

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*

BIOMASSA EN PRODUKTIE VAN MACRO-ALGEN*

door

P.F. GOEDHEER

INHOUD

Summary	2
Samenvatting	3
1. Inleiding	4
2. Materiaal en methoden: biomassa	7
2.1. Methode van monstereen	7
2.2. Verwerking der monsters	11
3. Materiaal en methoden: produktie	13
3.1. In situ metingen	13
3.2. Laboratorium-experimenten	15
3.3. Verwerking na de incubatie	16
3.4. Berekening resultaten	18
3.5. Abiotische factoren	18
4. Resultaten biomassa	19
4.1. Schatting volgens de monstermethode	19
4.2. Schatting volgens de line transect methode	29
5. Resultaten produktie	33
5.1. Laboratorium-experimenten	33
5.2. In situ metingen	36
5.3. Licht en temperatuur	43
6. Discussie	45
6.1. Bruto/nettoproduktie en excretie	45
6.2. Verband biomassa en produktie	45
6.3. De produktie in juli en augustus	49
6.4. Suggesties voor verder onderzoek	50
7. Literatuur	51

*Intern verslag over werkzaamheden voor doctoraalstudie verricht van maart t/m december 1976 aan het NIOZ te Texel onder begeleiding van Dr. G.C. Cadée.

SUMMARY

Although data for primary production of phytoplankton and microphytobenthos in the Dutch Wadden Sea are available, macrophytobenthos data are still lacking. Therefore field-observations of biomass and primary production were started in 1976 on different tidal stations near Texel.

Biomass was estimated by sampling at regular intervals near fixed stations and by a "line-transect" method. Average biomass value for 37 stations in the Mokbaai during the top of the growing season was $11.2 \text{ g dry weight/m}^2$. Maximum observed values were 2.5 g , 23.3 g and $55.0 \text{ g dry weight/m}^2$ for respectively tube-dwelling diatoms, *Enteromorpha* and *Ulva*.

Primary production was measured with the ^{14}C method, it varied from $8.4\text{--}75.7 \text{ mgC/g dry weight/day}$.

Biomass/m^2 and primary production/dry weight.day were used to calculate primary production/ m^2 for the different days. Annual primary production of macroalgae amounts to $5\text{--}26 \text{ gC/m}^2\text{.year}$ i.e. considerable lower than values observed both for phytoplankton and microphytobenthos in the Dutch Wadden Sea (about $100 \text{ gC/m}^2\text{.year}$).

Transport of macroalgae from where they start growing plays an important rôle in the Wadden Sea. Some idea of its importance could be gained from the estimation of a "potential biomass" of macroalgae, using biomass at the beginning of the growing season and the measured primary production/dry weight during the season. This "potential biomass" was 1-100 times higher than the observed biomass. This indicates the importance of factors decreasing biomass of which transport will be the most important.

SAMENVATTING

In aansluiting op metingen van primaire produktie van fytoplankton en microfytobenthos werd gedurende 1976 produktie van macro-fytobenthos gemeten op aantal stations op het wad nabij het eiland Texel (Mokbaai en NIOZ-wad). Er werden waarden gevonden van 8.4-75.7 mgC/g drooggewicht/dag.

Twee methoden (monsteren en line transects) werden toegepast voor schattingen van de biomassa, die plaatselijk hoog kan zijn. De maximum waarden bedroegen 2.5, 23.3 en 35.0 as-vrij drooggewicht/m² voor respectievelijk buisdiatomeeën, *Enteromorpha* en *Ulva* groep. Gedurende de top, in augustus, was de gemiddelde waarde over 37 stations in het noordwestelijk deel van de Mokbaai 11.2 g drooggewicht/m².

Deze hoge waarden in de zomer resulteren in een korte periode van hoge produktie per vierkante meter, die theoretisch kan stijgen tot 420 mgC/m², maar in de praktijk lager zal zijn, als gevolg van onderling overschaduwen.

De totale geschatte jaarproduktie bleek plaatselijk sterk te wisselen en varieerde van 5 tot 26 g C/m²/jaar. d.w.z. duidelijk lager dan die van fytoplankton en microfytobenthos in de Wadden zee.

Tenslotte werd de gemeten biomassa vergeleken met waarden, die waren berekend uit de produktie-gegevens. De gemeten maximale biomassa bleek een factor 1 à 100 lager te zijn dan de berekende biomassa, zodat er een afvoer van zwevend algenmateriaal uit de Mokbaai naar elders moet zijn.

1. INLEIDING

Gedurende een aantal jaren werden in de Westelijke Waddenzee metingen verricht aan de primaire produktie door fytoplankton (POSTMA & ROMMETS, 1970; CADÉE & HEGEMAN, 1974a). In de genten werden waarden gevonden van 80-150 g C/m²/jaar, doch boven de droogvallende platen 20 g C/m²/jaar. Een grote bijdrage aan de produktie leveren de bentische micro-algen in de bovenste centimeter van de bodem van de droogvallende wadplaten; deze bedraagt ± 100 g C/m²/jaar (CADÉE & HEGEMAN, 1974b).

Wanneer men de aanvoer van organisch koolstof uit de Noordzee, die ± 240 g C/m²/jaar bedraagt (DE JONGE & POSTMA, 1974) in aanmerking neemt, dan komt men tot een totaal-schatting van organisch koolstof, die beschikbaar is voor de secundaire produktie, van 340 g C/m²/jaar.

Bij deze schatting is niet meegerekend de primaire produktie door macro-algen; deze wordt bij genoemde onderzoeken als verwaarloosbaar beschouwd. In het algemeen hebben deze algen een beperkt groeiseizoen, zodat de produktie slechts van tijdelijke aard is. Uit de literatuur is echter bekend, dat de produktie door macro-algen in sommige streken een aanzienlijke bijdrage in de koolstof-kringloop kan betekenen (MANN, 1972b; KANWISHER, 1966). Het leek daarom zinvol om ook in de Waddenzee onderzoek te verrichten naar de produktie door meercellige algen.

Het is mogelijk direct primaire produktie van aquatische macrofyten te meten aan de hand van de toename van biomassa. (EDWARDS & OWENS, 1960; MATHEWS & WESTLAKE, 1969; WESTLAKE, 1965). In Nederland zijn op deze wijze schattingen verricht

naar de produktie van zeegrassen (*Zostera spec*) in de Waddenzee en de Grevelingen (VAN DEN HOEK, 1976; NIENHUIS, 1976). De netto produktie is in theorie gelijk aan de maximale biomassa in een seizoen. Voorwaarden hiervoor zijn, dat de beginwaarde van de biomassa vrijwel gelijk is aan 0, en dat er geen verlies (consumptie + afvoer) optreedt. In sommige mariene gemeenschappen is het verlies konstant, en is de jaarproduktie een factor 1.5 à 3.5 hoger dan de maximale biomassa (WESTLAKE, 1965, MATHEWS & WESTLAKE, 1969). Of deze waarden ook voor *Ulva* gelden, is twijfelachtig, aangezien deze wieren zich vaak zwevend in het water bevinden, en het dus aannemelijk is, dat de verliezen niet konstant zijn, of dat aanvoer van elders plaatsvindt. Of aan de eerste voorwaarde voldaan is, is eveneens niet zeker. Volgens BAUDRIMONT (1964) overwinteren *Ulvaceeën* als zoösporen, die in het voorjaar de eerste celdeling hebben, doch mijn eigen waarneming maakt aannemelijk, dat ook alg-fragmenten in geringe mate overwinteren.

Duidelijk is in ieder geval, dat van produktie schattingen aan de hand van biomassa-bepalingen weinig betrouwbare getallen verwacht kunnen worden. Toch kan het zinvol zijn om een vergelijking te maken met een of meer andere methoden.

Zo'n andere methode is om, in flessen, de O_2 -toename in het water rond de plant te meten. De betrouwbaarheid van deze methode is echter twijfelachtig. In de praktijk krijgt men te kampen met vorming van bacteriën (die immers zuurstof verbruiken), met luchtbellen in incubatieflesjes, of luchtholten in de planten (VOLLENWEIDER 1969, WETZEL 1964, STAPEL 1976). Laboratorium proeven, waarbij van *Ulva* O_2 -produktie en groei vergeleken werden wezen uit dat O_2 -meting een aanzienlijke onderschatting kan zijn van de produktie (WAITE, SPIELMAN & MITCHELL,

1972). De meest betrouwbare methode om primaire produktie te bepalen lijkt de ^{14}C -methode van STEEMANN NIELSEN (1952). Deze methode is ontwikkeld voor het meten van primaire produktie van fytoplankton, en wordt thans over de hele wereld gebruikt. Ik beperk mij tot het vermelden van de metingen in de Waddenzee (POSTMA & ROMMETS, 1970; CADEE & HEGEMAN, 1974a en 1974b; COLLIJN, 1974).

STAPEL (1976) paste de methode aan voor metingen aan macro-algen, met name soorten van de genera *Ulva* (zeesla) en *Enteromorpha* (darmwier). Op deze groepen van algen is mijn onderzoek voornamelijk gericht.

Daarnaast heb ik produktiemetingen gedaan aan buisdia-tomeeën, die in slijmbuizen op het wad leven, macroscopisch op het wad herkenbaar als bruine plukjes.

Om deze ^{14}C -metingen om te rekenen tot produktie/ m^2 is het noodzakelijk de biomassa op het wad te bepalen. Daarnaast geeft de vergelijking van produktie/ m^2 en biomassa-veranderingen in de tijd een mogelijkheid om aan- of afvoer te schatten. Dit levert specifieke problemen op: vooral de *Ulva*-soorten leven juveniel vastgehecht aan schelpen, stenen, steigers en dergelijke. Na verloop van tijd kunnen fragmenten losraken en zich zwevend in het water weer beïnvloed wordt door getijdenbewegingen, en door windrichting en -sterke. Tenslotte kunnen zij voor een deel weer secundair vast komen te zitten, doordat zij aanspoelen en gedeeltelijk door sediment bedekt worden.

Om dit onderzoek op korte termijn zinvol te maken, leek het noodzakelijk de volgende beperkingen aan te brengen:

- a) voor de biomassabepalingen werd uitsluitend gebruik gemaakt van de bij laagwater op het wad achterblijvende wieren.
- b) als proefterrein werden gebruikt de Mokbaai, een 2 kilometer

lange inham in het zuiden van Texel, en een klein wad-gedeelte, nabij de haven van het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee op Texel. Dit wadgedeelte wordt in de rest van het verslag aangeduid met NIOZ-wad.

De ervaringen, hiermede opgedaan, zouden eventueel verder onderzoek in de Waddenzee van dienst kunnen zijn.

2. MATERIAAL EN METHODEN: BIOMASSA

2.1. methode van monstere

Voor het schatten van de biomassa van macrofyten worden in de literatuur verschillende methoden genoemd. COLIJN (1974) werkte met permanente kwadraten op droogvallende wad-platen, MANN (1972a) en WALKER (1950) werkten met transecten loodrecht op de kust. In zo'n gebied werd op verschillende plaatsen van enkele vierkante meters materiaal verzameld, hetzij met de hand (COLIJN 1974; MANN 1972a; DE BREE, NIENHUIS & VERSCHUURE, 1973), hetzij met grijp - of knipapparaten (EDWARDS & OWENS, 1960; WALKER 1950). Het werken met graaf - en grijppapparaten kan te wensen overlaten, omdat ze dikwijls niet voor alle soorten even efficiënt zijn (VOLLENWEIDER, 1969).

Er bestaan diverse methoden om macrofytenvegetaties te schatten zonder de planten te verwijderen. Vooral voor schattingen over grote gebieden is dit meer geschikt, doch minder nauwkeurig. MANN (1972a) & DE BREE, NIENHUIS & VERSCHUURE (1973) lieten duikers schattingen maken van de bedekkingsgraad, respectievelijk van macro-algen en zeegrassen. WESTLAKE (1964) paste een optische methode toe: een lichtmeter op de bodem van een wierbed en op dezelfde diepte in aangrenzend water. Vergelijking van de twee gemeten waarden leverde een maat voor de

dichtheid van de vegetatie tussen bodem en wateroppervlak.

Eveneens is het mogelijk schattingen te maken van de bedekkingsgraad met behulp van luchtfoto's. WALKER (1950) vond een positieve correlatie van de bedekkingsgraad gemeten met luchtfoto's en op grond van bemonsteringen. STAPEL (1976) maakte luchtfoto's van de algenvegetatie op het wad nabij de schorren op Texel. Dit bleek echter praktisch moeilijk uitvoerbaar ten gevolge van instabiliteit van het vliegtuig.

EDWARDS & BROWN (1960) fotografeerden de macrofytenvegetatie in een riviertje met behulp van een luchtballon, waaraan een camera was bevestigd, die op afstand bediend kon worden. Dit gaf resultaten die redelijk overeenkwamen met eerder verrichte bemonsteringen in dat gebied (EDWARDS & OWENS, 1960).

Naar aanleiding van het bovenstaande werden voor mijn onderzoek de volgende methoden toegepast:

- 1) Op zes plaatsen in de Mokbaai en twee plaatsen op het NIOZ-wad werd gewerkt met vierkanten van 5 x 5 meter. Zie figuur 1. Eenmaal in de veertien dagen werden, gedurende laagwater, in de vierkanten de vastzittende en losliggende algen verzameld. De achtereenvolgens te bemonsteren vierkanten lagen als "kwadranten" om het meetpunt heen. Wanneer de vier kwadranten bemonsterd waren, werd het betreffende meetpunt $\pm$ 11 meter opgeschoven in de richting α ($= 160^\circ$), en konden aldus weer vier nieuwe kwadranten bemonsterd worden. Zie figuur 2.

Dit verschuiven van de kwadranten had echter te grote onregelmatigheden in de resultaten tot gevolg. Van 16 maart tot 28 mei 1976 werd op deze wijze gemonsterd.

- 2) Vanaf 28 mei is gemonsterd langs transecten: door de bovengenoemde meetpunten werd een lijn gespannen van 100 meter

(in enkele gevallen 50 meter). Langs deze lijn (l in figuur 2) werden algen verwijderd in een strook van 0.20 à 3.00 meter breedte (c), afhankelijk van de dichtheid van de vegetatie. Bij een volgende bemonstering, 14 dagen later, werd de lijn op een nieuwe plaats gespannen, evenwijdig aan de oude, op een afstand van 1.00 meter (NIOZ-wad) of 3.00 meter (Mokbaai) daarvan. (d). De richting van dit opschuiven (a) was op het NIOZ-wad 70° en in de Mokbaai 300° . Na vier maal monsternemen werd weer begonnen vanaf de oude plaats; verondersteld werd dat in twee maanden de algenvegetatie zich daar voldoende hersteld zou hebben.

