

VRIJE UNIVERSITEIT BRUSSEL

Fakulteit Wetenschappen

Laboratorium voor Ecologie
en Systematiek

Instituut voor Toegevoegd onderzoek
Instituut voor Toegevoegd onderzoek
8401 Brédene - Belgium - Tel. 039 780 37 15

GRAZING DOOR ZOOPLANKTON IN DE OOSTERSCHELDE

M. Tackx

1987

Promotor: Prof. P. Polk

Copromotor: Dr. N. Daro

Proefschrift voorgelegd
tot het behalen van
de wettelijke graad van
Doctor in de Wetenschappen.

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 67
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15

12791

VRIJE UNIVERSITEIT BRUSSEL

Fakulteit Wetenschappen

Laboratorium voor Ecologie
en Systematiek

GRAZING DOOR ZOOPLANKTON IN DE OOSTERSCHELDE

M. Tackx

1987

Promotor: Prof. P. Polk

Copromotor: Dr. N. Daro

Proefschrift voorgelegd
tot het behalen van
de wettelijke graad van
Doctor in de Wetenschappen.

INHOUD

	<u>blz.</u>
DANKWOORD	1
SAMENVATTING	7
1. Inleiding	
1.1. Kader van het onderzoek.	13
1.2. Plankton in de Oosterschelde: definities en probleemstelling.	21
2. Standing stocks van zooplankton en seston.	
2.1. Inleiding.	29
2.2. Methodiek.	29
2.3. Biomassa zooplankton	33
2.4. Seston	37
3. Methodiek grazingmetingen	
3.1. Inleiding	43
3.2. Principe van de tellingsmethode en de Coulter counter	43
3.3. Toepassing bij grazing experimenten	47
3.4. Berekeningen	47
3.5. Grazingtijd en concentratie aan proefdieren ...	51
3.5.1. Inleiding	51
3.5.2. Methodiek	53
3.5.3. Resultaten	55
3.5.4. Discussie en conclusie	59
3.6. Toepassing van de tellingsmethode op de Oosterschelde	63

4. Selectiviteit van grazing	69
4.1. Inleiding	69
4.2. Methodiek	75
4.3. Samenstelling Oosterscheldeseston	77
4.4. Clearance rate distributies	81
4.5. Ingestie op verschillende grootteklassen	83
4.6. Percentage fytoplankton in de ingestie	85
4.7. Experimenten met toevoeging van algen	87
4.7.1. Inleiding	87
4.7.2. Methodiek	89
4.7.3. Resultaten	91
4.8. Discussie en conclusie	93
5. Grazingactiviteit van het totale zooplankton	115
5.1. Inleiding	115
5.2. Ingestie in volume	117
5.3. Dag- nachtritmen in grazingactiviteit	119
5.3.1. Inleiding	119
5.3.2. Methodiek	119
5.3.3. Resultaten	121
5.4. Grazingactiviteit van juveniele copepoden	123
5.5. Selectiviteit van de verschillende ontwikkelingsstadia.	127
5.6. Koolstofinhoud van het geïngesteerde materiaal .	131
5.7. Minimum en maximum koolstofingestie	133
5.8. Discussie	137

6. Impact van zooplankton grazing op het fytoplankton en het seston	149
6.1. Inleiding	149
6.2. Resultaten	149
6.3. Discussie	153
 Bijlage I	 165
Bijlage II	191
Literatuur	

DANKWOORD

Tallose aspecten spelen een rol in de loop van een doctoraatsonderzoek.

Eerst en vooral moet je voldoende lang in een geschikte "branche" tewerkgesteld worden om onderzoek te kunnen uitvoeren aan het onderwerp dat je interesseert.

Gezien ecologie per definitie een multidisciplinaire researchtak is, moet je voor het welslagen van dit onderzoek een beroep kunnen doen op collega's om in team verband de problemen te analyseren, metingen uit te voeren en resultaten te synthetiseren. Dit alles lukt alleen wanneer het team kan rekenen op een vlotte technische, administratieve en organisatorische ondersteuning.

Bij het voorleggen van deze thesis wil ik, voor al deze aspecten, mijn dank betuigen aan alle personeelsleden van het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek te Yerseke, en het Lab voor Ecologie en Systematiek van de Vrije Universiteit Brussel.

Bijzonder wens ik N. Daro, C. Bakker, Prof. P. Polk en O. Cromboom te danken die, elk op hun manier, een belangrijke rol gespeeld hebben in mijn coaching.

Bij mijn werk als IWONL bursaal aan de Spuikom, dat mij in staat stelde ervaring met grazingonderzoek op te doen, genoot ik de praktische en administratieve steun van het IZWO personeel, waarvoor ik speciaal S. Goes en M. Jaspers wens te danken.

Tijdens het eigenlijke Oosterschelde onderzoek, verleende H. Francke feilloze assistentie. Hij loste door zijn vindingrijkheid en doorzettingsvermogen talloze technische en logistieke problemen op bij allerhande mogelijke- en onmogelijke- experimenten.

J. Westrate en M. Vinck verzorgden met een monnikengeduld de microscopische sestonanalyses en bijhorende datafiles.

P. Van Rijswijk zorgde op zeer consientieuze wijze voor zooplankton-biomassa gegevens, kritische noten en sfeervol achtergrondgemopper.

Al deze activiteiten werden door C. Bakker op vlotte manier georchestreerd, terwijl N. Bakker ten gepasten tijde voor culinaire steun zorgde.

Bijzonder dank ook aan R. Peelen, E.K. Duursma en P.H. Nienhuis voor de betoonde interesse, en de steun en adviezen bij diverse aspecten van het werk op het Delta Instituut.

J. Guerand zorgde voor computerfaciliteiten die de dataverwerking aanzienlijk vergemakkelijkten en was steeds "stand by" in probleemsituaties. A. Vlasblom, E. van de Vrie, M. Bergmans en Prof. D. Roggen gaven statistische adviezen.

K. Delbeke, C. Van Ongevalle, M. Bogaert en N. Daro ontlastten mij in de finale fase van dit werk van mijn FAME-taken, waarvoor mijn hartelijke dank.

Tijdens het eigenlijke onderzoek, verlenende
 N. van der Velden, assistent. Het loze door zijn
 vindingrijke en doortrachten en zijn technische
 en logische problemen op dit afzichte mogelijke en
 onmogelijke experimenten.

3. Wente en A. Vink verzorgden met een nauwkeurig
 de microscopische secties en afzichte details.

4. Van Rijswijk zorgde op zeer consistente wijze voor
 zoogenaamde diagenese gegevens, kritische noten en afzichte

achtergrondgegevens

Al deze activiteiten werden door C. Bakker op vlotte manier
 georchestrerd, terwijl N. Bakker ten opzichte van
 culinaire zaken zorgde.

Bijzonder dank ook aan R. Peelen, L.F. Duijn en F.H.
 Nijhuis voor de betrouwbare interesse, en de eren en
 adviezen bij diverse aspecten van het werk op het Delta
 Instituut.

3. Guenda zorgde voor computerisatie van de
 dataverwerking statistisch vergelijkbaar en was steeds
 "stand by" in problemen. Al. Visselom, E. van de
 Vrie, H. Boudaert en Prof. H. Koozen gaven statistische
 adviezen.

K. De Boer, C. van Ongerpe, M. Bogaert en N. Dato
 ontlasten mij in de finale fase van dit werk van mijn
 zware taken, waarvoor mijn hartelijke dank.

C. Bakker, F. Vegter, P. de Visscher, en R. Laanbroek, (DIHO), N. Daro (VUB), B. Wetsteyn en H. Haas (D.G.W., Rijkswaterstaat), en R. Gulati (Limnologisch Instituut) stelden originele data, in diverse stadia van publikatie, ter beschikking.

T. Buijse leverde door zijn doctoraalwerk een substantiële bijdrage tot het selectiviteitsonderzoek.

Talrijke discussies met collega's van de Nederlands-Belgische "graasgroep" en de deelprojectgroep "BALANS consumptie" bevorderden de kwaliteit van het grazingonderzoek.

C. Bakker gaf redactionele kritiek op de tekst van dit proefschrift, dat door M. Tubez en C. Van Ongevalle werd getikt.

Tot slot dank ik mijn moeder en tante voor de betoonde interesse en praktische en morele steun.

SAMENVATTING

De voedingsactiviteit (grazing) van het zooplankton in de Oosterschelde wordt bestudeerd in het kader van een geïntegreerd onderzoeksprogramma dat gegevens over de verschillende componenten van de koolstofcyclus in dit estuarium verzamelt en tot doel heeft modellen op te stellen die bruikbaar zijn voor beheersdoeleinden.

De grazing van de dominante zooplanktonsoorten (calanoïde copepoden en Balanus nauplii) werd gemeten met de tellingsmethode, gebruik makend van een Coulter counter TA II om partikelconcentraties en - distributies te bepalen. Uit methodologisch vooronderzoek is gebleken dat de gemeten grazingactiviteit en selectiviteitspatronen worden beïnvloed door de gebruikte concentratie aan proefdieren en grazingtijd. Bij gebruik van een proefopzet met 50 dieren 1125 ml^{-1} met 6 uur grazingtijd worden artefacten t.g.v. gestimuleerde partikelproductie in de grazingflessen grotendeels vermeden.

Het Oosterscheldeseston wordt gekarakteriseerd door hoge partikelconcentraties, die voorkomen in een brede grootte-range. Dit stelde een aantal methodologische problemen, waardoor de experimenten alleen in semi-in-situ vorm met geïsoleerde adulte copepoden en Balanus nauplii konden worden uitgevoerd.

SAMENVATTING

De voorbepaalde (verdeling) van het onderzoek in de
 Oosterschelde wordt behandeld in het kader van een
 uitgebreid onderzoeksprogramma dat gegevens over de
 verschillende componenten van de koolstofcyclus in dit
 estuarium verzamelt en tot doel heeft modellen op te
 stellen die bruikbaar zijn voor beheersdoelstellingen.

De stroom van de doorname koolstofbronnen (koolstof
 opgesloten in alginae massa's) wordt gemeten met de
 tellingsmethode, gebruik makend van een Compton counter.
 Na af van partikelconcentraties en - distributies te bepalen.
 Uit methodegetuigen vooronderzoek is gebleken dat de gemeten
 graadgeconcentreerd en selectieve concentraties worden
 beïnvloed door de gebroekte concentratie van productoren en
 graadgetuigen. Bij gebruik van een productoren met 50 literen
 1115 ml met 6 uur graadgetuigen worden afgelezen 2 g.v.
 geïmagineerde partikelconcentraties in de graadgetuigen grote
 indoele verscheiden.

Het Oosterscheldesysteem wordt gekarakteriseerd door hoge
 partikelconcentraties, die voortkomen in een brede productie-
 range. Dit stelde een aantal methodegetuigen problemen.
 Waardoor de experimenten alleen in semi-in-situ vorm kan
 geïmagineerde indoele opgesloten en alginae massa's worden
 worden uitgevoerd.

Selectiviteit van grazing voor grootte van partikels werd bestudeerd door clearance rate distributies te bepalen. Wanneer in de sestondistributies pieken van partikels met eensferische equivalente diameter (S.E.D.) van $> 20 \mu\text{m}$ voorkomen, (A - distributies), worden deze pieken door alle onderzochte copepodensoorten, en in mindere mate door Balanus nauplii, geselecteerd. Wanneer de sestondistributie meer afgevlakt is (B - distributies), wordt de grazingactiviteit van alle soorten naar kleinere partikels uitgebreid. Alleen bij Acartia sp. wordt de grazingactiviteit in voldoende grote mate naar kleinere partikels verplaatst, om in een aanzienlijke ingestie van partikels $< 20 \mu\text{m}$ (als percent van het totaal) te resulteren.

Door gedetailleerde microscopische bepalingen van de grootte-distributie van het fytoplankton kon worden aangetoond dat A- en B - type sestondistributies in de Oosterschelde respectievelijk worden veroorzaakt door de aan- of afwezigheid van blooms van fytoplanktonsoorten met S.E.D. $> 20 \mu\text{m}$. Combinatie met de grazingdistributies toonde aan dat de waargenomen clearance rate distributies selectiviteit voor fytoplankton weergeven. De grazingactiviteit van het totale zooplankton in de Oosterschelde werd berekend aan de hand van de experimentele data voor adulte copepoden en Balanus nauplii, en minimum en maximum schattingen van de

selectiviteit van de selectie voor grotere van partikels werd
bestudeerd door een reeks van distributies te bepalen.
Wanneer in de secundaire distributies pikken van partikels met
eenzelfde equivalente diameter (2.5 µm) van 1 tot 10 µm
voorkomen, (A - distributies), worden deze pikken door alle
onderzochte topogonometrieën, en in mindere mate door
Bijvoorbeeld, de selectiviteit, wanneer de secundaire distributies
meer afgeplat is (B - distributies), wordt de selectiviteit
afgeplat van alle soorten naar kleinere partikels
uitgebreid. Alleen bij de selectiviteit, wordt de
selectiviteit in voldoende mate naar kleinere
partikels verplaatst, om in een aanvullende toestand van
partikels < 10 µm te komen van het materiaal te
selecteren.

De selectiviteit van de selectie voor de grotere
partikels van het topogonometrieën kan worden aangegeven
door A- en B - type secundaire distributies in de Coarsestelsels
respectievelijk worden verkregen door de aan- of afwezig-
heid van bloemen van topogonometrieën met 2.5 µm > 10 µm.
Comparatie met de selectiviteit van de selectie voor de
aangegeven afstand van distributies selectiviteit voor
topogonometrieën. De selectiviteit van het materiaal
topogonometrieën in de Coarsestelsels werd berekend aan de hand
van de experimentele data voor de selectiviteit en Bijvoorbeeld
aangegeven, en Bijvoorbeeld en Bijvoorbeeld selectiviteit van de

activiteit van de juveniele copepoden in relatie tot de adulten. Door verschillende veronderstellingen omtrent selectiviteit in te bouwen in deze berekening, wordt aangetoond dat het al dan niet incalculeren van selectiviteit een even belangrijke factor is voor het correct schatten van totale zooplanktongrazing als de kwantificering van de grazingactiviteit van de juveniele copepoden op zich.

De grazingactiviteit van het totale zooplankton wordt, gemiddeld op jaarbasis, voor de kom van de Oosterschelde op 19 à 28, en voor de monding op 11 à 17 mg C m⁻³ d⁻¹ geschat. Dit vertegenwoordigt in de kom 14 à 21 % d⁻¹ van de standing stock aan fytoplankton, en 11 à 16 % van de primaire productie. In de monding bedragen deze percentages respectievelijk 6 à 8 en 19 à 29. Doordat de dominerende zooplanktonsoorten in de kom (Acartia spp en Balanus spp. nauplii) geneigd zijn op kleinere partikels te grazen, is de potentiële grazingdruk op seston met een S.E.D. < 20 µm er aanzienlijk hoger dan in de monding, waar Temora longicornis domineert.

Er wordt voorgesteld deze verschillen in verdeling van graasdruk te incorporeren in de Oosterschelde simulatiemodellen, teneinde mogelijke effecten op fytoplankton-groottedistributies en - productiviteit te evalueren.

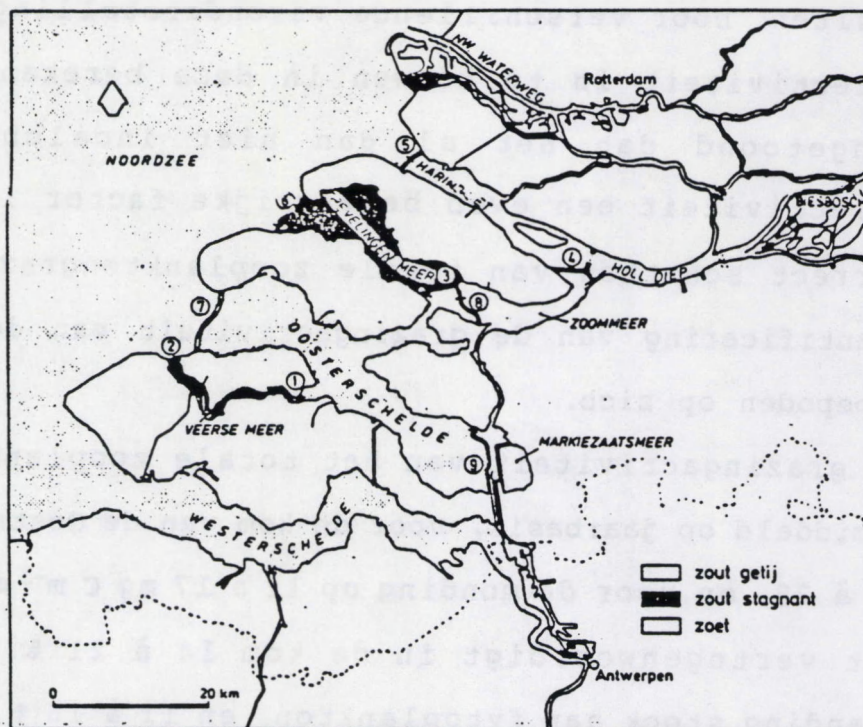


Fig. 1.1. Het Deltagebied in 1985. 1 : Zandkreekdam; 2 : Veersedam;
3 : Grevelingendam; 4 : Volkerakdam; 5 : Haringvlietdam;
6 : Brouwersdam; 7 : Stormvloedkering; 8 : Philipsdam*;
9 : Oosterdam*

* : Compartimenteringsdammen. (Naar Nienhuis, 1982)

1. INLEIDING

1.1. KADER VAN HET ONDERZOEK

De overstromingsramp die de provincie Zeeland (Nederland) in februari 1953 trof, was de rechtstreekse aanleiding tot het Deltaplan. Dit plan beoogde de constructie van een aantal dammen en dijkverhogingen die Zeeland tegen overstromingsgevaar moeten beschermen (fig. 1.1).

