

All rights reserved

Internal reports are not to be reprinted or cited, it is only allowed by consent of the Netherlands Institute For Sea Research.

printed by  texel

STOFKRINGLOOP EN ENERGIEHUISHOUDING

IN WADBAK ZUID*

door

JACQUELINE VAN DER HOFSTEDE en CHRIS STELDER

INHOUD

1. Summary	1
Samenvatting	1
2. Inleiding	2
3. Materiaal en Methode	5
3.1. Nutriënten en ETS	5
3.2. Bepaling organisch koolstofgehalte	6
3.3. Lichtmetingen	6
3.4. Temperatuur	7
3.5. Zuurstofmetingen	7
3.6. Oppervlakteverhoudingen in de wadbak	8
3.7. ¹⁴ C koolstoffixatie bepaling	8
3.8. Energieopname volgens VON BRÖCKEL (1979)	9
3.9. Consumenten: gehanteerde methodes	9
3.10. Sulfaatreductie	11
4. Resultaten	13
4.1. Fysische en chemische bepalingen in wadbak zuid	13
4.1.1. Nutriënten	13
4.1.2. Het gehalte aan particulier organisch koolstof van het sediment (POC)	16
4.1.3. Het gehalte aan oplosbaar organisch koolstof (DOC) van het interstitiële en bovenstaande water, anorganisch C-gehalte	16
4.1.4. Licht	16
4.1.4.1. Lichtmetingen	16
4.1.4.2. Veranderingen van de lichtintensiteit bij getijde-bewegingen en bij gebruik van zuurstofflesjes	18

* Verslag van een doctoraal onderzoek in de biologie, uitgevoerd in de periode oktober 1979 tot maart 1980 op het NIOZ te Texel, onder leiding van P.A.W.J. de Wilde en B.R. Kuipers.

4.1.4.3.	Hoeveelheid ingestraald licht op de bodem	18
4.1.4.4.	Temperatuur	18
4.2.	Producenten	19
4.2.1.	Energie-opname en -inbouw, berekend via O ₂ -produktie	19
4.2.2.	Koolstoffixatie en energie-inhoud van het gefixeerde C	20
4.2.2.1.	Koolstoffixatiemetingen met behulp van de ¹⁴ C methode	20
4.2.2.2.	Koolstofgehalte van het seston (POC)	21
4.2.2.3.	Calorische waarde van het seston	22
4.2.2.4.	Energie-opname door het phytobenthos	22
4.3.	Consumenten	22
4.3.1.	<i>Arenicola marina</i>	22
4.3.1.1.	Biomassa	22
4.3.1.2.	Calorische waarde	23
4.3.1.3.	Energiebudget	23
4.3.2.	<i>Nereis diversicolor</i>	24
4.3.2.1.	Biomassa	24
4.3.2.2.	Calorische waarde	25
4.3.2.3.	Energiebudget	25
4.3.3.	Meio- en microfauna	27
4.3.3.1.	Biomassa	27
4.3.3.2.	Calorische waarde	28
4.3.3.3.	Energiebudget	28
4.4.	Overzicht van de energiehuishouding van alle consumenten	30
4.5.	Benthische respiratie	30
4.6.	ETS-activiteit	31
4.7.	Sulfaatreductie	31
4.8.	Stofkringloop en energiehuishouding in wadbak zuid	32
5.	Discussie	32
5.1.	Gemeten zuurstofproduktie	32
5.2.	Gemeten C-fixatie	33
5.3.	Verskil in energie-opbrengst, berekend via O ₂ -produktie en C-fixatie	34
5.4.	O ₂ -produktie en benthische respiratie	36
5.5.	Energievoorziening van de consumenten	36
5.6.	Mineralisatie	37
5.7.	Consumenten: energiehuishouding	38
6.	Literatuur	40

1. SUMMARY

In the large indoor tidal mudflat ecosystem at the NIOZ experimental aquarium (DE WILDE & KUIPERS, 1977) the energy budget and cycling of matter were investigated.

First the steady state of the system was checked by measuring nutrients and the carbon content of sediment and overlying and interstitial water.

Assuming stability an energy budget and cycling of matter were estimated using our measurements and data from the literature.

The various methods used to assess primary production gave inconsistent results. Both daily carbondioxide-fixation, measured by ^{14}C -method, and daily mineralization are about the same order and show a primary production $> 1.2 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. This means that the fixation of energy in the system is done with very high efficiency.

For the ecological efficiency at the second trophic level a value of 20% was assumed. The biomass of the consumers is about $32 \text{ g dwt} \cdot \text{m}^{-2}$.

The daily consumption is larger than the daily primary production. It is clear that the primary producers are not the only food source to the consumers. Within the main circuit of matter (primary producers - consumers - bacteria) some smaller circuits exist, which could not be quantified. To achieve this it will be necessary to reveal the importance of photorespiration and heterotrophic C-uptake by primary producers.

SAMENVATTING

In een laboratorium oecosysteem op mesoschaal (DE WILDE & KUIPERS, 1977) werd onderzoek verricht aan het energiebudget

en de stofkringloop.

Om een indruk te krijgen van de stabiliteit van dit wad-oecosysteem werden eerst de nutrientenconcentraties en het koolstofgehalte in het sediment en in het bovenstaande en interstitiële water gemeten. Uitgaande van een stabiele toestand, werd met behulp van eigen meetresultaten en literatuurgegevens getracht een energiebudget op te stellen en de stofkringloop te schatten. Op verschillende wijzen gemeten primaire produktie gaf uiteenlopende uitkomsten. De dagelijkse CO_2 fixatie, gemeten met de ^{14}C -methode en de dagelijkse mineralisatie lagen in dezelfde orde van grootte ($> 1,2 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$). Dit wijst erop dat de energiefixatie een zeer hoge efficiëntie moet hebben. De oecologische efficiëntie van het tweede trophische niveau wordt op 20% geschat. De biomassa van de consumenten bedroeg ongeveer $32 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ drooggewicht. Het dagelijkse verbruik is groter dan de dagelijkse produktie. Daarom moeten er naast de primaire producenten ook nog andere voedselbronnen aanwezig zijn, waarvan de consumenten gebruik maken. Binnen het voornaamste circuit van producenten, consumenten en bacteriën, zijn een aantal kleinere kringlopen werkzaam, die evenwel niet gekwantificeerd konden worden. Het is van groot belang een indruk te krijgen van de grootte van de fotor respiratie en van de heterotrofe C-opname door de primaire producenten.

2. INLEIDING

In het NIOZ aquarium bevinden zich 2 kunstmatige oecosystemen: "wadbakken", afgesloten van de buitenwereld en onder gecontroleerde omstandigheden. In zo'n wad-oecosysteem ligt, in een betonnen bak met een oppervlak van $2,5 \times 10 \text{ m}^2$, een laag wad-sediment van $\pm 40 \text{ cm}$. Het systeem wordt belicht volgens een

regime van 12 uur licht en 12 uur donker. Twee grote ventilatoren zorgen voor luchtcirculatie en enige waterbeweging. Er is een getijdebeweging met een cyclus van 12 uur aangebracht, waarbij zeewater uit een reservoir van 60 m³ op het wad gepompt en daarna weer afgevoerd wordt. Bij vloed staat er $\pm$ 50 cm water boven het sediment. Dit water is, evenals het sediment, sinds het inrichten van de wadbakken niet vervangen. Om het zoutgehalte op peil te houden wordt regelmatig zoet water toegevoegd ter compensatie van de verdampingsverliezen. Tevens worden er geen extra voedingszouten in de systemen gebracht, zodat deze dus "gesloten" zijn.

Uitgebreider informatie over inrichting, geschiedenis en controle van de bakken is te vinden in DE WILDE & KUIPERS (1977).

In dit onderzoek is gewerkt aan de zuidelijke wadbak, waarin sinds het inrichten in 1975 geen veranderingen zijn aangebracht. Op grond van onderzoekingen van primaire productie, wormenpopulaties, nutriëntenconcentraties en respiratiesnelheden veronderstelt men dat zich hier een stabiel oecosysteem ontwikkeld heeft, dat gekenmerkt wordt door dominantie van de wadpier *Arenicola marina* (L.) en de zeeduizendpoot *Nereis diversicolor* (O.F.M.). Er is een uitgebreide fauna van kleinere organismen aanwezig. De flora van de bak bestaat in hoofdzaak uit diatomeeën (Bacillariophyceae) en eencellige en filamenteuze blauwwieren (Cyanophyceae).

Het doel van het hier verslagen onderzoek was het samenstellen van een combinatie van methoden waarmee op snelle en doeltreffende wijze een aantal karakteristieke processen en elementen van een systeem beschreven kan worden, zodat er een inzicht wordt verkregen in het functioneren van dat systeem

ten aanzien van energiehuishouding en stofkringloop. Hoewel het systeem "wadbak zuid" niet volledig overeenkomt met een natuurlijk waddensysteem, is de gelijkenis met de werkelijkheid hopelijk toch van dien aard dat door bestudering van de kunstmatige situatie inzicht verkregen kan worden in het natuurlijke oecosysteem en het functioneren daarvan.

Met dit doel zijn aan de volgende verschijnselen metingen verricht: het abiotische milieu ten aanzien van voedingszouten, temperatuur en lichtcondities, koolstoffixatie, zuurstofproductie en -consumptie, biomassa's en energie inhouden, secundaire produktie, elektronentransportsysteem-activiteit en sulfaatreductie. Een aantal van deze metingen maakt deel uit van het vaste onderzoek-programma van het NIOZ en zijn door ervaren medewerkers van het instituut uitgevoerd, waarvoor wij hen zeer erkentelijk zijn.

Het voordeel van het bestuderen van wadbak zuid vergeleken met het bestuderen van een natuurlijk wad is dat men hier te maken heeft met een oecosysteem dat relatief eenvoudig is, onder andere door het nagenoeg ontbreken van seizoens- en weersinvloeden, door het feit dat het systeem gesloten is en door de aanwezigheid van een minder complex voedselweb.

Als belangrijk nadeel van de wadbak moet de beperkte omvang genoemd worden. Doordat men te maken heeft met een klein systeem zijn de versturende invloeden van bemonsteringen snel merkbaar. Een aantal bemonsteringen en metingen moest mede daarom beperkt blijven, waardoor de betrouwbaarheid van de resultaten daarvan gering is. Meer informatie over de betrouwbaarheid van het geheel is slechts te verkrijgen door de experimenten te herhalen.

