserij* 27 (2): 69 - 79.
- Beukema, J. J. (1974): Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 8: 94 - 107.
- Boddeke, R. (1972): De garnalenstand langs de Nederlandse kust van 1947 tot 1972. *Visserij* 25(3): 189 - 196.
- Boddeke, R. & N. Daan (1971): Waar zijn de garnalen gebleven? *Visserij* 24(6): 323 - 335.
- Boer, P. (1971): Vogeltellingen op de Noordzee in augustus 1970. *Limosa* 44: 23 - 28.
- Boere, G. C. & P. M. Zegers (1974): Wadvogeltelling in het Nederlandse Waddengebied in juli 1972. *Limosa* 47: 23 - 28.
- Braaksmā, S. & A. Timmerman (1969): De Avifauna van het Eems-Dollardgebied. *Limosa* 42: 156 - 177.
- Brown, R. A. & R. J. O'Conner (1974): Some observations on the relationships between Oyster-catchers (*Haematopus ostralegus* L.) and Cockles (*Cardium edule* L.) in Strangford Lough. *The Irish Naturalist' Journal* 18: 73 - 80.
- Buchanan, J. B. & R. M. Warwick (1974): An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 54(1): 197 - 222.
- Cadée, G. C. & J. Hegeman (1974a): Primary production of phytoplankton in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 8: 240 - 259.
- Cadée, G. C. & J. Hegeman (1974b): Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 8: 260 - 291.
- Fonds, M. (1973): Sand gobies in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 6: 417 - 478.
- Goerke, H. (1971a): Die Ernährungswelse der Nereis-Arten (Polychaeta, Nereidae) der deutschen Küsten. Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven 13: 1 - 50.
- Goerke, H. (1971b): Nahrungsaufnahme, Nahrungsausnutzung und Wachstum von *Nereis virens* (Polychaeta, Nereidae). Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven 13: 51 - 78.
- Healy, M. C. (1972): On the population ecology of the common goby in the Ythan estuary. *Journal of Natural History* 6: 133 - 145.
- Hulscher, J. B. (1971): De Scholekster en de Waddenzee. *Waddenbulletin* 6(2): 9 - 13.
- Jespersen, P. (1929): On the frequency of birds over the high Atlantic Ocean. *Verhandlungen 6 Internationalen Ornithologischen Kongress Kopenhagen*: 163 - 172.
- Jong, V. N. de & H. Postma (1974): Phosphorus compounds in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 8: 139 - 153.
- Kühl, H. (1972): Hydrography and Biology of the Elbe Estuary. *Oceanography and Marine Biology*, an annual review 10: 225 - 309.
- McIntyre, A. D. (1961): Quantitative differences in the fauna of boreal mud associations. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 41: 599 - 616.
- Mörzer Brujns, M. F. & S. Braaksmā (1954): Vogeltellingen in het staatsnatuurreserveat Boschplaat van 1951 t/m 1953. *Ardea* 42: 175 - 211.
- Postma, H. (1954): Hydrography of the Dutch Wadden Sea. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 10: 405 - 511.
- Postma, H. & J. W. Rommets (1970): Primary production in the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 4: 470 - 493.
- Rooth, J. (1960): Vogeltellingen op Vlieland van 1953 t/m 1956. *Limosa* 33: 134 - 159.
- Rooth, J. (1966): Vogeltellingen in het gehele Nederlandse Waddengebied augustus 1963. *Limosa* 39: 175 - 181.
- Ropes, J. W. (1968): The feeding habits of the Green Crab *Carcinus maenas* (L.). *Fishery Bulletin of the U.S. Fish and Wildlife Service* 67: 183 - 203.
- Rowe, G. T., P. T. Pollini & S. G. Horner (1974): Benthic biomass estimates from the northwestern Atlantic Ocean and the Northern Gulf of Mexico. *Deep Sea Research* 21: 641 - 650.
- Ryther, J. H. (1969): Photosynthesis and Fish Production in the Sea. *Science* 166: 72 - 78.
- Stobodkin, L. B. (1960): Ecological energy relationships at the population level. *The American Naturalist* 94: 213 - 236.
- Spaans, A. L. (1967): Wadvogeltelling in het gehele Nederlandse Waddengebied in december 1966. *Limosa* 40: 206 - 215.
- Spaans, A. L. (1971): On the feeding ecology of the Herring Gull *Larus argentatus* Pont. in the northern part of the Netherlands. *Ardea* 59: 73 - 188.
- Swennen, C. (1971): Het voedsel van de Groenpootruiter (*Tringa nebularia*) tijdens het verblijf in het Nederlandse waddengebied. *Limosa* 44: 71 - 83.
- Tjallingii, S. T. (1969): Habitatkeuze en -gebruik van de Kluut. Rapport Universiteit Groningen. 127 pag.
- Waddencommissie (1974): Rapport van de Waddenzeecommissie. Advies inzake de principiële mogelijkheden en de voor- en nadelen van inpolderingen in de Waddenzee, uitgebracht door de Commissie Ingesteld bij beschikking van de Minister van Verkeer en Waterstaat en de Minister van Volkshuisvesting en Ruimtelijke Ordening van 22 september 1970, nr. Z 58355.
- Welch, H. E. (1968): Relationships between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic consumers. *Ecology* 49: 755 - 759.
- Zijlstra, J. J. (1972): On the importance of the Waddensea as a nursery area in relation to the conservation of the southern North Sea fishery resources. *Symposia of the Zoological Society of London* 29: 233 - 258.