Oorspronkelijk was voorzien dat de Oosterschelde, net als een aantal andere zeegaten (het huidige Veerse Meer en de Grevelingen) door een vaste dam volledig van de Noordzee zou worden afgesloten. De Oosterschelde zou dan gevuld worden met zoet Rijnwater. Omwille van de bijzondere ecologische rijkdom (weinig vervuild water, grote soortenrijkdom, fourageergebied voor vogels), en het belang van de Oosterschelde voor de schelpdiercultuur werd in 1976, na een brede maatschappelijke discussie, geopteerd voor de bouw van een doorlaatbare stormvloedkering in plaats van een vaste dam. Deze constructie bestaat uit een reeks betonnen peilers, met daartussen metalen schuiven, die bij overstromingsgevaar kunnen worden gesloten, maar onder normale omstandigheden open blijven. Hierdoor blijft het contact met de Noordzee, en bijgevolg het oorspronkelijke karakter van de Oosterschelde, grotendeels bewaard. Het

1. INLEIDING

1.1. KADE VAN HET OEVERSTROMINGS

De oeverstroomingskadde die de provinciale heide (Nederland) in februari 1955 trof, was de meest recente aanleiding tot het delcapien. Het plan was om de constructie van een aantal dammen en dijveringen die heide tegen overstromingsgevaar moeten beschermen (fig.

1.1.1.

Oor grensrijg was voor zien dat de Oosterschelde, net als een aantal andere zeegeten (het huidige Veenre West en de Oosterschelde) door een vaar dat volledig van de Noordzee zou worden afgesloten. De Oosterschelde van dan gevuld worden met zoet rijnwater. Omwille van de bijzondere ecologische rijkdom (weinig vervuild water, grote aantallen rijkdom, fonsgeen gebied voor vogels), en het belang van de Oosterschelde voor de schiedrijke cultuur werd in 1956, na een brede maatschappelijke discussie, geopteerd voor de bouw van een doolastbare stormvloedkering in plaats van een vaste dam. Deze constructie bestaat uit een reeks betonnen pijlers, met daartussen metalen schuiven, die bij overstromingsgevaar kunnen worden gesloten, maar onder normale omstandigheden open blijven. Hierdoor blijft het contact met de Noordzee, en daarmee het oosterschelische karakter van de Oosterschelde, voortdurend bewaard. Het

behoud van een voldoende groot getijverschil wordt gerealiseerd door de bouw van de compartimenteringsdammen in de kom en de noordelijke tak van de Oosterschelde (fig. 1.1).

Niettemin hebben deze constructies onvermijdelijk een impact op het Oosterscheldesysteem. Volgens modelberekeningen zal een (open) Oosterscheldekering tot een reductie in getijverschil bij Yerseke van 3,5 tot 2,7 m leiden, gepaard gaande met 30 a 50 % afname van de stroomsnelheden (Nienhuis, 1982). De constructie van de compartimenteringsdammen in de kom zal een aanzienlijke vermindering van de nutriënttoevoer in dit gebied tot gevolg hebben (Stortelder, 1985; Bakker et al, 1986).

Dit heeft gevolgen op diverse ecologische compartimenten, zoals bv. het helderder worden van het water ten gevolge van grotere sedimentatie en een afname in de oppervlakte van slikken en schorren. Een overzicht van de te verwachten veranderingen wordt gegeven door Nienhuis, 1982.

Om deze gevolgen te bestuderen werd in 1980 door de Deltadienst van Rijkswaterstaat, in samenwerking met het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek (DIHO) te Yerseke het project BALANS opgezet. Dit project had tot doel de belangrijkste stofstromen in de

bestond van een voldoende groot gebiedsverschil wordt
 gecombineerd door de bouw van de
 compartimenten in de kom en de noordelijke kant
 van de Oosterschelde (fig. 1.1).

Niettemin hebben deze constructies onvermijdelijk een
 impact op het Oosterscheldegebied. Volgens model-
 berekeningen zal een (open) Oosterscheldedekking tot een
 reductie in gebiedsverschil bij vrees van 0,5 tot 1,7 m
 leiden, gepaard gaande met 30 a 50 a afname van de
 zeeschommelingen (Nienhuis, 1983). De constructie van de
 compartimenten in de kom zal een aanzienlijke
 vermindering van de stroomsnelheid in dit gebied tot
 gevolg hebben (Stokkeloor, 1983; Bakker et al., 1983).

Dit heeft gevolgen op diverse ecologische
 compartimenten, zoals bv. het gebiedet worden van het
 water een gevolg van grotere sedimentatie en een afname
 in de oxygenatie van slikken en schotten. Een overzicht
 van de te verwachten veranderingen wordt gegeven door
 Nienhuis, 1983.

Om deze gevolgen te herstellen werd in 1980 door de
 De Lathou van Rijkswaterstaat in samenwerking met het
 Rijk Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek (RIVO)
 te Venne het project BALANS opgezet. Dit project had
 tot doel de belangrijke afsluitingen in de

Oosterschelde te kwantificeren. In eerste instantie wordt een descriptief model opgesteld van de koolstofbalans in de Oosterschelde. Daarna wordt de informatie omtrent de belangrijkste compartimenten van het systeem samengebracht in een simulatiemodel. De bedoeling is met dit simulatiemodel de dynamica van nutriënten en organische stof functioneel te beschrijven zodat het kan gebruikt worden voor voorspellingen over toekomstige ontwikkelingen in het systeem t.g.v. de Oosterscheldewerken, en bijhorende monitoring (Stortelder, 1982; Van de Kamer et al, 1985; Nienhuis & Klepper, 1986; Klepper en Scholten, 1987).

Eén van de belangrijke criteria die bij het BALANS project in beschouwing werden genomen zijn mogelijk te verwachten veranderingen in het voedselweb van de Oosterschelde na de ingebruikname van de stormvloedkering. Dergelijke veranderingen kunnen het aantal soorten en de productiviteit van het systeem beïnvloeden. Gezien de wens tot behoud van het waardevolle milieu en de schelpdiercultuur, die ten grondslag liggen aan de bouw van de stormvloedkering, zijn dit belangrijke aspecten in de Oosterschelde-problematiek (Stortelder, 1985).

Oorspronkelijk te kwantificeren. In eerste instantie
 wordt een beschrijvend model opgesteld van de kool-
 aanbod in de Oosterschelde. Daarna wordt de
 informatie omtrent de belangrijkste componenten van
 het systeem verzameld. Het is een simulatiemodel. De
 bedoeling is met dit simulatiemodel de dynamiek van
 het systeem en de effecten van functies te beschrijven
 zodat het kan gebruikt worden voor voorspellingen over
 toekomstige ontwikkelingen in het systeem (p. 10). De
 Oosterscheldescheiding, en bijbehorende monitoring
 (Stroobolder, 1983; Van der Kam, et al., 1985; Nienhuis
 Kieffer, 1985; Kieffer en Scholten, 1985).
 Een van de belangrijkste criteria die bij het BAKS
 project in beschouwing werden genomen zijn mogelijk te
 verwachten veranderingen in het voedselweb van de
 Oosterschelde na de ingebruikname van de
 stormvloedkering. Het is de verwachting dat het
 aantal soorten en de productiviteit van het systeem
 zal toenemen. Dit kan de weerstand van het
 systeem tegen milieuschade en de schadelijkheid, die kan
 voortvloeien uit de bouw van de stormvloedkering,
 zijn de belangrijkste aspecten in de Oosterschelde-
 problematiek (Stroobolder, 1983).

In dit kader was de opdracht van het BALANS deelproject "consumptie zooplankton" het bepalen van de biomassa en de voedingsactiviteit (grazing) van het zooplankton, en het kwantificeren hiervan in koolstof.

Het biomassaonderzoek werd uitgevoerd door de planktonafdeling van het DIHO. Het grazing onderzoek, dat het onderwerp uitmaakt van deze thesis, werd gefinancierd door Rijkswaterstaat en is, in nauwe samenhang met het biomassa onderzoek, eveneens op het DIHO uitgevoerd.

In dit kader was de opdracht van het SAKS-Geleidelijk
 "concurrerende koopkrachten" het bepalen van de dynamiek en
 de verhouding van de (prijs) van het koopkrachten, en
 het kwantificeren hiervan in koelstof.
 Het dynamische onderzoek werd uitgevoerd door de
 plancommissie van het SAKS. Het eerste onderzoek,
 dat het onderzoek uitgaat van deze theorie, werd
 geleid door de SAKS, maar nu is, in nauwe
 samenwerking met het SAKS, de SAKS, eveneens op het
 SAKS uitgevoerd.

1.2. PLANKTON IN DE OOSTERSCHELDE: DEFINITIES EN

PROBLEEMSTELLING

De term zooplankton omvat per definitie die organismen die in de waterkolom leven en zich niet actief tegen stromingen in kunnen voortbewegen. Onder deze verzamelnaam vallen dus een groot aantal soorten, variërend van eencelligen tot kwallen en vislarven. Omdat in BALANS-kader in eerste instantie geopteerd is voor het opstellen van een koolstofbalans van de Oosterschelde, is in dit onderzoek de aandacht vooral uitgegaan naar het mesozooplankton. Deze groep omvat organismen die in grootte variëren van +/- 100 tot +/- 1000 μm - en die, in het algemeen, de hoofdcomponent van het zooplankton vormen (Bakker et al, 1985 a).

Het zooplankton voedt zich in hoofdzaak met particulier gesuspendeerd materiaal. Het potentieel voedsel voor zooplankton bestaat dus uit fytoplankton, detritus, bacteriën en microzooplankton. In wat volgt worden deze componenten gezamenlijk "seston" genoemd, en de consumptie ervan "grazing".

Het voorkomen van verschillende, trofisch sterk uiteenlopende componenten in het seston heeft tot gevolg dat het zooplankton door zijn grazingactiviteit op verschillende trofische niveau's van het ecosysteem kan ingrijpen.

1.1. PLAKATON IN DE OOSTERSCHE: DEFINITIES EN

PROBLEMATIEK

De term 'soepakken' wordt bij de definitie die opgesteld is die in de wetgeving is en zich niet aan het tege-
 zamenhangen in kunnen voortbewegen. Onder deze
 verzamelingen vallen dus een groot aantal soorten
 variërend van eenzijdig tot kwalen en visieres.
 Onder in BALANS-stand in eerste instantie gepresenteerd
 voor het opstellen van een kwaliteitsplan van de
 Oosterschelde, is in dit onderzoek de aandacht vooral
 uitgespannen naar het meesopklimaat. Deze groep omvat
 organismen die in groots verdelers van 100 tot 1000 m² - en die, in het algemeen, de hoofdcomponent van
 het soepakken vormen (Bakker et al., 1985 a).
 Het soepakken voedsel is in hoofdzaak met partikel-
 gesuspenseerd materiaal. Het potentiële voedsel voor
 soepakken bestaat dus uit fytoplankton, detritus,
 bacteriën en microsoepakken. In het voedsel worden deze
 componenten gezamenlijk "soepak" genoemd, en de
 consumptie ervan "grazing".
 Het voorkomen van verschillende, trofisch sterk
 uiteenlopende componenten in het soepak heeft tot gevolg
 dat het soepakken door zijn graasactiviteit op
 verschillende trofische niveaus van het ecosysteem kan
 ingrijpen.

In estuariene- en kustsystemen vormt detritus, zowel in aantal partikels als in koolstof, de hoofdcomponent van het seston (Heinle & Flemer, 1975; Poulet, 1976; Van Valkenburg et al, 1978; Chervin et al, 1981).

Ook in de Oosterschelde is dit het geval (Stortelder, 1985, zie ook 2.4).

Dit betekent dat, bij niet selectieve voeding op seston, detritus de hoofdcomponent van het dieet zal uitmaken. Dit is bv het geval voor benthische suspensie-eters (Coosen et al, 1985).

Van een aantal zooplanktonorganismen daarentegen is bekend, dat zij over selectiviteitsmechanismen beschikken, die hun toelaten bepaalde voedselcomponenten te concentreren in hun dieet. Met name voor copepoden is selectiecapaciteit voor fytoplankton aangetoond (Paffenhöfer et al, 1982; Price et al, 1983).

Anderzijds hebben voedingsexperimenten gebaseerd op ATP- en chlorophylmetingen uitgewezen dat een belangrijk deel van de ingestie van copepoden in estuariene- en kustgebieden bestaat uit niet levende koolstof (Heinle & Flemer, 1975; Heinle et al, 1977; Poulet, 1976; Chervin, 1978; Chervin et al, 1981).

De kwantitatieve bijdrage van de verschillende seston componenten tot het dieet van het zooplankton, en de

In essentie - en waarschijnlijk vooral de laatste, zowel
in aantal patiënten als in kwaliteit, de hoofdbestand-
delen van het systeem (Heine & Fienert, 1973; Boulet, 1974; van
Veenendaal et al., 1975; Chervin et al., 1981).

Ook in de toekomst zal de rol van het systeem (structureel,
1983, zie ook 2.4).

Dit betekent dat, bij niet selectieve voeding op
basis, het risico de hoofdbestanddelen van het systeem zal
afnemen. Dit is het geval voor de meeste
aangeboren afwijkingen (Cowan et al., 1983).

Van een aantal coördinatieproblemen kan gezegd worden
dat zij over het algemeen voortvloeien uit problemen
beschreven die hun oorsprong hebben in voedingproblemen
te concentreren in hun direct met name voor coördinatie
is selectieve voeding voor typische aanpak
(Chervin et al., 1983; van der Wal et al., 1983).

Anderszide hebben voedingsexperimenten gedaan op AT-
en chlophylliden uitgewezen dat een belangrijk deel
van de ingeslechte van coördinatie in essentie en
aangeboren bestaat uit niet levende koolstof (Heine
& Fienert, 1973; Heine et al., 1973; Boulet, 1974;
Chervin, 1975; Chervin et al., 1981).

De kwantitatieve bijdrage van de verschillende bestand-
delen tot het direct van het systeem, en de

hiermee samenhangende impact van het zooplankton op deze verschillende componenten, staat dus nog ter discussie.

In het Oosterschelde onderzoek is het selectiviteitsaspect van de grazing van bijzonder belang, gegeven voorafgaande waarnemingen in het Veerse Meer en de Grevelingen. In deze beide biotopen, die reeds eerder van de Oosterschelde waren afgesloten (fig. 1.1), werd ten gevolge van het wegvallen van de getijbeweging een daling van de concentratie aan detritus vastgesteld. De hieruit volgende daling in turbiditeit gaf aanleiding tot een overname van de dominantie van grote diatomeeënsoorten door kleinere flagellaten (Bakker & Vegter, 1978).

In de Oosterschelde zou een dergelijke tendens zich eveneens kunnen manifesteren ten gevolge van de afname in stroomsnelheid. Dit zou betekenen dat niet alleen de verhouding fytoplankton/detritus, maar ook de grootte-distributie van het beschikbare fytoplankton zich zou wijzigen. Met het oog op deze problematiek is bij de studie van de zooplanktongrazing bijzondere aandacht besteed aan selectiviteit van grazing zowel voor verschillende groottefracties van het seston als voor fytoplankton.

Bij de studie van de rol van het zooplankton in het Oosterscheldesysteem, is tevens aandacht gegeven aan verschillen tussen de kom en de monding van de Oosterschelde. De afnemende invloed van de Noordzee, en de hydrografische verschillen tussen mond en kom kunnen beschouwd worden als de belangrijkste oorzaak van optredende ecologische verschillen tussen deze twee gebieden. Dit maakt dat het vergelijk van de ecologische situatie in kom en mond interessante informatie kan opleveren t.b.v. de prognoses omtrent de te verwachten veranderingen na de ingebruikname van de stormvloedkering.

