

Over de invloed van het dag- en nachtrhythme en van de getij-
beweging op de vestiging van mosselbroed

door

J. Rooth

Intern verslag

over

werkzaamheden verricht als doctoraal studie

in de zomer van 1952

aan

het Zoölogisch Station, Den Helder

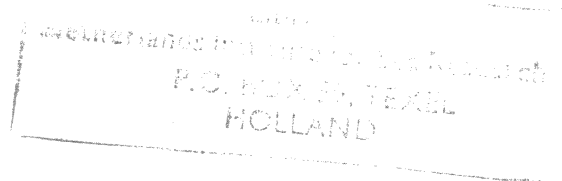
voor

Prof. D.J. Kuenen

Zoölogisch Laboratorium, Leiden

onder supervisie van

Dr. J. Verwey



NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1952-1

Rechten voorbehouden

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

Over de invloed van het dag- en nachtrhythme en van de getij-
beweging op de vestiging van mosselbroed

door

J. Rooth

Intern verslag

Inhoud:

I. Inleiding	1
II. Techniek en methodiek	2
III. Resultaten	4
IV. Conclusies	11
V. Literatuur	14

Over de invloed van het dag- en nachtrhythme en van de getij-
beweging op de vestiging van mosselbroed
door

J. Rooth

I. Inleiding

In zijn artikel over de larvale ontwikkeling van sessiele mariene Evertebraten heeft G. Thorson (1946) de volgende theorie over de vestigingsmogelijkheden ontwikkeld. De jonge pelagisch levende larven worden door een positieve phototaxis aan de oppervlakte gehouden, waardoor een grote verspreiding mogelijk wordt gemaakt. Voor de oude larven, waarbij de overgang van de pelagische naar de sessiele leefwijze plaatsvindt, maakt Thorson een onderscheid tussen de soorten uit het diepe water en die uit het ondiepe water.

Bij de oude larven van de soorten van het diepe water veronderstelt Thorson een omslag van een positieve phototaxis naar een negatieve, om vestiging op de bodem of een ander substraat mogelijk te maken. Of, beter gezegd, de oude larven vragen voor hun vestiging een heel geringe lichtintensiteit, in tegenstelling tot de jonge pelagisch levende larven.

Voor de soorten uit het ondiepe water (bijv. uit de getijzone), zou de positieve phototaxis bij de oude larven blijven bestaan. Vestiging zal daardoor allen mogelijk zijn op goed verlichte plaatsen, waardoor weinig broed verloren zal gaan en vestiging alleen plaats zal vinden in ondiep water. Tevens moet aangenomen worden dat de vestiging overdag plaatsvindt en niet 's nachts.

Bij verschillende soorten uit de getijzône is reeds gebleken dat de vestiging inderdaad overdag plaatsvindt, o.a. bij Balanus improvisus (Weiss, 1947) en Ostrea edulis (Korringa, 1940).

De bedoeling van dit onderzoek was om Thorson's theorie te toetsen voor de mossel. Dus, de invloed van het licht na te gaan op de vestiging. Al spoedig bleek dat de lichtfactor alleen niet te isoleren is en dat we met een sterke beïnvloeding van de getijbeweging te maken hebben.

II. Techniek en methodiek

In de Waddenzee vindt de eerste vestiging van het mosselbroed plaats op draadvormige substraten, in de vorm van Hydroiden en Roodwieren, zoals Laomedea en Ceramium.

Uit proeven van Mej. Geelen en de Blok met kunstmatige substraten was gebleken, dat de mossels voorkeur vertoonden voor verticaal uitgespannen draden splitzijde.

Een goede plaats vonden we uiteindelijk aan de vangdam in de N.W.-hoek van het 5de piertje.

Van deze gegevens gebruikmakend kwamen we tot de volgende proefopstelling.

Onder een hoek van 45° met de vangdam en met het loodrecht er op staande piertje, werd een groot rek (100 x 60 cm) verticaal opgehangen. Zodanig, dat de onderkant van het rek $\pm$ 40 cm boven de bodem was gelegen en de bovenrand van het rek bij laag water nog net onder de wateroppervlakte bleef. In dit grote rek nu werden door middel van elastieke, verbindingen op 3 verschillende hoogten vangrekken opgehangen. Op iedere hoogte werkten we eerst

met 3 kleine rekjes naast elkaar van 10 x 10 cm binnenwerks (eerste waarnemingsperiode). Tijdens de tweede en derde waarnemingsperiode werkten we met grote rekken van 10 x 80 cm binnenwerks, waarvan er dan weer 3 boven elkaar in het grote rek bevestigd waren.