Ook werd hierbij de bedekkingsgraad geschat als volgt: de afstanden over welke de lijn wier-vlekken doorsneed werden opgeteld, en uitgedrukt als percentage van de totale lijn-

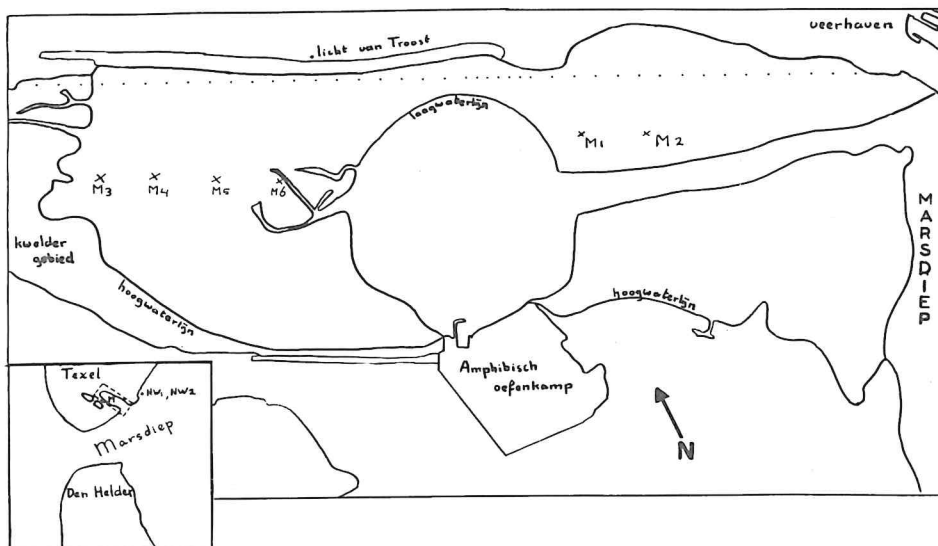


Fig. 1. Plattegrond van de Mokbaai op Texel, met de meetpunten M1 t/m M6. Inzet: meetpunten NW1 en NW2.

lengte. Gezocht werd op deze wijze naar een correlatie tussen genoemde bedekkingsgraad en de hoeveelheid alg per vierkante meter.

- 3) Getracht is een camera te construeren, die in staat zou zijn aan een ballon, gevuld met waterstof of helium de algenvegetatie op het wad te fotograferen. Deze ballon zou dan aan enkele lijnen over het wad getrokken kunnen worden waarbij òf met afstandbediening òf automatisch met vaste tussenpozen, gefotografeerd kon worden. De constructie van een dergelijke camera gaf dermate technische problemen, dat voor 1976 van deze werkwijze afgezien moest worden.
- 4) Omdat de methode met de luchtballon niet toegepast kon worden, werd gezocht naar een andere methode om bedekking van de algen over een groter oppervlak te schatten. Gekozen werd voor de "line transect" methode. Deze methode is redelijk betrouwbaar om bedekkingsgraad (mg alg/m^2) te schatten,

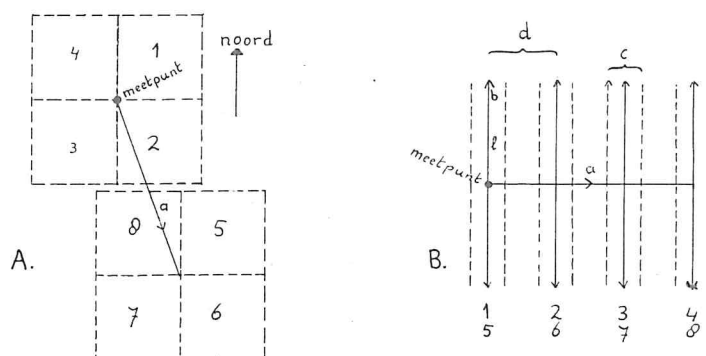


Fig. 2. Schematische plattegrond van de wijze van monsternen bij een meetpunt A = monstermethode tot 28 mei B = monstermethode na 28 mei. 1 t/m 8 = volgorde van opeenvolgende bemonsteringen. Overige toelichting zie tekst.

minder om dichtheid (aantal individuen /m²) te schatten (MC-INTYRE 1953).

Ook hierbij werd gebruik gemaakt van een lijn, gespannen over het wad: 4 gedeelten van 25 meter, die loodrecht op elkaar staan. De richting van dit "kruis" is een random gekozen hoek tussen 0 en 90° t.o.v. het Noorden. Als bedekkingsgraad geldt de totale afstand over welke de lijn wiervlekken doorsneed, berekend als percentage van de totale lijnlengte (100 m). Met behulp van een correlatie die uit (2) gevonden kon worden, kan een schatting gemaakt worden van de hoeveelheid alg per vierkante meter.

Van 23 t/m 27 augustus 1976 werd volgens deze methode gemeten, op 37 punten in het noord-westelijk deel van de Mokbaai.

2.2. Verwerking der monsters

De algenmonsters werden tijdens het verzamelen gesorteerd in de volgende groepen:

- a) buisdiatomeeën
- b) *Ulva*-groep: hiertoe behoren *Ulva lactuca* en *Ulvaria oxysperma*
- c) *Enteromorpha*-groep: *Enteromorpha flexuosa*, *Enteromorpha prolifera*, *Enteromorpha linza*, en andere draadvormige groenwieren.

Bovenstaande indeling is ontleend aan determinaties, verricht door P.M. NIENHUIS van het Delta Instituut te Yerseke (mondelinge mededeling). Met betrekking tot het frequent voorkomen van de soort *Ulva lactuca* in de Waddenzee bestaat enige verwarring, die vermoedelijk veroorzaakt is door foutieve determinaties (COLIJN, 1974). Soorten, die hier mogelijk mee verward werden, kunnen zijn *Ulva scandinavica*, *Ulva curvata*, en *Ulvaria oxysperma*.

Vervolgens werden de monsters in plastic potten of emmers naar het laboratorium vervoerd waar zij langdurig gespoeld werden in zeewater, om zand en bodemdieren zo goed mogelijk te verwijderen; bovendien werden "vreemde" organismen met de hand verwijderd.

Voor de verdere verwerking en bepaling van de biomassa noemt de literatuur de criteria: volume, versgewicht, drooggewicht, asvrijdrooggewicht, gehalte aan organisch koolstof, energie (calorimetrie), chlorophylgehalte (EDWARDS & OWENS, 1960; WETZEL, 1964; WESTLAKE, 1965; PAINE & VADAS, 1969; VOLLENWEIDER, 1969).

De volgende bepalingen werden door mij verricht:

- a) bepaling drooggewicht: na spoelen werden de algen op rekken in een stoof bij $\pm 70^{\circ}\text{C}$ te drogen gelegd, tot een konstant gewicht was bereikt, hetgeen i.h.a. drie dagen duurde. Vervolgens werden zij gedurende 15 minuten in een exsiccator geplaatst om af te koelen, en tenslotte gewogen tot op 0.1 mg nauwkeurig. Grote hoeveelheden (meer dan 10 à 15 gram drooggewicht) werden niet in een exsiccator geplaatst, doch direkt gewogen, met een nauwkeurigheid van 0.01 gram.

Uit het gedroogde materiaal werden twee submonsters genomen als volgt: op minstens 10 verschillende plaatsen werden kleine plukjes alg verwijderd, die dan gezamenlijk een submonster vormden. Over deze submonsters werd gebruikt gemaakt bij de volgende bepalingen:

- b) bepaling asvrijdrooggewicht: de algen werden op een stukje aluminiumfolie gedurende drie uur bij een temperatuur van 500°C verbrand. Aangenomen werd dat onder deze omstandigheden het organisch materiaal volledig verbrandt en dat slechts de "as" (en bij diatomeeën de kiezelskeletten) achter-

blijft. Vervolgens geldt: asvrijdrooggewicht = drooggewicht - asgewicht.

c) Bepaling koolstofgehalte. De submonster werden fijngemalen in een mortier en vervolgens werd 10 à 20 milligram bij 700 °C geoxideerd in een Coleman model 33 CH analysator. Vrijkomend CO₂-gas werd daarbij geadsorbeerd door Cosorb-korrels, die voor en na de behandeling gewogen werden. Deze bepaling werd in duplo uitgevoerd.

3. MATERIAAL EN METHODEN: PRODUKTIE

3.1. In situ metingen

Bij de in situ metingen werd uitgegaan van dezelfde soortengroepen die in hoofdstuk 2.2. reeds genoemd zijn. Wanneer de betreffende algen op het wad gevonden werden, werd er ook gemeten. Voor een overzicht van de in situ metingen zie Tabel I.

Voor deze metingen is gebruik gemaakt van de ¹⁴C-methode van STEEMANN-NIELSEN (1952), die voor macro-algen werd aangepast door STAPEL (1976). Gedurende de periode maart t/m december 1976 werden op twee plaatsen metingen verricht, op de punten NW₁ en M₄ (zie kaartjes figuur 1). Hiertoe werden glazen incubatieflesjes gevuld met 50 ml gefiltreerd zeewater (Sartorius Membraanfilters type 11306 pore diameter 0.45 µ), waaraan per flesje werd toegevoegd 200 µl NaH ¹⁴CO₃-oplossing (sterkte 1µCi). Telkens werden van iedere soortengroep 3 à 5 van dergelijke flessen ingezet (Light Bottle = LB) en daarnaast 1 zgn. Dark Bottle (=DB). De LB's werden aan een touw aan een paal op het wad gelegd, terwijl de DB's werden geplaatst in een zwarte huls in de schaduw nabij het instituut, bij ongeveer dezelfde temperatuur als op het wad. Het is bekend, dat ook door andere processen dan door fotosynthese CO₂ opgenomen kan worden. Deze

Tabel I

Overzicht in situ productiemetingen. Afkortingen: B = Buisdiatomeeën, E = *Enteromorpha*, U = *Ulva*, LB = Light Bottle, DB = Dark Bottle, L = methode volgens C.S. Lobban (1974), V = verbrandingsmethode.

Datum 1976	Meet- punten	Algen	Aantallen flessen per meetpunt per dag	Hoogwater Den Helder M.E.T.	Methode van verwerken
1-IV	NW1, M1	B	4LB, 1DB	8.34 20.49	L
22-IV	M1	E,B	2LB, 1DB	13.10	V
	M4	B	3LB, 1DB		
	NW1, NW2	E,B	2LB, 1DB		
13-V	NW	E,B	4LB, 1DB	7.25	V
	M1	E,B,U	3LB, 1DB	19.49	
	M3	E,B,U	3LB, 1DB		
3-VI	NW1	E,U	4LB, 1DB	10.53	V
	M1, M4	E,B,U	3LB, 1DB		
22-VI	NW1, M1, M4	U,E	4LB, 1DB	14.57	V
21-VII	NW1, M1, M4	U,E	4LB, 1DB	13.54	V
12-VIII	NW1	U,E	5LB, 1DB	9.28	V
	M1, M4	U	5LB, 1DB	21.24	
2-IX	NW1	U,E	5LB, 1DB	12.50	V
	M2, M4	U	5LB, 1DB		
16-IX	NW1	U,E	5LB, 1DB	11.40	V
	M1, M4	U	5LB, 1DB		
6-X	NW1	U,E	5LB, 1DB	6.32	V
	M1, M4	U	5LB, 1DB	18.32	
4-XI	NW1	U	5LB, 1DB	17.52	
	M1, M4	U,E	5LB, 1DB		

zgn. donkercarboxylatie meet men in de DB's: het verschil tussen LB en DB levert de waarde voor CO₂-opname ten gevolge van de fotosynthese. De donkercarboxylatie is voor groenwieren veel geringer dan voor rood/bruinwieren (CRAIGIE, 1963). Door mij werden de volgende waarden gevonden (DB/LB × 100): buisdiatomeeën 2.2 % (s. dev. 1.3), *Enteromorpha*-groep: 1.1 % (s. dev. 1.0) *Ulva*-groep: 0.9 % (s. dev. 0.8).

Zowel de LB's als de DB's werden per dag in twee series uitgezet: één van zonsopgang tot ± 13.00 uur M.E.T. en één van

± 13.00 uur M.E.T. tot zonsondergang. Een uitzondering hierop is 1 april, waarop één serie van zonsopgang tot zonsondergang is geïncubeerd.

Langer incuberen kan tekort aan voedingsstoffen in de produktieflessen veroorzaken, waardoor de produktie niet meer optimaal kan verlopen. (STAPEL 1976). De meetdagen werden zodanig gekozen, dat er een zekere afwisseling was van het getijdenverloop; was het de ene keer midden op de dag hoogwater, dan werd ernaar gestreefd op de volgende meetdag laagwater op het midden van de dag te hebben. De frequentie was gemiddeld 1 meetdag per 3 weken.

Bij buisdiatomeeën, *Enteromorpha* en aanvankelijk bij *Ulva* werd met afgescheurde algfragmenten gewerkt, met een drooggewicht van 2-10 milligram. Vanaf 21 juli is voor *Ulva* gebruik gemaakt van uitgeponste schijffjes met een diameter van 1.0 centimeter, zodat gewerkt werd met een ± konstante oppervlakte.

De algfragmenten werden bij de aanvang van de meetdag op het wad verzameld, of aan het eind van de vorige dag (bij ongunstig tij). In het laatste geval werden zij gedurende de nacht buiten bewaard, in een bekerglas met zeewater.

Na afloop van een incubatieperiode werden de algen zo spoedig mogelijk naar het laboratorium vervoerd, waar zij verder verwerkt werden (zie 3.3).

3.2. Laboratorium-experimenten

Een aantal experimenten werd in het laboratorium uitgevoerd onder konstante licht- en temperaturomstandigheden. Incubatie van de LB's vond plaats in een carroussel: een draaiend rad, waarin zich de flesjes bevonden, dat omgeven was door water

van een konstante temperatuur en belicht werd door zes TL-buizen (Philips TL 55).

3.3. Verwerking na de incubatie

Na de incubatie werd ieder algfragment met een pincet uit het flesje genomen, gespoeld in gefiltreerd zeewater, in vervolgens op een stukje aluminiumfolie enkele dagen bij 70°C geplaatst, waarna het drooggewicht werd bepaald.

De radioaktiviteit van de algfragmenten kan niet zonder meer in een scintillatie-teller gemeten worden, omdat dan teveel doving optreedt.

Om dit te voorkomen bestaan de volgende mogelijkheden om de algfragmenten te behandelen: fijnmaken, oplossen, of volledig verbranden, waarbij de vrijgekomen $^{14}\text{CO}_2$ in een absorptie-telmengsel opgevangen wordt. STAPEL (1976) heeft voor dit laatste een methode ontwikkeld, die of het NIOZ toe te passen is. Toch was deze methode niet zonder haperingen, en het zou tijdrovend zijn, aangezien ik grote aantallen monsters zou verwerken.

Door mij is daarom een chemische methode uitgetest volgens LOBBAN (1974), waarbij door middel van perchloorzuur en waterstofperoxyde onoplosbare organische verbindingen worden omgezet in oplosbare, die in een geschikt telmengsel met een konstant telrendement van 80 % geteld kunnen worden. Het algenmateriaal uit de in situ meting van 1 april 1976 is op deze wijze verwerkt.

Om na te gaan in hoeverre ^{14}C als $^{14}\text{CO}_2$ verloren gaat (die dus niet gemeten wordt), is het volgende experiment uitgevoerd: Een pluk buisdiatomeeën werd gedurende 19 uur in de carroussel geplaatst, in een 100 ml flesje met gefiltreerd zeewater, waaraan 5 μCi $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ was toegevoegd. Hiervan werden zes fragmenten gedurende 1 nacht bij 70 °C geplaatst, gewogen, en fijngemalen

in een mortier. Vervolgens werden de monsters in de stoof met perchloorzuur in H_2O_2 behandeld volgens LOBBAN (1974). De monsters bevonden zich, in open scintillatieflesjes in een perspex bakje, waardoor perslucht gepompt werd, die vervolgens buiten de stoof door de Jan Hegeman absorption kit geleid werd (STAPEL 1976), waarin CO_2 geadsorbeerd werd.