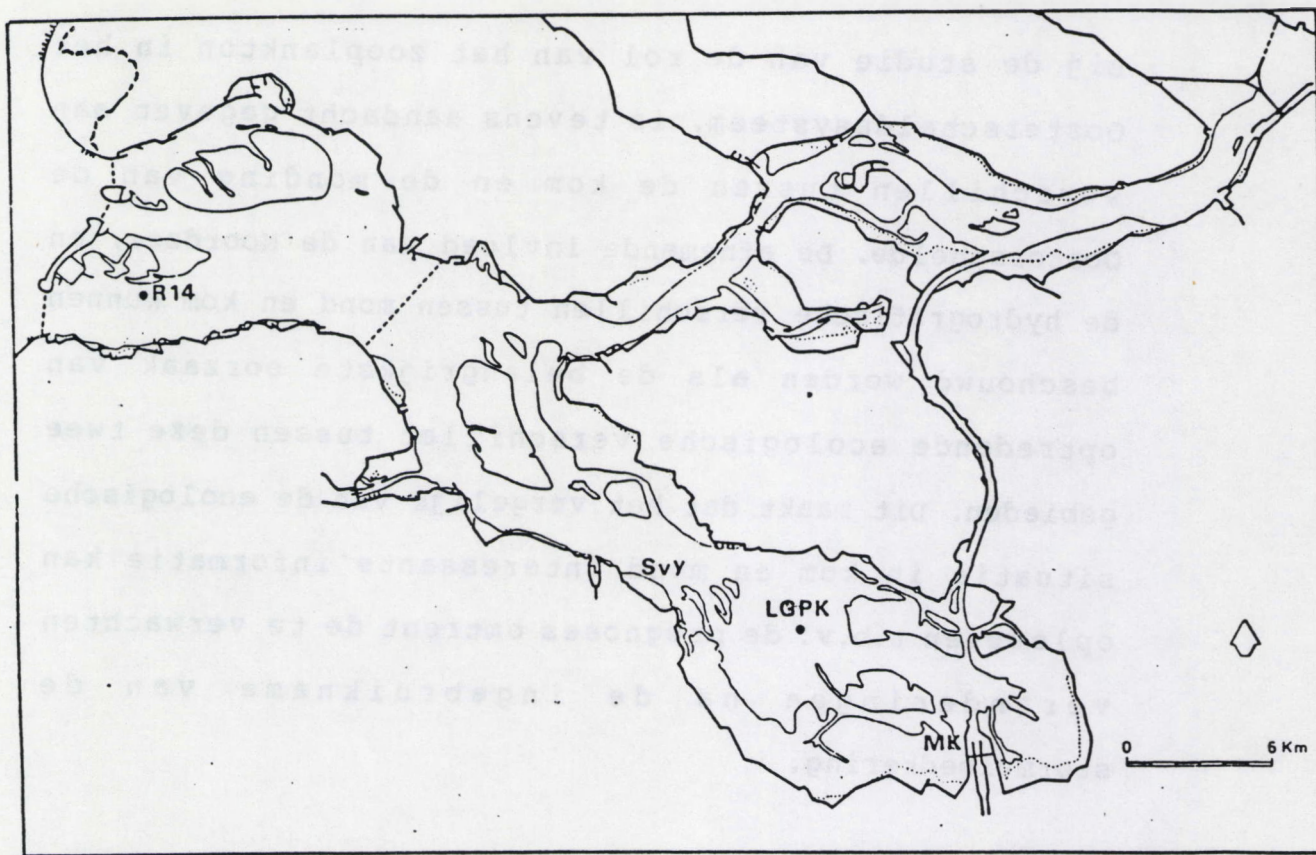


Fig. 2.1. Monsterpunten t.b.v. het planktononderzoek in de Oosterschelde :
 LGPK : Lodijkse Gat - Pietermanskreek; R14 : Roompot 14; SvY :
 Schaar van Yerseke; MK : Mosselkreek.

2. STANDING STOCKS VAN ZOOPLANKTON EN SESTON

2.1. INLEIDING

Ter omkadering van het grazingonderzoek wordt in dit hoofdstuk een situatieschets opgehangen van zooplankton- en sestonconcentraties in de Oosterschelde aan de hand van routinematig verzamelde gegevens in de periode 1982-'86. Data van het jaar 83 worden gebruikt om het seizoensverloop van deze parameters te illustreren. Een aantal specifieke verwerkingen van biomassagegevens in functie van bepaalde aspecten van het grazingonderzoek zullen in de betrokken hoofdstukken worden behandeld.

2.2. METHODIEK

Er is in de periode '82-'85 wekelijks tot tweewekelijks gemonsterd op een punt in de kom (Lodijkse gat - Pietermanskreek : LGPK) en een punt aan de monding van de Oosterschelde (R14) (fig. 2.1).

Omdat uit vooronderzoek was gebleken dat bij turbulent stromend getij zowel seston componenten als zooplanktonorganismen het meest representatief over de waterkolom zijn verdeeld, is vanaf 1983 steeds bij half tij op halve diepte gemonsterd. (Bakker et al, 1984; Laanbroek et al, 1984; Bakker et al, 1985a).

Watermonsters van 200 l werden opgepompt vanop halve diepte en gefiltreerd door een 65 µm net. Het verzamelde

zooplankton werd gefixeerd in 4 % formol. Monsters van 1 l genomen met een waterhapper vanop dezelfde diepte werden gefixeerd met lugol voor microscopische analyse van het seston. Tevens werden een aantal fysisch-chemische parameters gemeten en bemonsterd (temperatuur, saliniteit, secchi, pH, chlorophyl, POC).

In het labo werden van het zooplankton de aantallen van de verschillende soorten en ontwikkelingsstadia geteld onder een omkeermicroscoop. Van de belangrijkste groepen werden drooggewichten bepaald met behulp van een Cahn balans.

Van het fytoplankton werd eveneens onder het omkeermicroscoop de soortensamenstelling en -abundantie bepaald, alsook de afmetingen. Vanuit de afmetingen zijn celvolumes van de verschillende fytoplankton soorten berekend volgens de best passende geometrische benadering. De koolstof inhoud van de fytoplankton cellen is berekend aan de hand van de formules van Eppley (1974) :

voor diatomeeën : $\log_{10} C = .76 (\log_{10} V) - .352$

voor andere fytoplanktonsoorten : $\log_{10} C = .94 (\log_{10} V) - .600$

met : V : celvolume (μm^3)

C : koolstofinhoud ($\text{pg } \mu\text{m}^{-3}$)

De concentratie van detrituspartikels werd eveneens bepaald door telling onder het microscoop.

Tabel 2.1.

Gemiddeld ($\bar{x}$) zooplankton drooggewicht (mg m^{-3}) in de kom en de mond van de Oosterschelde tijdens het groeiseizoen in de jaren 1982-1985.

	KOM		MOND	
	$\bar{x}$	range	$\bar{x}$	range
1982	81	38 - 181	94	24 - 218
1983	140	19 - 273	158	16 - 304
1984	109	9 - 353	117	12 - 444
1985	124	72 - 214	-	-

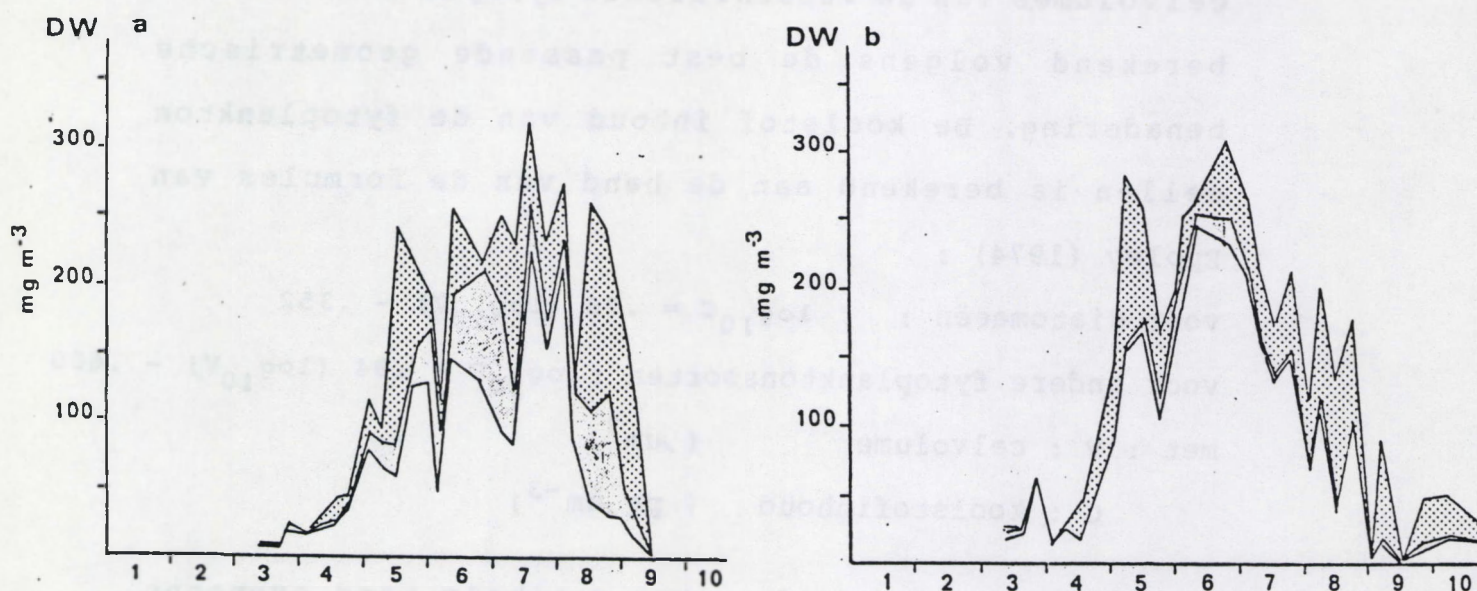


Fig. 2.2 Seizoensverloop van de biomassasamenstelling (drooggewicht, DW) van het zooplankton in de kom (a) en de mond (b) van de Oosterschelde.
 □ : calanoïde copepoden; ■ : *Balanus* nauplii; ▨ : andere organismen.
 In abscis: maandnummers.

Voor verdere details i v m de methodiek van het fyto- en zooplankton biomassaonderzoek wordt verwezen naar Bakker en De Pauw, 1975; Bakker et al, 1985 a en Bakker en Van Rijswijk, 1987.

P.O.C. werd op monsters van 1 l bepaald met een Coleman CH analyser (Nieuwenhuize et al, 1978).

2.3. BIOMASS ZOOPLANKTON

Het gemiddeld drooggewicht van het zooplankton in de kom en de mond van de Oosterschelde gemeten tijdens het groeiseizoen (april - september) is weergegeven in tabel 2.1.

Voor 1983 en '84 is met wekelijks bepaalde individuele drooggewichten gerekend, voor de overige jaren met jaarmiddelde drooggewichten, berekend op basis van de data van '83 en '84.

Het seizoenverloop en de samenstelling van de zooplanktonbiomassa worden in fig. 2.2 en 2.3 geïllustreerd.

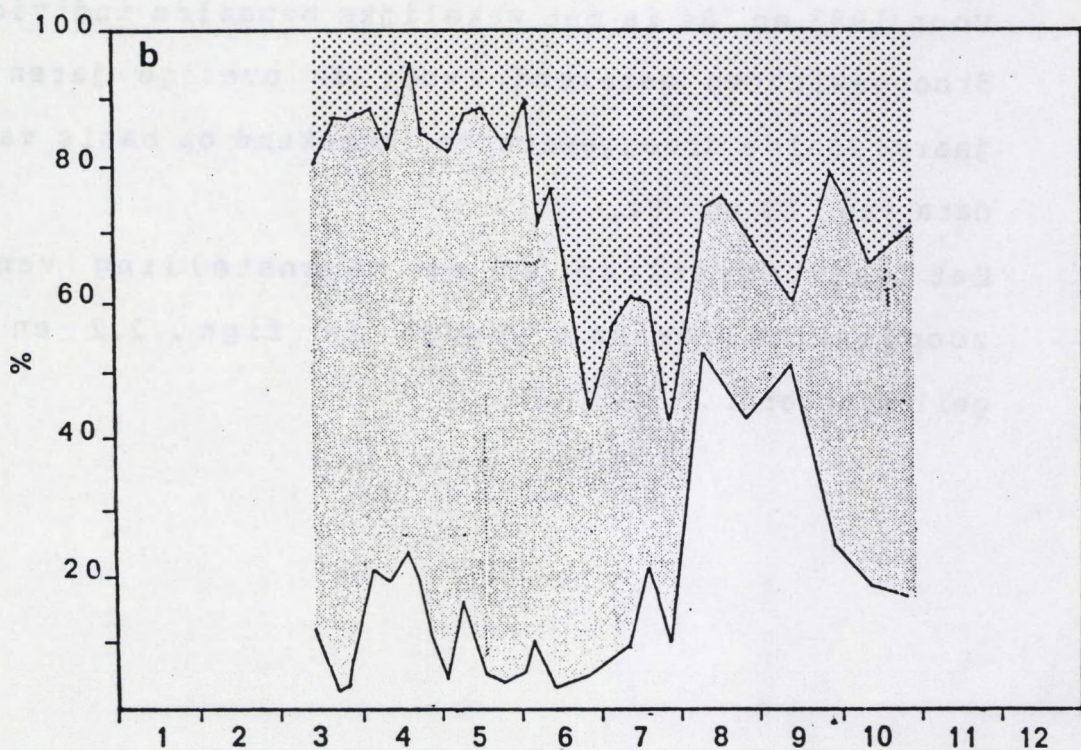
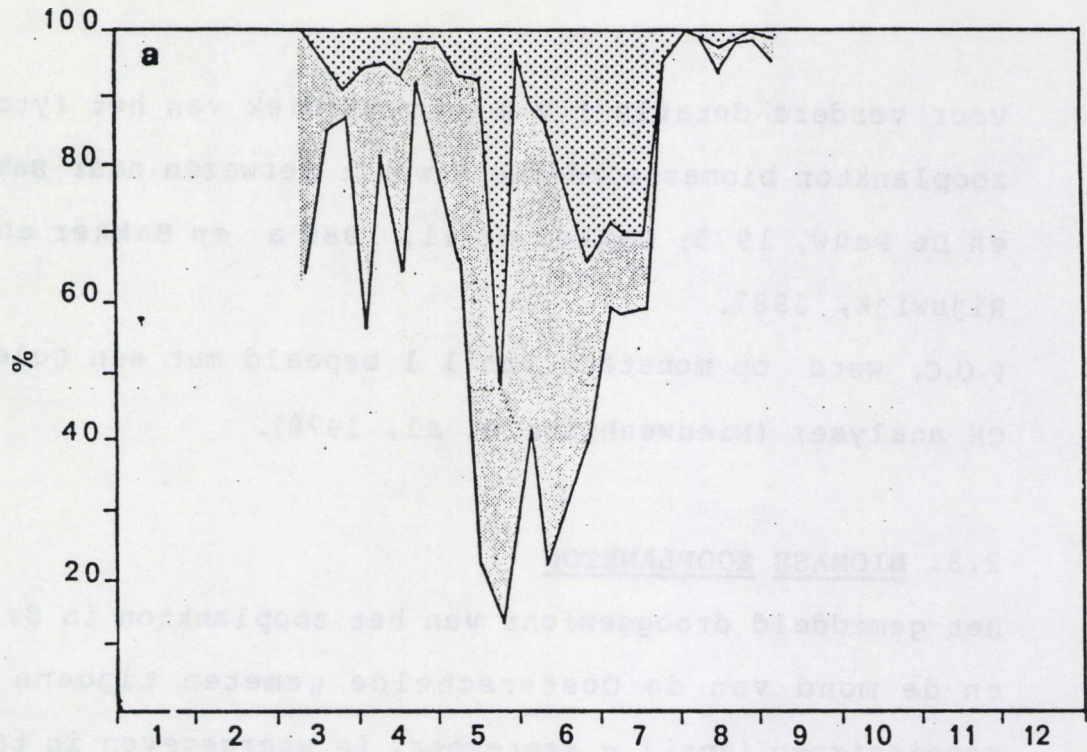