Op deze vangrekken werd (via spijkertjes) enkeldraads-splitzijde ($\emptyset$ 500 μ) verticaal uitgespannen. Zodanig dat de kleine rekjes ieder met 1.20 m draad bespannen zijn en de grote met 8 meter. De onderste en bovenste rekken werden steeds 6 uur achtereen uitgehangen en daarna door nieuwe vervangen. Deze 6-uur-perioden waren zó gekozen, dat er één in het lichtste deel van de dag viel (van 9.30- 15.30) en één in het donkerste deel van de nacht (van 21.30- 3.30). Hiertussen lagen de zg. tussenperiodes (3.30- 9.30 en 15.30- 21.30). De middelste rekken werden steeds langere tijd uitgehangen (24 uur, 48 uur, enz.), om een indruk te krijgen van het emigratieverloop. Verder werden ieder half uur bepalingen gedaan omtrent bewolking, stroomsterkte en slibgehalte van het water en de waterstand op een aangebrachte peilstok afgelezen. Bruikbare gegevens verkregen we in de volgende periodes: 30/7- 2/8, 18-19/8 en 25-30/8-'52.

De vangdraden werden geconserveerd, maar toch steeds zo snel mogelijk onderzocht. Door middel van een rubbermembraan, waardoor de draden werden getrokken, werden ze van mossels ontdaan, deze werden door een planktongaasje uitgezeefd en met behulp van een microscoop geteld en gemeten.

III. Resultaten

Uit Figuur I kunnen we het verloop van de vestiging op de rekken gedurende de periode van 30 juli t/m 2 augustus lezen. De vloed valt hier grotendeels samen met de 6-uur periodes van overdag (9.30-15.30) en 's nachts (21.30-3.30). De aantallen mosseltjes, die we aan het eind van deze periodes op de 7.20 m draad (3 boven- + 3 onderrekjes) vinden variëren van 3 tot 26.

De eb valt grotendeels samen met de tussenperiodes. In al deze periodes werd slechts één maal 1 mossel gevonden, waarbij vermeld moet worden, dat we in deze periodes alleen 3 bovenrekjes hadden uitgehangen. In het midden hadden we steeds 2 rekjes (2 m 40 draad) 24 uur lang uithangen en 1 rekje heeft 3 etmalen achtereen uitgehangen. De aantallen die we hier vonden zijn omgerekend voor 7.20 m draad en in de Figuur met onderbroken lijnen uitgezet.

Uit deze gegevens blijkt dus, dat practisch alle mossels die we aan het eind van de 6-uur periodes op de draden vinden zich tijdens de vloed gevestigd hebben en dat er tijdens de eb practisch geen vestiging plaatsvond.

Tevens zien we dat er 's nachts bijna 2 x zoveel mossels zich vestigen als overdag. En dat de verhouding boven- en onderrek overdag en 's nachts ongeveer gelijk is, nl. onder 2 x zoveel als boven. De totaal aantallen geven het volgende beeld:

	boven	onder	samen
's nachts			
21.30-3.30	18	34	52
overdag			
9.30-15.30	10	19	29

Nu wat betreft de emigratierekken. Uit proeven van Mej. Geelen en de Blok blijkt dat er emigratie is. Dat wil dus zeggen dat de mossels na eerste vestiging na verloop van enige tijd het substraat weer kunnen loslaten, opnieuw getransporteerd worden en een nieuw substraat opzoeken. We willen nu graag weten hoe het emigratieverloop is, daar we de immigratierekken bekijken en hierbij helemaal geen rekening houden dat er wel een belangrijke beïnvloeding van de gevonden waarden kan zijn door emigratieverschijnselen.

We verwachten dus dat de rekjes, die bijv. 24 uur hebben uitgehangen, maximaal dezelfde aantallen zullen geven als de som van de vier- 6-uur periodes van dit etmaal.

Dit is direct uit de figuren af te lezen daar de waarden van de emigratierekjes omgerekend zijn voor de draadlengte van de boven- en onderrekken en tevens de mossels per oppervlakte eenheid zijn uitgezet.