Voorts waren er betrekkelijk weinig literatuurgegevens

over wadoecosystemen beschikbaar om verkregen resultaten mee te verkrijgen of aan te vullen.

De opbouw van het verslag is als volgt. Het hoofdstuk Materiaal en Methode bevat een schema van de tijden waarop de diverse metingen en bepalingen zijn uitgevoerd. Bovendien wordt er een beschrijving gegeven van de toegepaste technieken en de daarbij gebruikte apparatuur.

Het hoofdstuk Resultaten bevat de uitkomsten van de verschillende metingen en bepalingen en enkele bewerkingen daarvan. Eigen resultaten zijn soms aangevuld met gegevens uit de literatuur of aan de hand daarvan bewerkt. Het slot van dit hoofdstuk bevat een schema waarin een poging gedaan wordt om het functioneren van het systeem ten aanzien van energiehuishouding en stofkringloop in beeld te brengen.

In het hoofdstuk Discussie worden conclusies uit de resultaten getrokken en van commentaar voorzien. Met name wordt aan de beperkte betrouwbaarheid van de conclusies aandacht besteed. Tevens worden een aantal suggesties voor nader onderzoek gedaan.

Tenslotte willen wij allen bedanken die ons in woord en daad geholpen hebben: P.A.W.J. de Wilde en B.R. Kuipers, E.M. Berghuis, J.J. Boon, W. de Bruin, G.C. Cadée, F. Creutzberg, R. Dapper, F. Eygenraam, W.W.C. Gieskes, M. Groenendaal, J. Hegeman, G.W. Kraay, A. Kok, G. van Noort, J.H. Vosjan en J.Y. Witte.

3. MATERIAAL EN METHODE

3.1. Nutriënten en ETS

Voor de bepaling van nutriëntengehaltes in het sediment werd op een willekeurige plaats - of ter verkrijging van een meng-

monster op zes verschillende plaatsen - een monster gestoken met een plastic steekbuis met een diameter van 36 mm. Voor de ETS bepaling werd met dezelfde buis gestoken en werd de sedimentcilinder direkt onder vloeibaar N_2 ingevroren. Om sediment en interstitiëel water te scheiden werd het sediment in een Sartorius filtreerapparaat onder lichte overdruk gebracht, waardoor het water door een Whatman GF/F filter werd geperst. Watermonsters werden met een glazen potje (250 ml) genomen.

De ETS meting geschiedde volgens OLAŃCZUK-NEYMAN & VOSJAN (1977). De nutriëntenbepalingen werden routinematig uitgevoerd volgens GRASSHOFF (1976) door A. Kok.

3.2. Bepaling organisch koolstofgehalte

Op verschillende plaatsen in de wadbak werden met behulp van een perspex steekbuis sedimentcores gestoken. Deze werden met een mes in dieptefracties gescheiden. Sediment en interstitiëel water werden als bij de nutriëntenbepaling gescheiden.

Ook een flinke hoeveelheid faeces van *Arenicola marina* en trechtermateriaal werd zo behandeld. Het sediment werd 48 uur bij 60° C gedroogd. Ook werden bepalingen verricht aan geulwater en aan gedroogd sediment dat in 1976 verzameld was en bewaard in plastic potjes.

De bepalingen werden in nauwe samenwerking met J. Hegeman verricht op een 0524 B Total Carbon System van Oceanography International Corp. volgens instructies van de fabrikant. De meetmethode is gebaseerd op MENZEL & VACCARO (1964).

3.3. Lichtmetingen

Lichtmetingen werden verricht met een kwantumlichtmeter, fabrikaat TFDL, type 81920, waarbij de afgegeven stroomsterkte

werd afgelezen op een Metrix universeelmeter, type MX 202. Voor het maken van lichtkaarten werd op 330 punten in de wadbak, 10×33 vakken van 25×25 cm, de irradiantie genoteerd. Dit geschiedde bij hoog- en laagwater. Met behulp van de computer werden door interpolatie uit deze gegevens kaarten met isolijnen getekend.

Om het lichtverloop tijdens opkomend en afgaand water te meten werd de kwantumlichtmeter gekoppeld aan een Servogor RE 512 compensatieschrijver.

Om te kunnen compenseren voor lichtverlies door reflectie door de bij zuurstofmetingen te gebruiken zuurstofflesjes werd zo'n flesje doorgezaagd op het nivo waarop het flesje doorgaans boven het sediment uitsteekt. Dit halve flesje werd met rubber ringen en siliconenvet op de kwantumlichtmeter gemonteerd, waarna de verandering van het invallend licht onder een zuurstofflesje bij opkomend en afgaand water met de schrijver geregistreerd kon worden.

3.4. Temperatuur

De temperatuur werd gemeten met behulp van ntc-weerstandsthermometers op 5 verschillende hoogten boven en in het sediment. De temperatuursveranderingen werden geregistreerd met een Philips PM 9832 multichannel recorder.

3.5. Zuurstofmetingen

Op trechters, hopen en vlakke stukken in de wadbak werd 29 maal O_2 produktie en consumptie gemeten in 500 ml gasflessen met een afgezaagde bodem, die in het sediment gedrukt werden tot er een volume van 300-350 ml bovenstaand water werd bereikt. Met een Gilson Minipuls II slangenpomp (stand 999 ≈

7500 ml·h⁻¹) werd het water rondgepompt via een YS1 Model 57 zuurstofmeter. IJking en berekeningen zijn verder beschreven door VAN DE VELDE (1978).

3.6. Oppervlakteverhoudingen in de wadbak

Voor het bepalen van de oppervlakteverhoudingen werden op twee uiteengelegen data alle hopen en trechters geteld (± 400) en van iedere tiende hoop en trechter werd de diameter bepaald. Het gemiddelde oppervlak werd vermenigvuldigd met het aantal getelde hopen of trechters. De aldus verkregen oppervlakten van twee data werden vervolgens gemiddeld.

Deze gemiddelde oppervlakteverhoudingen werden in de berekeningen en bij een monsternamen ten behoeve van de ¹⁴C bepaling als een vaste factor gehanteerd.

3.7. ¹⁴C koolstoffixatie bepaling

De eerste meting werd verricht door een bepaald volume van met een spatel verzameld materiaal in een afgezaagde plastic canule te zuigen, en dat materiaal in een incubeerflesje te brengen.

Met een mengmonster, over het hele oppervlak van de wadbak verzameld, is daarna bij twee lichtsterkten een lineair verband tussen irradiantie en ¹⁴C-fixatie aangetoond.

Kwantitatieve bepaling van ¹⁴C-fixatie geschiedde door naar de respectievelijke oppervlakteverhouding materiaal van hopen, trechters en vlakke stukken weg te nemen uit cirkeltjes met een bekende diameter. Dit wegnemen gebeurde op droogstaand oppervlak met een spatel, in natte stukken met een pipet en een perspex cylindertje. Het totaal aldus bemonsterde oppervlak bedroeg 155 cm². Uit dit materiaal werden na doorroeren

ponsjes van een bekend volume geënt in incubeerflesjes. De "licht"-flesjes werden neergelegd op plaatsen met de voor de bak bepaalde gemiddelde lichtintensiteit. De "donker"-flesjes werden in het geulwater gelegd om opwarming te voorkomen. De meting en berekening werd uitgevoerd volgens CADÉE & HEGEMAN (1974), gewijzigd volgens CADÉE & HEGEMAN (1977) en in samenwerking met beide heren.

3.8. Energieopname volgens VON BRÖCKEL (1979)

De voor deze berekening benodigde POC waarde werd bepaald door een bekende hoeveelheid bodemmateriaal met de hierboven genoemde samenstelling te filteren onder onderdruk op vooraf gedroogd en gewogen Millepore HAWP filters (zie LENZ, 1971). Na drogen werd de "koek" die op het filter overbleef, in kruimels verdeeld en hoeveelheden, afgewogen op een Cahn Electrobals (nauwkeurig op 0.01 mg) werden in ampullen gebracht, die verder als beschreven onder 3.2. behandeld werden.

De calorische waarde van het seston werd bepaald door de energie-inhoud van op dezelfde manier verkregen filters met seston te meten in een Phillipson microbomcalorimeter. De gevonden waarden werden gecorrigeerd voor de verbrandingswaarde van blanco Millepore HAWP filters (VON BRÖCKEL, 1973). Berekening van de energie opname vond plaats als beschreven door VON BRÖCKEL (1978).

3.9. Consumenten: gehanteerde methodes

Met behulp van steekbuis ($\varnothing$ 24 cm) of riek werd een aantal *Arenicola marina* verzameld ten behoeve van calorimetrische bepaling en schatting van de biomassa. *Nereis diversicolor* werd drie keer bemonsterd door op dertig random punten met een

pvc-buis (ϕ 5,6 cm) 20 cm diep in het sediment te steken en de aanwezige dieren na uitspoelen te verzamelen en te scheiden in 4 lengteklassen (A = < 1,5 cm, B = 1,5 - 3,0 cm, C = 3,0 - 5,0 cm, D = > 5,0 cm).

Drooggewichten werden bepaald na 48 uur drogen bij 60° C, asvrij drooggewichten werden bepaald na 2 uur verassen bij 540° C.

Gewogen werd op een Beckers analytische balans (0,1 mg nauwkeurig).

Ten behoeve van calorimetrische bepalingen werden gedroogde *Arenicola marina* en *Nereis diversicolor* (na 24 uur hongeren) gehomogeniseerd. Pilletjes van een op 0.01 mg nauwkeurig bepaald gewicht werden verbrand in een Phillipson microbomcalorimeter.

O₂ verbruik werd gemeten door een *Arenicola marina* of 20 *Nereis diversicolor* van een bepaalde grootteklasse te plaatsen in een opstelling als beschreven in 3.5. in sediment dat uit vogeltjeszand bestond. De meting werd gecorrigeerd via twee blankometingen aan vogeltjeszand alleen.

Productie van *N. diversicolor* werd gemeten door 31 ex. na 24 uur hongeren te kiezen uit een groep van grootteklasse B en C. De overige exemplaren werden gedroogd en verast. De levende *N. diversicolor* werden geplaatst in een glazen bak met een gezeefd wadbaksediment, welke op een krat onder een van de lampen in de wadbak werd neergezet. Via hevelen werd daarin af en toe een droogvallend, respectievelijk onderlopend wad gesimuleerd. Voedsel werd in overmaat verstrekt. Na twee weken werden de gegroeide *N. diversicolor* verzameld, en na 24 uur hongeren gedroogd en verast. Het verschil in drooggewicht vóór en na deze twee weken consumeren werd gesteld de produktie te zijn.