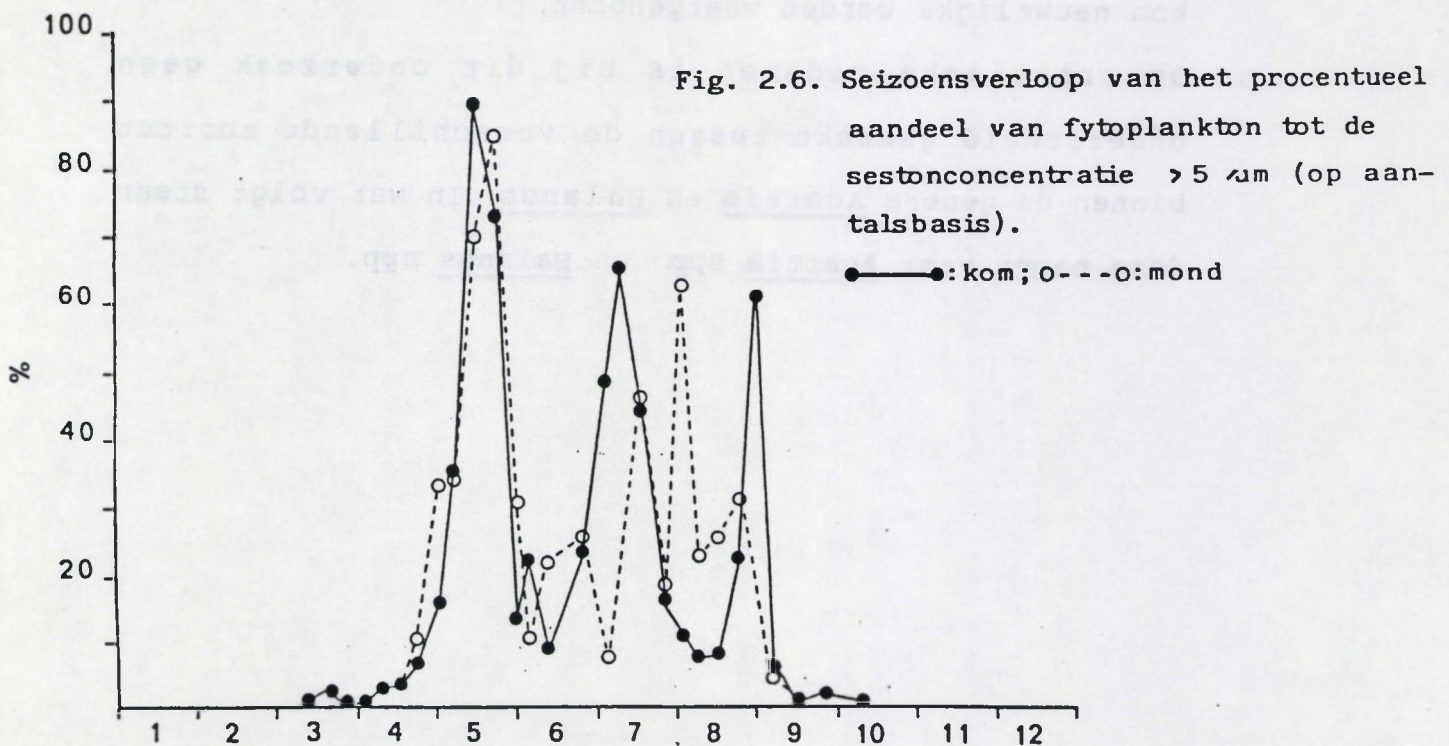
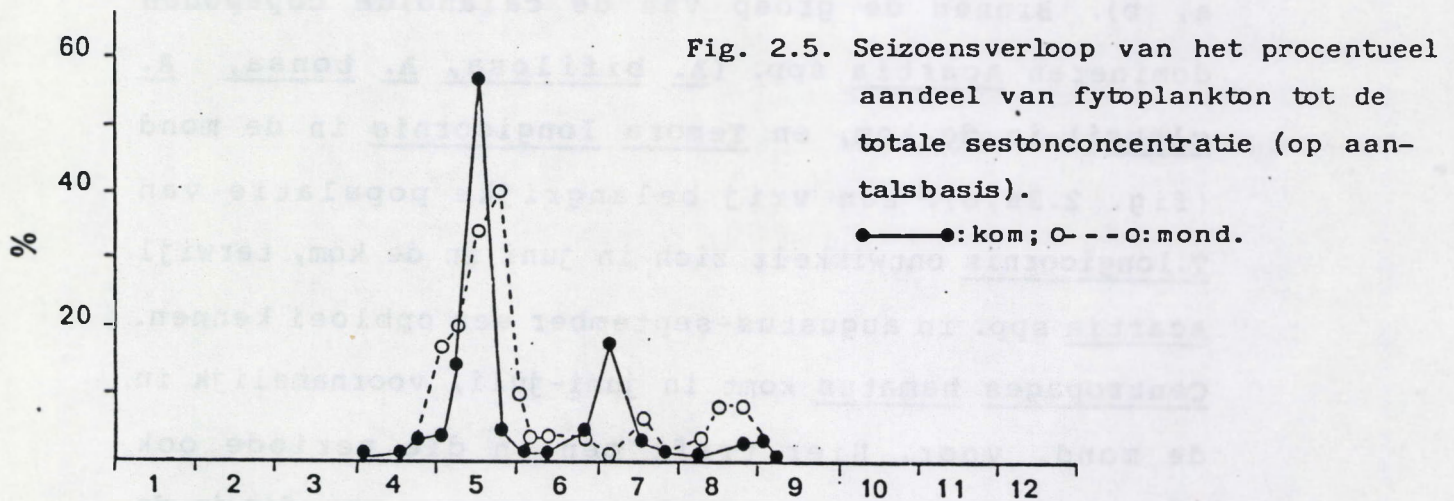
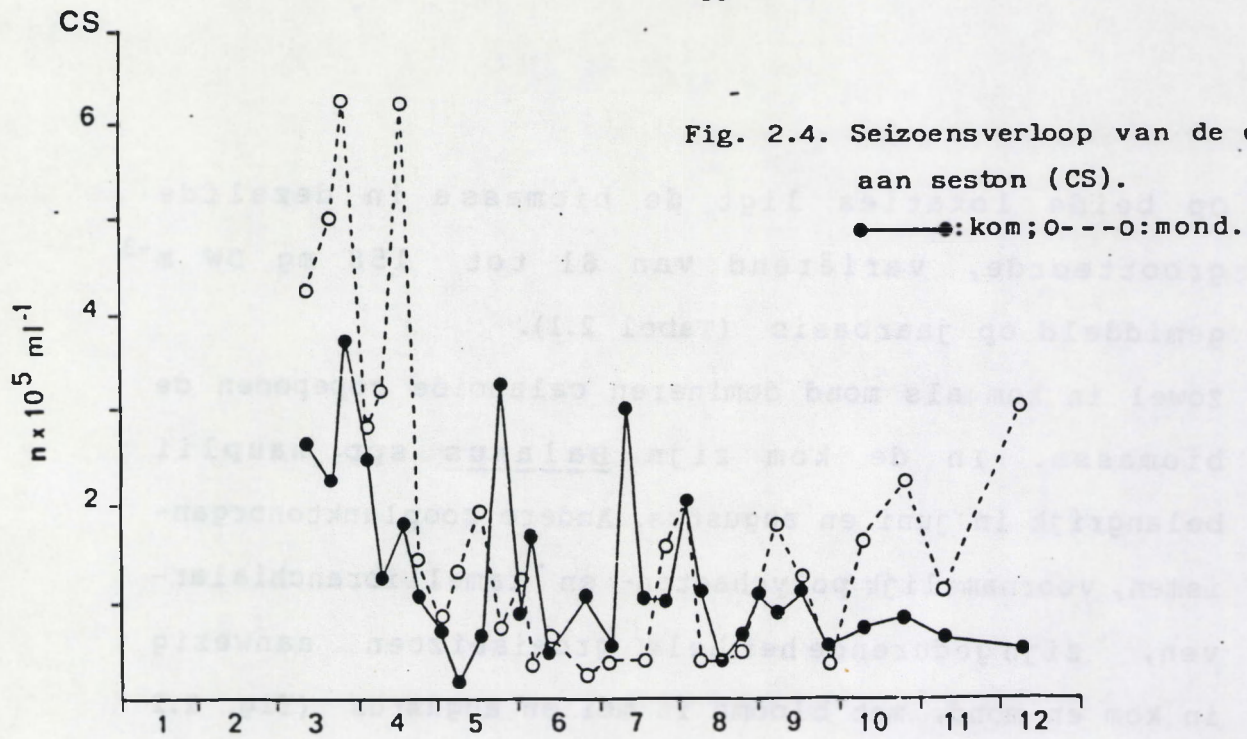
Fig. 2.3. Seizoensverloop van de soortensamenstelling (percent drooggewicht) binnen de groep van de calanoïde copepoden in de kom (a) en de mond (b) van de Oosterschelde.

□: *Acartia* sp.; ▨: *Temora longicornis*; ▩: *Centropages hamatus* en andere soorten.

Op beide lokaties ligt de biomassa in dezelfde grootteorde, variërend van 81 tot 158 mg DW m⁻³ gemiddeld op jaarbasis (Tabel 2.1).

zowel in kom als mond domineren calanoïde copepoden de biomassa. In de kom zijn Balanus spp. nauplii belangrijk in juni en augustus. Andere zooplanktonorganismen, voornamelijk polychaeten- en lamellibranchialarven, zijn gedurende het hele groeiseizoen aanwezig in kom en mond, met blooms in mei en augustus (fig. 2.2 a, b). Binnen de groep van de calanoïde copepoden domineren Acartia spp. (A. bifilosa, A. tonsa, A. clausi) in de kom, en Temora longicornis in de mond (fig. 2.3a,b). Een vrij belangrijke populatie van T.longicornis ontwikkelt zich in juni in de kom, terwijl Acartia spp. in augustus-september een opbloei kennen. Centropages hamatus komt in juni-juli, voornamelijk in de mond, voor. Hier treft men in die periode ook Pseudocalanus sp. en Paracalanus parvus . aan, die in de kom nauwelijks worden waargenomen.

Om praktische redenen is bij dit onderzoek geen onderscheid gemaakt tussen de verschillende soorten binnen de genera Acartia en Balanus. In wat volgt staan deze namen voor Acartia spp. en Balanus spp.



Vanwege het geringe kwantitatief belang van andere organismen dan calanoïde copepoden en Balanus nauplii tijdens het groeiseizoen, wordt in deze studie met de term "totaal zooplankton" het totaal aan calanoïde copepoden en Balanus nauplii omschreven.

2.4. SESTON

Fig. 2.4 toont het seizoensverloop van de sestonconcentratie in 1983. Omwille van de relevantie i.v.m. het grazingonderzoek is in eerste instantie gekozen voor weergave van deze concentratie in aantallen ml^{-1} . In de mond, en in mindere mate in de kom, komen hoge partikelconcentraties voor in het voor- en najaar. Van mei tot oktober (in de kom tot december) schommelt de sestonconcentratie rond de 1×10^5 partikels ml^{-1} met een aantal pieken gaande tot $> 3 \times 10^5$ partikels ml^{-1} in de kom.

Behalve tijdens de maand mei bestaat meestal minder dan 10 % van deze partikels uit fytoplanktoncellen (fig. 2.5.).

Het grootste gedeelte van de seston partikels bestaat echter uit materiaal $< 5 \mu\text{m}$. Deze fractie wordt door zooplankton niet efficiënt begraasd, en er komt ook weinig fytoplankton in voor.

TABEL 2.2 : Gemiddelde ($\bar{X}$) POC en fytoplankton-koolstofconcentraties tijdens het
groeiseizoen in de jaren 1982-1985.

% : Fytoplankton-koolstof als % van POC.

	K O M						M O N D					
	P O C		FYTO-C		%		P O C		FYTO-C		%	
	(mg l ⁻¹)		(mg l ⁻¹)				(mg l ⁻¹)		(mg l ⁻¹)			
	$\bar{X}$	range	$\bar{X}$	range	$\bar{X}$	range	$\bar{X}$	range	$\bar{X}$	range	$\bar{X}$	range
1982	1.90	.80-3.70	.22	.03- .53	14	2-33	1.64	.80-4.00	.30	.05-.45	19	5-41
1983	1.31	.50-3.20	.25	.02-1.36	19	2-97	2.55	.50-4.10	.35	.05-.81	14	5-68
1984	.93	.30-1.50	.21	.04- .74	24	4-67	1.58	.60-4.00	.42	.09-.98	28	9-39
1985	.96	.30-2.20	.28	.03- .36	20	9-51	---	---	---	---	---	---

Uitgedrukt ten opzichte van de concentratie aan partikels $> 5 \mu\text{m}$ wordt tijdens het groeiseizoen (april-september) in de kom gemiddeld 22 %, en in de monding 19 % van de sestonconcentratie in aantal partikels uitgemaakt door fytoplankton (fig. 2.6).

Wat betreft soortensamenstelling wordt het fytoplankton in de Oosterschelde gedomineerd door diatomeeën. De belangrijkste genera zijn : Thalassiosira, Rhizosolenia, Chaetoceros, Biddulphia en Coscinodiscus. Tijdelijk kunnen blooms van flagellaten optreden, waarvan de Phaeocystis pouchetii bloom in mei kwantitatief de belangrijkste is.

In de lente komen voornamelijk kleine soorten voor (bv. Plagiogramma brockmanii, Rhizosolenia delicatula, Cryptomonas sp.). In de zomer domineren over het algemeen grotere soorten : (vb. Rh. stolterfothii, Cerataulina pelagica, Eucampia zoodiacus, Guinardia flaccida) maar ook kleine soorten (vooral Chaetoceros spp.) kunnen een belangrijke bijdrage vormen tot de fytoplankton biomassa (Bakker et al, 1985 a; 1986.)

De POC concentratie varieert gedurende het groeiseizoen van .30 tot 4.10 mg l^{-1} . Hoge concentraties worden voornamelijk in de mond in het voor- en najaar gemeten (tabel 2.2; fig. 2.7). Gemiddeld over het groeiseizoen bedraagt de POC concentratie in de kom .93 tot 1.90, en in de mond 1.58 tot 2.55 mg l^{-1} .

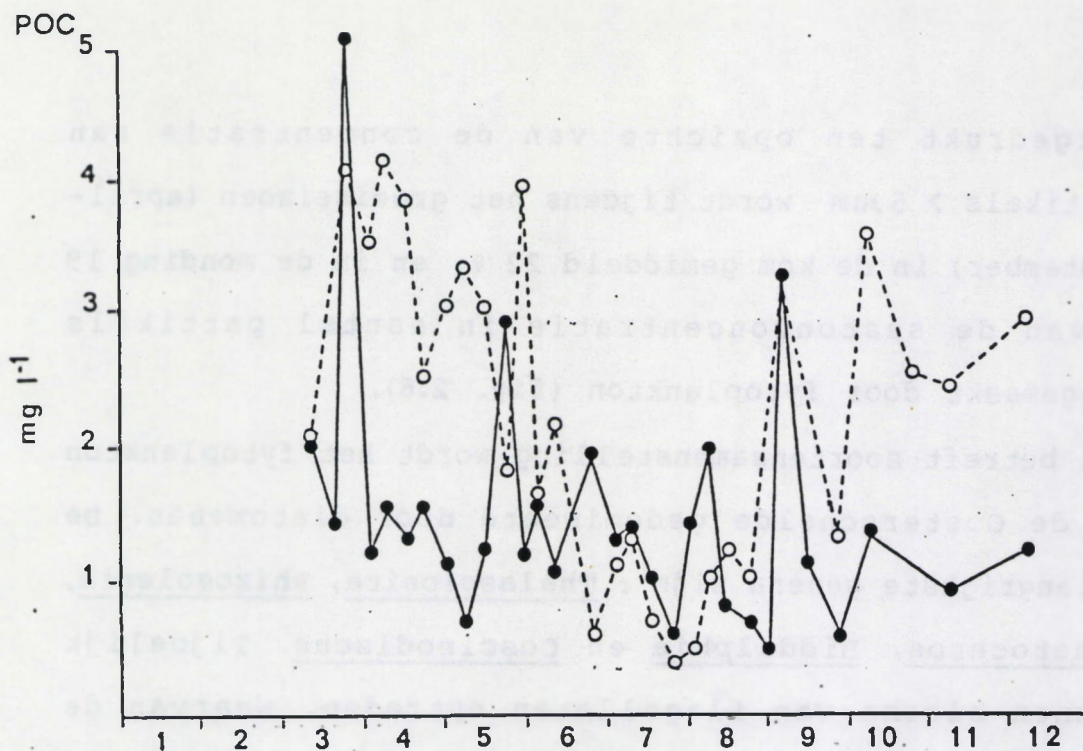


Fig. 2.7. Seizoensverloop van de POC concentratie (POC).

●—●:kom;○---○:mond.

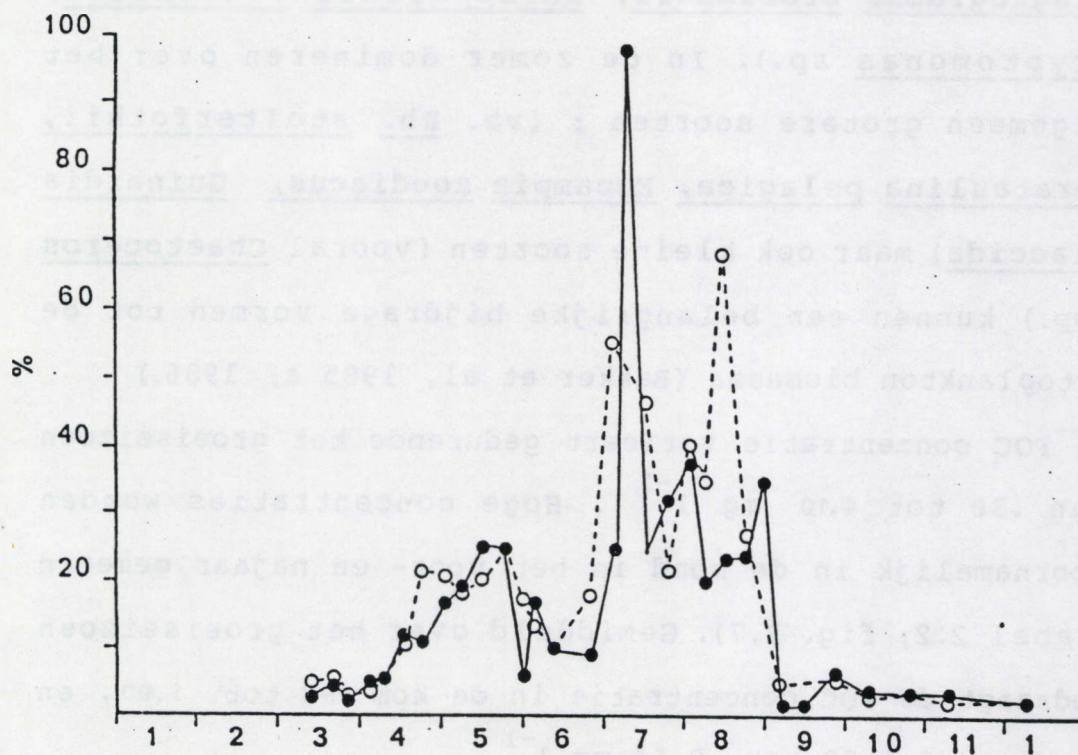


Fig. 2.8. Seizoensverloop van de procentuele bijdrage van fytoplankton-C tot de POC concentratie.