In het eerste en laatste etmaal ligt de emigratiewaarde lager dan het gemiddelde van de vier 6-uur periodes. Dit zou dus op emigratie wijzen. In de tussenliggende 24 uur ligt het niveau van de emigratie echter hoger dan dat van de 6-uur periodes, terwijl de 72-uur -waarneming ook op een te hoog niveau ligt. Voor dit verschijnsel kunnen we de volgende verklaring aanvoeren. De draden zullen meer mossels vangen, m.a.w., een geschikter substraat vormen, wanneer ze zich langer in zeewater bevinden. Dit is niet helemaal ondenkbaar, daar de gebruikte splitszijde geglandsd is, d.m.v. een moleculair laagje van een chemische verbinding, wat in zeewater na verloop van enige tijd verdwijnt. De volgende proeven zijn dan ook gedaan met splitszijde die twee dagen in stromend

zeewater heeft uitgehangen en dan volkomen zijn glans verloren heeft.

De volgende waarnemingsperiode beslaat slechts één etmaal:
15.30 18/8 - 15.30 19/8 (figuur II).

In deze periode valt de vloed, in tegenstelling tot de vorige periode, grotendeels samen met de tussenperioden (15.30-21.30 en 3.30- 9.30). Opvallend is nu dat we praktisch alle mossels in deze periodes vangen en niet tijdens de nacht en midden op de dag, zoals hiervoor.

Het totaal beeld is als volgt:

tussenperiodes 94, 1 's nachts, 0 overdag.

De boven- en onderverdeling geeft het volgende beeld voor de tussenperiodes (uitgezet per oppervlakte eenheid).

	16.45 - 21.30	3.30 - 9.30	Totaal
boven	7	14	21
onder	30	36	66

Dus onder 3-4 x zoveel als boven.

De aantallen op het emigratierek zijn van dezelfde grootte als het gemiddelde van de 6-uur periodes, we moeten dus aannemen dat er gedurende dit etmaal geen emigratie was.

In Figuur III zien we het beeld van de broedval van 25/8 t/m 30/8- '52, met storing op 28 en 29/8 tengevolge van ruw weer. Het 6-uur rek heeft toen 18 uur uitgehangen en van 29/8 21.30 tot 30/8 7.15 heeft er niets uitgehangen. Dit beeld is in tegenstelling tot de beide vorige veel gecompliceerder. Hier lopen eb en vloed on dag en nacht zeer onregelmatig door elkaar. De onregelmatige eb- en

vloedbeweging o.i.v. sterkewisselende winden is opvallend. De aantallen mossels die we vangen zijn aanmerkelijk groter dan in beide vorige perioden. Bovendien is de populatie voor meer dan 90 % opgebouwd uit mossels van 250-350 μ . We kunnen dus concluderen dat we in een periode van grote broedval zitten.

Het totaal aantal wat zich op de draadjes gevestigd heeft bedraagt 3610.

De hoop dat we door deze veel grotere aantallen meer gefundeerde conclusies kunnen trekken omtrent verband tussen vestiging en eb en vloed en dag- en nachtrhythme, wordt grotendeels te niet gedaan door het samenvatten en door elkaar lopen van deze 2 complexen van factoren. We kunnen de gegevens uit deze periode als volgt gebruiken om te zien of er verband is tussen de eb- en vloedbeweging en de vestiging.

We berekenen de verhouding vloed: eb van de dag-, nacht- en tussen- periodes. Deze verhoudingsgetallen rangschikken we in oplopende waarden en geven tevens het aantal mossels aan dat bij de betreffende verhoudingsindex behoort.

We krijgen dus een reeks getallenparen met opklimmende verhoudingsindex en variërende getallen voor de gevonden mossels. Hierop kunnen we de test voor de statistische methode van rangcorrelatie toepassen, om te zien of het gestelde verband er al dan niet uitkomt. (M.G. Kendall, Rank Correlation Methods, 1948).

We behandelen nu achtereenvolgens de 3 verschillende categorieën dag,- nacht- en tussenperiode volgens de rangcorrelatiemethode.

	vloed : eb	0.5	0.6	(1.1) ¹⁾	1
Nacht					
21.30-3.30	aantallen	99	67	(75)	303
	vloed : eb	0.3	(1.1)	1.3	1.7 2.7
Dag					
9.30-15.30	aantallen	33	(75)	15	182 105

De kans op het gevonden resultaat wanneer we aannemen dat er geen verband is ($S = 0$) is 75 %. dit is veel te groot om op grond van deze reeks aan te nemen, dat er wel verband bestaat.