Meiofauna werd tweemaal op drie plaatsen gemonsterd met een perspex steekbuis van 5,3 cm² oppervlak volgens HULINGS & GRAY (1971). De monsters werden uitgespoeld volgens de methode van BOISSEAU (1957), gemodificeerd volgens STRICKLAND in UHLIG, THIEL & GRAY (1973) over een 50 µ zeef. Biomassa van nematoda en "overige polychaeten" werd geschat volgens McINTYRE (1969). De bepalingen werden verricht door H.Y. Witte.

3.10. Sulfaatreductie

De sulfaatreductiesnelheid is gemeten door M. Groenendaal met behulp van de ³⁵S-gelabelde sulfaatinjectiemethode beschreven door JØRGENSEN (1978).

MATERIAAL EN METHODE

Activiteitschema / monsterschema

Maand	Dag	Activiteit	Maand	Dag	Activiteit
Sept.	18	C D B	Nov.	29	S F
	19	C D K	Dec.	4	S
	21	E		5	S F
	24	A A'		6	S F
	25	E F		7	F
	26	E F N		10	H
	27	F L		11	A E
Okt.	2	B S		12	S
	3	H		13	B
	4	S		14	L N Q
Nov.	20	K		16	R
	26	K G		17	F A' E
	27	S		18	A E
	28	S F		21	A

12

Maand	Dag	Activiteit	Maand	Dag	Activiteit
Jan.	4	A	Febr.	1	F
	9	F		2	F
	10	F K G C C'		4	F K
	11	F		5	F
	13-7/2	I J		6	F
	14	S R		7	F L
	18	T R		11	E
	19	R		12	E
	21	E		13	F
	21-4/2	O		17	R
	28-1/2	P		25	A'
	29-15/2	M			
	30	F			
	31	F			

Kodes:

Hoofdstuk

A	nutriëntenbepaling	3.1.
A'	ETS-bepaling	3.1.
B	organisch C	3.2.
C	lichtmeting oppervlak	3.3.
C'	kontrole	4.1.4.1.
D	lichtmeting onder zuurstofflesje	3.3.
E	temperatuurmeting	3.4.
F	zuurstofproductie en consumptie	3.5.
G	oppervlakteverhoudingen	3.6.
H	¹⁴ C-fixatie	3.7.
I	seston-caloriën	3.8.
J	seston koolstofgehalte	3.8.
K	telling en monsternamen <i>Arenicola marina</i>	3.9.

	Hoofdstuk
L telling en monsternamen <i>Nereis diversicolor</i>	3.9.
M calorische bepalingen van <i>Nereis</i> en <i>Arenicola</i>	3.9.
N meiofauna bemonstering	3.9.
O produktie <i>Nereis</i>	3.9.
P respiratie <i>Nereis</i> en <i>Arenicola</i>	3.9.
Q sulfaatreductie	3.10.
R benthische respiratie na behandeling met formaline	
S tellen van <i>Littorina saxatilis</i> op de wand van de bak	
T dagconsumptie <i>Nereis</i>	

Activiteiten R, S en T leverden onbruikbare resultaten op en zijn verder niet behandeld.

4. RESULTATEN

4.1. Fysische en chemische bepalingen in wadbak zuid

4.1.1. Nutriënten

Tabel I geeft een overzicht van de concentraties van een aantal nutriënten en de fluctuaties daarvan.

Aanvankelijk werden de nutriënten bepaald in het interstitiële water, het bovenstaande water en het sediment. Later is overgegaan op het bepalen van voedingszouten in het sediment en bovenstaande water.

Om een indruk te geven van het verloop in de tijd van de nutriëntenconcentraties in het water zijn hier waarden van de start van de wadbak (juni 1975) vermeld: $\text{NH}_3\text{-N}$ $1 \mu\text{gat}\cdot\text{l}^{-1}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ $63 \mu\text{gat}\cdot\text{l}^{-1}$, PO_4 $4 \mu\text{gat}\cdot\text{l}^{-1}$, SiO_4 $5 \mu\text{gat}\cdot\text{l}^{-1}$ en $\text{NO}_2\text{-N}$ $1 \mu\text{gat}\cdot\text{l}^{-1}$. De vergelijking geeft het volgende beeld:

Ammoniak geeft een geringe toename te zien ten opzichte

TABEL I

Hoe stabiel is wadbak zuid? Nutrienten concentraties ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) gemeten op een aantal plaatsen op 6 data; $\text{NO}_2\text{-N}$ concentraties waren steeds 0 of < 0.2 . Toegevoegd zijn enkele waarden van december 1975.

Plaats	Datum						
	24-9	11-12	18-12	21-12	4-1	7-2	Dec. 75
$\text{NH}_3\text{-N}$							
KEL	3.0	1.4	1.6			1.3	10
GEUL	3.3	0.8	2.4				
VOOR	4.5	11.5					
ACHTER	11.1	7.4					
S VOOR	160	33	96	126	121	146	
S ACHTER	110	24	42				
S GEUL			43				
$\text{NO}_3\text{-N}$							
KEL	21	11	10			13	40
GEUL	18	8	7				
VOOR	3.5	< 1					
ACHTER	4.1	< 1					
S VOOR	3.6	15	+ 3	0	0	0.9	
S ACHTER	3.1	6					
S GEUL			0				
Tot. N							
KEL	144	150	160			142	
GEUL	127	200	160				
VOOR	122	180					
ACHTER	50	180					
S VOOR	2890	720	+ 500	610	590	810	
S ACHTER	1070	800	+ 500				
S GEUL			+ 300				
PO_4							
KEL	88	100	106			89	60
GEUL	88	100	106				
VOOR	67	87					
ACHTER	77	83					
S VOOR	116	130	186	147	99	175	
S ACHTER	95	160	112				
S GEUL			158				
Tot. P							
KEL		110	106			89	
GEUL		105	106				
VOOR		83					
ACHTER		90					
S VOOR		190	186	151	103	175	
S ACHTER		250	112				
S GEUL			158				

SiO ₄							
KEL	51	93	98			98	} 200
GEUL	51	95	98				
VOOR	33	120					
ACHTER	54	87					
S VOOR	240	145	220	240	215	270	
S ACHTER	190	80	140				
S GEUL			175				

van het aanvangsniveau, terwijl de recente waarden duidelijk lager zijn dan die van 6 maanden na de start.

Het nitraatgehalte is sinds de start duidelijk afgenomen.

Het fosfaatgehalte daarentegen is in de eerste 6 maanden na de start aanzienlijk gestegen en in 1979 blijken de waarden nog iets te zijn toegenomen. Overigens is vrijwel alle fosfor als fosfaat aanwezig.

Het in het water aanwezige silicaat heeft aanzienlijke schommelingen ondergaan: in de eerste 6 maanden nam het silicaatgehalte toe tot het veertigvoudige van de startwaarde. Vijf jaar later is de waarde van december 1975 gehalveerd.

Voor het sediment zijn uit de beginperiode van de wadbak geen nutriëntengegevens beschikbaar. In de onderzoeksperiode zijn waarden voor sediment en interstitieel water zowel voor- als achter in de bak gemeten.

De variaties in de tabel worden representatief geacht voor de ruimtelijke verdeling van de nutriëntenconcentraties in de bodem.

De eenmalig bepaalde nutriëntensamenstelling van het geulslib levert waarden op die overeenkomen met die van het sediment in de wadbak. Het aanbrengen van geulslib op het sediment, d.d. 21-11-1979, heeft een kortdurend effect gehad op de concentraties van NH₃-N, NO₃-N en SiO₄.

4.1.2. Het gehalte aan particulier organisch koolstof van het sediment (POC)

In juni 1975 werd in de wadbak in de laag van 5-10 cm diepte een POC gehalte gemeten van $3,76 \text{ mg C} \cdot (\text{g} \cdot \text{dwt})^{-1}$. In december 1979 bedroeg dat gehalte vóór in de bak 3,83 en achterin 3,06 $\text{mg C} \cdot (\text{g} \cdot \text{dwt})^{-1}$. Gelijkblijvende waarden dus. In de diepe laag, 20-25 cm diep, bedroeg het POC gehalte in 1975 3,56 $\text{mg C} \cdot (\text{g} \cdot \text{dwt})^{-1}$, waarnaast de waarden van 1979: 1,7 en 2,16 $\text{mg C} \cdot (\text{g} \cdot \text{dwt})^{-1}$ een duidelijke afname laten zien.

4.1.3. Het gehalte aan oplosbaar organisch koolstof (DOC) van het interstitiële en bovenstaande water, anorganisch C-gehalte

Op verschillende plaatsen in de wadbak is het DOC-gehalte bepaald. Het gaat hier om organische koolstofverbindingen die kleiner zijn dan $0,5 \mu$. In $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ uitgedrukt bevatte het interstitiële water vóór onder 17,65; vóór boven 17,40; achter onder 19,25; achter boven 16,05; uit trechters 88,0; uit *Are-nicolahopen* 52,7 en het bovenstaand water bevatte $1,65 \text{ mg C} \cdot \text{l}^{-1}$. Waarschijnlijk zijn dit maximale waarden aangezien kleine bacteriën en sporen een Whatman GF/C filter kunnen passeren (COLE & LIKENS, 1979). Het CO_2 gehalte van het bovenstaand water bedroeg $58-59 \text{ mg C} \cdot \text{l}^{-1}$.