●—●:kom;○---○:mond.

De concentratie aan fytoplanktonkoolstof varieert gemiddeld over het groeiseizoen van .21 tot .28 mg l⁻¹ in de kom en van .30 tot .42 mg l⁻¹ in de mond. Dit vertegenwoordigt gemiddeld 14 tot 24 % van de POC concentratie in de kom en 14 tot 28 % in de mond (tabel 2.2). Seizonaal worden de hoogste percentages bereikt in juni-augustus (fig. 2.8).

de concentratie van fytoplanktoncellen varieert
gemiddeld over het onderzoeksterrein van 10^3 tot 10^4
in de kom en van 10^2 tot 10^3 in de mond. Dit
vergeleken met de concentratie van de FOC
concentratie in de kom en 10^2 tot 10^3 in de mond (tabel
3.1). Gelijktijdig worden de hoogste percentages bereikt in
de monding (tabel 3.2).

3. METHODIEK GRAZINGMETINGEN

3.1. INLEIDING

Gezien de hoge detritusconcentratie die voorkomt in de Oosterschelde, en het belang van het selectiviteitsonderzoek, werd de tellingsmethode (Fuller & Clarke, 1936) verkozen als hoofdmethodiek boven meer fytoplanktongerichte technieken als de C -14 (Haney, 1971) of the gut fluorescence (Mackas & Bohrer, 1976) methode. De tellingsmethode is erop gericht grazing op het totale seston te meten, en biedt de mogelijkheid selectiviteit van grazing te bestuderen.

In dit hoofdstuk worden de theoretische principes en algemeen methodologische aspecten uiteengezet. De praktische uitvoering ervan, zoals deze bij het Oosterscheldeonderzoek is gebruikt, wordt eveneens uiteengezet en in samenvatting beargumenteerd. Een uitvoerig verslag van verschillende praktische aspecten die zijn onderzocht in verband met toepassing van de tellingsmethode in dit onderzoek wordt gegeven in bijlage I.

3.2. PRINCIPE VAN DE TELLINGSMETHODE EN DE COULTER COUNTER

Met de tellingsmethode wordt grazingactiviteit gemeten als een concentratieverschil in voedselpartikels tussen een controlefles (zonder proefdieren) en een grazingfles

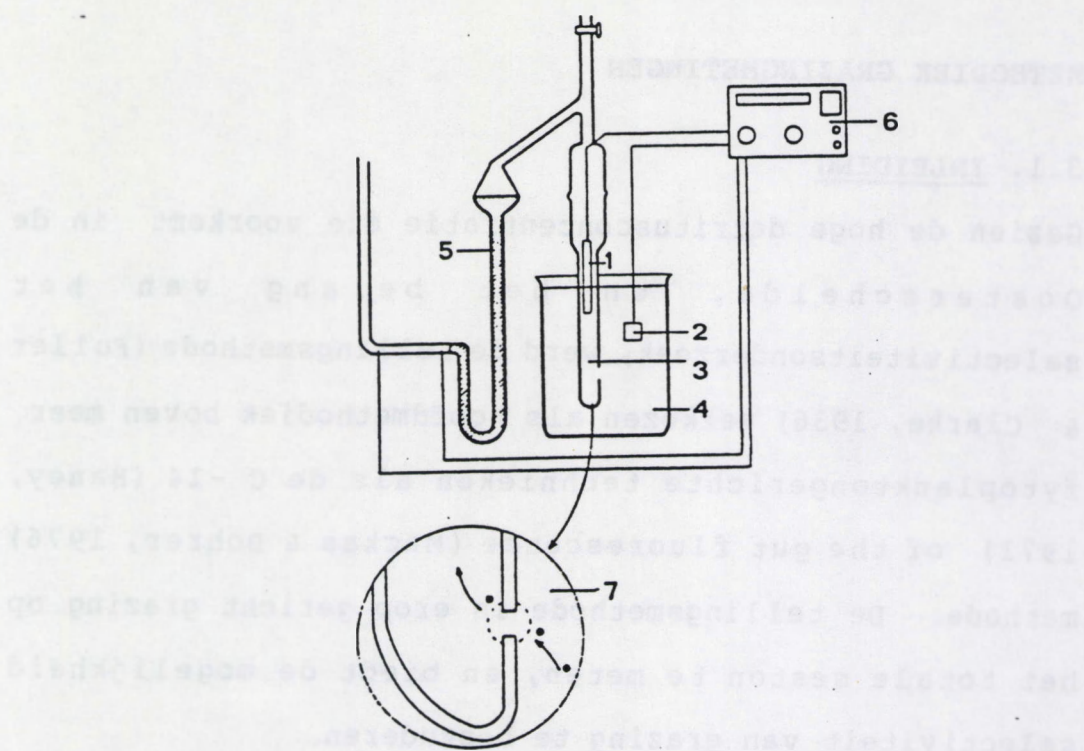


Fig. 3.1. Schema van de Coulter Counter meeteenheid. 1 en 2 : elektroden; 3 : meetbuis; 4 : beker met te analyseren monster; 5 : manometer; 6 : elektronische eenheid; 7 : detail van de meetbuisopening. (Naar Buijse, 1986).

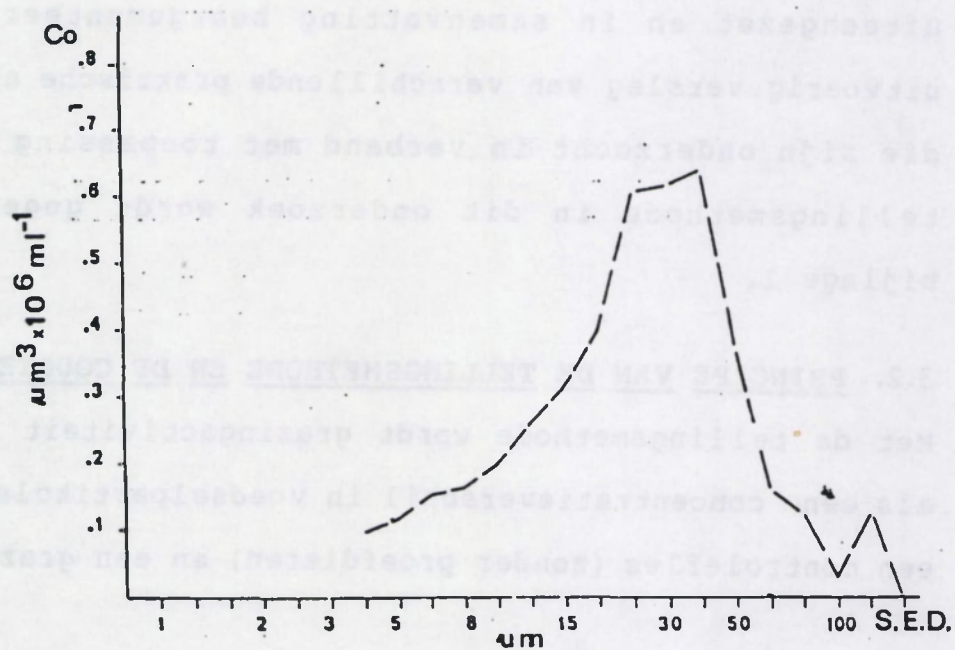


Fig. 3.2. Voorbeeld van een seston-volumedistributie gemeten met de Coulter Counter.

Co:concentratie;S.E.D.:Sferisch Equivalente Diameter.

(met proefdieren) na een bepaalde grazingtijd. Omwille van het arbeidsintensief karakter van het tellen van partikels, dat oorspronkelijk met de microscoop gebeurde (Gauld, 1951), wordt het meeste grazingonderzoek met behulp van elektronische partikeltellers uitgevoerd. Het principe van de Coulter berust op een elektrisch spanningsveld, dat tussen 2 elektroden is aangebracht (fig. 3.1). Een elektrode is omgeven door een meetbuis met een opening van een bepaalde grootte, de tweede elektrode wordt, evenals de meetbuis, ondergedompeld in het te analyseren monster. Door middel van een pomp wordt een bepaald volume (manometrisch bepaald) van het monster door de meetbuisopening opgezogen. De zich hierin bevindende partikels veroorzaken, bij doorgang door het spanningsveld een elektronische puls, waarvan de sterkte evenredig is met het volume van het partikel. Zodoende telt de Coulter de concentratie van het sesten, waarbij de partikels worden ingedeeld in een aantal kanalen (grootteklassen), naargelang hun sferisch equivalente diameter (S.E.D.). Door het aantal partikels in elk kanaal te vermenigvuldigen met het bijhorend sferisch equivalent volume (S.E.V.), bekomt men de volumedistributie van het geanalyseerde monster (fig. 3.2).

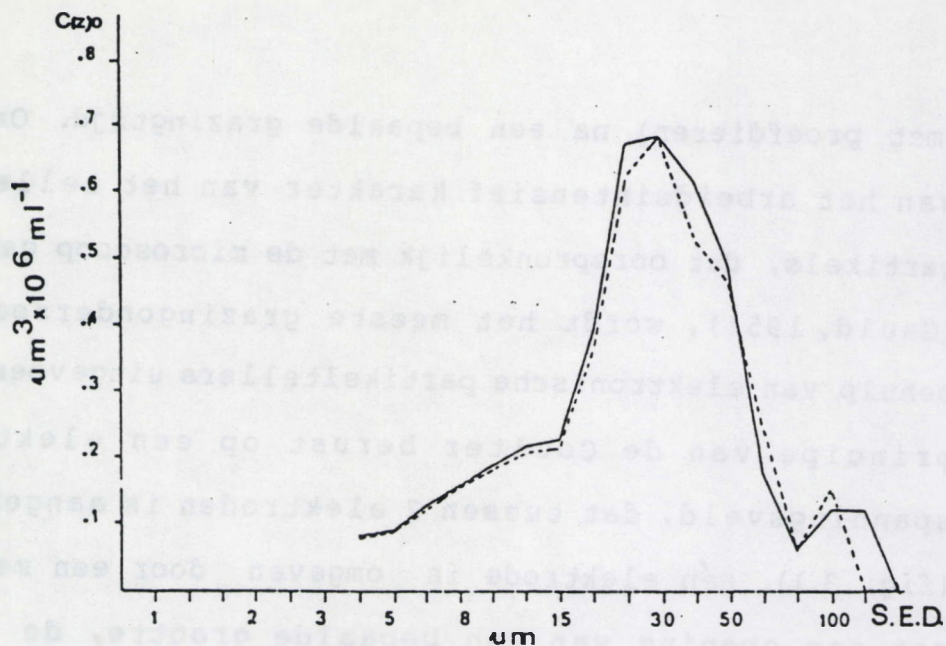


Fig. 3.3. Voorbeeld van verschillen in sestonconcentratie ($C(z)_o$) tussen controle- (—) en grazingflessen (-----) in een grazing-experiment op t eind.

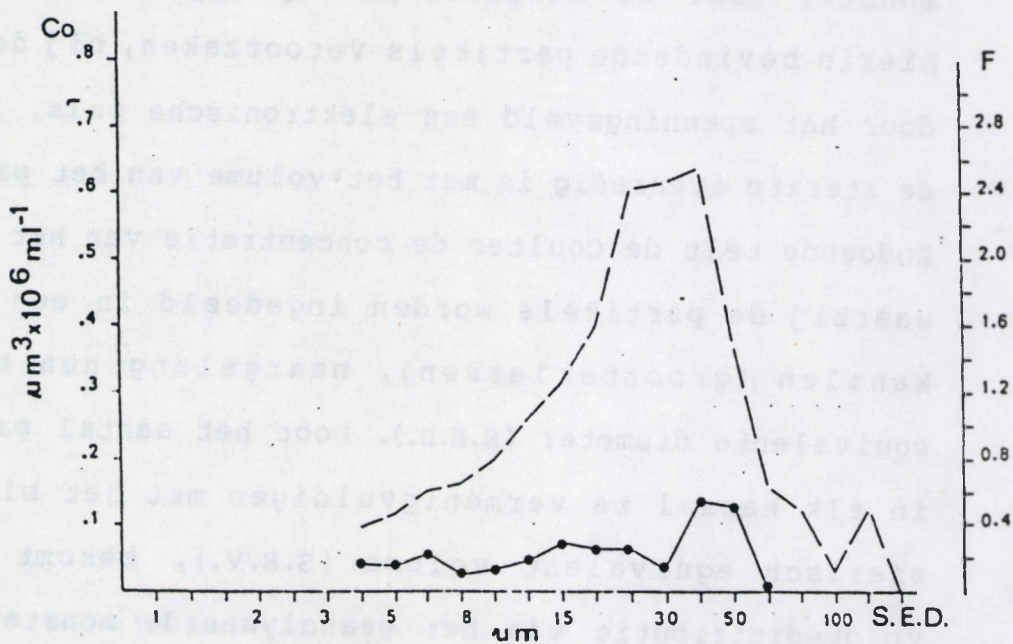


Fig. 3.4. Distributie van clearance rate waarden (F , ●—●, rechters), berekend uit de data weergegeven in Fig. 3.3. C_o : sestonconcentratie op to (---).

3.3. TOEPASSING BIJ GRAZINGEXPERIMENTEN

In een grazingexperiment kan uit de vergelijking van de distributies van controle- en grazingflessen de grazingactiviteit op het totale seston en de selectiviteit voor bepaalde grootteklassen worden gekwantificeerd (zie 3.4) (fig. 3.3).

3.4. BEREKENINGEN

Uit de gemeten verschillen in sestonconcentratie tussen controle- en grazingflessen kan de grazingactiviteit gekwantificeerd worden door berekening van de clearance rate, F :

$$F = \frac{V}{n} \frac{1}{t} \ln \frac{C_t}{C_{zt}} \quad (\text{ml ind}^{-1}\text{u}^{-1})$$

met C_t : gemiddelde concentratie in de controleflessen op tijdstip t . (aantal ml^{-1})

C_{zt} : concentratie in de grazingfles op tijdstip t
(aantal ml^{-1})

t : grazingtijd (uur)

n : aantal dieren in de grazingfles

v : volume waarin is gegraasd (ml)

3.3. TOEPASSING VAN DE VERGELIJKINGEN

In een glasvezelvezel kan de vergelijking van de
 afstanden van controle- en glasvezelvezels de
 glasvezelvezel op het rooster aan de
 selectiviteit voor bepaalde glasvezelvezels worden
 gewaarschuwd (zie 3.4) (fig. 3.3).

3.4. VERGELIJKINGEN

Uit de gegeven verschillen in de afstandelijke
 controle- en glasvezelvezels kan de glasvezelvezel
 gekwalificeerd worden door berekening van de afstand
 (zie 3.3).

$$r = \frac{V}{H} \ln \frac{C_1}{C_2} \quad (\text{of } \ln \frac{C_1}{C_2})$$

met C_1 : gemiddelde concentratie in de controlevezels op

afstand r (aanval ml^{-1})

C_2 : concentratie in de glasvezelvezels op afstand r

(aanval ml^{-1})

r : afstand (in cm)

n : aantal vezels in de glasvezelvezel

V : volume waarin is geconcentreerd (ml)

Deze clearance rate kan berekend worden voor elk Coulterkanaal afzonderlijk en is een maat voor de grazingdruk uitgeoefend op partikels van die bepaalde grootte. Het verloop van de clearance rate over de verschillende kanalen (fig. 3.4) geeft dus de selectiviteit van de grazing in functie van de grootte van de partikels weer (= clearance rate distributie). De ingestie (I) kan berekend worden via de formule van Frost (1972).

$$I = \frac{V_g C_0 (e^{(k-g)t} - 1)}{(k-g)nt} \quad (\text{partikels ind}^{-1} \text{ u}^{-1})$$

$$\text{met } k = \frac{1}{t} \ln \frac{C_t}{C_0} \quad (\text{u}^{-1})$$

$$g = \frac{1}{t} \ln \frac{C_t}{C_{zt}} \quad (\text{u}^{-1})$$

C_0 : concentratie in controle- en grazingflessen
op $t = 0$

I kan omgerekend worden naar $\mu\text{m}^3 \text{ dier}^{-1} \text{ uur}^{-1}$ door de I waarde, uitgedrukt in partikels $\text{dier}^{-1} \text{ uur}^{-1}$ voor elk kanaal te vermenigvuldigen met het overeenkomstig S.E.V.