Bekijken we nu de tussenperiodes:

	vloed : eb	0.04	0.3	0.6	1	(1.1)	1.4, 1.4, 1.7	1.8
Tussen- periodes								
3.30-9.30								
15.30-21.30	aantallen	10	21	60	67	(75)	155	198 619 126

1) De tussen haakjes geplaatste getallenparen geven de waarde aan van een 6-uur periode berekend uit de 18 uur periode. Ze vertonen dus een sterk genivelleerd beeld en zijn niet erg bruikbaar. De test voor de statistische betrouwbaarheid van deze rangcorrelatie wijst het volgende uit. De kans op het gevonden resultaat wanneer we aannemen dat er geen verband is ($S = 0$) is 100 %. Dit is veel te groot om te bewijzen dat er wel verband is.

Er moet op gewezen worden dat het aantal getallenparen hier wel erg klein is (feitelijk 3) om op grond van deze getallen - die sterk door broedval fluctuaties beïnvloed kunnen zijn - het veronderstelde verband te ontkennen. Een uitbreiding van de reeks gegevens zou hier wellicht verandering in kunnen brengen.

De kans op het gevonden resultaat wanneer we aannemen dat er geen verband is ($S = 0$) is 1.4 %; dit is veel te klein om aan te nemen dat er geen verband is.

Dit is dus het enige geval waarin het statistisch betrouwbaar is om aan te nemen dat er zich bij vloed meer mossels vestigen dan bij eb. Het is significant met een significance level van 0.014 (1.4 %).

Dat het bij de tussenperiodes met behulp van deze test wel significant blijkt te zijn dat er met vloed meer mossels zich vestigen dan bij eb, hoewel er niet uit blijkt in welke mate, moet dus toch wel aanzienlijk zijn, gezien de variatie in de gevonden aantallen t.g.v. broedvalfluctuaties. Het lijkt ook waarschijnlijk dat de bruikbaarheid van deze reeks groter is, omdat het aantal getallenparen meer dan 2 x zo groot is als in de beide vorige gevallen (dag en nacht).

Om het verband tussen vestigen 's nachts en overdag aan te tonen beschikken we over te weinig gegevens, mede in verband met de variërende eb- en vloedtijden, om tot een betrouwbare conclusie te komen.

Ook hier geldt dus dat in het vervolg een langere periode van waarneming gewenst is, terwijl het nog beter is de waarnemingsperiode zo uit te kiezen, dat de eb en vloed juist in de 6 uur van de dag- en nachtperiode valt. Zoals in de eerstvolgende 2 waarnemingsperiodes is gebeurd.

Dit is echter lang niet altijd gemakkelijk te realiseren, want afgaand op de tijden uit een getijtafel kan men toch bedrogen uitkomen omdat windrichting en windsterkte op de ondiepe Waddenzee een grote

invloed kunnen uitoefenen op tijd en duur van eb en vloed. Dit probleem is ook te ondervangen door over een heel lange periode gegevens te verzamelen.

Voordat we de aantallen van overdag, 's nachts en van de tussenperiodes op het boven- en onderrek kunnen vergelijken, moeten we eerst die gegevens vergelijkbaar maken.

In elke 6-uur periode hebben we met bepaalde tijden eb en vloed te maken. Wanneer we aannemen dat er zowel bij eb als bij vloed evenveel mossels zich vestigen, dan kunnen we uitrekenen dat er in een bepaalde 6-uur periode zoveel bij eb en zoveel bij vloed is gevestigd.

Dus wanneer er X mossels zich gevestigd hebben en er is in die periode a minuten vloed en b minuten eb geweest, dan zijn er bij a minuten vloed $\frac{a}{a+b} \times X$ mossels gevestigd en bij eb $\frac{b}{a+b} \times X$ mossels.

We krijgen dan voor de dag-, nacht - en tussenperiodes bepaalde tijden van eb en vloed, met de daarbij behorende aantallen mossels, die zich totaal hebben gevestigd, en op de boven- en onderrekken afzonderlijk.