4.1.4. Licht

4.1.4.1. Lichtmetingen

Figuur 1 geeft, respectievelijk bij hoog- en bij laagwater, de variatie van de irradiantie te zien op het oppervlak van de wadbak. De irradiantie is gemeten in μA , waarbij $1 \mu\text{A}$ overeenkomt met $2,3 \mu\text{mol fotonen} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$. Weergegeven zijn isolijnen

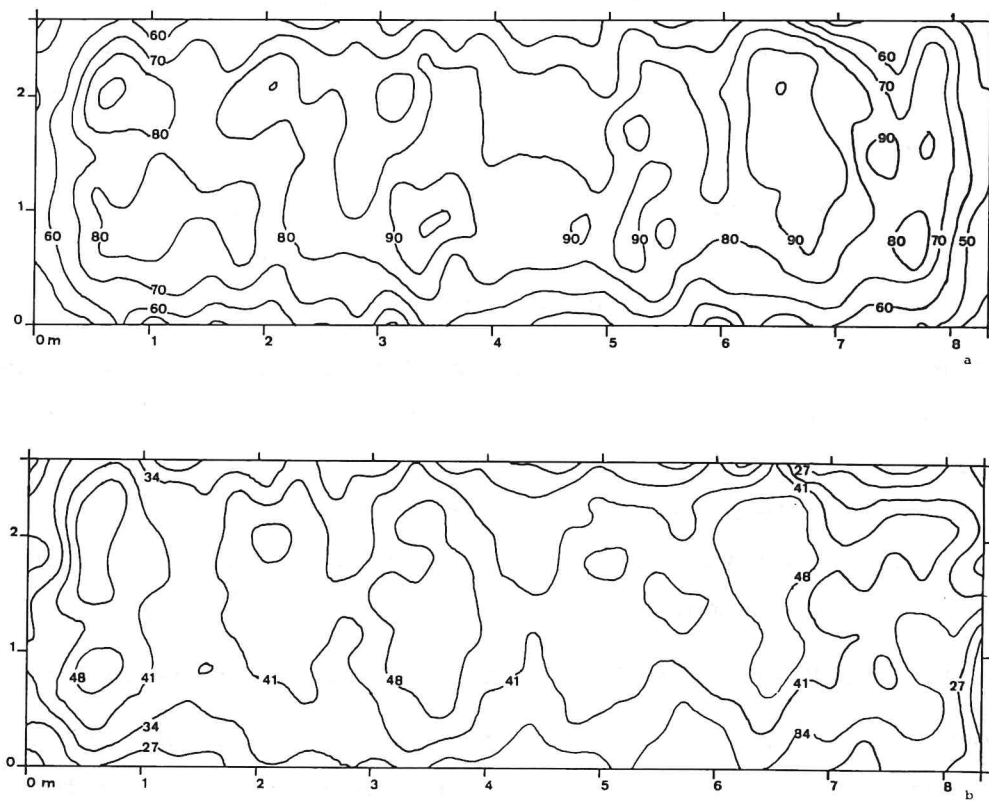


Fig. 1. Irradiantie op de bodem van wadbak zuid, gemeten in μA . $1 \mu A = 2.3 \text{ mol fotonen m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. a. Laagwatersituatie, stappen tussen de isolijnen steeds $10 \mu A$. b. Hoogwatersituatie, stappen tussen de isolijnen steeds $7 \mu A$.

met een onderling verschil van telkens 7 respectievelijk 10 μA .

De gemiddelde irradiantie bij HW bedraagt 38,05 μA met een standaarddeviatie van 8,21 μA : de gemiddelde irradiantie bij LW is 72,18 μA met een standaarddeviatie van 14,56 μA .

Met behulp van de rangtekentoets van Wilcoxon (2 zijdig, $\alpha = 0,05$) is getoetst of de lichtsterkte in de onderzoeksperiode gelijk gebleven is. De metingen bleken niet significant verschillend van elkaar te zijn.

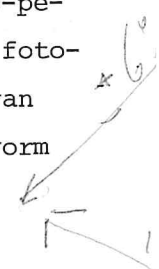
4.1.4.2. Veranderingen van de lichtintensiteit bij getijde bewegingen en bij gebruik van zuurstofflesjes

Zodra er water op het wad staat bereikt de lichtintensiteit de waarde van de HW-situatie. Waar dit van toepassing is, wordt per etmaal de duur van de HW-situatie gesteld op 8,5 uur en de duur van de LW-situatie op 3,5 uur.

Bij gebruik van zuurstofflesjes bleek de lichtintensiteit met 25% af te nemen.

4.1.4.3. Hoeveelheid ingestraald licht op de bodem

Gebruik makend van bovengenoemde verhoudingen van LW : HW-periode, van het gegeven dat 1 μA overeenkomt met 2,3 μmol fotonen $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ en dat 1 mol fotonen bij 580 nm een energie van 49,3 kcal heeft, wordt de hoeveelheid energie die in de vorm van licht dagelijks de bodem bereikt berekend op 235,148 $\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$.



4.1.4.4. Temperatuur

Tijdens de onderzoeksperiode variëerde de watertemperatuur van 11,5 $^{\circ}\text{C}$ (december) tot 17,0 $^{\circ}\text{C}$ (september). De temperatuur van het oppervlakkige sediment variëerde van 14 $^{\circ}\text{C}$ (december) tot 18 $^{\circ}\text{C}$ (september). Voor een uitgebreide beschrijving van de

dyels LW

warmtehuishouding van de wadbak wordt verwezen naar BECHT (1976).

4.2. PRODUCENTEN

4.2.1. Energie-opname en -inbouw, berekend via O_2 -produktie

De zuurstofproduktie, uitgedrukt in $\mu\text{gat } O_2 \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$, bedraagt voor trechters 5529, voor hopen 2163 en voor vlakke stukken 4892 met een naar oppervlakteverhouding gewogen gemiddelde van 4528.

De werkelijke produktie, gecorrigeerd voor het lichtverlies bij het gebruik van een O_2 -flesje, bedraagt $1/0,75 \times 4528 = 6037 \mu\text{gat } O_2 \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$, wat overeenkomt met een dagelijkse produktie van $72448 \mu\text{gat } O_2 \cdot m^{-2}$. Dit is $0,036 \text{ mol } O_2 \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$.

Algemeen wordt aangenomen dat voor de vorming van 1 mol O_2 minimaal 8 mol fotonen moeten worden geabsorbeerd. De energie van 1 mol fotonen bij een golflengte van 580 nm is 49,3 kcal. Voor de vorming van $0,036 \text{ mol } O_2 \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$ zijn dus minstens 14,2 kcal nodig. Wanneer wordt aangenomen dat per mol geproduceerd O_2 ook 1 mol CO_2 wordt vastgelegd (fotosynthesequotiënt = 1), komt de gemeten O_2 -produktie overeen met de fixatie van $0,036 \text{ mol } CO_2 \cdot m^{-2} \cdot d^{-1} = 1,59 \text{ g } CO_2 \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$. Volgens VERVELDE (1975) levert 1 g CO_2 bij het basisproces van de fotosynthese 0,682 g CH_2O waarvan 0,273 g C. De dagelijkse CO_2 -fixatie komt dan overeen met de vastlegging van 0,435 g C in suikers.

Volgens PLATT & IRWIN (1973) is de calorische waarde van 1 g C in phytoplankton 11,4 kcal. Wanneer we dezelfde waarde aannemen voor C in phytobenthos, wordt dagelijks bij de produktie van $0,036 \text{ mol } O_2 \cdot m^{-2} \pm 5 \text{ kcal} \cdot m^{-2}$ vastgelegd, wat een transfer efficiëntie van 2,1% inhoudt (STRICKLAND, 1965). Per mol O_2 wordt dus 137 kcal ingebouwd, wat overeenkomt met $137 : 49,3 = 2,8$ mol fotonen. De aldus bepaalde verhouding

tussen geabsorbeerde en vastgelegde energie (8 : 2,8) komt goed overeen met waarden in de literatuur van 8 : 2 à 3 (o.a. NOBEL, 1974).

4.2.2. Koolstoffixatie en energie-inhoud van het gefixeerde C

4.2.2.1. Koolstoffixatiemetingen met behulp van de ^{14}C methode

Tweemaal is bij een, voor de wadbak gemiddelde, lichtintensiteit koolstoffixatie gemeten. De resultaten van deze metingen staan vermeld in Tabel II.

TABEL II
Waarden van de ^{14}C -fixatie uitgedrukt in $\mu\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

	3-10-79	10-12-79 (ongecorrigeerd)	10-12-79 (gecorrigeerd)
Trouw 10247		3852	5410
Hopen 4104		286	1945
Vlakke 9452		5847	3972

De correctie van de meting van 10-12-1979 vond als volgt plaats: per flesje is voor de trechtermeting 0,254 g seston + water gebruikt, waarvan $\pm 30\%$ water was. De gebruikte hoeveelheid seston was dus 0,178 g. Voor de meting van hopen werd 0,25 g seston per flesje gebruikt, voor de meting van vlakke stukken 0,368 g seston. Om vergelijkbare uitkomsten te krijgen zijn de gevonden waarden omgerekend naar waarden, betrekking hebbend op 0,25 g seston per flesje. Voor de 2e serie metingen aan hopen is uitsluitend verse faeces gebruikt. Hierdoor kan de lage uitkomst worden verklaard. De produktie van oudere poephopen is groter. Om een schatting te maken van de fixatie op hopen d.d. 10-12-1979, werden voor trechters en vlakke stukken de verhoudingen tussen de metingen van 3-10-1979 en 10-12-

1979 bepaald en gemiddeld. Met dit gemiddelde en de waarde voor hopen van 3-10-1979 werd de koolstoffixatie op hopen d.d. 10-12-1979 geschat.

De uitkomsten van 3-10-79 en 10-12-79 verschillen sterk van elkaar. De bepaling van 10-12-79 is een kwantitatieve meting, daar de aan de flesjes toegevoegde hoeveelheid seston bekend is. Eveneens zijn aan het sestonmonster van 10-12-79 andere, op de primaire produktie betrekking hebbende, metingen verricht. Hierom worden de waarden van 10-12-79 als schatting voor de koolstoffixatie gebruikt.

Voor de berekening van de koolstoffixatie per m^2 is uitgegaan van de oppervlakteverhouding van trechters : hopen : vlakke stukken = 0,20 : 0,18 : 0,62. De koolstoffixatie bedraagt dus: $0,20 \times 0,06492 + 0,18 \times 0,02334 + 0,62 \times 0,04766 = 0,04675$ $g\ C \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$. Dit komt overeen met $1,12\ g\ C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$. Volgens PLATT & IRWIN (1973) heeft $1\ g\ C$ van phytoplankton een calorische waarde van $11,4\ kcal$. Wanneer dezelfde waarde toegepast wordt op phytobenthisch C, komt de dagelijkse produktie overeen met $12,8\ kcal \cdot m^{-2}$. (vgl. $\pm 5\ kcal \cdot m^{-2}$ voor O_2 -methode).

4.2.2.2. Koolstofgehalte van het seston (POC)

$155\ cm^2$ van het oppervlak van het sediment is bemonsterd volgens de oppervlakteverhouding van trechters, hopen en vlakke stukken. Dit monster bevatte $21,032\ mg$ droog seston. Dit komt overeen met $1356\ mg$ droog seston per m^2 .