Op deze wijze kon de aktiviteit gemeten worden van de algen (scintillatieflesjes), en van de eventueel vrijkomende $^{14}CO_2$ (absorption kit). De resultaten zijn weergegeven in Tabel II.

Het blijkt dat 42 % van de aktiviteit verdwijnt gedurende de eerste twee uren, in tegenstelling tot wat LOBBAN vond bij *Macrocystis*. Om de resultaten van de in situ meting van 1 april 1976 vergelijkbaar te maken met de overige metingen in 1976, zijn deze hiervoor gecorrigeerd.

De overige in situ metingen werden verwerkt met behulp van verbrandings apparatuur (Packard Tricarb) aan de Rijksuniversiteit van Groningen in het Biologisch Centrum te Haren (Gr.).

Het monster wordt hierbij volledig verbrand; de daarbij vrijkomende CO_2 wordt opgevangen in een absorptie-telmengsel, dat per scintillatieflesje bestaat uit 7 ml Carbosorb en 12 ml telmengsel. Twee liter telmengsel was als volgt samengesteld: 1780 ml tolueen, 220 ml methanol, waarin was opgelost 11 gram

Tabel II

Meting van de hoeveelheid $^{14}CO_2$ die vrijkomt bij de behandeling van buisdiatomeeën volgens Lobban (1974)

Tijd van doorborrelen	dpm achtergebleven	dpm vrijgekomen	% dpm vrijgekomen
10.00 - 12.00	} 929083	721186	42.22
12.00 - 14.00		51397	3.01
14.00 - 15.00		6469	0.38
10.00 - 15.00	929083	779052	45.61

Permablend III (91 % PPO, 9 % bis MSB). Op deze wijze werd een konstant telrendement verkregen van ± 70 %. Geteld werd in een vloeistofscintillatieteller merk Nuclear Chicago type Mark II, waarbij voor doving gecorrigeerd werd met een externe standaard.

3.4. Berekening resultaten

Om uit de radioactiviteit der monsters (dpm's) de opgenomen hoeveelheid (CO_2 af te leiden, werd de volgende formule toegepast (STEEMANN NIELSEN, 1952; STAPEL, 1976):

$$\text{mg CO}_2 \text{ opgenomen} = \frac{\text{dpm} \times (\text{C in CO}_2 \text{ in zeewater}) \times 0.05 \times 1.05}{\text{dpm toegevoegd}}$$

Als C gehalte in zeewater is een konstante waarde van 24.5 mg C/l gebruikt, hetgeen een gemiddelde is van metingen in voorgaande jaren. De factor 0.05 is ingevoerd omdat een incubatieflesje 50 ml zeewater bevatte. De factor 1.05 is een correctie voor het isotoop-effect: CO_2 wordt gemakkelijker opgenomen dan $^{14}\text{CO}_2$ (STEEMANN NIELSEN, 1952). De waarde van dpm toegevoegd was bij de in situ metingen 2.2×10^6 .

De waarden van opgenomen mg der LB's worden verminderd met de waarden van de DB'S, gedeeld door de drooggewichten van de betreffende algfragmenten, en gemiddeld over de verschillende duplo-bepalingen. N.B. de in de grafieken weergegeven verticale lijnen zijn, tenzij anders vermeld, geen standaard-deviaties, doch de spreiding in de gegevens. Dit is gedaan omdat het aantal duplo-bepalingen slechts gering kon zijn (maximaal 5), en omdat de spreiding tamelijk groot was.

3.5. Abiotische factoren

Tijdens de produktie meetdagen werden de volgende factoren

gemeten:

- a) Temperatuur van de lucht en van het water werden regelmatig (om de 1 à 2 uur) gemeten in de NIOZ-haven nabij het NIOZ-wad.
- b) Waterhoogte boven N.A.P. werd gemeten in de haven. De N.A.P.-hoogte van het wadoppervlak bij de diverse meet-punten was bekend, zodat op ieder tijdstip de waterhoogte boven de incubatieflessen berekend kon worden.
- c) Lichtenergie werd geregistreerd door een Kipp-solarimeter bij het instituut. Tevens werd om de 1 à 2 uur de troebelheid van het water met een secchi-schijf gemeten.

Uit (b) en (c) werd vervolgens de lichtenergie in joules/cm², die de incubatieflesjes bereikte, bepaald (CADÉE & HEGEMAN 1974b).

4. RESULTATEN: BIOMASSA

4.1. Schatting volgens de monstermethode

Zie de figuren 3 t/m 11 en de tabellen IIIA, IIIB en IIIC. Verloop in het seizoen: duidelijk is, dat de drie soortengroepen sterk seizoen- gebonden zijn; binnen korte tijd kunnen zijn snel in hoeveelheid stijgen.

De buisdiatomeeën hebben een piek in het voorjaar. Deze piek ligt op de meetpunten NW₁ en NW₂ vroeger (maart), dan die in de Mokbaai (meetpunten M1 t/m M6; april, mei). De ligging van deze maxima komt overeen met de maxima van fytoplankton in de Westelijke Waddenzee, doch niet met die van benthische diatomeeën, die minder seizoengebonden zijn (CADÉE & HEGEMAN, 1974a en b). De hoogten van de pieken zijn niet direkt te vergelijken, daar de metingen van CADÉE & HEGEMAN gebaseerd waren op chlorophylgehalte en die van mij op gewichtsbepalingen.

Wanneer men echter voor benthische diatomeeën een factor

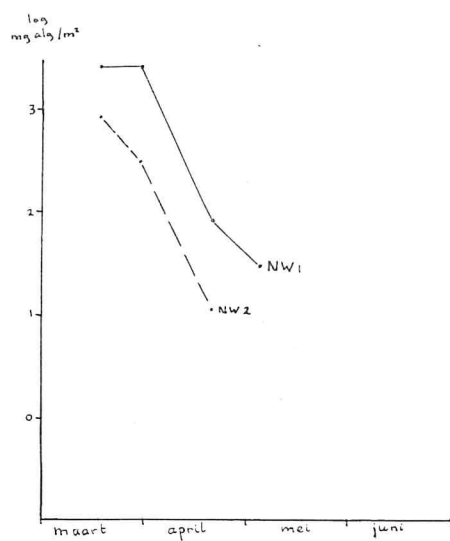


Fig. 3. Biomassa van buisdiatomeeën gedurende het seizoen in 1976, gemeten op de meetpunten NW1 en NW2.

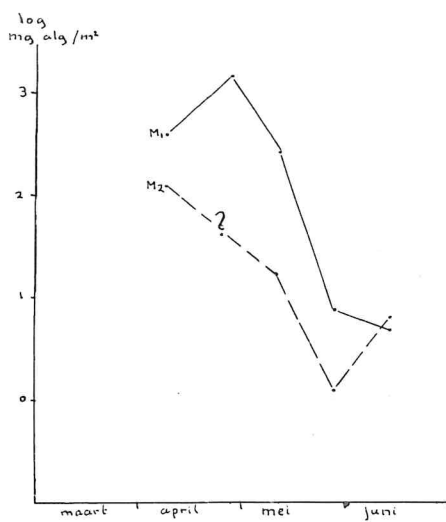


Fig. 4. Biomassa van buisdiatomeeën gedurende het seizoen in 1976, gemeten op de meetpunten M1 en M2.

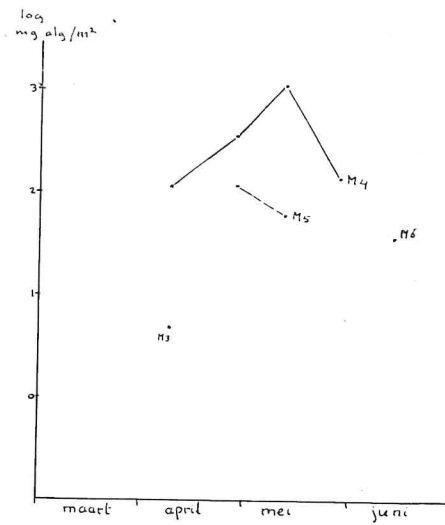


Fig. 5. Biomassa van buisdiatomeeën gedurende het seizoen in 1976, gemeten op meetpunten M3, M4, M5, M6.

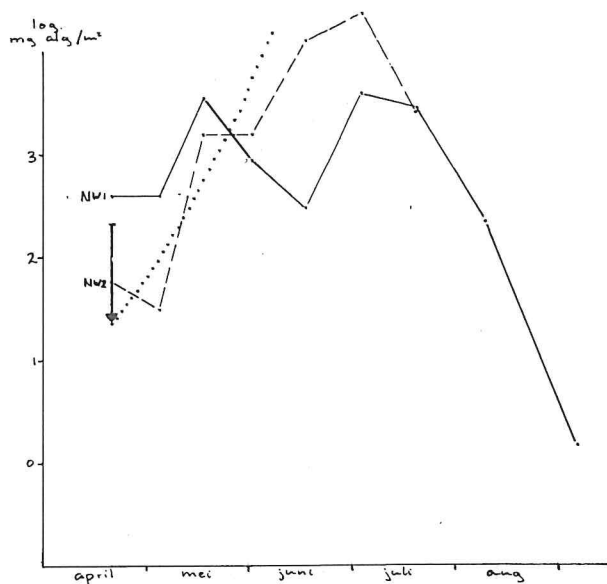


Fig. 6. Biomassa van *Enteromorpha spec.* gedurende het seizoen in 1976, gemeten op de meetpunten NW1 en NW2. De stippellijn geeft de door de computer berekende schatting op grond van productiemetingen weer verminderd met 1 (zie pijl).

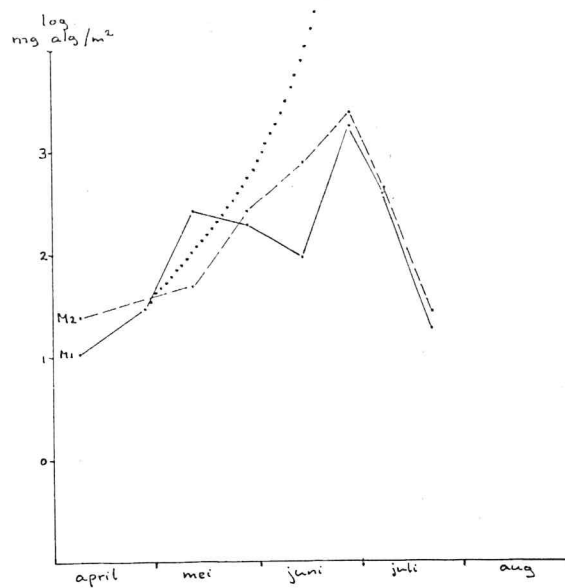


Fig. 7. Biomassa van *Enteromorpha* spec. gedurende het seizoen in 1976, gemeten op de meetpunten M1 en M2. De stippellijn geeft de door de computer berekende schatting op grond van productiemetingen weer.

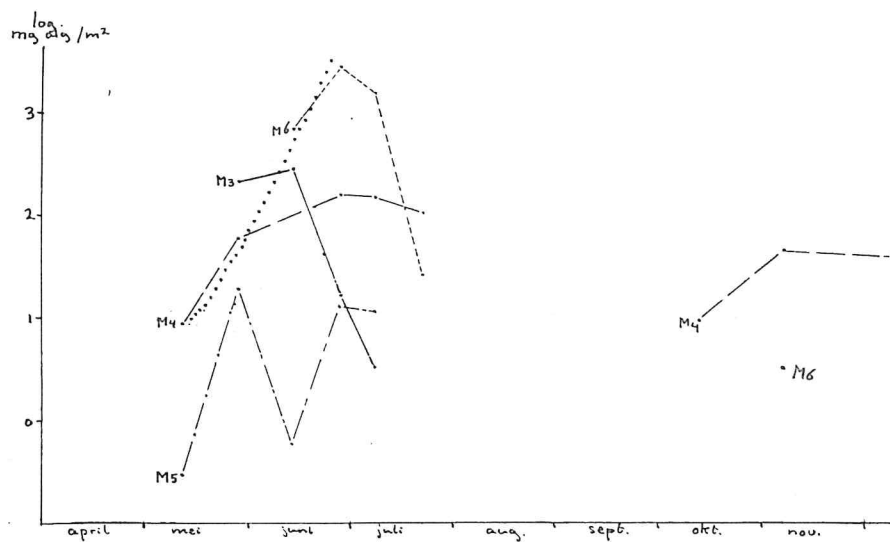


Fig. 8. Biomassa van *Enteromorpha* spec. gedurende het seizoen in 1976, gemeten op de meetpunten M3, M4, M5, M6. De stippellijn geeft de door de computer berekende schatting op grond van productiemetingen weer.

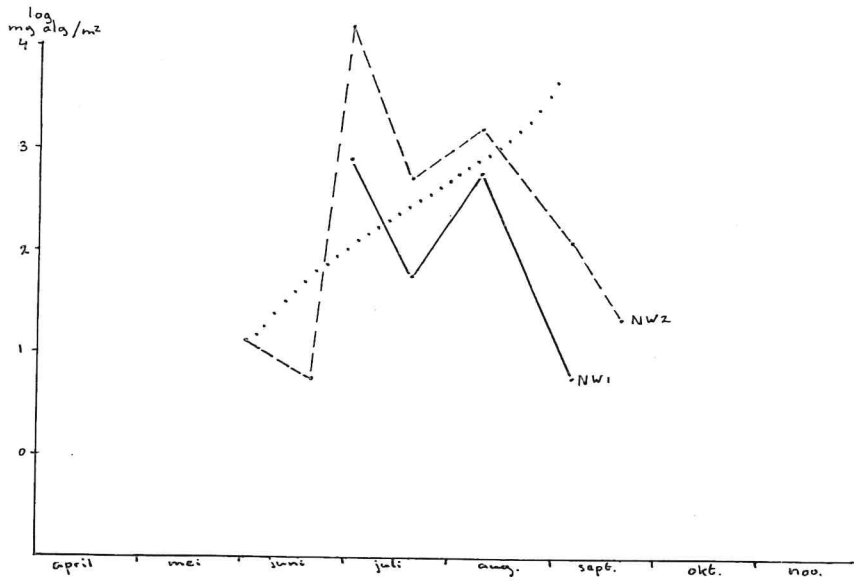


Fig. 9. Biomassa van *Ulva* spec. gedurende het seizoen in 1976, gemeten op de meetpunten NW1 en NW2. De stippellijn geeft de door de computer berekende schatting op grond van productiemetingen weer.