Die tijdsduren van eb en vloed zijn echter zeer verschillend, zodat we alles hebben omgerekend op 1800 minuten dag, 1800 nacht en 1800 minuten tussenperiode. Elk weer verdeeld in 900 minuten vloed en 900 minuten eb. We kunnen dan het volgende staatje opstellen:

	boven	onder	totaal
nacht	511 (71.5 %)	202 (28.5 %)	713
tussen- periode	298 (42 %)	410 (58 %)	708
dag	188 (49 %)	194 (51 %)	382

Bekijken we de percentages dan zien we dat 's nachts aanmerkelijk meer, bijna 3 x zo veel, op het bovenrek zich vestigt dan op het onderrek. Voor de tussenperiodes is het juist, hoewel in geringe mate, andersom. Terwijl de dagcijfers praktisch gelijk zijn.

Bekijken we de emigratierekken, dan zien we een sterk variërend beeld. In periodes met relatief weinig broedval (aan het begin en eind van deze waarnemingsperiode) vertonen de rekken een dus- danig gemiddelde, dat we kunnen concluderen dat er gedurende die perioden van 24 uur een aantal is geëmigreerd.

In de periodes met relatief grote broedval ligt het niveau van de emigratierekken hoger dan dat van 6-uur periodes.

IV. Conclusies

1. Invloed van de getijbeweging op de vestiging van mosselbroed. Uit de twee eerste waarnemingsperiodes blijkt dat vestiging vrijwel alleen plaatsvindt tijdens de vloed. De eb levert vrijwel niets op. Dit is niet aan dag- en nacht gebonden, want in de tweede periode blijkt juist, dat er wel vestiging in de tussenperiodes is en niet overdag en 's nachts, wanneer er eb is.

Dit zijn echter 2 periodes met lage broedval. In de laatste periode hebben we met hoge broedval te maken en is er op grote schaal vestiging, zowel overdag, als 's nachts, bij eb en bij vloed. Met de rangcorrelatie-methode konden wij echter aantonen dat er in de tussenperiodes meer bij vloed is gevestigd dan bij eb. Voor de dag- en nachtperiodes zijn onze waarnemingen te beperkt om een betrouwbare conclusie te kunnen trekken.

We kunnen dus in het algemeen zeggen dat zowel bij lage als hoge broedval de tendentie aanwezig is voor meer vestiging bij vloed dan

bij eb. Dit is in overeenstemming te brengen met Lucas' gegevens over de larvenverdeling in het water. Lucas vindt in het vloedwater aanmerkelijk meer oude mossel-larven dan in het ebwater. Hoe dit proces te verklaren? Men zou zich voor kunnen stellen dat met het vloedwater veel oude larven worden aangevoerd en dat ze met de omkeer van het tij weer worden terug vervoerd. Maar waar blijven dan alle mossellarven, die van de mosselbanken tot ver in de Waddenzee vrijkomen?

2. De invloed van het dag- en nachtrhythme op de vestiging van mosselbroed. Uit de eerste periode blijkt dat er een tendentie is van grotere vestiging 's nachts dan midden op de dag. De tweede periode levert voor dit verband niets op, terwijl de laatste periode een zeer gecompliceerd beeld geeft, waaruit geen betrouwbare gegevens zijn te halen, maar waar hier en daar wel enigszins dezelfde tendens aanwezig blijkt te zijn, althans in de etmalen met lage broedval.

Deze gegevens zijn nog niet voldoende om aan te nemen dat deze veronderstelling werkelijk reëel is. En indien het wel zo blijkt te zijn dat er 's nachts meer vestiging is dan overdag, hoe dit dan te verklaren met Thorson's theorie? Hier zou dan een dier wat gebonden is aan het ondiepe water voor vestiging om een heel geringe licht-intensiteit vragen.

3. De verhouding van de aantallen gevestigde mossels op de bovenste- en onderste vangrekken.

Het verschil in hoogte tussen deze 2 rekken bedraagt 40 cm. In de eerste periode hadden zicht zowel overdag als 's nachts 2 x zoveel mossels op het onderste rek gevestigd, als boven. In de tweede periode (in de tussenperiodes) 3-4 x zoveel onder als boven.

Terwijl in de laatste periode 's nachts bijna 3 x zoveel zich boven vestigt als onder, overdag is het gelijk (49 en 51 %) en in de tussenperiodes onder iets meer dan boven, met een verschil van 16 %.