Het koolstofgehalte van sestondeeltjes tussen $0,45$ en $300\ \mu$ varieerde tussen $33,6$ en $38,9\ \mu g\ C$ per mg seston met een gemiddelde waarde van $37,08\ \mu g\ C$ per mg seston, wat dus een gehalte van $50\ g\ C \cdot m^{-2}$ inhoudt.

$50\ mg\ C\ m^{-2}$

112/5000/40 128/14000 128/500: ~~128~~

22

4.2.2.3. Calorische waarde van het seston

Een serie calorimetrische bepalingen aan het seston leverde de volgende bruikbare resultaten: 0,937, 0,933 en 1,226 cal per mg seston met als gemiddelde 1,032 cal per mg seston. Per m² is de energieinhoud dus 1400 kcal. *correct*

4.2.2.4. Energie-opname door het phytobenthos

De methode van VON BRÖCKEL (1978), oorspronkelijk toegepast op het pelagisch deel van een oecosysteem in ondiep water, is in dit onderzoek toegepast op het benthische gedeelte van het wadbak-oecosysteem. De formule luidt als volgt:

$$\text{POC (g C} \cdot \text{m}^{-2}) : {}^{14}\text{C (g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}) =$$

$$\text{seston cal (kcal} \cdot \text{m}^{-2}) : \text{energy intake (kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1})$$

Met behulp van bovenstaande waarden wordt een energie-opname in het systeem gevonden van 30,7 kcal · m⁻² · d⁻¹.

of 30800 kcal/m²

4.3. CONSUMENTEN

4.3.1. *Arenicola marina*

4.3.1.1. Biomassa

Het aantal actieve individuen van *Arenicola marina* in de wadbak werd 5 maal geteld met als resultaat een gemiddelde dichtheid van 20,12 per m² (Tabel III).

TABEL III

Aantallen actieve *Arenicola marina* in wadbak zuid.

Datum	Totaal	Aantal per m ²
19- 9-79	409	19,83
20-11-79	417	20,22
26-11-79	429	20,80
10- 1-80	413	20,02
4- 2-80	407	19,73
gemiddeld		20,12

Het gemiddelde natgewicht werd vastgesteld op 3,674 g per individu, het gemiddelde drooggewicht op 0,593 g per individu en het gemiddelde asvrijdrooggewicht op 0,438 g per individu. De biomassa per m^2 bedraagt dus 11,9 g dw.

4.3.1.2. Calorische waarde

In een serie calorimetrische bepalingen is de calorische waarde van grote en middelgrote individuen gemeten (Tabel IV). De gemiddelde calorische waarde voor de populatie is gesteld op $4,4 \text{ cal} \cdot \text{mg dw}^{-1}$, wat overeenkomt met $52,4 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2}$.

TABEL IV

Bepaling van de calorische waarde van *Arenicola marina*.

	grote individuen	middelgrote individuen
	5,309	3,539
	5,379	3,574
	5,379	3,468
	5,273	3,433
		3,397
gemiddeld	5,335	3,482

4.3.1.3. Energiebudget

POLLACK (1979) heeft een aantal populaties van *Arenicola marina* in natuurlijke omstandigheden bestudeerd. De omstandigheden die hij beschrijft voor Penpoul, station V komen het meest overeen met de situatie in de wadbak. Voor twee opeenvolgende jaren zijn de waarnemingen weergegeven in Tabel V. Tevens is met deze gegevens een totaal energiebudget opgesteld.

Deze waarden gelden voor een populatie met een gemiddelde dichtheid van $16,7$ per m^2 . Voor de populatie in de wadbak met

TABEL V

Totaal energiebudget van *Arenicola marina* in Penpoul station V, opgesteld door POLLACK (1979). C, A, P, R en U + F (IBP termen) in $\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$.

	1975-1976	1976-1977	gemiddeld
C	2409	2389	2399
A	100	80	90
P	28,9	19,1	24
R	71,07	60,92	66
U + F	2309	2309	2309
A/C 100%	4,15	3,35	
P/C 100%	1,2	0,8	
P/A 100%	29,9	22,6	
R/C 100%	2,95	2,55	

een dichtheid van $20,12 \text{ per m}^2$ is daarom een omrekeningsfactor van 1,2 gebruikt. Met behulp van de berekende waarden voor P en B is de P/B ratio bepaald. Tevens zijn de resultaten omgerekend naar hoeveelheden energie per dag. Het op deze wijze berekende energiebudget voor *A. marina* in wadbak zuid staat weergegeven in Tabel VI.

TABEL VI

Energiebudget van *Arenicola marina* in wadbak zuid. C, A, P, R en U + F in $\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, B in $\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2}$.

C	A	P	R	U + F	B	P/B
7,87	0,30	0,08	0,22	7,58	52,4	0,56

Sp
Jamba

4.3.2. *Nereis diversicolor*

4.3.2.1. Biomassa

Het aantal *N. diversicolor* is driemaal bepaald. De gemiddelde dichtheid per m^2 is 3570 (Tabel VII).

Het gemiddelde drooggewicht is vastgesteld op $13,5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ en het gemiddeld asvrij drooggewicht op $9,2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$.

TABEL VII

Aantallen *Nereis diversicolor* per m², tevens uitgesplitst naar grootteklassen.

Datum	A	B	C	D	Totaal
27- 9-79	1230	1332	615	126	3303
14-12-79	2247	1272	460	68	4046
7- 2-80	1525	1065	699	71	3360

4.3.2.2. Calorische waarde

De calorische waarde van een homogenaat van een aantal *Nereis diversicolor* van de verschillende grootteklassen is vier maal bepaald. Gevonden werden waarden van 4,81, 4,88, 5,13 en 4,81 cal·mg⁻¹. De gemiddelde calorische waarde van de populatie in de wadbak bedraagt dan 66,2 kcal·m⁻².

4.3.2.3. Energiebudget

IVLEVA (1970) onderzocht de invloed van de temperatuur op de energiehuishouding van *N. diversicolor*. De resultaten van dit onderzoek bij 15,7° C, een temperatuur die het dichtst ligt bij de gemiddelde temperatuur in de wadbak, zijn weergegeven in Tabel VIII.

TABEL VIII

Energiebudget van *Nereis diversicolor* bij 15,7° C, cf. IVLEVA (1970).
Natgewicht in mg; C, A, R, P, U + F (IBP termen) in cal·ind⁻¹ d⁻¹;
efficiënties in %.

Groep	Natgew.	C	A	R	P	U + F	P/C	A/C	R/P
I	10- 50	11,23	5,17	1,09	3,27	6,06	29,1	46,0	33,3
II	50-100	18,43	7,60	2,22	5,38	10,83	29,2	41,2	41,3
III	100-200	23,19	11,71	3,52	8,20	11,48	35,4	50,5	42,9
IV	200-350	20,52	7,30	3,51	3,65	13,22	17,8	35,6	96,1

- Produktie: de produktie van individuen van de grootte-
klassen B en C werd vastgesteld op 1,7% van het lichaamsge-
wicht per dag, wat overeenkomt met de produktiewaarde voor
groep IV van IVLEVA (1970). Dit betekent voor de populatie in
de wadbak een produktie van $1,12 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Hieruit volgt
een P/B ratio van 6,18.

- Respiratie: de respiratie van *N. diversicolor* is gemeten
en bedroeg per individu $0,3278 \text{ cal} \cdot \text{d}^{-1}$, wat overeenkomt met
een respiratie per dag van $1,17 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2}$ voor de populatie.

- Consumptie: de populatie *N. diversicolor* in de wadbak
bestaat voor ongeveer 45% uit individuen behorend tot grootte-
klasse A ($\approx$ groep I en II van IVLEVA, 1970) en voor ongeveer
55% uit individuen van de grootteklassen B, C en D ($\approx$ groep
III en IV van IVLEVA, 1970). Een populatie met deze samenstel-
ling zou volgens de metingen van IVLEVA een P van $5,2$
 $\text{cal} \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ en een C van $18,7 \text{ cal} \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ hebben. C en P
verhouden zich dan als 3,6 : 1. Met behulp van deze C/P ratio
en de gemeten produktie kan de consumptie in de wadbak geschat
worden op $4,06 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$.

Een samenvatting van het bovenstaande levert het energie-
budget van *N. diversicolor* in de wadbak op, dat is weergegeven
in Tabel IX.

TABEL IX

Energiebudget van *Nereis diversicolor* in wadbak zuid in 1979-1980.
C, A, P, R, U+F (IBP termen) in $\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$; B in $\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2}$.

C	A	P	R	U + F	B	P/B
4,06	2,30	1,12	1,17	1,77	66,2	6,18

4.3.3. Meio- en microfauna

4.3.3.1. Biomassa

De overige fauna bestaat in termen van biomassa grotendeels uit Polychaeta - anders dan *A. marina* en *N. diversicolor*. Verder komen voor: Nematoda, Copepoda, Foraminifera, Ciliata, Oligochaeta, Rotifera, Turbellaria en Ostracoda. Tabel X geeft een overzicht van het gemiddelde geschatte aantal per cm^2 uit twee tellingen in triplo. Deze groepen worden gerekend tot de meio- en microfauna (cf. FENCHEL, 1969), met name de groep van de overige Polychaeta, die een groot aandeel levert in de biomassa, bevat exemplaren die qua grootte eigenlijk niet meer tot de meio- en microfauna gerekend zouden mogen worden. Ze zijn toch ingedeeld bij deze groep omdat hun formaat zodanig is dat ze niet quantitatief bemonsterd kunnen worden volgens de monstermethode voor macrofauna.

TABEL X

Schatting van aantallen dieren $> 50 \mu\text{m}$, anders dan *Arenicola marina* en *Nereis diversicolor*, per cm^2 in wadbak zuid.