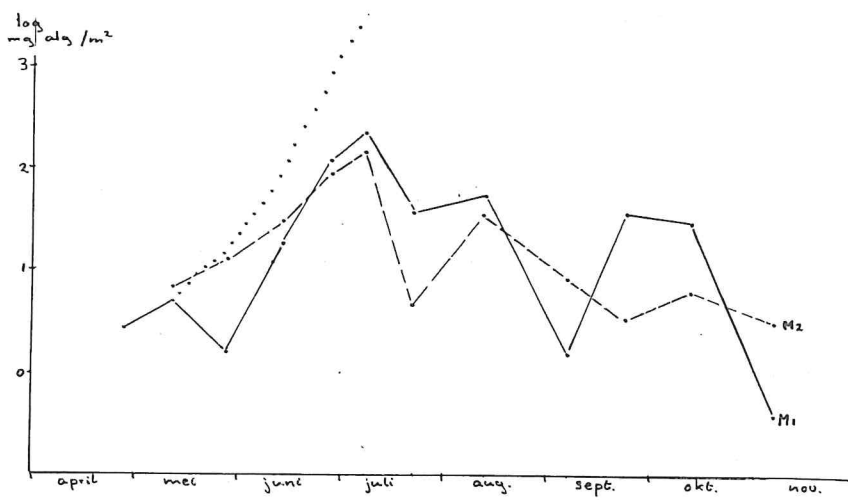


Fig. 10. Biomassa van *Ulva* spec. gedurende het seizoen in 1976, gemeten op de meetpunten M1 en M2. De stippellijn geeft de door de computer berekende schatting op grond van productiemetingen weer.

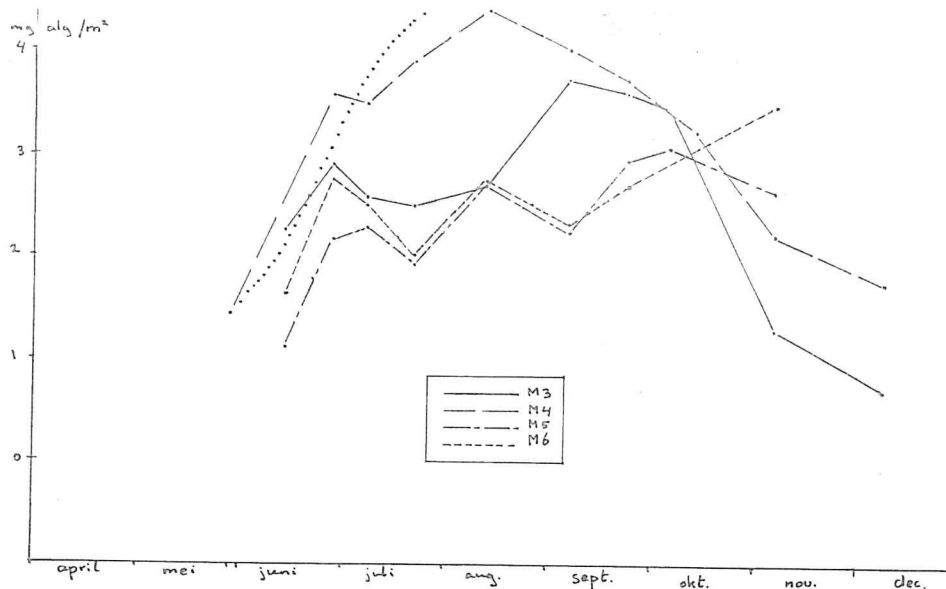


Fig. 11. Biomassa van *Ulva* spec. gedurende het seizoen in 1976, gemeten op de meetpunten M3, M4, M5 en M6. De stippellijn geeft de door de computer berekende schatting op grond van productiemetingen weer.

20 toepast voor omrekening van chlorophyl a- naar koolstofgehalte (CADÉE, mondelinge mededeling), en voor koolstofgehalte van buisdiatomeeën een waarde van 10% van het drooggewicht (dit onderzoek), dan komt men tot de volgende vergelijking: benthische diatomeeën (CADÉE & HEGEMAN, 1974b) 700-4200 mg C/m² buisdiatomeeën (dit onderzoek) 0-260 mg C/m².

Opvallend is verder het verschil tussen de laagste en de hoogste waarden: voor fytoplankton en fyto-benthos is dit een factor 6, terwijl voor buisdiatomeeën deze factor groter dan 100 kan zijn, terwijl in een groot deel van het seizoen helemaal geen buisdiatomeeën werden aangetroffen. De waarden van phytoplankton betreffen echter vele soorten, terwijl het bij buisdiatomeeën slechts om één of enkele soorten gaat.

De buisdiatomeeën maken spoedig plaats voor de groenwieren. De waarden van *Enteromorpha* over NW₁, NW₂, M₁, M₂, M₄ geven

Tabel III A

Biomassa van buisdiatomeeën gedurende het seizoen voor de verschillende meetpunten, in mg drooggewicht /m²; - = geen waarneming. 0 = wel waarneming, doch geen wier aanwezig.

Datum	Meetpunt							
	NW1	NW2	M1	M2	M3	M4	M5	M6
16-17/3	2578	840	-	-	-	-	-	-
29/3	2535	415	-	-	-	-	-	-
7- 9/4	-	-	495	120	4.88	115	0	0
20/4	81.4	10.7	-	-	-	-	-	-
27/4	-	-	1411	?	0	355	116	0
4/5	29.8	0	-	-	-	-	-	-
11/5	-	-	263	16.8	0	1090	59.7	0
17/5	0	0	-	-	-	-	-	-
26-28/5	-	-	7.66	1.26	0	139	-	0
1/6	0	0	-	-	-	-	-	-
11-15/6	-	-	4.74	6.28	-	-	-	36.7
17/6	0	0	-	-	-	-	-	-
23-30/6	-	-	0	0	0	0	0	0

Tabel III B

Biomassa van de *Enteromorpha* groep. Overige toelichting zie Tabel III A.

Datum	Meetpunt							
	MW1	NW2	M1	M2	M3	M4	M5	M6
29/3	0	0	-	-	-	-	-	-
7- 9/4	-	-	10.76	24.52	0	0	0	0
20/4	385	61.44	-	-	-	-	-	-
27/4	-	-	28.80	-	0	0	0	0
4/5	362	31.78	-	-	-	-	-	-
11/5	-	-	264	47.64	0	8.52	0.29	0
17/5	3506	1595	-	-	-	-	-	-
26-28/5	-	-	659	264	211	60.05	19.24	-
1/6	899	1552	-	-	-	-	-	-
11-15/6	-	-	90.8	765	275	-	0.57	673
17/6	304	12863	-	-	-	-	-	-
24-30/6	-	-	1742	2335	16.27	160	12.71	2763
1- 4/7	3960	23256	-	-	-	-	-	-
5- 9/7	-	-	884	435	3.27	148	11.55	1525
19/7	2893	2557	-	-	-	-	-	-
19-22/7	-	-	18.40	27.22	0	103	0	25.88
9/8	219	0	-	-	-	-	-	-
10-13/8	-	-	0	1.32	0	0	0	0
6/9	1.44	0	0	0	0	0	0	0
21-24/9	98.85	0	0	0	0	0	0	0
12/10	-	-	-	-	0	9.14	0	-
3/11	-	-	-	-	0	43.86	0	3.13
8/12	-	-	-	-	0	34.14	-	-

Tabel III C

Biomassa van de *Ulva* groep. Overige toelichting zie Tabel III A.

Datum	Meetpunt							
	NW1	NW2	M1	M2	M3	M4	M5	M6
7- 9/4	-	-	0	0	0	0	0	0
20/4	0	0	-	-	-	-	-	-
27/4	-	-	2.76	-	0	0	0	0
4/5	0	0	-	-	-	-	-	-
11/5	-	-	4.96	6.92	0	0	0.96	0
17/5	0	0	-	-	-	-	-	-
26-28/5	-	-	1.56	12.57	-	27.66	-	-
1/6	0	12.96	-	-	-	-	-	-
11-15/6	-	-	17.90	29.24	182	-	1.33	42.46
17/6	0	5.61	-	-	-	-	-	-
24-30/6	-	-	114	86.40	791	3680	143	568
1/7	768	15274	-	-	-	-	-	-
5- 9/7	-	-	214	143	382	3085	191	319
19/7	55.60	500	-	-	-	-	-	-
19-22/7	-	-	36.18	4.61	310	7921	84.7	104
9/8	562	1550	-	-	-	-	-	-
10-13/8	-	-	54.91	53.87	499	25120	498	546
6/9	5.91	127	1.51	8.39	5364	10378	173	203
21-24/9	0	20.33	35.56	3.32	3857	5212	871	4989
5/10	-	-	-	-	2764	-	1145	-
12-13/10	-	-	28.96	9.24	-	1724	-	-
2- 9/11	-	-	0.39	2.43	19.98	162	449	2951
8/12	-	-	-	-	5.07	26.59	-	-

een regelmatig verloop te zien, waarbij de toename tot de maximum waarde bij M₁ en M₂ geleidelijk verloopt. De waarden van de punten M₃, M₅, M₆ zijn onregelmatiger. Opvallend is de geringe najaarspiek, die zich in de Mokbaai in de maanden november/december manifesteerd. Het lijkt erop dat de *Enteromorpha*-groep in de maanden augustus t/m oktober verdrongen is door de *Ulva*-groep, doch tijdens het verdwijnen van de *Ulva*-groep nog even kan opbloeien.

De waarden van de *Ulva*-groep duiden eveneens op een sterke gebondenheid aan het seizoen, dat zich vooral in de Mokbaai over een lange tijd uitstrekt. Toch zijn er binnen het seizoen grote schommelingen in de biomassa-getallen: een verschil van

Tabel IV

Biomassa-gegevens van diverse auteurs. Afkortingen: DW = drooggewicht, ADW = asvrijdrooggewicht, als percentate van het drooggewicht. De gegevens van Lüning (1969) zijn van versgewicht naar drooggewicht omgerekend met de factoren 4.5 (Lam. spec.) en 5.3 (Fucus spec.) van Paine and Vadas (1969).

Auteur	Plaats	Soorten	Biomassa g DW./m ²	ADW %	C %
de Bree et al., 1973	Grevelingen be- groeiide plaatsen gehele oppervlak	<i>Ulva</i> sp.	93.8 3.0	68	34
Colijn 1974	Groninger wad	buisdiatom. groenwieren	0-5.44 0-5.60		
Edwards & Owens 1960	River Tuel, England	macrophyten	3.26-519.1		33
Lüning, 1969	Helgoland	<i>Fucus</i> Sp. <i>Laminaria</i> sp.	700 1000-2500		
Mann, 1972	Baai Oostkust Canada	macro-algen	304		
Paine & Vadas,	Mukkaw Bay; Lloyds Marina (Wash., U.S.A.)	<i>Enteromorpha</i> sp. <i>Ulva</i> sp.		64 81	
Dit onderzoek	Wad bij Texel	buisdiatom. <i>Enteromorpha</i> sp. <i>Ulva</i> sp.	0-2.5 0-23.3 0-55.0	19.6 52.6 64.2	9.8 21.3 27.3

een factor 10 tussen twee opeenvolgende metingen is niet onmogelijk, zie met name de meetpunten NW₁, NW₂, M₁ en M₂.

Dit kan veroorzaakt worden door:

- onregelmatigheid in de monstermethode.
- variatie in stroming en windrichting. Voor hun ligging zijn de meetpunten NW₁, NW₂, M₁ en M₂ aan sterkere stroming blootgesteld dan de punten M₃ t/m M₆. Dit kan met name van invloed zijn op het losraken van vastliggende algen, en op verplaatsing van zwevende algfragmenten.

Tabel IV geeft een vergelijking met andere auteurs. Er bestaat een zekere overeenstemming met de gegevens van COLIJN (1974). Een uitzondering is de door mij gevonden waarde voor

de *Ulva*-groep van meetpunt M₄ op 11 augustus 1976; deze is aanmerkelijk hoger. Een ander verschil is de ligging van het seizoen van buisdiatomeeën: op het Groninger wad was dit later in het seizoen (mei/juni/juli).

De percentages voor asvrijdrooggewicht en koolstofgehalte zijn gedurende het seizoen min of meer konstant. Zie figuren 12, 13 en 14. De groenwieren hebben hogere waarden dan de buisdiatomeeën, hetgeen veroorzaakt wordt door de kiezelskeletten der diatomeeën, die een hoog soortelijk gewicht hebben, doch niet mee verbranden bij de bepaling van asvrijdrooggewicht en koolstofgehalte.

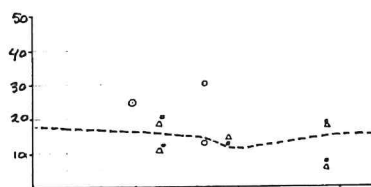


Fig. 12. Asvrijdrooggewicht en koolstofgehalte van buisdiatomeeën gedurende het seizoen in 1976. Meetpunten: o = NIOZ-wad, ● = M1, Δ = M4. De waarden onder de onderbroken lijn geven koolstofgehalte, de waarden boven de lijn geven asvrijdrooggewicht. De waarden in de y-richting zijn percentages t.o.v. drooggewicht.

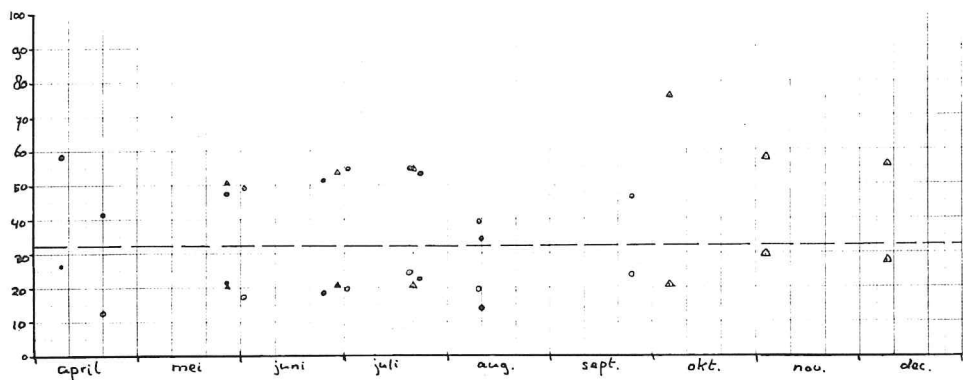


Fig. 13. Asvrijdrooggewicht en koolstofgehalte van *Enteromorpha* spec. gedurende het seizoen in 1976. Overige toelichting zie fig. 12.

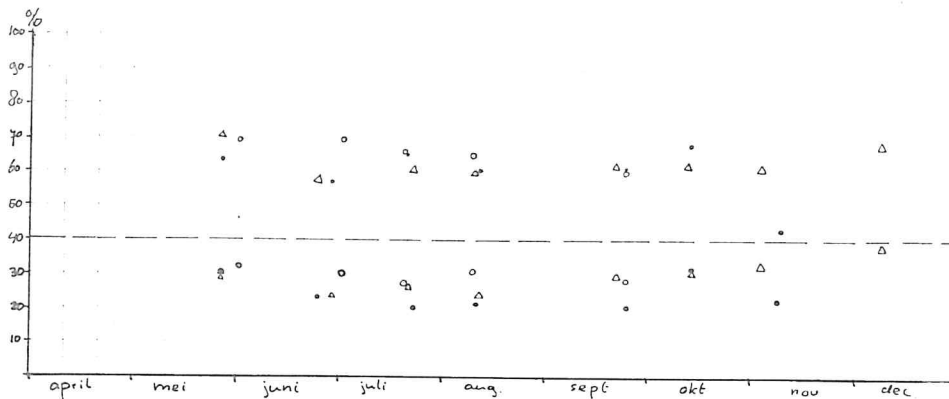


Fig. 14. Asvijsdrooggewicht en koolstofgehalte van *Ulva* spec. gedurende het seizoen in 1976. Overige toelichting zie fig. 12.