Dit is dus een tamelijk gecompliceerd geheel, waar moeilijk iets naders over te zeggen valt. We willen echter nog even de nachtwaarnemingen van de laatste periode bekijken.

Het is mogelijk dat de geringe lichtintensiteit 's nachts voldoende is om de mossels aan de "oppervlakte" te houden, althans in een gebied, dat dicht onder de oppervlakte is gelegen. Het verschil van 40 cm "hoogte" tussen onder- en bovenrek kan dan een grote rol spelen, vooral bij eb en nog extremer bij laag water. Dan staat er maar weinig water boven het rek (tot minimaal 20 cm), bovendien is dan het verschil tussen bovenste en onderste rek groot omdat de extinctie van het licht dan sterk is, daar het ebwater een hoger slibgehalte heeft dan het vloedwater.

Met 1: vloed en hoog water zal het verschil tussen boven- en onderrek niet zo groot kunnen zijn, 1: staat er dan al een hoge waterkolom boven het rek (tot maximaal 2 meter), zodat een hoogte verschil van 40 cm niet zo'n grote rol kan spelen als bij eb; 2: is het vloedwater veel helderder zodat de extinctie van het licht veel geleidelijker zal verlopen. Een poging om op een serie vangrekken op verschillende hoogte en tot 12 meter diep mossels te vangen is helaas mislukt (Figuur IV).

4. Emigratie

Het verloop van de emigratie is dermate grillig, althans wat er van uit onze gegevens blijkt, dat er moeilijk iets over te zeggen valt. Wel willen we er nog even op wijzen dat bij sterke broedval

zoals we in het midden van de laatste periode hebben, onderlinge aantrekking van de mossels een belangrijke factor kan zijn. Er zou een voorkeur kunnen bestaan om zich bij elkaar te vestigen. We moeten nl. bedenken dat er dan waarden van 10-40 mossels per dm. draad voorkomen. Bovendien blijkt uit gegevens van Mej. Geelen en de Blok dat bij het aftellen der draden vaak mossels gevonden werden, die op een kluitje bij elkaar zitten, hetgeen een gevolg kan zijn van directe vestiging of van kruipen.

V. Literatuur

- Baggerman, B., 1952. Broedval en transport van Cardium edule L. (verslag).
- Kendall, M.G., 1948. Rank Correlation Methods.
- Koevoets, J., 1952. De mogelijkheid bij larven van sessiele zeedieren enige invloed uit te oefenen op de bepaling van de plaats van vestiging (verslag).
- Korringa, P., 1941. Experiments and observations on swarming, pelagic life and settling in the European flat oyster, Ostrea edulis L. Arch. Néerl. de Zool. 5: 1-249.
- Krey, J., 1952. Die Charakterisierung von Wasserkörpern durch optische Messungen. Archiv für Hydrobiologie, Bd. XLVI.
- Kuonen, D.J., 1942. On the distribution of mussels on the intertidal sand flats near Den Helder. Arch. Néerl. de Zoologie, 6: 117-160.
- Maas Geesteranus, R.A., 1942. On the formation of banks by Mytilus edulis L. Arch. Néerl. de Zoologie, 6: 283-326.
- Nelson, T.C., 1928. Pelagic dissoconchs of the common mussel Mytilus edulis, with observations on the behaviour of the larvae of allied genera. Biol. Bull. 55: 180-192.

- Thorson, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom Invertebrates. Medd. Komm. Danm. Fisk og Havundersøg. Ser. Plankton, 4: 7-523.
- Verwey, J., 1951. Het ontstaan van mosselbanken. Kon. Akad. v. Wet. Verslag, 60: nr. 8. 81-85.
- , 1952. Lezing N.D.V. (verslag).
- , 1952. Larvenverhaal cursus 1952.
- , 1952. On the ecology of distribution of cockle and mussel in the Dutch Waddensea. Their role in sedimentation and the source of their food supply. With a short review of the feeding behaviour of bivalve mollusks. Arch. Néerl. de Zoologie, 10: 172-249.
- Verwey, J. & Cool, E., 1952. The settling of mussel spat (verslag).
- Weis, C.M., 1947. The effect of illumination and stage of tide on the attachment of barnacle Cyprids. Biol. Bull. 93: 240-249.