	26-9-1979	14-12-1979
Overige Polychaeta	17,0	27,0
Nematoda	170,1	163,5
Copepoda	51,6	14,5
Foraminifera	0,3	32,7
Ciliata	4,7	3,8
Oligochaeta	11,0	44,0
Rotifera	34,9	4,4
Ostracoda	1,9	1,9
Turbellaria	4,4	0,6

Het gemiddelde asvrij drooggewicht van overige Polychaeta is vastgesteld op $4,25 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, van Nematoda op $0,49 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ en van Copepoda op $0,18 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$. Om het drooggewicht van overige Poly-

chaeta en Nematoda te kunnen bepalen is de gemiddelde waarde van de verhouding drooggewicht - asvrij drooggewicht gebruikt zoals die gevonden is voor *A. marina* en *N. diversicolor*, namelijk 1,4 : 1. Voor de Copepoda is de verhouding gebruikt zoals deze voor Copepoda op het Balgzand gevonden is, namelijk 1,05 : 1 (mondelinge mededeling Hans Y. Witte). Dit resulteert in drooggewichten van $5,95 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ voor de overige Polychaeta, $0,69 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ voor de Nematoda en van $0,19 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ voor de Copepoda. Een biomassaschatting van de overige groepen was helaas niet mogelijk. Daar echter deze biomassa in vergelijking met de $6,83 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ voor de bovengenoemde drie groepen verwaarloosbaar klein zou zijn (FENCHEL, 1969) wordt deze gelijk aan nul gesteld. De totale biomassa bedraagt dus $6,83 \text{ g} \cdot \text{dw} \cdot \text{m}^{-2}$.

toeschatting polychaeta

4.3.3.2. Calorische waarde

Voor de overige Polychaeta wordt de calorische waarde gelijk gesteld aan het gemiddelde van de waarden voor *A. marina* en *N. diversicolor*, namelijk 4,66 cal per mg drooggewicht. Voor de Nematoda wordt 6,12 cal per mg asvrij drooggewicht aangehouden (SIKORA *et al.*, 1977). De calorische waarde van de Copepoda wordt gesteld op 5,6 cal per mg drooggewicht, een waarde die wordt genoemd voor "waterdieren" (WINBERG, 1971). De meio- en microfauna in de wadbak heeft dan een calorische waarde van $31,8 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2}$.

4.3.3.3. Energiebudget

- Consumptie: volgens FENCHEL (1969) verhouden de metabolische snelheden van macrofauna enerzijds en meio- en microfauna anderzijds zich als 4 : 3 in Nivå Bay. Dit gebied komt sterk overeen met de wadbak qua milieumstandigheden en faunasamen-

stelling. De consumptie van *A. marina* en *N. diversicolor* samen bedraagt $11,93 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. De consumptie van meio- en microfauna wordt dan geschat op $8,95 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$.

- Produktie: in de wadbak bedraagt de primaire produktie (netto) dagelijks $1,12 \text{ g C per m}^2$. Dit levert een jaarlijkse produktie van $409 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$. Voor een upwelling-gebied met een jaarlijkse produktie van $300 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ en 1,5 trofisch niveau stelt RYTHER (1969) de oecologische efficiëntie van de produktie op 20%. Aangezien er in de wadbak een hoge produktie plaatsvindt, de voedselketens kort worden verondersteld te zijn, en de in het systeem aanwezige fauna geneigd is zijn efficiëntie ten aanzien van energievoorziening te maximaliseren (KINNE, 1977), wordt hier voor de produktie ook een efficiëntie van 20% aangenomen. Dientengevolge moet de totale secundaire produktie op $2,55 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ worden geschat. De produktie van *A. marina* en *N. diversicolor* is bepaald op $1,20 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ zodat voor de overige secundaire producenten $1,35 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ rest. Hieruit volgt een P/B ratio van 15,50. (Per jaar voor meio- en microfauna)

- Respiratie: aangenomen wordt dat de respiratie van meio- en microfauna $\frac{3}{4}$ van de respiratie van de macrofauna bedraagt (FENCHEL, 1969). De respiratie van *A. marina* en *N. diversicolor* samen is $1,39 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. De respiratie van meio- en microfauna bedraagt dan $1,04 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$.

Een samenvatting van het bovenstaande levert het energiebudget van de meio- en microfauna in de wadbak op (Tabel XI).

TABEL XI

Energiebudget van meio- en microfauna in wadbak zuid in 1979-1980.
C, P, R, U + F in $\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$; B in $\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2}$.

C	P	R	U + F	B	P/B
8,94	1,35	1,04	6,56	31,8	15,50

4.4. Overzicht van de energiehuishouding van alle consumenten

Een overzicht van de in hoofdstuk 4, 1 tot en met 4, weergegeven resultaten wordt gegeven in Tabel XII.

TABEL XII

Energiehuishouding van alle consumenten in wadbak zuid. C, P, R, U + F in $\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$; B in $\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2}$.

Groep	C	P	R	U + F	B
<i>Arenicola marina</i>	7,87	0,08	0,22	7,58	52,4
<i>Nereis diversicolor</i>	4,06	1,12	1,17	1,77	66,2
Meio- en microfauna	8,94	1,35	1,04	6,56	31,8
Totaal	20,87	2,55	2,43	15,91	150,4

P/B

0.56
6.10
15.50

4.5. Benthische respiratie

De zuurstofconsumptie, uitgedrukt in $\mu\text{g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, bedraagt voor trechters 2570, voor hopen 2462 en voor vlakke stukken 2711, met een gewogen gemiddelde van 2638. Daar de consumptie in het donker gemeten is hoeft op deze waarde geen correctie toegepast te worden, zodat de totale O_2 -opname bepaald kan worden op $63312 \mu\text{g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Dit komt overeen met $0,032 \text{ mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ en $1,02 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. WINBERG (1971) stelt voor aquatische organismen een oxycalorische coëfficiënt van 3,38 $\text{kcal} \cdot \text{g}^{-1} \text{ O}_2$, zodat per dag 3,45 $\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2}$ vrijkomt bij de benthische respiratie. Wel wordt er hierbij van uitgegaan dat de oxycalorische coëfficiënt voor bij de mineralisatie betrokken bacteriën en in het donker ademhalende algen gelijk is aan die van de benthische fauna. Voor de benthische fauna is berekend dat er per dag $2,43 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2}$ vrijkomt, zodat voor de donkerademhaling van het phytobenthos én de mineralisatie 1,02

$\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ overblijft. Dit komt overeen met een verbruik van $\pm 0,3 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$.

4.6. ETS-activiteit

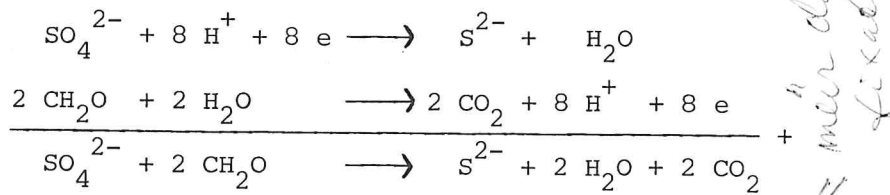
De verticale verdeling van de mineralisatieprocessen kan worden onderzocht met behulp van de ETS-methode.

De ETS-activiteit in de bodem van de wadbak is drie maal bepaald, per keer op twee plaatsen. Voor de anaerobe laag werd een gemiddelde activiteit gevonden van $208,96 \text{ mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, voor de aerobe laag, 0,5 cm dik is de ETS-activiteit vastgesteld op $13,47 \text{ mmol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (= 6%). Deze waarden komen redelijk overeen met de resultaten van VOSJAN (1977). Deze auteur vond dat 10% van de mineralisatie plaatsvond in de bovenste cm van het sediment en 90% in de anaerobe laag.

4.7. Sulfaatreductie

In de anaerobe mineralisatie in de wadbodem is de sulfaatreductie verreweg het belangrijkste proces (VOSJAN & OLÁNCZUK-NEYMAN, 1977). De sulfaatreductiesnelheid is daarom als maatgevend beschouwd voor de totale mineralisatiesnelheid.

Op één punt in de wadbak is de sulfaatreductiesnelheid gemeten. Aannemend dat dit een representatieve bepaling is wordt de sulfaatreductiesnelheid gesteld op $49,5 \text{ mmol gereduceerd SO}_4^{2-} \cdot \text{m}^{-2}$ per dag. Voor de reductie van 1 molecuul SO_4^{2-} zijn 8 electronen nodig. Deze electronen worden geleverd door de omzetting van suiker en water in CO_2 en H^+ ionen. De reactievergelijkingen luiden:



De reductie van 49,5 mmol SO_4^{2-} komt dus overeen met de vorming van 99 mmol CO_2 en van $12 \times 99 \times 10^{-3} \text{ g C} = 1,2 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. De sulfaatreductiesnelheid is gemeten bij een temperatuur van $16,25^\circ \text{C}$ in het oppervlaktesediment. In dit oppervlaktesediment is de gemiddelde jaartemperatuur $16,0^\circ \text{C}$. De gemeten reductiesnelheid wordt daarom representatief geacht voor de jaarlijkse sulfaatreductie.

4.8. Stofkringloop en energiehuidhouding in wadbak zuid

De stofkringloop en energiehuidhouding in wadbak zuid is in Fig. 2 schematisch weergegeven.

5. DISCUSSIE

5.1. Gemeten zuurstofproductie

Naast fotosynthese treedt bij planten ook respiratie op. Deze respiratie kan plaatsvinden zowel in het licht (fotorespiratie) (JACKSON & VOLK, 1970) als in het donker (donkerademhaling). Bij meting van de netto O_2 -productie in de wadbak is gecorrigeerd voor het optreden van respiratie ter grootte van de donkerademhaling. De fotorespiratie kan de donkerademhaling echter aanzienlijk overtreffen. Voor de Cyanophyt *Anabaena cylindrica* beschreven LEX *et al.* (1972) bijv. een fotorespiratiesnelheid die tot twintig maal groter kan zijn dan de snelheid van de donkerademhaling en die de werkelijke fotosynthesesnel-