4.2. Schatting volgens de line transect methode

Voor het schatten van de bedekkingsgraad is de situatie op het wad op papier gesimuleerd (figuur 15). Door een aantal willekeurige vlekken is een 21-tal willekeurige lijnen getrokken. Hierbij is gemeten voor ieder lijnstuk:

- die delen die vlekken "doorsnijden", als percentage van de totale lengte van het lijnstuk, en
- het totale oppervlak van de vlekken in een strook van 0.5 cm aan weersijden van het lijnstuk, als percentage van de totale oppervlakte in die strook.

Deze twee factoren zijn tegen elkaar uitgezet in figuur 16. Er bestaat een lineair verband met een correlatie coëfficiënt $r=0.98$.

Belangrijker is een eventueel verband tussen op het wad te meten bedekkingsgraad gevonden met de line transect methode en de hoeveelheid alg in gram /m². Dit is uitsluiten gedaan voor de *Ulva*-groep, zie figuur 17. De correlatie coëfficiënt voor een lineair verband is hier $r=0.94$. De aangegeven foutengrenzen

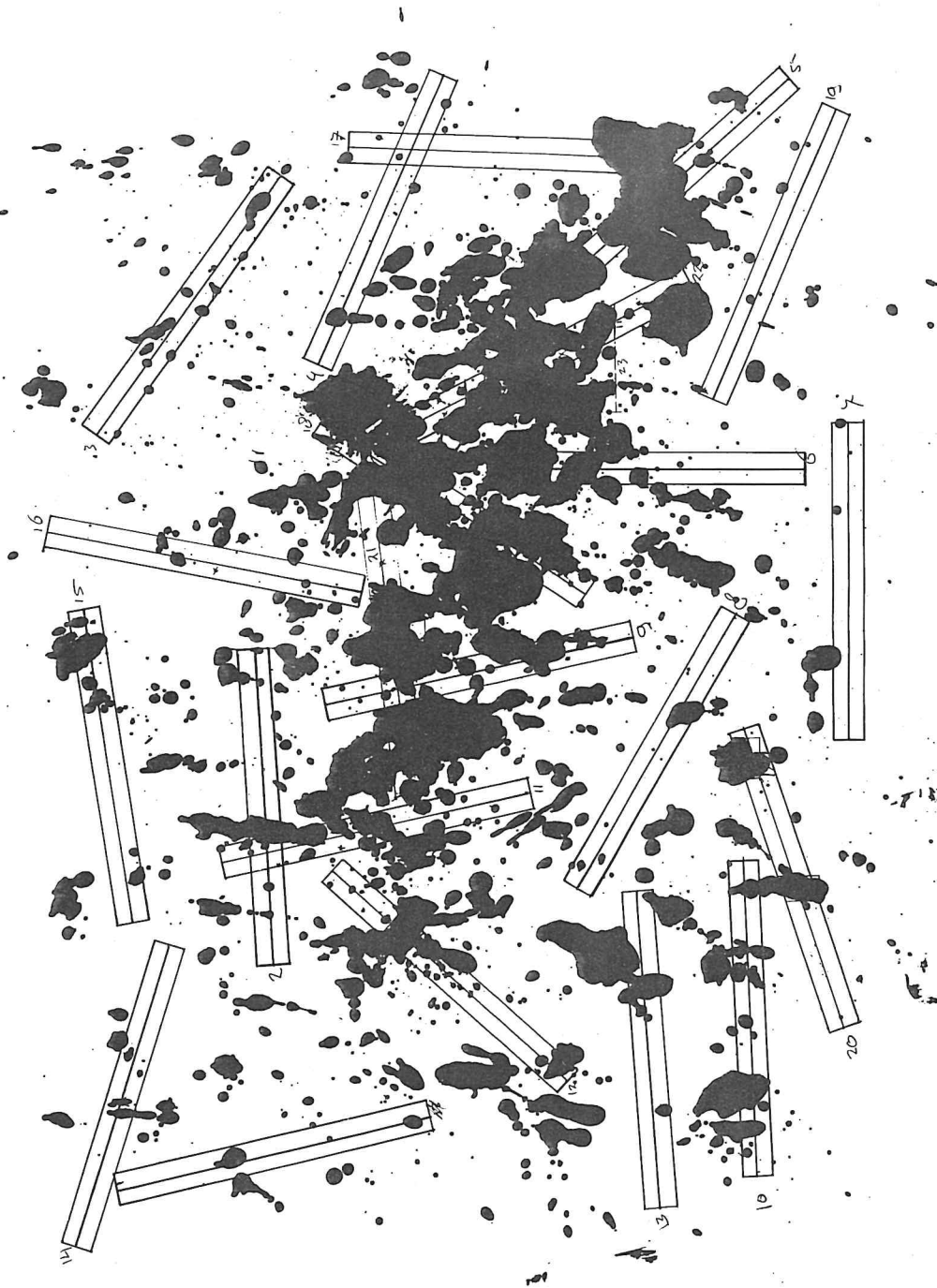


Fig. 15. Vlekkenpatroon ter vergelijking van bedekkingsgraad op de lijn en percentage oppervlakte der vlekken. Overige toelichting zie tekst.

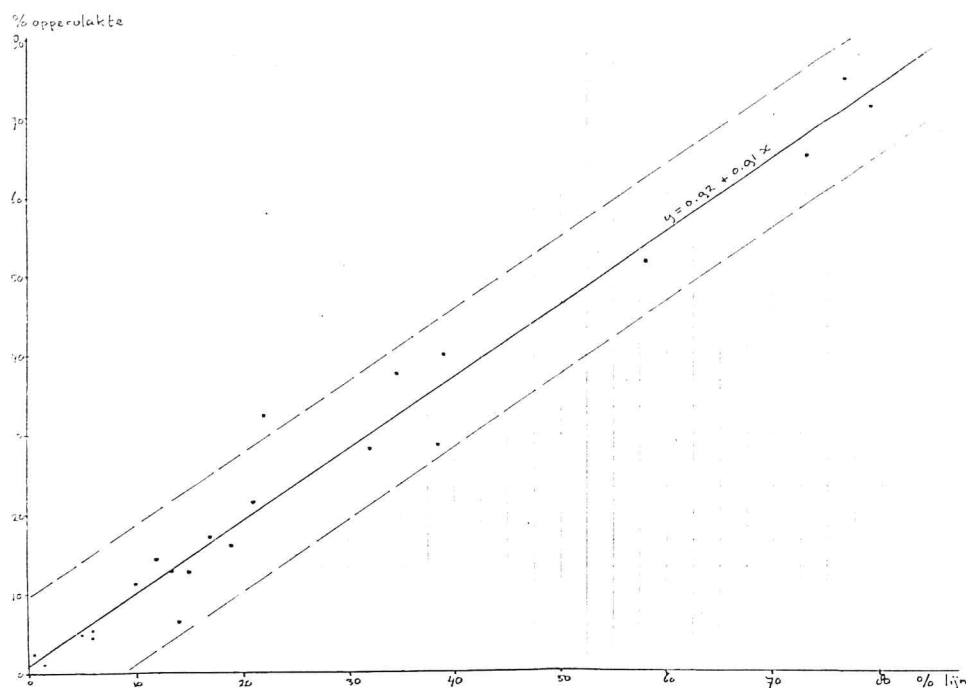


Fig. 16. Verband tussen bedekkingsgraad (% lijn) en oppervlakte (% oppervlakte) der vlekken. Correlatiecoëfficiënt $r = 0.98$.

geven het nauwkeurigheidinterval bij een eenzijdige overschrijdingskans van 5%. Dit is voor de gesimuleerde situatie 8.6% en voor de wad-situatie 3.02 gram.

Het is duidelijk dat de voorspellingsnauwkeurigheid voor de situatie op het wad te wensen overlaat, hetgeen veroorzaakt kan worden, doordat bij grote hoeveelheden de algen in meerdere lagen op het wad liggen hetgeen met de line transect methode niet gemeten wordt.

Deze gegevens zijn gebruikt om een totaalschatting te maken van het Noord-Westelijk deel van de Mokbaai van 23 t/m 27 augustus 1976. Hierbij werd de regressie-formule van figuur 17 toegepast:

$$y = -0.29 + 0.88 x$$

waarin x is de gemeten bedekkingsgraad (%)

y is de bijbehorende biomassa (gram alg/m²).

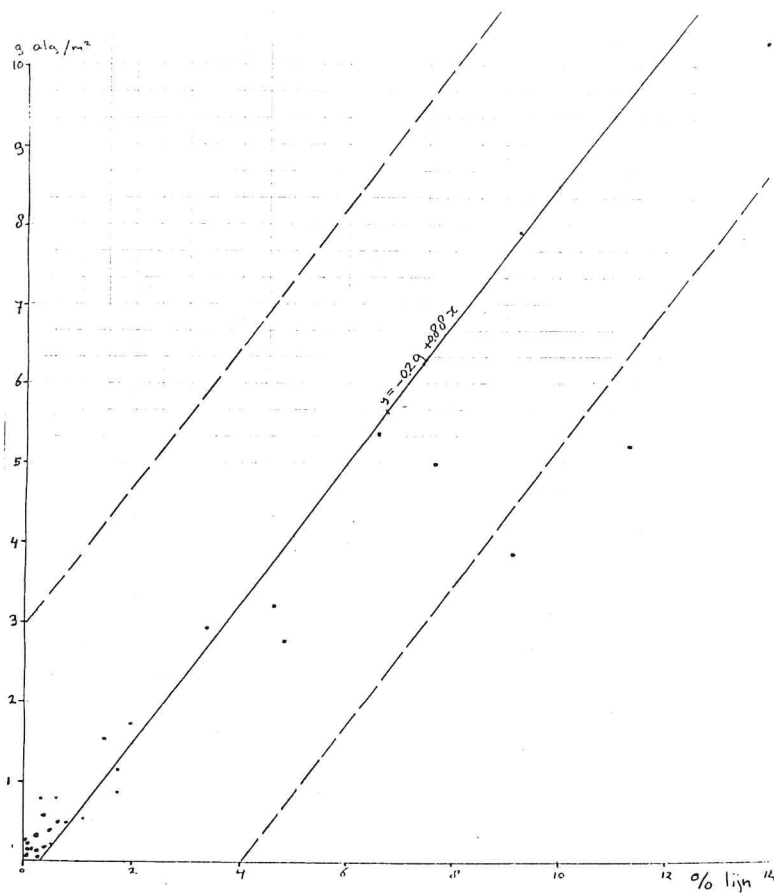


Fig. 17. Verband tussen bedekkingsgraad (% lijn) en biomassa (g alg/m²) van de *Ulv*a - groep. Correlatiecoëfficiënt $r = 0.94$.

In figuur 18 zijn de resultaten weergegeven. Opvallend is de grote spreiding in de getallen: 0-54.8 g/m². De gemiddelde waarde voor het gehele gebied is 11.2 g/m². De schatting met de line transect methode is aanzienlijk hoger dan die afgeleid uit de monsters in dezelfde periode (Tabel IIIc), ook wanneer men de onnauwkeurigheid van de eerstgenoemde schatting in aanmerking neemt. De gemiddelde waarde van 11.2 gr/m² is eveneens hoog vergeleken met de waarde van COLIJN (1974) voor het Groninger wad van 1.75 tot 5.6 gr/m².

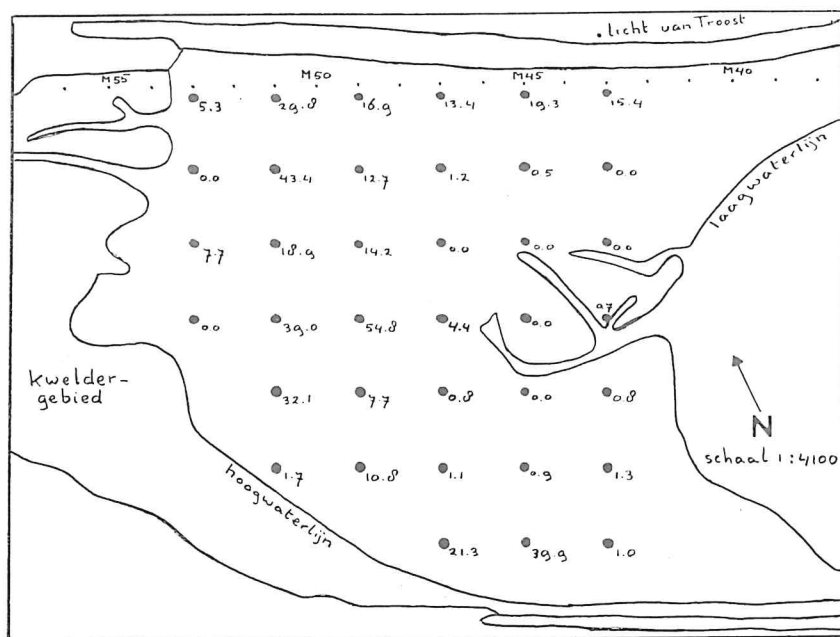


Fig. 18. Plattegrond van het Noord-westelijk deel van de Mokbaai, met de resultaten van de biomassa-schatting met behulp van de line transect methode. ● = genummerde houten paal. ○ = meetpunt line transect methode. De getallen geven de biomassa ter plaatse in gram alg per m².

5. RESULTATEN PRODUKTIE

5.1. Laboratorium experimenten

Potentiële produktie van buisdiatomeeën uit de Mokbaai en het NIOZ-wad.

6 flesjes werden gevuld met 50 ml gefiltreerd zeewater uit de NIOZ-haven, en 5 μCi $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. In 3 van de flesjes bevond zich een pluk buisdiatomeeën uit de Mokbaai, en in de 3 andere van het NIOZ-wad. Incubatie vond plaats in de carroussel gedurende 4 uur bij 6.5 °C.

De resultaten zijn weergegeven in Tabel V. Er bestaat geen significant verschil tussen de waarden van de Mokbaai en het NIOZ-wad.

Conclusie: het verschil in situ produktie tussen buisdia-

Tabel V

Potentiële produktie in mg C/g alg. 4 uur van buisdiatomeën uit de Mokbaai en het NIOZ-wad. 8 april 1976.

Fles no.	Vindplaats alg.	mg C/g alg.	mg C/g alg.
1	NIOZ-wad	2.03	} 2.60
2	"	4.30	} (S.D. 1.50)
3	"	1.47	
4	Mokbaai	3.64	} 2.73
5	"	2.26	} (S.D. 0.79)
6	"	2.30	

externe factoren.

Potentiële produktie van *Ulva*-fragmenten uit de NIOZ-haven.