De totale I wordt berekend door I-waarden van alle kanalen in een bepaalde grootte-range te sommeren.

Deze clearance rate kan berekend worden voor elk
 (Lijstkanalen) afzonderlijk en is een maat voor de
 graad van uitwisseling op basis van de bepaalde
 grootte. Het verloop van de clearance rate over de
 verschillende kanalen (1.2, 3.4) geeft dus de
 relatieve van de clearing in functie van de grootte
 van de partikel. Voor $\lambda =$ clearance rate (partikel).
 De ingesloten (1) kan berekend worden via de formule van
 Probst (1972):

$$I = \frac{V \cdot C_{\text{partikel}} \cdot (1 - e^{-\lambda \cdot t})}{(1 - e^{-\lambda \cdot t})}$$

$$\text{Met } I = \frac{C_1}{C_0} \quad (1.1)$$

$$\text{of } I = \frac{C_1}{C_0} \quad (1.2)$$

C_0 : concentratie in controle- en graaflijnen

op $t = 0$

I kan onderkend worden met de I door de
 I waarde, uitgedrukt in partikels $\lambda \cdot t$ voor
 elk kanaal te vermenigvuldigen met het overeenkomstig
 3.2.V.

De totale I wordt berekend door I-waarden van alle
 kanalen in een bepaalde grootte-range te sommeren.

3.5. GRAZINGTIJD-CONCENTRATIE AAN PROEFDIEREN

3.5.1. Inleiding

Bij gebruik van de tellingsmethode wordt de proefopzet (combinatie van concentratie aan dieren en grazingtijd) gekozen met de bedoeling een meetbaar concentratie verschil te creëren tussen controle- en grazingflessen. Hierbij wordt ervan uitgegaan dat het enige verschil tussen controle en grazingflessen de grazingactiviteit van de dieren is. Tevens moet worden vermeden dat de voedselconcentratie zò sterk daalt dat ze beperkend wordt voor de grazingactiviteit van de proefdieren. In principe kan de proefopzet dus - min of meer intuïtief - aangepast worden aan de sestonconcentratie en de "verwachte" activiteit van de proefdieren.

De ingestie, berekend uit het verkregen concentratieverschil, is alleen dan een correcte weergave van de natuurlijke grazingactiviteit van de bestudeerde organismen, wanneer de verkregen resultaten onafhankelijk zijn van de gebruikte concentratie aan organismen en grazingtijd. Tot de jaren '80 werd in experimenten met adulte copepoden in de regel 20 tot 24 uur grazingtijd aangehouden met sterk variërende concentraties aan dieren ($4-50 \text{ dieren l}^{-1}$) (Cowles, 1979; Donaghay & Small, 1979a; Poulet, 1973; 1977; Vanderploeg & Scavia, 1979; Vanderploeg et al, 1984 e.a.). Nochtans duiden een aantal publicaties erop dat

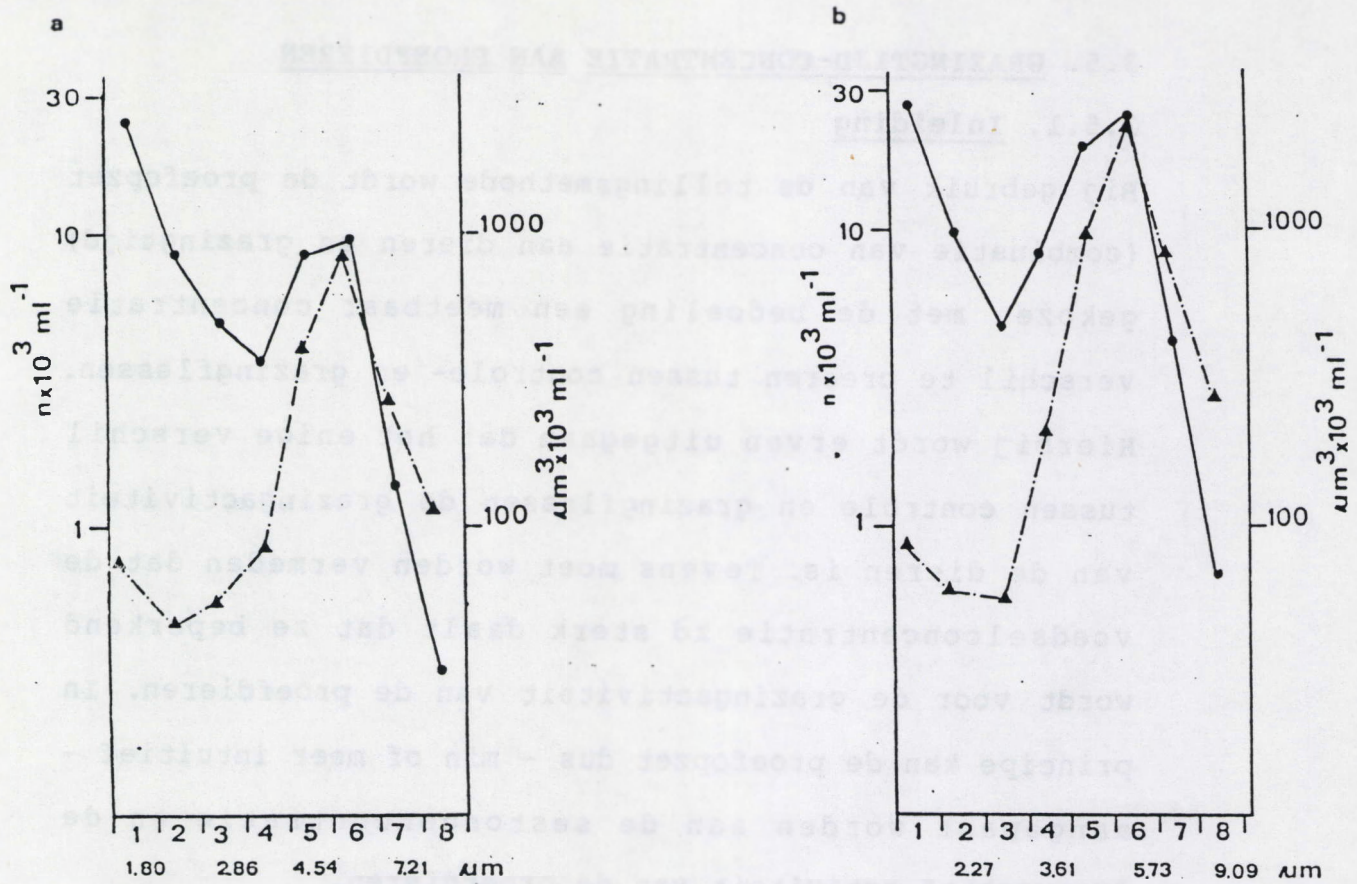


Fig. 3.5. Partikelconcentratie op $t = 0$, uitgedrukt in aantallen (linkerschaal, $\bullet - \bullet$) en in volume (rechterschaal, $\blacktriangle - \blacktriangle$) in experimenten met A.tonsa en Chlamydomonas. a) experiment 1; b) experiment 2.

In abscis: grootteklassen en bijhorende S.E.D..

zowel grazingtijd als concentratie aan proefdieren de verkregen resultaten beïnvloeden. Richman et al (1977) toonden aan dat in experimenten met adulte vrouwtjes van de copepode Acartia tonsa, grazend op natuurlijk seston gedurende 6 à 24 u, de gemeten F waarden afnemen met de concentratie aan dieren. Roman & Rublee (1980) incubeerden 25 adulte A. tonsa vrouwtjes gedurende 48 u in 500 ml volumes natuurlijk zeewater en maten grazing na 3, 6, 12, 24 en 48 u. F daalde sterk gedurende de eerste 3 uur, en geleidelijker nadien. Ook bleek de concentratie van NH_4 in de grazingflessen hoger te liggen dan in de controles, t.g.v. excretie door de copepoden.

3.5.2. Methodiek

Teneinde een standaard proefopzet te bepalen werd het gecombineerde effect van concentratie aan proefdieren en grazingtijd nagegaan in twee experimenten met A. tonsa adulten. Als voedsel werden 2 verschillende concentraties van een cultuur van Chlamydomonas sp. waarin ook kleine coccoïde cellen aanwezig waren aangeboden (fig. 3.5). Copepoden werden verzameld uit een grote openluchtkweekbak aan de spuikom te Oostende. Adulte Acartia's werden onder binoculair geïsoleerd en in 3 reeksen (25, 50 en 100 dieren l^{-1}) aan de grazingflessen toegevoegd. Voor elke serie werden 4

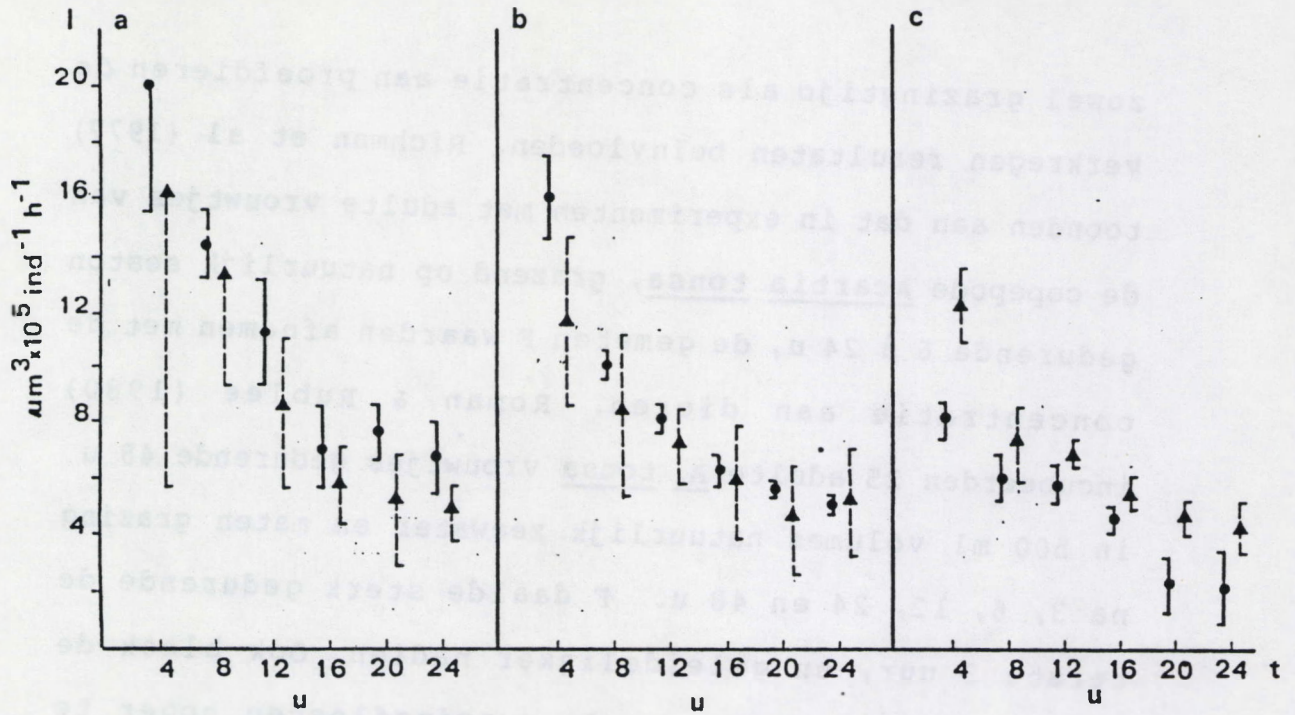


Fig. 3.6. Gemeten ingestie (I) in functie van grazingtijd (t).
 •: experiment 1; ▲: experiment 2.
 a) 25 *Acartia* l⁻¹; b) 50 *Acartia* l⁻¹; c) 100 *Acartia* l⁻¹.
 Vertikale strepen geven standaard deviaties.

replica grazingflessen, en 4 controleflessen gebruikt.

Om de 4 uur werden 50 ml monsters uit elke fles genomen via een pipet afgedekt met een 50 μm gaas, om het vangen van dieren te vermijden. Na telling met de Coulter (100 μm meetbuis) werden de monsters terug in de flessen gegoten. De resultaten verkregen na elke bemonstering worden aangegeven als bv (25, 4) : 25 dieren l^{-1} met grazingtijd 4 uur.

3.5.3. Resultaten

Fig. 3.6 toont dat in beide experimenten de totale I significant afneemt met de grazingtijd (Von Neuman test, $p < 0.05$). Een afname van I met de concentratie aan dieren is ook zichtbaar, maar kon niet statistisch getoetst worden vanwege gebrek aan data. De variatie coëfficiënt tussen de 4 replica's vertoont geen significante trend met de grazingtijd (Spearman rang correlatie test $p > 0.05$).

De distributie van de gemiddelde F waarden verkregen bij elke meting zijn weergegeven in fig. 3.7 en 3.8. Bij de gemiddelde F waarden aangegeven met een kruis vertoont tenminste één van de grazingflessen op tijd t een hogere concentratie dan de controle.

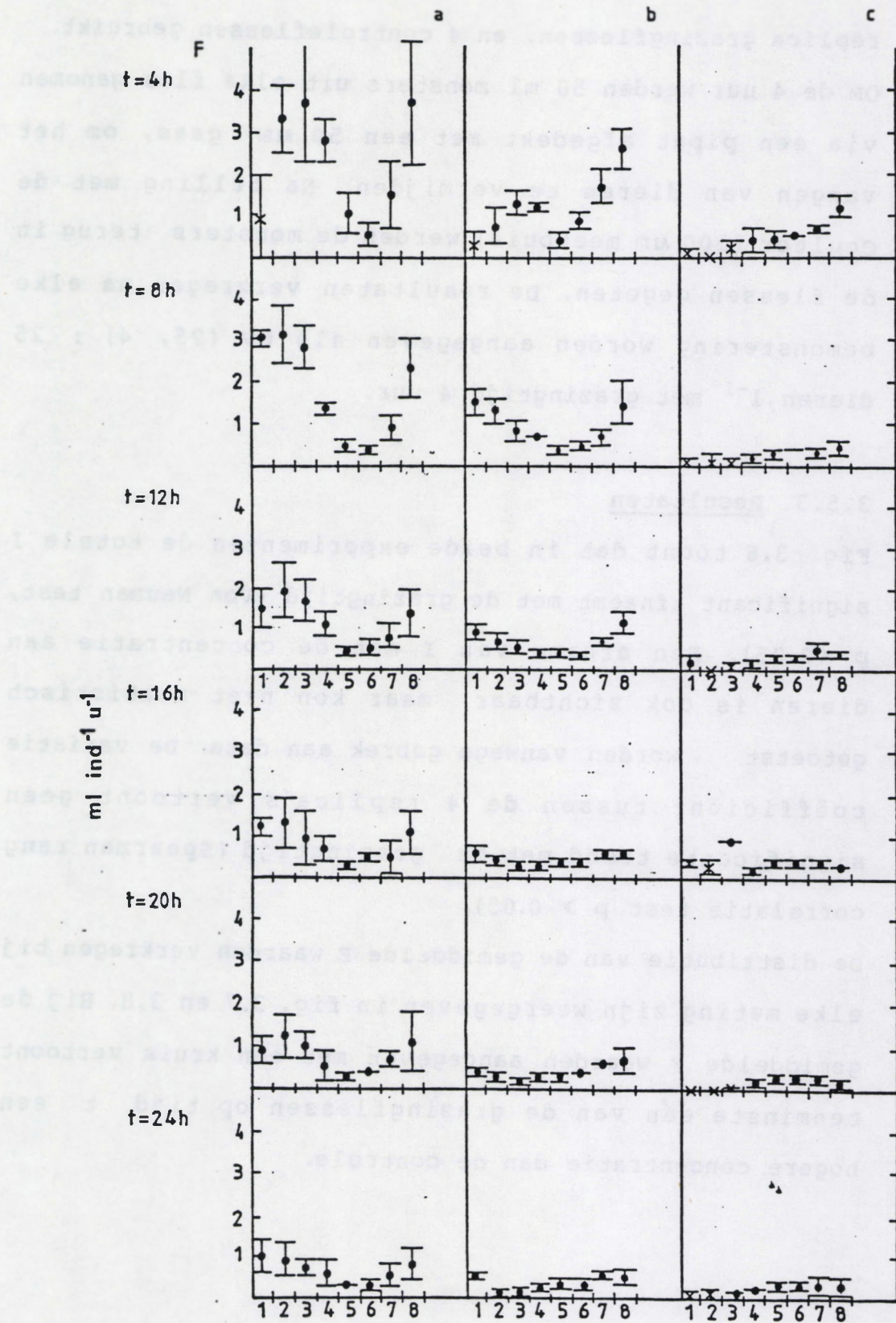


Fig. 3.7. Clearance rate distributies gemeten bij verschillende grazingtijden in experiment 1. a), b) en c) als in fig. 3.5.