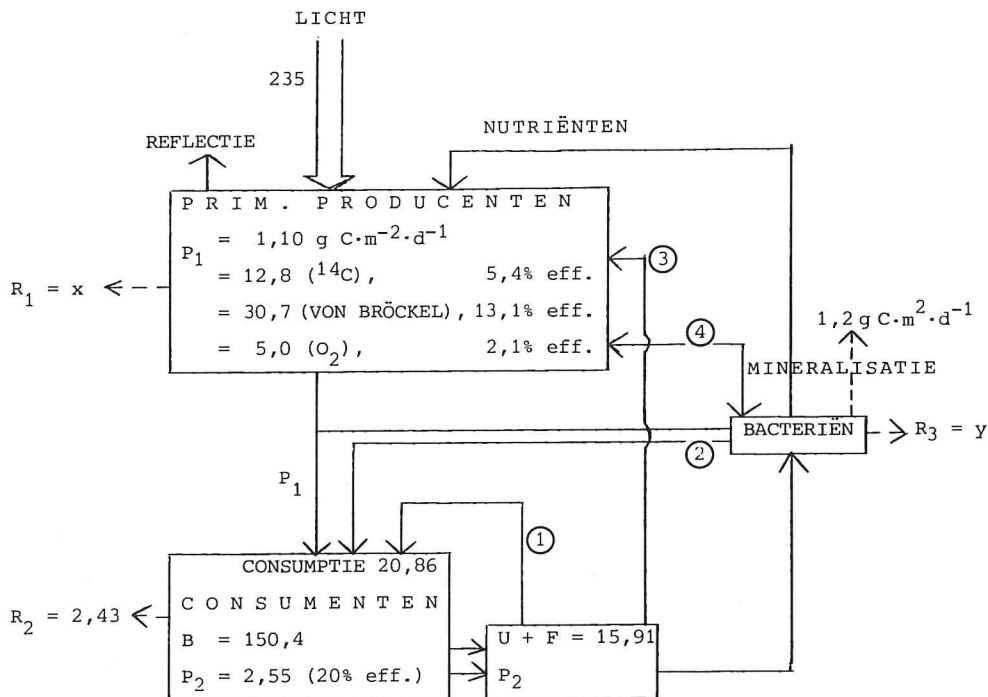


Fig. 2. Schema van de stofkringloop en energiehuishouding in wadbak zuid. Eenheden, tenzij anders vermeld in $\text{kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. P_1 : primaire produktie volgens 3 methodes bepaald, met bijbehorende produktie-efficiëntie. P_2 : secundaire produktie. ① tot en met ④: kringlopen zoals benoemd in hoofdstuk 5.5. R_1 tot en met R_3 =respiratie: de enige punten waarop vastgelegde energie het systeem verlaat. De respiratie van producenten en bacteriën is niet gekwantificeerd.

heid kan benaderen. Nader onderzoek naar het effect van fotorespiratie op de netto O_2 -produktie in de wadbak is gewenst.

5.2. Gemeten C-fixatie

Er zijn een aantal redenen aan te voeren waarom de gemeten C-fixatie van de werkelijke C-fixatie zou kunnen afwijken.

In de eerste plaats wordt door STEEMANN NIELSEN (1975) zelf in het algemeen opgemerkt dat de absolute nauwkeurigheid van de meting van de primaire produktie met behulp van de ^{14}C -methode niet groter is dan $\pm 30\%$.

Ten tweede kan er uitscheiding van oplosbare organische

C-verbindingen (DOC) plaatsvinden, die afhankelijk van de fysiologische toestand van de producenten, 2 tot 90% kan bedragen van de produktie van particulier organisch C (POC) (VON BRÖCKEL, 1978). De activiteit van DOC wordt niet gemeten bij de ^{14}C -methode, die immers uitsluitend de produktie van POC meet. De werkelijke C-fixatie wordt hierdoor steeds onderschat.

Vervolgens moet aandacht geschonken worden aan de heterotrofe groei van phytobenthos (WIESSNER, 1970; FOGG *et al.*, 1973; KHOJA & WHITTON, 1975). Langs deze weg kan bij een ^{14}C -meting uitgescheiden radioactief DOC alsnog in POC worden geïncorporeerd. Hierdoor wordt de onderschatting van de C-fixatie ten gevolge van DOC-uitscheiding voor een niet te kwantificeren deel gecompenseerd.

Voorts dient opgemerkt te worden dat de gemeten waarde voor de C-fixatie slechts op 1 serie waarnemingen berust, zodat er geen gegevens beschikbaar zijn over eventuele variaties in de tijd. Tenslotte spelen problemen bij de monstername in een benthisches systeem een rol (mondelinge mededeling J. Hegeman).

5.3. Verschil in energie-opbrengst, berekend via O_2 -produktie en C-fixatie

Via zuurstofproduktie wordt een energieopbrengst berekend van $5,0 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, wat een transfer-efficiëntie inhoudt van 2,1% (STRICKLAND, 1965).

De opbrengst via koolstoffixatie berekend is echter groter. Uit het voorgaande is gebleken dat de gemeten O_2 -produktie lager is dan de werkelijke produktie, zodat de werkelijke energieopbrengst tengevolge hiervan groter zou zijn dan $5,0 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Het verschil tussen werkelijke en gemeten ener-

Verschuif O_2 en ^{14}C : O_2 = netto productie. Bij steady state wadbak
met waarde = 0 wordt gevonden directmet.
 ^{14}C : geeft twee netto en bruto, geeft nu
elkaar altijd waarde. Dit wordt ³⁵?

gieopbrengst kan in dat geval onder andere gebruikt worden
voor het heterotroof vastleggen van energierijke C-verbindingen.

Stel dat de energiefixatie gemeten via O_2 -productie, tweemaal zo hoog zou zijn, dan zou daarmee de transfer efficiëntie op 4,2 komen, wat minder is dan de transfer efficiëntie in produktieve oceanen (STRICKLAND, 1965). Wanneer het fotosynthesequotiënt (PQ) niet 1 maar > 1 is (een reële veronderstelling, zie WILLIAMS, 1979), dan zou de gemeten dagelijks gefixeerde hoeveelheid energie echter lager zijn dan $5,0 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Bovendien zou het quotiënt van geabsorbeerde: vastgelegde licht-energie niet 8 : 2,8 blijven, maar groter worden. Via de C-fixatie wordt met behulp van de calorische waarde van koolstof van phytoplankton van PLATT & IRWIN (1973) een energieopbrengst berekend van $12,8 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Op grond van eerder genoemde argumenten en omdat het niet helemaal zeker is of de calorische waarden van PLATT & IRWIN ook geldt voor phytobenthos, kan niet worden aangegeven wat de realiteitswaarde van deze schatting is (zie echter hoofdstuk 5.6).

Met behulp van de methode van VON BRÖCKEL (1978) is eveneens gepoogd de door primaire produktie vastgelegde hoeveelheid energie te berekenen. De aldus berekende energieopbrengst wordt door hem beschouwd als de netto primaire produktie. De voor de wadbak gevonden waarde van $30,7 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ is aanzienlijk hoger dan de waarde berekend via de ^{14}C -methode. Dit verschil is wellicht het gevolg van het ten onrechte toepassen van een methode voor een pelagisch systeem op een bentisch systeem. Niet onvermeld mag blijven dat VON BRÖCKEL onnauwkeurig is in het gebruik van eenheden bij de toepassing van zijn formule (vergelijk pag. 234 en 236).

— Zier zeker d.ov. O_2 en ^{14}C -methode.

5.4. O₂-produktie en benthische respiratie

De benthische respiratie bedraagt $1,02 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Met behulp van de oxycalorische coëfficiënt van 3,38 (WINBERG, 1971) is de energie die hierbij vrijkomt bepaald op $3,45 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Wanneer het systeem in evenwicht verkeert, moet de fotosynthetisch vastgelegde hoeveelheid energie dagelijks ook vrijgemaakt worden via oxydatieprocessen.

Het verschil tussen de gevonden waarden van O₂-produktie en benthische respiratie kan naast de beperkingen van de metingen ook veroorzaakt worden doordat de oxycalorische coëfficiënt van 3,38 wel reëel kan zijn voor de fauna, maar niet van toepassing hoeft te zijn op de totale benthische respiratie. Het verschil kan mede verklaard worden vanuit de gehanteerde calorische waarde van phytobenthisch C en vanuit de aangenomen waarde van het fotosynthesequotiënt.

Wanneer de waargenomen O₂-produktie en benthische respiratie betrouwbare waarnemingen zouden zijn en de oxycalorische coëfficiënt voor de totale benthische respiratie zou gelden, dan is het aannemen van óf een calorische waarde van $7,86 \text{ kcal} \cdot \text{g}^{-1} \text{ C}$ voor het phytobenthos óf een PQ van 1,44 (zie WILLIAMS, 1979) voldoende om het geconstateerde verschil weg te laten vallen.

5.5. Energievoorziening van de consumenten

Omdat het technisch onmogelijk is de dagelijkse consumptie *in situ* te meten is het calorisch equivalent van de consumptie geschat en wel op $20,86 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$. Dit getal is samengesteld uit literatuurwaarden, gebaseerd op veld- en laboratoriumonderzoek, en deels betrokken op eigen produktiewaarnemingen.

vgl. 5 kcal O₂ methode } gaat ook wel!
12.8 - 14°C.

afk. van phyl. an
productie in O₂!
C₁, 16 g/l

vnl. methode / methode
vgl. 5 kcal
met O₂-
methode

meer dan, geen de, p. we
schakel.

37

De dagelijkse primaire produktie dekt de voedselvraag van de consumenten geenszins. Dit zou het geval moeten zijn wanneer alle consumenten herbivoren zijn. De fauna in de wadbak bestaat evenwel uit carnivoren, herbivoren, detritivoren en omnivoren. Bovendien komt bij *Nereis diversicolor* kannibalisme voor. Op grond hiervan is de conclusie gerechtvaardigd dat een deel van de output (P en U + F) van de consumenten weer als voedsel voor hen dient (1e kringloop). Ook mag men niet uit het oog verliezen, dat er consumenten zijn die in hun energie voorzien door bacteriën te eten (2e kringloop). Naast de genoemde kringlopen komen er nog twee voor: in de eerste plaats kunnen uitscheidingsprodukten van de consumenten heterotroof door primaire producenten worden opgenomen, waardoor energierijke C-verbindingen zonder dat ze gefotosynthetiseerd worden als voedsel voor de consumenten ter beschikking komen (3e kringloop). De laatste kringloop loopt via uitscheidingsprodukten van bacteriën en heterotrofe produktie van algen *vice versa* (4e kringloop).

Vooralsnog is het onmogelijk om deze kringlopen te kwantificeren.

5.6. Mineralisatie

De via de sulfaatreductie gevonden hoeveelheid dagelijks gemineraliseerd C is gebaseerd op 1 waarneming. Ruimtelijke variatie en variatie in de tijd zijn dus niet bepaald.

De hoeveelheid C, die dagelijks anaeroob gemineraliseerd wordt ($1,2 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) is groter dan de, via de ^{14}C -methode gemeten hoeveelheid gefixeerde C ($1,10 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$).

Bij de respiratie wordt een deel van de gefixeerde C als CO_2 afgegeven, zodat de hoeveelheid C, die via de mineralisa-

tie omgezet wordt in CO_2 , altijd minder moet zijn dan de bij de primaire produktie vastgelegde hoeveelheid C.

Deze schijnbare paradox kan toegeschreven worden aan de variabiliteit van de meting van de sulfaatreductiesnelheid en aan de vermoedelijke onderschatting van de primaire produktie via de ^{14}C -methode. Overigens is de gevonden mineralisatiesnelheid een aanwijzing dat de via de ^{14}C -methode geschatte C-fixatie een zekere betrouwbaarheid toegekend kan worden.