Doel van dit experiment was na te gaan of verschillende delen van een *Ulva*-plant verschillend produceren onder dezelfde omstandigheden. Hiertoe werden 15 flesjes gevuld met 50 ml gefiltreerd zeewater, en 1 μCi $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ per flesje. In de flesjes bevonden zich uitgeponste *Ulva*-schijfjes van een *Ulva*-plant van het ponton in de NIOZ-haven. Op de volgende plaatsen waren schijfjes uitgeponst:

basis = 1 à 3 cm van de aanhechtingsplaats

midden = 10 cm van de aanhechtingsplaats

top = 20 cm van de aanhechtingsplaats (= ± 1 cm vanaf de rand).

Tabel VI

Potentiële produktie in mg C/g alg. 4 uur van *Ulva* fragmenten uit de NIOZ-haven, 10 sept. 1976.

Oorsprong fragment	mg C/g alg.	s.d.	mg C/ cm^2 opp.	s.d.
Basis	3.55	0.39	9.94	0.55
Midden	5.95	0.39	9.51	0.55
Top	5.10	0.72	8.78	0.88

Geincubeerd werd in de carroussel gedurende 4 uren bij 15 °C. Voor de resultaten zie Tabel VI. Er bestaat niet veel verschil tussen de top en het midden. De basis heeft een hoge pro-

duktie per gewichtseenheid, doch niet wanneer men de produktie per oppervlakte-eenheid beschouwt. Het is derhalve zinvol om bij de in situ metingen geen schijffjes nabij de aanhechtingsplaats te ponsen.

Potentiële produktie van bruinwieren uit de Mokbaai

Voornamelijk op mosselbanken groeit *Fucus vesiculosus*. Deze komt weliswaar plaatselijk voor, doch is minder seizoen gebonden dan de groenwieren en diatomeeën. Bovendien bestaat een *Fucus*-plant uit een duidelijk stengel- en bladgedeelte. Om een inzicht te krijgen van de produktie in vergelijking tot die van *Ulva* is dit experiment uitgevoerd.

16 flesjes werden gevuld met 50 ml gefiltreerd zeewater en 1 $\mu\text{Ci NaH}^{14}\text{CO}_3$ per flesje. In de flessen bevonden zich:

Ulva-schijffjes (4 flessen).

Fucus-fragmenten : basis (4 flessen) = stukje stengel
 midden (4 flessen) = $\pm$ halverwege een
 blad vlak na een vertakking
 top (4 flessen) = top van een blad.

Tabel VII

Potentiële produktie in mg C/g alg. 4½ uur van *Ulva* uit de NIOZ-haven en *Fucus vesiculosus* uit de Mokbaai. De getallen zijn uitgedrukt in mg C/g droog gewicht.

Fragment	LB		DB	LB-DB	na correctie voor excretie
<i>Ulva</i> schijffje	5.96	s.d. 0.30	0.03	5.93	
<i>Fucus</i> basis	0.20	s.d. 0.07	0.01	0.19	0.29
<i>Fucus</i> midden	1.93	s.d. 0.21	0.07	1.86	2.86
<i>Fucus</i> top	3.27	s.d. 0.21	0.15	3.06	4.71

Geïncubeerd werd in de carroussel gedurende 4 uur en 15 minuten bij 14.5 °C. Zie Tabel VII.

De produktie per gewichtseenheid is bij *Fucus* geringer dan bij *Ulva*. Bovendien is er bij *Fucus* een duidelijk verschil tussen fragmenten uit basis, midden en top.

Volgens SIEBURTH (1969) en MANN (1972b) kan de uitscheiding van organisch materiaal (=excretie) bij bruinwieren zeer groot zijn; 30 à 40 % van de opgenomen koolstof wordt weer uitgescheiden en wordt dus niet gemeten. De produktie-waarden van *Fucus* dienen dus met een factor 100/65 gecorrigeerd te worden. Dit is weergegeven in de laatste kolom van de tabel. Aangezien STAPEL (1976) voor *Ulva* excretie waarden lager dan 3% vond, is daar geen correctie voor toegepast.

5.2. In situ metingen

Buisdiatomeeën (figuur 19, 20, 21) lage waarden per gewichtseenheid: allen op M1 eerst een hoge waarde, die samenvalt met de piek van de biomassa. Daarom kunnen we zeggen, dat, indien er sprake is van een piek in de produktie, dat deze dan zeer kort en hoog moet zijn, zodat binnen korte tijd de biomassa snel kan toenemen. Het is dan ook belangrijk zo vroeg mogelijk met deze produktiemetingen te beginnen.

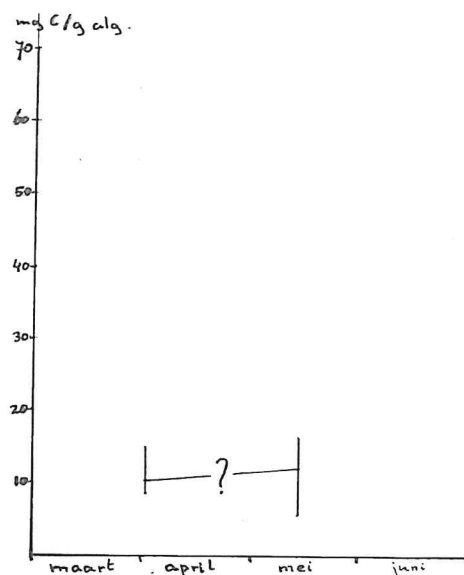


Fig. 19. In situ produktie van buisdiatomeeën gedurende het seizoen in 1976, gemeten op meetpunt NW1.

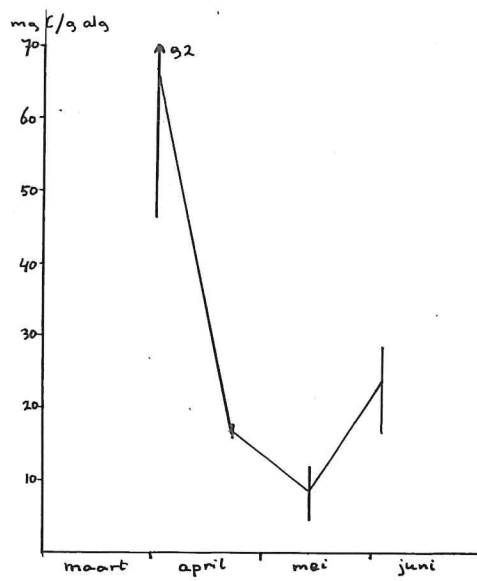


Fig. 20. In situ produktie van buisdiatomeeën gedurende het seizoen in 1976, gemeten op meetpunt M1.

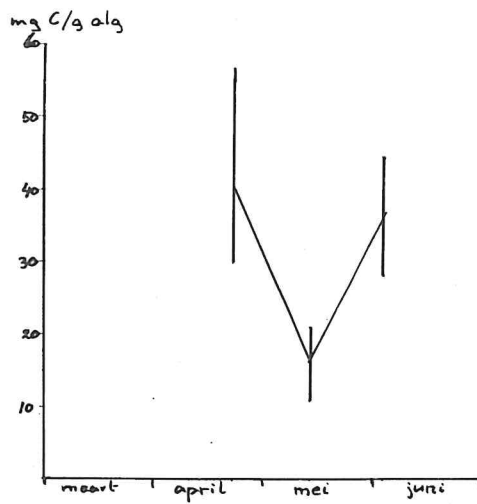


Fig. 21. In situ produktie van buisdiatomeeën gedurende het seizoen in 1976, gemeten op meetpunt M4.

Ter vergelijking: CANTERS (1972) vond in een experiment waarden van 1.2 - 5.4 mg C/g alg, terwijl COLIJN (1974) voor buisdiatomeeën van het Groninger wad waarden vond van 0.15 - 0.20 mg O₂/2 uur/mg dr. gew. alg.

Met door hem genoemde omrekeningsfactor van 0.375 (mg opgegeven O₂ → mg opgenomen CO₂), komt dit overeen met 28-37.5 mg C/uur/mg alg. COLIJN (1974) liet de incubatie echter in het laboratorium onder konstante lichtomstandigheden plaatsvinden, zodat directe vergelijking niet mogelijk is.

Enteromorpha-groep: (figuur 22, 23, 24). Op het inzetpunt NW1 werden per gewichtseenheid vrij konstante waarden gevonden. Opvallend is echter de hoge produktie in september, die geen overeenkomstig beeld heeft bij de biomassa (figuur 6).

Op meetpunt M1 werd in juni een hoge produktie gevonden, die een redelijke overeenkomst vertoont met het maximum in biomassa in die tijd. Achterin de Mokbaai (meetpunt M4) is dit verloop veel minder duidelijk.

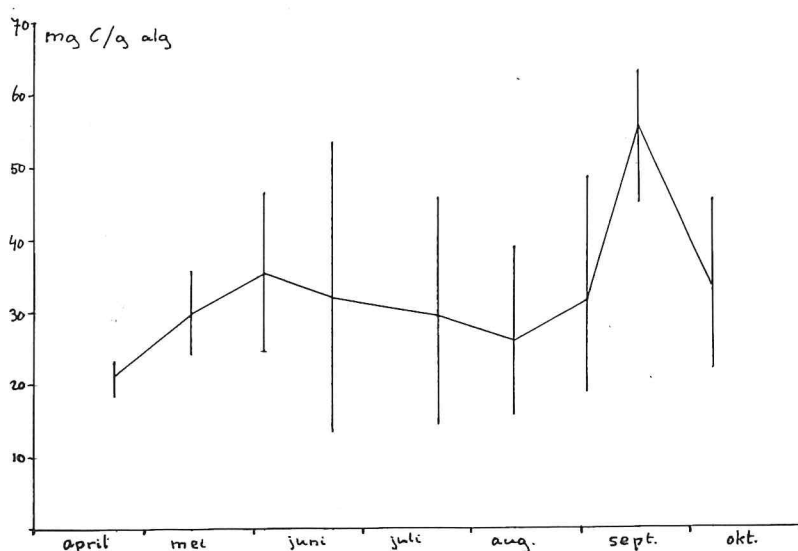


Fig. 22. In situ produktie van *Enteromorpha spec.* gedurende het seizoen in 1976, gemeten op meetpunt NW1.

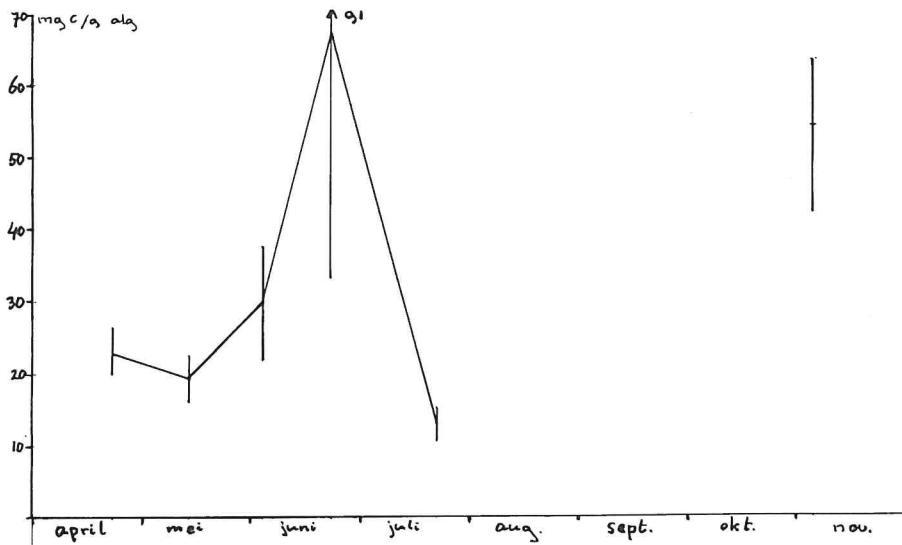


Fig. 23. In situ produktie van *Enteromorpha* spec. gedurende het seizoen in 1976, gemeten op meetpunt M1.

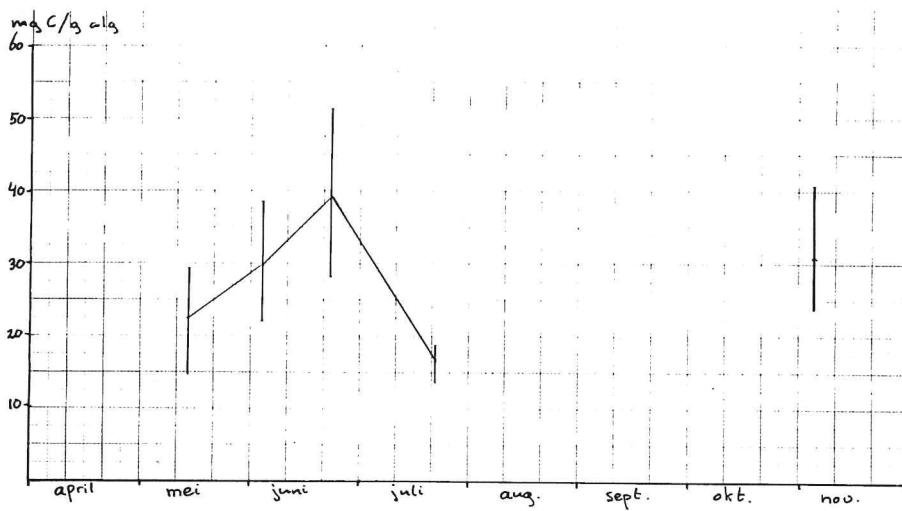


Fig. 24. In situ produktie van *Enteromorpha* spec. gedurende het seizoen in 1976, gemeten op meetpunt M4.

Ulva-groep (figuur 25, 26, 27): Hier vinden we voor de drie meetpunten ongeveer hetzelfde beeld: in juni hoge produktie, in juli/augustus lage waarden (de maanden met grootste lichthoeveelheid en hoogste temperatuur), terwijl in september een tweede piek optreedt.

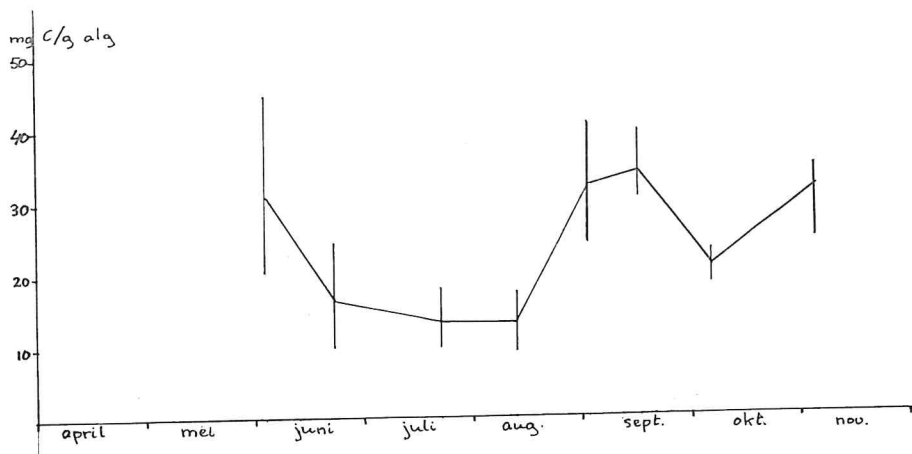


Fig. 25. In situ produktie van *Ulva spec.* gedurende het seizoen in 1976, gemeten op meetpunt NW1.