In experiment 1 worden de hoogste F waarden in (25,4) gemeten op de kleinste en de grootste partikels, de laagste op die partikels die de volumepiek uitmaken. In (100, 24) daarentegen zijn de F waarden op de kleinste partikels lager dan op de overige. De distributie waargenomen in (25, 4) wordt gemeten bij alle grazingtijden van de serie (25, t). Het komt ook voor (minder uitgesproken) bij korte grazingtijden in de serie (50, t) maar nooit in de serie (100, t). De optredende veranderingen in F waarden zijn het grootst in de kleinste klassen : de hoge waarden gemeten in (25, 4) verdwijnen volledig wanneer hoge concentraties aan dieren of lange grazingtijden worden gebruikt. De clearance rate distributies in experiment 2 vertonen dezelfde trend (fig. 3.8). Vanwege de hogere partikelconcentratie zijn de F waarden lager dan in experiment 1. Hogere partikelconcentraties in grazingflessen dan in controles worden frequenter waargenomen dan in experiment 1.

Variatiecoëfficiënten tussen de 4 replica F waarden werden berekend voor elke grootteklasse. In 44 van de 48 gevallen vertonen deze geen significante trend met grazingtijd (Spearman rang correlatie test, $p. > 0.05$). Fig. 3.9 geeft een voorbeeld van een tijdreeks uitgevoerd met 50 Acartia adulten grazend op natuurlijk Oosterscheldeseston. Weerom neemt I af met de grazingtijd, terwijl de VC geen trend blijkt te vertonen.

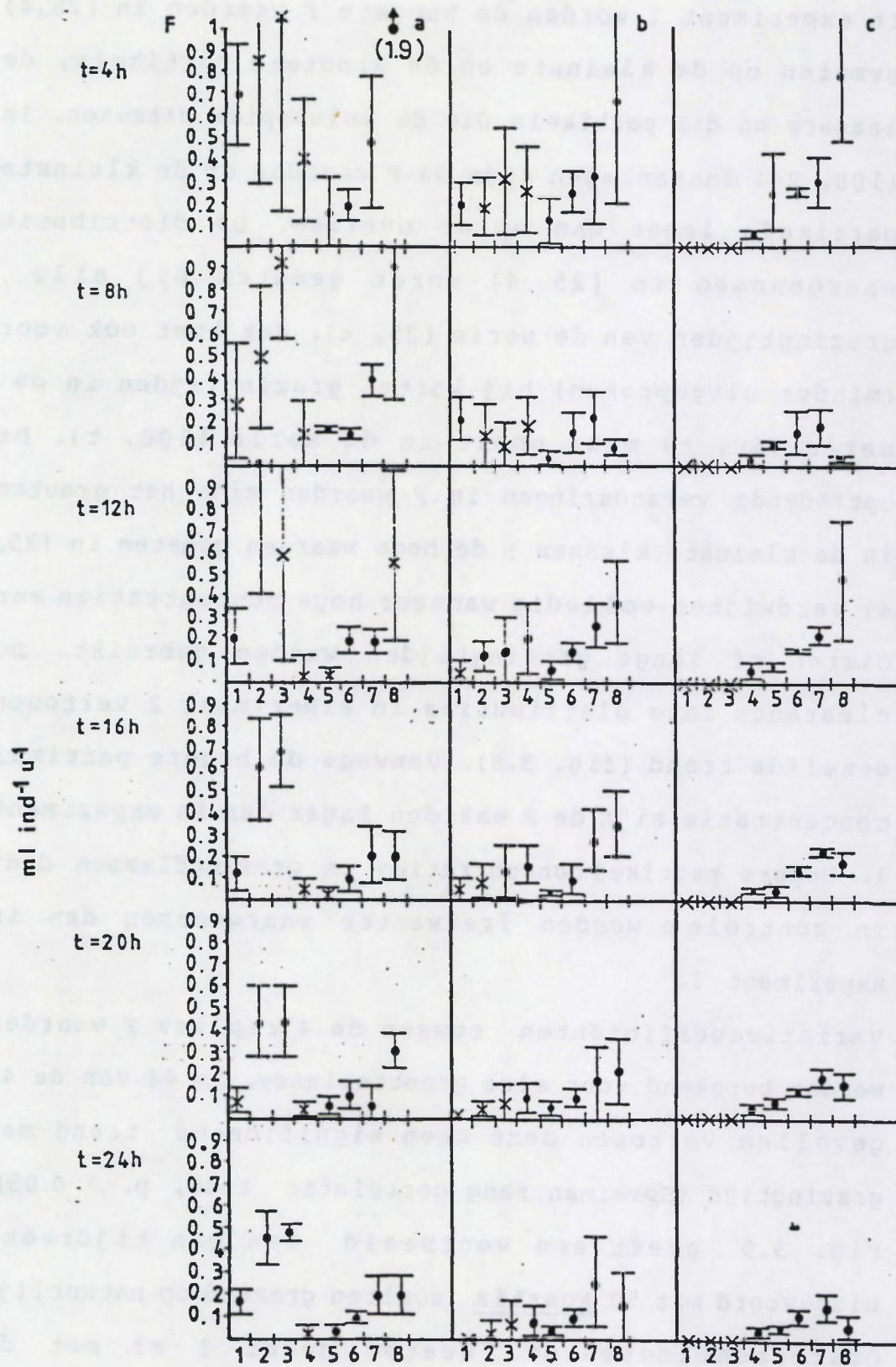


Fig. 3.8. Clearance rate distributies gemeten bij verschillende grazingtijden in experiment 2.
a), b) en c) als in fig. 3.6.

3.5.4. Discussie en conclusie

De gemeten clearance rate waarden blijken sterk beïnvloed door zowel concentratie aan dieren als grazingtijd. Doordat de optredende veranderingen niet gelijkmatig verlopen voor alle grootteklassen, wordt ook het verkregen selectiviteitspatroon beïnvloed. Vermits totale I-waarden in beide experimenten met verschillende concentraties aan voedselpartikels vergelijkbaar zijn, is uitputting van de voedselvoorraad onwaarschijnlijk als oorzaak voor de gemeten dalingen in I, zeker in experiment 2. Mogelijke oorzaken zijn de door Roman & Rublee (1980) aangetoonde stijging van de NH_4 concentratie in de grazingflessen die de groei van het fytoplankton kan stimuleren. Door "sloppy feeding" kunnen in de grazingflessen brokstukken van voedselpartikels geproduceerd worden, (O'Connors et al, 1976; Deason, 1980).

In de experimenten met Chlamydomonas sp. en coccoïde cellen grijpt productie van partikels plaats in de kleinste grootteklassen, wat groei van de coccoïde cellen suggereert. Het feit dat hogere partikelconcentraties in grazing- dan in controleflessen vaker voorkomen in experiment 2 dan in experiment 1, kan verklaard worden door het verschil in voedselconcentratie. Aangezien I waarden vergelijkbaar

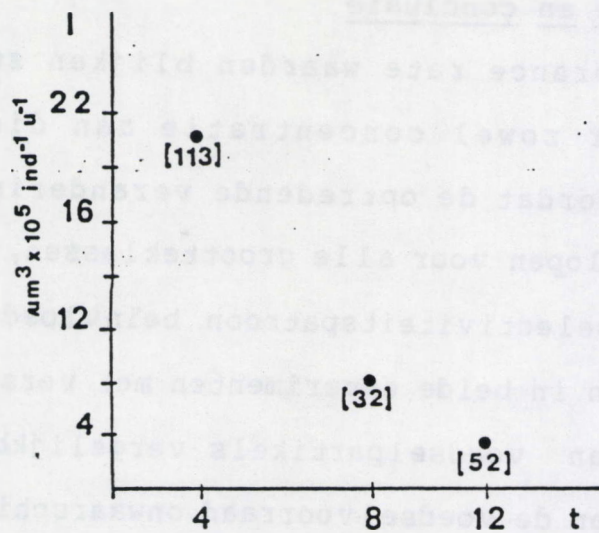


Fig. 3.9. Ingestie (I) in functie van grazingtijd gemeten met Acartia op natuurlijk Oosterschelde seston.

zijn in beide experimenten, mag worden aangenomen dat ook de excretie van nutriënten en eventuele productie van onverteerde partikels vergelijkbaar zijn. Vermits in beide experimenten met dezelfde fytoplanktonsoorten wordt gewerkt, mag worden aangenomen dat een toename in exponentiële groeisnelheid t.g.v. verhoogde nutriëntconcentraties in beide experimenten dezelfde is. In experiment 2 wordt het effect van de grazingactiviteit van de dieren echter sneller "gecompenseerd", doordat verhoogde groeisnelheid hier aangrijpt op een oorspronkelijk hogere concentratie aan fytoplankton dan in experiment 1. Dit verschil in resultaten verkregen in beide experimenten toont dus aan dat er een onrechtstreekse beïnvloeding is van de partikelconcentratie in de grazingflessen door de aanwezigheid van de dieren. Hierdoor verdienen korte incubatietijden met zo laag mogelijke concentraties aan proefdieren de voorkeur. Het feit dat de reproduceerbaarheid van de resultaten niet toeneemt met grazingtijd is een bijkomend argument hiertoe.

Voor verdere discussie van deze problematiek wordt verwezen naar Tackx en Polk, 1986.

Op basis van deze resultaten is gekozen voor een standaard proefopzet van 50 dieren 1125 ml^{-1} , met een grazingtijd van 6 uur.

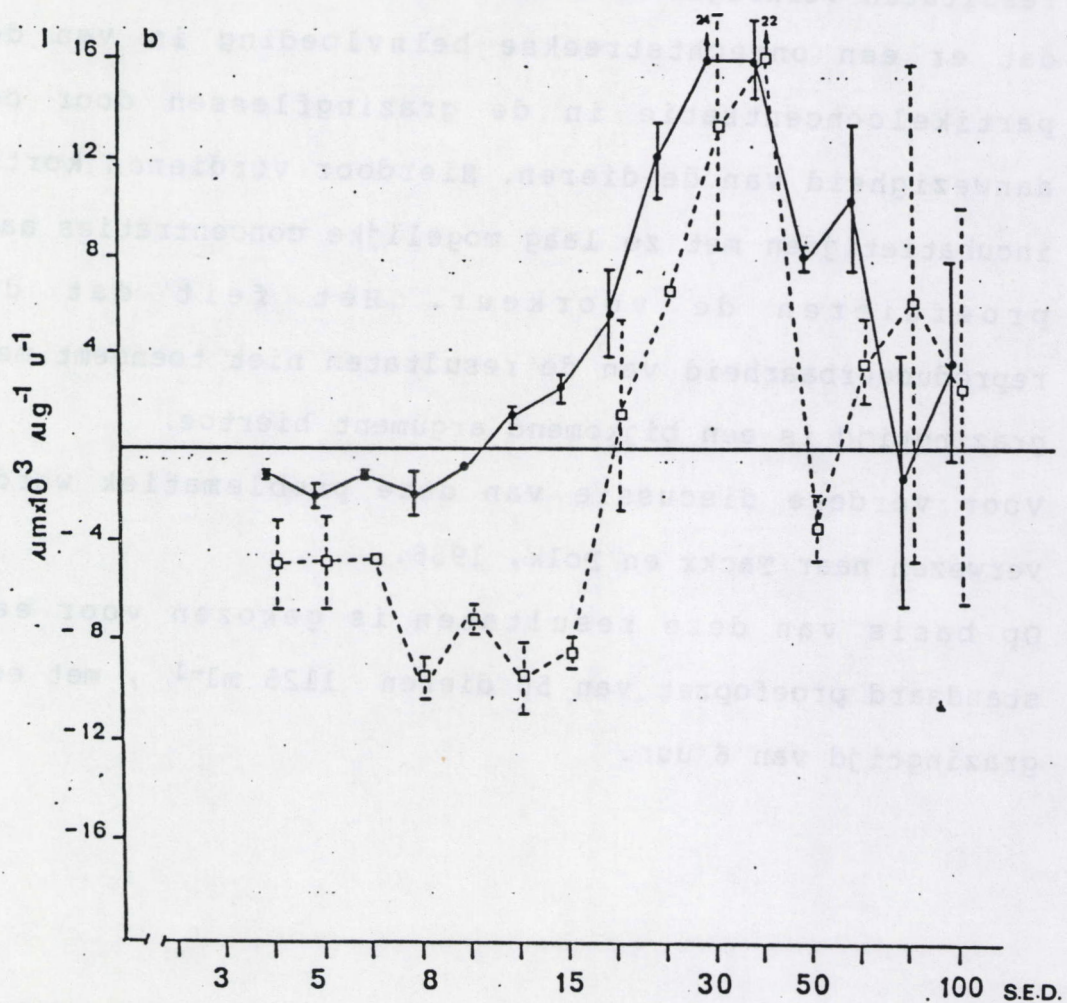
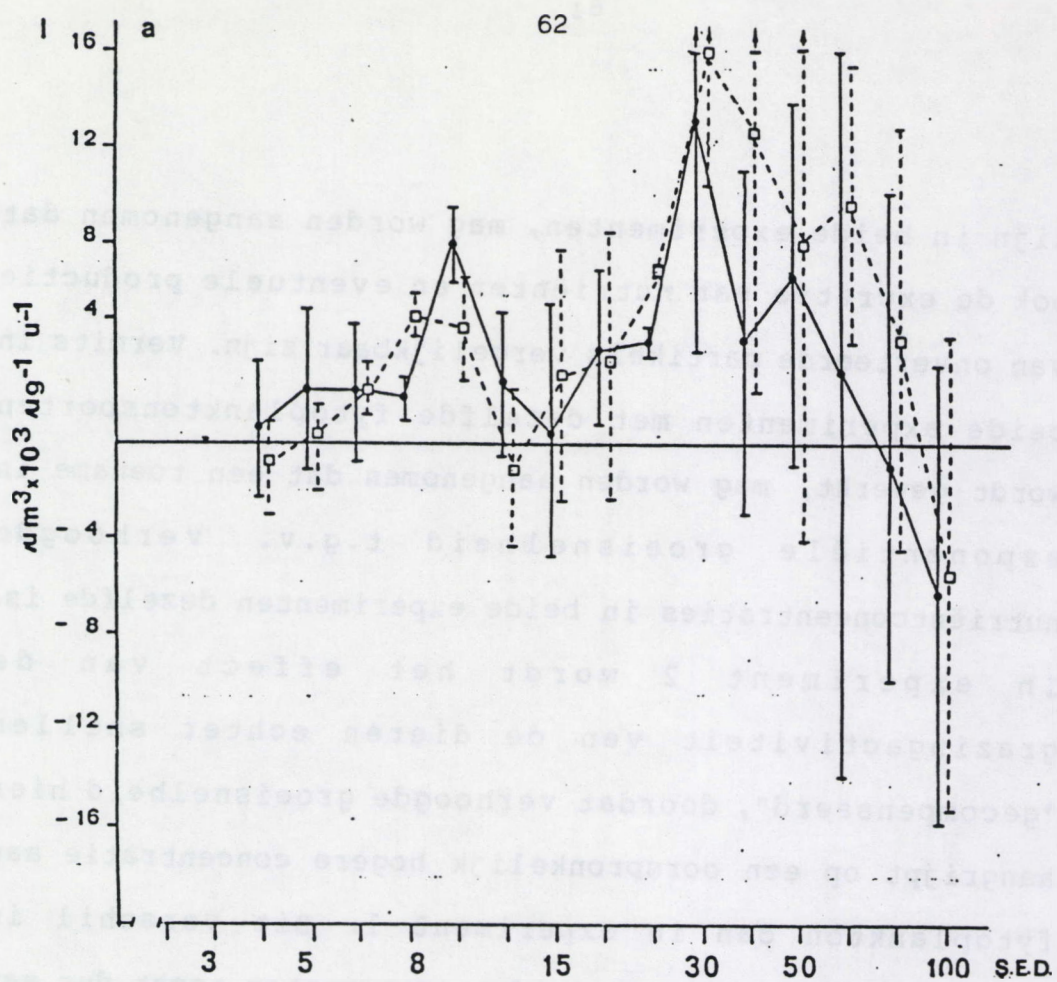


Fig. 3.10a,b Distributie van de ingestie (I) gemeten in 2 experimenten met Noordzeoplankton. Duplo waarnemingen en gemiddelde.

●—●: incubatie in fles; □--□: incubatie in-situ (dialysemembraan)

In een controle-experiment is de grazing van Noordzeeplankton gemeten op natuurlijk seston in gesloten flessen enerzijds, en in in-situ opgehangen dialysezakken anderzijds. Fig. 3.10 toont dat de verkregen ingesties in de verschillende kanalen niet systematisch verschillen in beide types van incubatie. Het verloop van de gemiddelde ingestiewaarden over de grootteklassen was in beide experimenten positief gecorreleerd (Spearman rang correlatie, $p < 0.05$). Dit wijst er dus op dat het probleem van gestimuleerde partikelproductie in de grazingflessen door deze proefopzet ondervangen wordt.