5.7 Consumenten: energiehuishouding

Bij het opstellen van het energiebudget van *A. marina* in de wadbak moest gewerkt worden met literatuurgegevens, omdat alleen dichtheid, biomassa en calorische waarde bepaald konden worden zonder de populatie aan te tasten. Bovendien zou elke monstername van enige omvang het systeem hinderlijk verstoren.

Bij het omrekenen van het energiebudget van *A. marina* in Penpoul, station V (POLLACK, 1979) naar een energiebudget voor de populatie in de wadbak is wel rekening gehouden met verschillen in dichtheid, echter niet met de hogere calorische waarde en de grotere biomassa in de wadbak. Vandaar dat het opgestelde energiebudget van *A. marina* in de wadbak slechts als een benadering van de werkelijkheid moet worden opgevat.

De vastgestelde lage P/B ratio van 0,56 is niet onaannemelijk, omdat er in de wadbak slechts een geringe verjonging van *A. marina* optreedt, mede onder invloed van de grote aantallen van *N. diversicolor* (WITTE & DE WILDE, 1979).

Met behulp van zelf gemeten produktie, biomassa, calorimetrische bepalingen, respiratie en literatuurgegevens van IVLEVA (1970) is een energiebudget opgesteld van de populatie van *N. diversicolor* in de wadbak. Hierbij is het van belang er

Bechma P/B = 1 in wdd.

rekening mee te houden dat haar waarnemingen onder laboratoriumomstandigheden zijn verricht en niet *in situ*.

De gemiddelde calorische waarde zoals die in dit onderzoek bepaald is ($4,91 \text{ cal} \cdot \text{mg}^{-1}$) komt goed overeen met die van IVLEVA ($5,05 \text{ cal} \cdot \text{mg}^{-1}$), maar is beduidend hoger dan de $4,36 \text{ cal} \cdot \text{mg}^{-1}$ van CHAMBERS & MILNE (1975). Genoemde auteurs hebben een populatie bestudeerd in het Ythan-estuarium in Schotland. De dichtheid in de wadbak, 3570 per m^2 , is een waarde die ligt tussen de waarde gevonden door CHAMBERS & MILNE (1975), namelijk gemiddeld 550 per m^2 , en die van HEIP & HERMAN (1979), die waarden vinden van $5000\text{--}17.000 \text{ per m}^2$. HEIP & HERMAN hebben hun onderzoek verricht in het Diepengat, een brakwaterpoel aan de Belgische kust. De berekende P/B ratio van $6,18$ in de wadbak ligt duidelijk hoger dan die van eerder genoemde auteurs (3 respectievelijk $2,5$). Dit verschil kan verklaard worden door het feit dat de populatie in de wadbak bestaat uit kleine, snel groeiende dieren en dat er meerdere broedgolven per jaar voorkomen (WITTE & DE WILDE, 1979).

Bij de bestudering van meio- en microfauna is gebruik gemaakt van $0,1$ subsamples uit steekmonsters met een oppervlakte van $5,3 \text{ cm}^2$. De schatting van de aantallen per cm^2 moet daarom beschouwd worden als een grove benadering. De ten opzichte van macrofauna relatief hoge biomassa van meio- en microfauna (vergelijk FENCHEL, 1969) is het gevolg van het grote aandeel ($4,25$ van de $6,83 \text{ g} \cdot \text{dwt} \cdot \text{m}^{-2}$) van de overige Polychaeta. Zoals eerder vermeld vormen deze een groep die zich op de grens tussen macro- en meiofauna bevindt. Het feit dat deze groep bij de meiofauna is gerekend heeft gevolgen voor het opgestelde energiebudget. Met name de P/B ratio wordt laag door de hoog geschatte biomassa.

Ten aanzien van de geschatte aantallen is het zeker belangrijk te wijzen op de gebruikte zeefgrootte (50 μ). De kleinste organismen uit de groep van de microfauna kunnen maaswijdten van deze grootte passeren, en worden dan niet geteld. Met name de kleinere Ciliata, die een belangrijke voedselbron vormen voor *A. marina* (POLLACK, 1979), worden hierbij gemist.

6. LITERATUUR

- BECHT, H.Y., 1976. De warmtehuishouding van een waddengebied. Intern Verslag Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel 1976-13.
- BRÖCKEL, K. VON, 1973. Eine methode zur Bestimmung des kaloriengehaltes von Seston.—Kieler Meeresforsch. 29 (1): 34-50.
- , 1978. Energy flow in a shallow water ecosystem.—Kieler Meeresforsch. (Sonderheft) 4: 233-244.
- BOISSEAU, J.P., 1957. Technique pour l'étude quantitative de la faune interstitielle des sables.—C. r. Congr. Soc. sav. Paris (Sect. Sci.): 117-119.
- CADÉE, G.C. & J. HEGEMAN, 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 8 (2/3): 260-291.
- , 1977. Distribution of primary production of the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand, Dutch Wadden Sea.—Neth. J. Sea Res. 11 (1): 21-41.
- CHAMBERS, M.R. & C. MILNE, 1975. Life cycle and production of *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) in the Ythan Estuary, Scotland.—Estuar. coast. mar. Sci. 3: 133-144.
- COLE, J.J. & G.E. LIKENS, 1979. Measurements of mineralisation of phytoplankton detritus in an oligotrophic lake.—Limnol. Oceanogr. 24 (3): 541-547.
- FENCHEL, T., 1969. The ecology of marine microbenthos IV.—Ophelia 6: 1-182.
- FOGG, G.E., W.D.P. STEWART, P. FAY & A.E. WALSBY, 1973. The blue-green algae. Acad. Press, London & New York: 1-459.
- GRASSHOFF, K., 1976. Methods of seawater analysis. Verlag Chemie, Weinheim, New York.
- HEIP, C. & R. HERMAN, 1979. Production of *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Polychaeta) in a shallow brackish-water pond.—Estuar. coast. mar. Sci. 8: 297-305.
- HULINGS, N.C. & J.S. GRAY, 1971. A manual for the study of meiofauna. Smithsonian. Contr. Zool. 78: 1-83.
- IVLEVA, I.V., 1970. The influence of temperature on the transformation of matter in marine invertebrates. In: J.H. STEELE. Marine food chains. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- JACKSON, W.A. & R.J. VOLK, 1970. Photorespiration. Ann. Rev. Plant Physiol.: 395-433.

- JØRGENSEN, B.B., 1978. A comparison of methods for the quantification of bacterial sulphate reduction in coastal sediments. Measurements with radiotracer techniques. —*Geomicrobiology J.* 1 (1): 11-26.
- KHOJA, T.M. & B.A. WHITTON, 1975. Heterotrophic growth of filamentous blue-green algae.—*Br. phycol. J.* 10: 139-148.
- KINNE, O., 1977. International Helgoland symposium, "Ecosystem Research". Summary, conclusions and closing.—*Helgoländer wiss. Meeresunters.* 30 (1-4): 709-727.
- LENZ, J., 1971. Zur Methode der Sestonbestimmung.—*Kieler Meeresforsch.* 27 (2): 180-194.
- LEX, M. *et al.*, 1972. Photorespiration and nitrogenase activity in the blue-green algae *Anabaena cylindrica*.—*Proc. R. Soc.* 180B: 87-102.
- McINTYRE, A.D., 1969. Ecology of marine meiobenthos.—*Biol. Rev.* 44 (2): 245-399.
- MENZEL, D.W. & R.F. VACCARO, 1964. Measurement of dissolved organic and particulate carbon in seawater.—*Limnol. Oceanogr.* 9: 138-142.
- NOBEL, P.S., 1964. Introduction to biophysical plantphysiology, Freeman & Co.
- OLÁNCZUK-NEYMAN, K.M. & J.H. VOSJAN, 1977. Measuring respiratory electron-transport-system activity in marine sediment.—*Neth. J. Sea Res.* 11 (1): 1-13.
- PLATT, T. & B. IRWIN, 1973. Caloric contents of phytoplankton.—*Limnol. Oceanogr.* 18 (2): 306-310.
- POLLACK, H., 1979. Populationsdynamik, Produktivität und Energiegehalt des Wattwurms *Arenicola marina* (Annelida, Polychaeta). —*Helgoländer wiss. Meeresunters.* 32: 373-358.
- RYTHER, J.H., 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. —*Science, N.Y.* 166: 72-76.
- SIKORA, J.P., W.B. SIKORA, C.W. ERKENBRECHER & B.C. COULL, 1977. Significance of ATP, carbon and caloric content of meiobenthic nematodes in partitioning benthic biomass.—*Mar. Biol.* 44 (1): 7-15.
- STEEMANN NIELSEN, 1975. Marine photosynthesis. Elsevier, Amsterdam.
- STRICKLAND, J.D.H., 1965. Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. In: J.P. RILEY & G. SKIRROW, Chemical oceanography. Acad. Press, London 1: 478-610.
- UHLIG, G., H. THIEL & J.S. GRAY, 1973. The quantitative separation of meiofauna. A comparison of methods.—*Helgoländer wiss. Meeresunters.* 25: 173-195.
- VELDE, J.P. VAN DE, 1978. Zuurstofmetingen in een wadoecosysteem en pompactiviteiten van de wadpier bij verlaagde zuurstofspanning. Intern Verslag Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel.
- VERVELDE, G.J., 1975. Produktiviteit in biologische systemen. Pudoc, Wageningen.
- VOSJAN, J.H. & K.M. OLÁNCZUK-NEYMAN, 1977. Vertical distribution of mineralisation processes in a tidal sediment.—*Neth. J. Sea Res.* 11 (1): 14-23.
- WIESNER, W., 1970. Photometabolism of organic substrates. In: P. HALLDAL. Photobiology of microorganisms. Wiley.
- WILDE, P.A.W.J. DE & B.R. KUIPERS, 1977. A large indoor tidal mud flat ecosystem.—*Helgoländer wiss. Meeresunters.* 30: 334-342.
- WINBERG, G.G., 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. Acad. Press, London & New York.

- WITTE, F. & P.A.W.J. DE WILDE, 1979. Observations on the ecological relation between *Nereis diversicolor* and juvenile *Arenicola marina*. —Neth. J. Sea Res. 14 (3/4): 394-405.
- WILLIAMS, P.J. LeB., R.C.T. RAINE & J.R. BRYAN, 1979. Agreement between primary production methods.—Oceanologica acta 2 (4): 411-416.