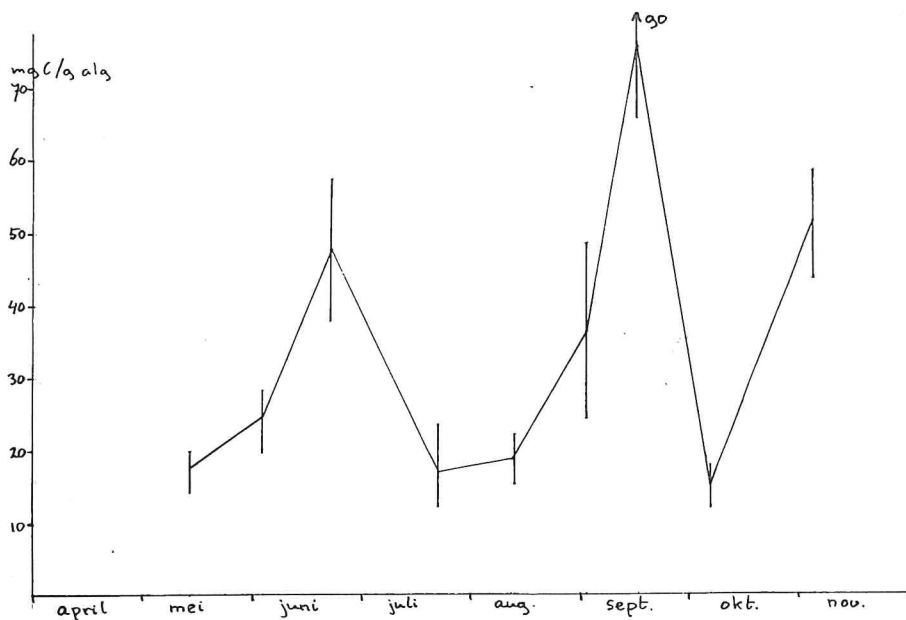


Fig. 26. In situ produktie van *Ulva spec.* gedurende het seizoen in 1976, gemeten op meetpunt M1.

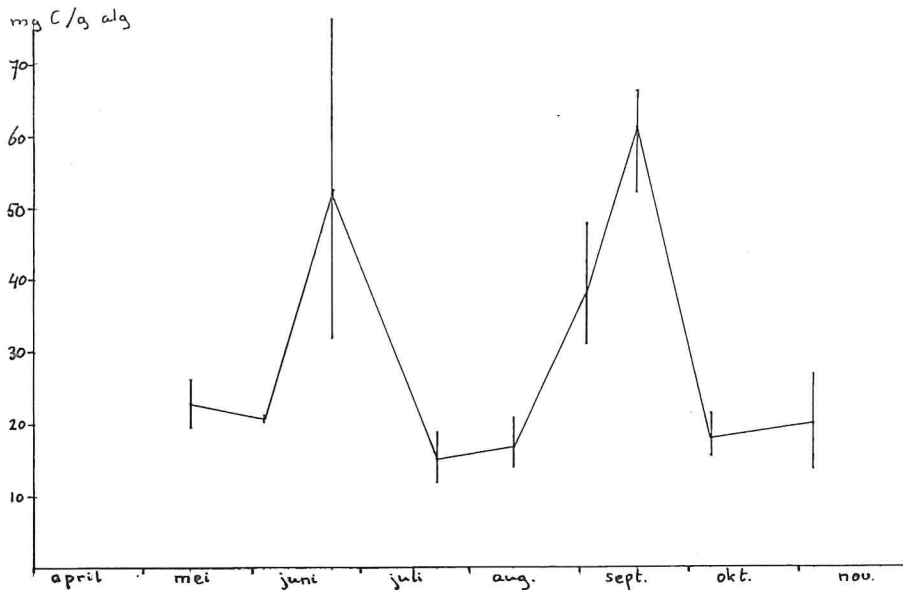


Fig. 27. In situ produktie van *Ulva* spec. gedurende het seizoen in 1976, gemeten op meetpunt M4.

Vermenigvuldigen met de biomassa bij de betreffende meetpunten levert een theoretische waarde voor de produktie per m^2 , zie Tabel VIII. Hier kunnen soms zeer hoge waarden voorkomen ten gevolge van de grote biomassa. Het is echter onwaarschijnlijk dat deze waarden op het wad bereikt worden, aangezien de algen elkaar bij grote dichtheden overlappen, zodat de bovenste lagen het licht voor de onderliggende lagen wegvangen. Volgens KANWISHER (1966) dringt door 1 laag *Ulva* 20 à 75% van het licht door, dat van 1 lichtbron afkomstig is. Met meer verspreid licht (zonlicht) zal dit hoger liggen, doch het zal niet verwaarloosbaar zijn. De onderste lagen produceren dus minder en de produktie per m^2 voor met name meetpunt M4 zal derhalve lager liggen.

Tabel IX geeft een vergelijking met andere auteurs. De produktie per m^2 blijkt relatief laag hetgeen vnl. het gevolg zal zijn van de relatief lage biomassa (zie Tabel IV).

Tabel VIII

Productie in mg C/m².dag in het seizoen in 1976.

Meet- punt	Productie op de data											Jaar
	1/4	22/4	13/5	3/6	22/6	21/7	12/8	2/9	16/9	6/10	4/11	prod.
Buisdiatomeeën												
NW1	26.5											0,5
M1	33.0	23.5	0.5									1.4
M4		14.2	2.2									0.3
Enteromorpha-groep												
NW1		7.7	26.8	31.7	125.2	84.5	5.7	5.0	5.6	0.0		6.9
M1		0.2	12.0	19.5	116.3	0.2					0.0	3.4
M4			1.3	1.8	6.3	1.7					1.3	0.3
Ulva-groep												
NW1				0.4	12.5	0.7	7.3	9.3	0.7	0.0	0.0	0.6
M1			0.0	0.0	5.4	0.6	1.0	1.6	2.7	0.4	0.0	0.3
M4			0.6	0.6	191.0	126.7	417.2	144.9	315.9	31.0	3.2	25.6

Tabel IX

Primaire produktie gegevens van diverse auteurs. Gewichtseenheid: gram drooggewicht algen. (g. dr. w.) Oppervlakte-eenheid: vierkante meter bodemoppervlakt met de zich daarboven bevindende waterkolom.

Auteur	Plaats	Producenten	Productie	
			mg C/g dr.w.	mg C/m ² /dag
Cadée & Hege- man 1974a	West. Waddenzee	phytoplankton		20-800
	Oost. Waddenzee			20-1000
Cadée & Hege- man 1974b	West. Waddenzee	benthische microflora		100-800
Colijn 1974	Groninger wad	macro-algen onder konstance licht	37.5-52.5	65.6-273 mg C/m ² /uur.
Edwards & Owens, 1960	River Tuel England	macrophyten		14440
Kanwisher, 1966		algemeen zeewieren		20000
Lieth & Wit- taker, 1975		algemeen macrophyten		10-20000
Stapel 1976	Balgzand (Waddenzee)	<i>Ulva</i> sp.	2.4-138.2	
Dit onderzoek	Wad bij Texel	buisdiatomeeën	8.4-66.7	0-33.0
		<i>Enteromorpha</i> sp.	12.7-66.8	0-125.2
		<i>Ulva</i> sp.	13.0-75-7	0-417.2

Op grond van deze gegevens is een schatting van de produktie op jaarbasis gemaakt (laatste kolom van Tabel VIII), waarbij opgemerkt moet worden, dat de werkelijke waarden eerder lager dan hoger zullen zijn.

Het blijkt dat de gemeten jaarproduktie niet hoger wordt dan $25.6 \text{ g C/m}^2 \text{ jaar}$, welke waarde slechts plaatselijk bereikt wordt. Uit vergelijking met de jaarproduktie van fytoplankton en fytoenthos in de Waddenzee ($120 \text{ g C/m}^2/\text{jaar}$; CADÉE & HEGEMAN 1974 a en b) en de aanvoer van organisch koolstof uit de Noordzee ($240 \text{ g C/m}^2/\text{jaar}$; de JONGE & POSTMA, 1974) kan derhalve geconcludeerd worden, dat het aandeel van de door mij onderzochte macro-algen in de koolstofkringloop, slechts gering is.

5.3. Licht en temperatuur

Zie figuur 28 en 29. De gemeten lichtwaarden vertonen grote onderlinge verschillen, die afhankelijk zijn van de tijdelijke weersomstandigheden, en, in mindere mate, van het getij en de troebelheid van het water. Het grote verschil tussen wateroppervlak en wadoppervlak op 22 april werd veroorzaakt door baggerwerkzaamheden in de nabij meetpunt NW1 gelegen NIOZ-haven, die een grote troebelheid teweegbrachten. De maandgemiddelden van Den Helder, opgegeven door het KNMI geven een maximum te zien in de maanden juli en een sterke daling in augustus/september.

De watertemperaturen zijn het hoogst in de maanden juli en augustus zijn in overeenstemming met de maandgemiddelden van luchttemperaturen van Den Helder. Correlatieberekeningen van de produktie, licht en temperatuur zijn door mij niet verricht. Opvallend is wel, dat gedurende de maanden met hoge licht- en temperatuurwaarden (juli en

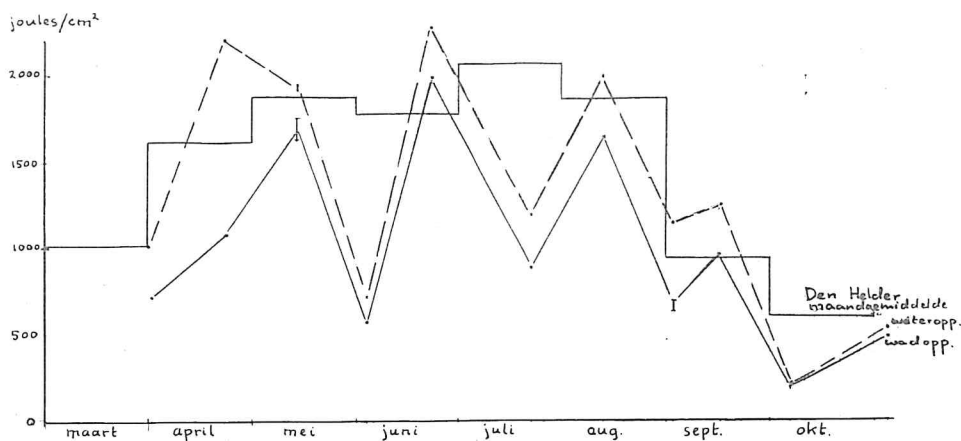


Fig. 28. Dagelijkse lichtenergie op het wateren wadoppervlak in Mookbaai en NIOZ-wad, en maandgemiddelde in Den Helder (volgens opgave KNMI), gedurende het seizoen 1976.

augustus) de produktie van de *Ulva*-groep een dal vertoonde, terwijl in september en oktober, bij aan werkelijk lagere licht- en temperatuurwaarden, de produktie weer hoger is.

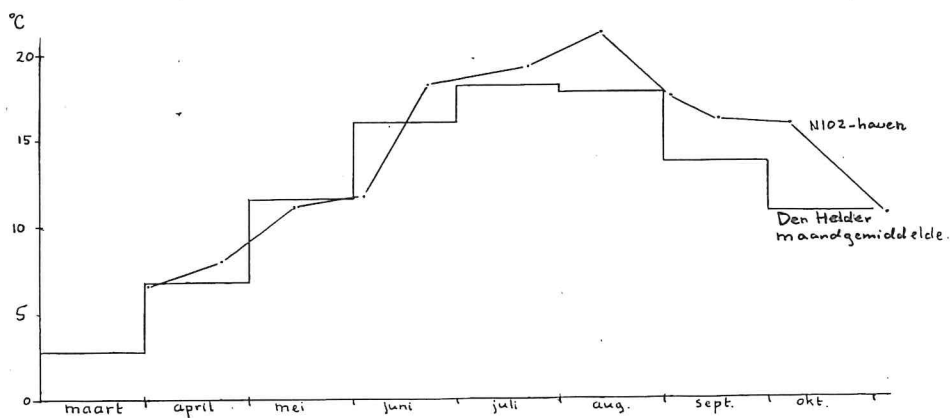


Fig. 29. Gemiddelde luchttemperatuur in de NIOZ-haven en in Den Helder (volgens opgave KNMI) gedurende het seizoen in 1976.

6. DISCUSSIE

6.1. Bruto/nettoproductie en excretie

Om enige vergelijking mogelijk te maken is het zinvol om zich te realiseren wat eigenlijk gemeten wordt met de ^{14}C -methode. De produktie ten gevolge van de fotosynthese is de bruto-produktie. Wanneer men hier de respiratie van aftrekt, vindt men de netto-produktie. De ^{14}C -methode meet geen van beide exakt, doch de resultaten liggen waarschijnlijk tussen de netto- en brutoproductie is, omdat een gedeelte van de opgenomen ^{14}C door respiratie weer als $^{14}\text{CO}_2$ vrijkomt, en dus niet gemeten wordt. Het probleem, hoe groot dit gedeelte is, en wat precies gemeten wordt, is nooit opgelost (LIETH & WHITAKER, 1975). Een ander probleem is de uitscheiding van organische stoffen in het milieu (exudatie of excretie), die evenmin gemeten wordt en waarvoor eventueel gecorrigeerd moet worden. Volgens SIEBURTH (1969) en MANN (1972) wordt bij verschillende bruinwieren 30 - 40 % van de opgenomen koolstof weer uitgescheiden. CANTERS (1972) vond voor benthische diatomeeën een gemiddelde excretie van 3%, terwijl STAPEL (1976) voor *Ulva* waarden kleiner dan 3% opgeheeft. Het ziet er dus naar uit dat de door mij gevonden waarden slechts een geringe correctie behoeven.

6.2. Verband biomassa en produktie

Om een vergelijking tussen de gevonden biomassa- en produktiewaarden mogelijk te maken heb ik een computerprogramma vervaardigd, dat uit een zeker beginbiomassa en de produktiegegevens een verloop van de biomassa voorspelt.

Uit een opgegeven beginbiomassa en het produktie-getal van de eerste dag (in mg C/gr. alg) wordt een nieuwe biomassa be-

rekend, die de beginbiomassa van de tweede dag wordt, waaruit vervolgens weer, met het produktie van de tweede dag een nieuwe biomassa berekend wordt, enzovoorts. Ook is het mogelijk om met kleinere stoppen dan 1 dag te werken. Zie figuur 30.

De berekeningen werden uitgevoerd met een Tektronix tafelcomputer van het NIOZ.

Het zal duidelijk zijn dat de berekening niet met alle factoren rekening houdt:

De volgende factoren kunnen eveneens invloed hebben op het verloop van de biomassa:

- verhogend: → aanvoer van algfragmenten ten gevolge van stroming van het water.
- verlagend: → excretie.
- afvoer van algfragmenten ten gevolge van stroming van het water.
- afbraak van algenmateriaal (rotting).
- vraat door bijvoorbeeld ganzen.

Het computerprogramma berekent een steeds stijgend verloop door de biomassa. Immers: als de produktie = 0 dan is de biomassa konstant; een negatieve produktie wordt niet gemeten.

Bij de berekening is voor de *Ulva*-groep uitgegaan van een koolstofgehalte van 27.33% van het drooggewicht, en voor de *Enteromorpha*-groep 21.34%. Dit zijn gemiddelden van de in de monsters gemeten waarden.

De resultaten van de berekeningen zijn in de figuren 6 t/m 11 door middel van stippellijnen weergegeven.

De berekende biomassa-toename op grond van de produktiegegevens is in de meeste gevallen hoger dan de werkelijke stijging, hetgeen zich in de grafieken manifesteert in de helling van de berekende lijn, die groter is dan die der waargenomen biomassa in het eerste deel der grafiek.

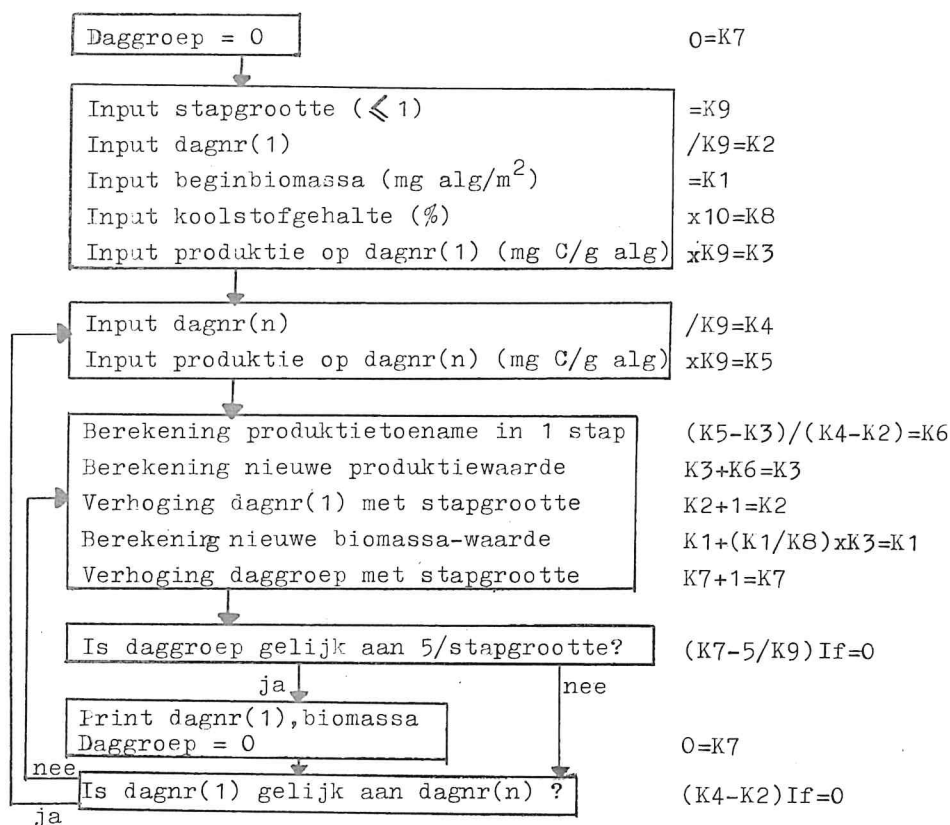


Fig. 30. Schema van het computerprogramma.

Toelichting: 1) Naast het blokschema is de formulering weergegeven, zoals die in het programma toegepast is. 2) Stapgrootte: de berekening van de biomassa geschiedt per dag of per gedeelte van een dag. Indien stapgrootte=1, dan wordt per dag berekend; indien bijv. stapgrootte=1/3, dan wordt in 1 dag 3 x de biomassa berekend. 3) Daggroep: om de 5 dagen worden dagnummer en biomassa geprint. Hiertoe wordt daggroep telkens met 1 stap verhoogd. Wanneer hij gelijk is aan 5/stapgrootte (=5 dagen), dan wordt geprint.

Uitzonderingen vormen *Enteromorpha* op meetpunt M4 en *Ulva* op de meetpunten NW1 en M4. Daar is de stijging aanvankelijk gelijk aan of kleiner dan de biomassa-stijging.

Gevolg hiervan is dat in de meeste gevallen bij de piek in biomassa de berekende produktie een factor 10 à 100 hoger is dan de waargenomen biomassa. (Let op de logaritmische schaal der y-assen). Volgens WESTLAKE (1965) is de primaireproduktie

van veel marine gemeenschappen een factor 2 à 3 hoger dan de maximale biomassa.

Het lijkt onwaarschijnlijk dat de mij gevonden grote verschillen veroorzaakt werden door excretie, rotting en vraat, zodat ze voornamelijk toe te schrijven zijn aan een hoge afvoer van zwevende algenmateriaal naar elders. Het meetpunt M4 is een uitzondering: daar is zowel voor *Ulva* als voor *Enteromorpha* de berekende biomassastijging aanvankelijk gelijk aan de waargenomen stijging. Gezien de ligging van dit punt (achterin de Mokbaai) is de stroomsterke er gering, zodat weinig algenmateriaal afgevoerd kan worden.

De situatie voor *Ulva* op het NIOZ-wad (meetpunt NW1) is tegengesteld: daar is de waargenomen biomassa aanvankelijk hoger en er vindt dus in de tweede helft van juni en de eerste helft van juli aanvoer van elders plaats.

In het algemeen kan men dus stellen, dat een zeer snelle opbloei van algen uit de produktiegegevens te verklaren is: er vindt een exponentiële toename plaats, die binnen een maand de biomassa kan doen stijgen met een factor 10 à 100.

Later in het seizoen blijft de biomassa ongeveer konstant, en wordt op den duur kleiner, terwijl er nog steeds een niet te verwaarlozen produktie is (zie de figuren 22 t/m 27).

Wat de oorzaak van het verdwijnen van de algen is, is niet bekend. Zowel afvoer door waterstrooming en wind, als afbraak en vraat (door ganzen) kunnen hierbij een rol spelen.

Duidelijk is wel, dat wat betreft de *Ulva*-vegetatie, de algen of het NIOZ-wad (NW1 en NW2) het eerst verdwijnen, gevolgd door voorin de Mokbaai (M1 en M2), en tenslotte achterin de Mokbaai (M3 t/m M6). Op deze plaatsen werden op respectievelijk 21 september, 6 november en 12 december de laatste meetbare algenmonsters verzameld.

6.3. De produktie in juli en augustus

De produktie-waarden van *Ulva* in de maanden juli en augustus zijn relatief laag, vergeleken bij juni en september (zie figuur 25, 26, 27).

Mogelijke verklaringen hiervoor kunnen zijn:

- a) de hoge lichtintensiteit en/of de hogere temperatuur in de zomermaanden zou een remmende invloed op de fotosynthese kunnen hebben. Volgens HELLEBUST (1970) en KANWISHER (1966) kunnen *Ulva*-soorten hoge lichtintensiteiten verdragen. Met het toenemen van lichtintensiteit stijgt de fotosynthese tot een bepaald maximum, waarna het konstant blijft. Bij normaal daglicht zou deze intensiteit in theorie bereikt zijn, doch door onderlinge overlappen der *Ulva*-bladen behoeft dit niet het geval te zijn.

Ulva lactuca kan zich aanpassen aan verschillende lichtintensiteiten door verandering van de hoeveelheid pigment. Deze aanpassing is reversibel. De ligging van de fotosynthese-curve (de snelheid van stijgen tot het maximum) wordt er door beïnvloed (RAMUS c.s. 1976a en 1976b). Omgekeerd kunnen hoge lichtintensiteiten lagere pigmentconcentraties veroorzaken en dientengevolge lagere fotosynthese.

- b) Remming van de fotosynthese door een tijdelijk gebrek aan voedingsstoffen. Over 1976 zijn wat dit betreft nog geen gegevens uit de Waddenzee bekend.

In 1971 en 1972 zijn de concentraties van ammonia, nitriet, nitraat en fosfor in de Waddenzee gevolgd (HELDER, 1974 ; de JONGE & POSTMA, 1974). De concentraties werden i.h.a., niet laag genoeg om groeiremmend te werken voor fytoplankton. Van de minimum behoefte van *Ulva* en *Enteromorpha* soorten voor deze stoffen is weinig bekend. Volgens VAN DEN HOEK (1976)

is voor de groei van *Ulva* en *Enteromorpha* fosfaat en nitraat meestal in overmaat aanwezig.

Het ziet er bovendien naar uit dat de concentraties van deze stoffen een stijgende lijn vertonen in de loop der jaren (HELDER, 1974; de JONGE & POSTMA, 1974 en VAN DEN HOEK, 1976), zodat de kans op groeiremming gering is.

6.4. Suggesties voor verder onderzoek

Dit onderzoek kan geen afgerond beeld geven. Om een duidelijke beeld te krijgen van het aandeel van meercellige algen in de Waddenzee is voortgezet onderzoek noodzakelijk, waarvoor mijn werk enkele uitgangspunten kan aangeven:

- a) onderscheid kan gemaakt worden in verschillende categorieën:
 - primair vastgehechte algen
 - zwevende algen
 - secundair vastgehechte algen.
- b) De ^{14}C -methode verdient wellicht enige verbetering. Een methode zou gezocht kunnen worden om de flessen tijdens de incubatie in beweging te houden, zodat het water (met de daarin aanwezige voedingsstoffen) in de flessen optimaal benut kunnen worden. STAPEL (1976) vond bij laboratoriumproeven hogere produktiewaarden in bewegende flessen dan in stilliggende.
- c) De vraag rijst of de Mokbaai en het NIOZ-wad wel representatief kunnen zijn voor de Waddenzee. Ook op andere plaatsen dient derhalve gemeten te worden.

7. LITERATUUR

- BAUDRIMONT, R. 1964. A propos de la periode de latence de germination des zoospores de quelques ulvacées. In: comptes rendus du IV^e congrès international des algues marines. Pergamon press, Paris.
- BREE, B.H.H. de, P.H. NIENHUIS & J.M. VERSCHUURE. 1973. Onderzoek naar de verspreiding en de biomassa van het macrophytenbenthos in de Grevelingen. Delta instituut voor hydrobiologisch onderzoek, Yerseke, rapporten en verslagen No. 1973-11.
- CADÉE, G.C. & J. HEGEMAN, 1974a. Primary production of phytoplankton in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 8(2-3): 240-259.
- , 1974b. Primary production of the benthic microflora living in tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 8(2-3): 260-291.
- CANTERS, K.J., 1972. Excretie en produktie van de benthische microflora op de wadden in het Westelijk deel van de Waddenzee. Intern Verslag Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel, 1972-5:.
- COLIJN, F., 1974. Biomassa, primaire produktie en soortensamenstelling van benthische diatomeeën op het Groninger wad. BOVA Eems-Dollard project. Publicaties en verslagen No. 1974-1.
- CRAIGIE, J.S., 1963. Dark fixation of ¹⁴C-bicarbonate bij marine algae. *Canadian J. Botany* 41: 317-325.
- EDWARDS, R.W. & M. OWENS, 1960. The effect of plants on river conditions. I. Summer crops and estimates of net productivity of macrophytes in a chalk stream.. *J. Ecol.* 48: 151-159.
- EDWARDS, R.W. & M.M. BROWN, 1960. An aerial photographic method for studying the distribution of macrophytes in shallow waters. *J. Ecol.* 48: 161-163.
- HELDER, W., 1974. The cycle of dissolved inorganic nitrogen compounds in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 8(2-3): 154-173.
- HELLEBUST, J. A., 1970. Light: plants. In: O. Kinne. *Marine ecology*, Vol. I. Environmental factors. Pt. 1. London Wiley - Interscience: 125-158.
- HOEK, C. van den, 1976. Algologisch onderzoek. In: voordrachten gehouden tijdens de informatiedag Biologisch Onderzoek Veenkoloniaal Afvalwater 12 december 1975: 29-51. BOVA Eems Dollard project, Publicaties en verslagen No. 1976-1
- JONGE, V.N. de, & H. POSTMA, 1974. Phosphorous compounds in the Dutch Wadden Sea *Neth. J. Sea Res.* 8(2-3): 139-153.
- KANWISHER, J.W., 1966. Photosynthesis and respiration in some seaweeds. In: H. Barnes. *Some contemporary studies in marine science*. George Allen and Urwin, Ltd., London: 407-420.
- LIETH, H. & H. WHITTAKER, 1975. *Primary productivity of the biosphere* Springer-Verlag.
- LOBBAN, C.S., 1974. A simple rapid method for solubilizing algal tissue for scintillation counting. *Limnol. oceanogr.* 19 (2): 356-359.
- LÜMING, K., 1969. Standing crop and leaf area index of the sub-littoral *Laminaria* species near Helgoland. *Mar. Biol.* 3: 283-286.
- MANN, K.A., 1972a. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic Coast of Canada. I. Zonation and biomass of seaweeds. *Mar. Biol.* 12: 1-10.
- , 1972b. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine

- bay on the Atlantic Coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. Mar. Biol. 14: 199-209.
- MATHEWS, C.P. & P.F. WESTLAKE, 1969. Estimation of production by population at higher plants subject to high mortality. Oikos 20: 156-160.
- McINTYRE, G.A., 1953. Estimation of plant density using line transects. J. Ecol. 41: 319-330.
- NIENHUIS, P.H., 1976. De koolstofkringloop in de Gravelingen met speciale aandacht voor de primaire productie door zeegrassen. Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke, Rapporten en Verslagen No. 1976-3.
- PAINE, R.T. & R.L. VADAS, 1969. Calorific values of benthic marine algae and their postulated relation to invertebrate food preference. Mar. Biol. 4: 79-86.
- POSTMA, H. & J.W. ROMMETS, 1970. Primary production in the Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 4 (4): 470-493.
- RAMUS, J., S.T. BEALE, D. MANZERALL, & K.L. HOWARD, 1976. Changes in photosynthetic pigment concentrations in seaweeds as a function of water depth. Mar. Biol. 37: 223-229.
- RAMUS, J., S.I. BEALE & D. MANZERALL, 1976. Correction of changes in pigment content with photosynthetic capacity of seaweeds as a function of water depth. Mar. Biol. 37: 231-238.
- SIEBURTH, J., 1969. Studies on algal substances in the sea III. The production of extracellular organic matter by littoral algae. J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 3 (3): 290-309.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1952. Use of radio-active carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. J. Cons. perm. int. Explor. Mer. 18: 117-140.
- STAPEL, S., 1976. Macro-algen productiemeting in de Wadden Sea. Intern Verslag Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel, 1976-8.
- VOLLENWEIDER, R.A., 1969. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.
- WAITE, T.D., L.A. SPIECMAN & R. MITCHELL, 1972. Growth rate determination of the macrophyte *Ulva* in continuous culture. Environmental Science & Technology, Vol. 6 No. 13: 1096-1100.
- WALKER, 1950. Sublittoral seaweed survey of the Orkney Islands. J. Ecol. 38: 139-165.
- WESTLAKE, D.F., 1964. Light extinction, standing crop and photosynthesis within weed beds. Verh. Internat. Verein. Limnol. 15: 415-425.
- , 1965. Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. In: C.R. Goldman. Primary productivity in aquatic environments. Inst. Ital. Idrobiol. 18(Suppl) : 229-248.
- WETZEL, 1964. Primary productivity of aquatic macrophytes. Verhandl. Int. Ver. Limnol. 15: 426-436.