3.6 TOEPASSING VAN DE TELLINGSMETHODE OP DE OOSTERSCHELDE

Tabel 3.1 geeft een overzicht van ranges van natuurlijke sestonconcentraties, gemeten met elektronische tellers in grazingexperimenten in verschillende milieus.

De range van 1.0 tot $16.0 \text{ } \mu\text{m}^3 \times 10^6 \text{ ml}^{-1}$ die in de Oosterschelde wordt gemeten tijdens het groeiseizoen, valt binnen de hogere waarnemingen in deze reeks. Ook is het zo dat in de Oosterschelde hoge partikelconcentraties vaak over een brede range van partikelgrootten voorkomen. Deze karakteristieken van het Oosterschelde-seston veroorzaakten een aantal methodologische problemen en beperkingen voor de toepassing van de tellingsmethode.

TABEL 3.1. : Sestonconcentraties (C_0) gemeten met elektronische partikeltellers in verschillende milieus.

C_0 $\mu\text{m}^3 \times 10^6 \text{ml}^{-1}$	range μm	Lokatie	Periode	Bron
1.1 - 3.9	3.0 - 100.0	Zuidelijke Noordzee	maart - november	Gieskes, 1972
1.9 - 19.6	3.0 - 100.0	Zuidelijke Noordzee	maart - november	Gieskes, 1972
.1 - 10	5.0 - 100.0	Peru upwelling	niet vermeld	Cowles, 1979
.5 - 3.0	5.0 - 128.0	New York Bight	januari - december	Dagg & Grill, 1980
1.1 - 25.0	4.2 - 185.7	New York Bight	juni - juli	O'Connors et al, 1980
.8 - 4.8	1.6 - 114.0	Bedrod Basin	april - mei	Poulet, 1973
1.8 - 7.2	1.6 - 144.0	Bedford Basin	maart - september	Poulet, 1977
2.0 - 12.0*	1.6 - 114.0	Bedford Basin	februari - oktober	Poulet, 1978
1.0 - 5.0	5.0 - 128.0	New York Bight	april - oktober	Dagg & Turner, 1980
.5 - 0.8	2.0 - 100.0	Celtische Zee	april	Williams & Poulet, 1986
1.0 - 15.9**	4.0 - 100.0	Oosterschelde	april - september	Deze studie

* 1 waarneming van 27.6

** met occasionele waarnemingen van > 20.0 in de mosselkreek

Het hoofdprobleem hierbij is het verkrijgen van (goed reproduceerbare) concentratieverschillen tussen controle- en grazingflessen. In functie van deze problematiek werd de volgende meetopzet op punt gesteld :

- * Gebruik van een combinatie van 120, 280 en 560 μm meetbuis om de volledige 4-100 μm SED range te analyseren.
- * Bemonsteringen bij voorkeur bij opkomend tij. Om logistieke redenen beperkt tot de kom van de Oosterschelde.
- * Grazing experimenten werden uitgevoerd in semi-in-situ vorm met geïsoleerde groepen van dieren van eenzelfde soort. Vanwege de arbeidsintensiviteit van het isoleren onder binoculair dienden de experimenten beperkt te worden tot adulte copepoden en Balanus nauplii.
- * Standaardopzet : 50 dieren 1125 ml^{-1} ;
Grazingtijd : 6 uur.
- * Zowel op t_0 als op t werden uit alle flessen apart monsters genomen voor Coulteranalyse.
Vanwege het regelmatig voorkomen van hogere partikel concentraties op t_0 in grazing- dan in controleflessen werd de formule van Frost (1972) aangepast tot :

Tabel 3.2

Gemiddelde variatiecoëfficiënt (VC) op 3
 replica I waarden voor de verschillende
 onderzochte organismen
 n: aantal experimenten met elk 3 replica's

	Acartia	Temora	Centropages	Balanus
VC (%)	43	45	70	69
Range (%)	12-63	5-85	68-71	18-143
n	8	6	2	6

$$C^* = C_{zo} e^{kt}$$

met C^* = theoretische controlewaarde

C_{zo} = partikelconcentratie op t in de grazingfles

g , F en I worden berekend ten opzichte van C^*
in plaats van ten opzichte van C

Deze proefopzet laat toe de ingestie van de dominante zooplanktonorganismen uitgedruk in volume $\text{dier}^{-1} \text{u}^{-1}$ te meten met een variatiecoëfficiënt van 43 tot 70 % op een standaard meting van drie replica's (tabel 3.2.). In vergelijking met metingen onder beter controleerbare omstandigheden is deze variabiliteit vrij hoog. In het experiment met Chlamydomonas bv. (cf. 3.5) bedraagt de variatiecoëfficiënt tussen de I replica's in (50,4) 22 tot 26 %. De variabiliteit van de F waarden gemeten per grootteklasse zal in functie van de selectiviteitsspectra (4.8) worden besproken.

Voor meer achtergrondinformatie omtrent het tot stand komen van deze proefopzet wordt verwezen naar bijlage I. Een overzicht van algemeen methodologische problemen die optreden bij gebruik van elektronische tellers in grazingexperimenten wordt gegeven door Baretta & Malschaert (1985).

4. SELECTIVITEIT VAN GRAZING

4.1. INLEIDING

In verscheidene grazingstudies, uitgevoerd met partikel-tellers op natuurlijk seston, is aangetoond dat mariene copepoden zich met een brede range van partikelgroottes kunnen voeden. Er wordt van selectieve grazing gesproken wanneer bepaalde partikels in disproportie met hun concentratie gegeten worden, wat zich uit in pieken van clearance rate (F) waarden voor de betrokken grootteklassen (Richman et al, 1977).

In de regel wordt, voor adulte calanoïde copepoden, een selectiviteit voor de grotere partikels binnen de bestudeerde grootte-range gemeten (Poulet, 1973; 1974; 1978; Richman et al, 1977; Gamble, 1978; Cowles, 1979). Meestal gaat het hier om selectie van pieken in de sestondistributie. Wanneer geen pieken van grote partikels aanwezig zijn, wordt de grazingactiviteit meestal naar links uitgebreid, waarbij eventueel voorkomende pieken van kleinere partikels eveneens worden geselecteerd. (Richman et al, 1977; Gamble, 1978; Poulet, 1978).

De waargenomen selectiviteitspatronen gaven in de jaren '70 aanleiding tot de "leacky sieve theory". (Nival & Nival, 1973; 1976; Boyd, 1976).

Deze stelt dat copepoden filterfeeders zijn die deeltjes uit het water filtreren met behulp van de tweede maxillen. De grootte van de spaties tussen de setulen van deze monddelen zijn normaal verdeeld, waardoor grotere partikels meer kans lopen om uitgefilterd te worden dan kleinere. De waargenomen selectiviteit voor grotere deeltjes zou dus een louter mechanisch gevolg zijn van de structuur van de "filter".

Anderzijds stelden de aanhangers van de "behavioural theory" dat vele van de waargenomen grazingpatronen niet kunnen verklaard worden op louter mechanistische basis.

Donaghay & Small (1979 b) toonden aan dat Acartia clausi adulten in een mengsel van een kleine en een grote algensoort en plastic bolletjes van intermediaire grootte, het ingestere van de plastic bolletjes konden vermijden. Poulet & Marsot (1980) vonden dat microcapsules verrijkt met algenextract in hogere mate werden geïngesteerd dan niet verrijkte microcapsules, wat op chemosensorische voedingsmechanismen zou duiden.

De "peak tracking" geobserveerd in experimenten met natuurlijk seston wordt door een aantal auteurs als selectie voor fytoplankton geïnterpreteerd. Gamble (1978) en Poulet (1978) stellen bij microscopische controles de aanwezigheid van blooms van algensoorten

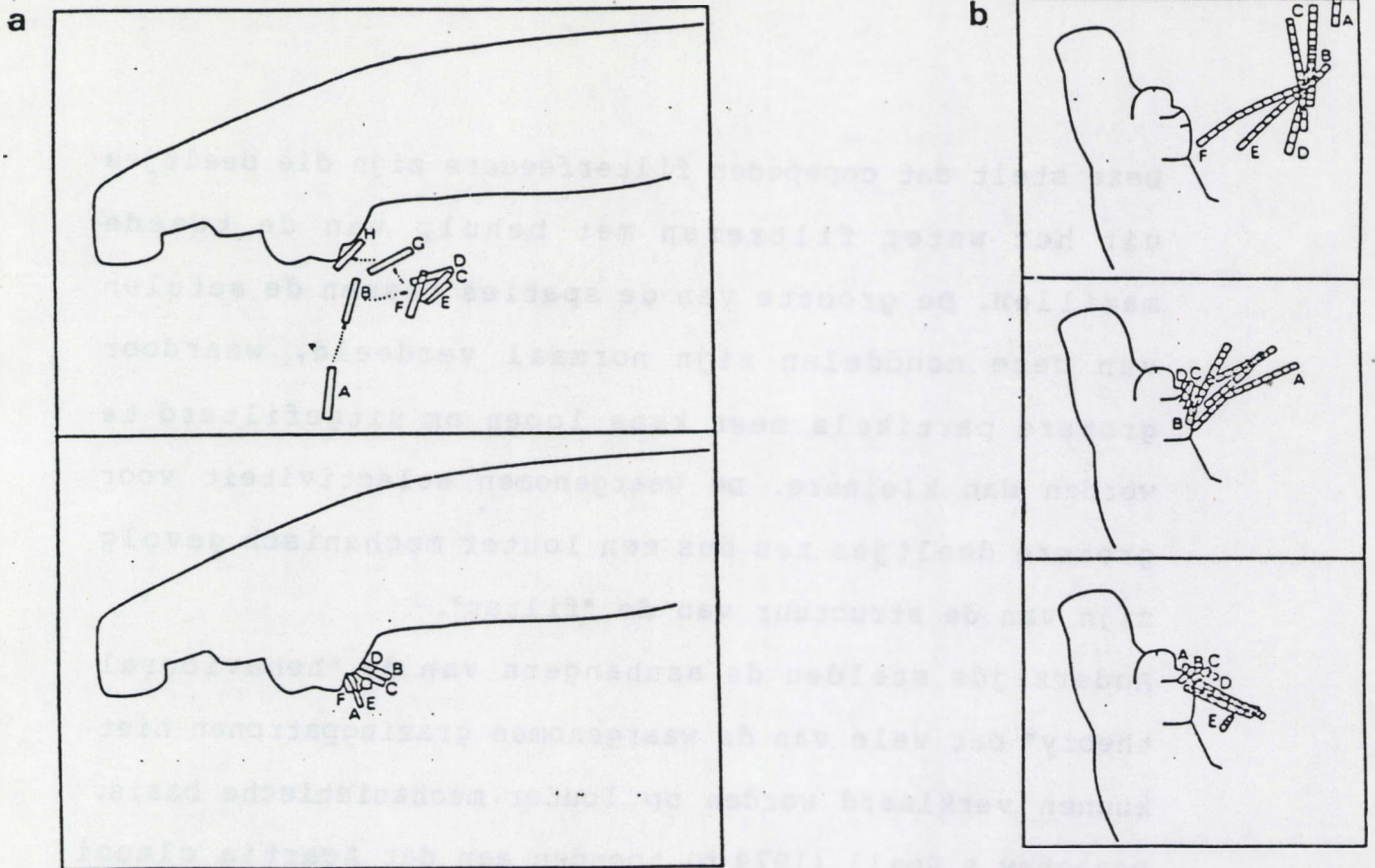


Fig. 4.1. Schematische voorstelling van het vangen en ingestere van een Rhizosolenia indica cel (a) en een Lauderia borealis ketting (b) door de copepode Eucalanus crassus. De letters geven in alfabetische volgorde de positie van de cel in de tijd aan. (Naar Paffenhöfer et al., 1982).

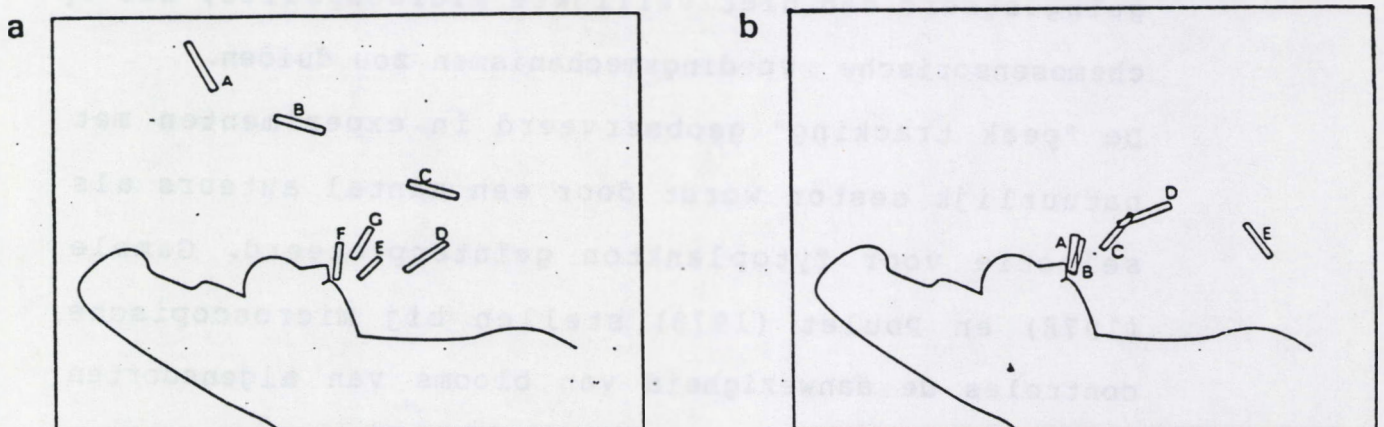


Fig. 4.2. Schematische voorstelling van het vangen (a) en de rejectie (b) van een Rhizosolenia indica cel door de copepode Eucalanus crassus. Letters als in fig. 4.1. (Naar Paffenhöfer et al., 1982).

met overeenkomstige celgrootte als de geselecteerde seston pieken vast. Poulet (1978) heeft aangetoond dat adulten van 5 copepodensoorten uit Bedford Basin (Canada) die partikels selecteren, waarvoor in de controleflessen de hoogste groeisnelheden worden gemeten.

In de laatste jaren is door gebruik van high speed cinematography veel nieuwe informatie verkregen over de voedingsmechanismen en selectiecapaciteiten van calanoïde copepoden (Alcaraz et al, 1980; Price et al, 1983; Paffenhöfer et al, 1982).

Voor Eucalanus pileatus, E. elongatus, E. crassus en Paracalanus pacificus is aangetoond dat ze cellen $< +/- 12 \mu\text{m}$ SED verzamelen door een continue beweging van de 2de maxillen. Grotere cellen worden individueel gedetecteerd via chemoreceptoren op de monddelen (Friedman & Strickler, 1975; Poulet, 1978). Via een gecoördineerde beweging van de tweede antennen en de maxillipeden worden de cellen in een waterstroom naar de mond geleid (fig. 4.1). In sommige gevallen wordt een partikel na aankomst bij de mond gerejecteerd (fig. 4.2).

Door deze mechanismen kunnen de copepoden voedsel verzamelen uit een veel groter volume water dan alleen uit het volume dat door de zeef van de tweede maxillen heen gaat, zoals in de leaky sieve theory werd verondersteld (Paffenhöfer et al, 1982).

het overgeschakelde celtype als de geselecteerde
 cellen giken naar. Poulet (1975) heeft aangegeven dat
 cellen van 2 copolymers (vrij basen (Cytosine)
 die geselecteerde cellen, waarvoor in de controlecellen
 de hoogte geselecteerd worden gemeten.

In de laatste jaren is door gebruik van high speed
 cinematography veel nieuwe informatie verkregen over de
 voedingsmechanismen en selectiecapaciteiten van
 calanoides copepoden (Alcorta et al., 1980; Price et al.,
 1982; Paffenhofer et al., 1982).

Voor Eucalanus pilosus, E. elongatus, E. stans en
Paracalanus pacificus is aangegeven dat ze cellen < +/ -
 15 μ m verspreiden door een continue beweging van de
 2de maxillen. Grotere cellen worden afgevoerd.

gevoerd als chemische producten op de monddeelen
 (Poulet & Fricke, 1975; Poulet, 1978). Via een
 geordende beweging van de tweede antennes en de
 maxillipeden worden de cellen in een waterstroom naar de
 mond geleid (fig. 4.1). In sommige gevallen wordt een
 partikel nu aangevoerd bij de mond geleid (fig. 4.2).

4.3. Door deze mechanismen kunnen de copepoden voedsel
 verspreiden als het veel groter is dan hun afmetingen
 uit het volume dat door de zeef van de tweede maxillen
 heen gaat. Zoals in de laatste alinea werd
 vermeld (Paffenhofer et al., 1982).

Tevens wordt duidelijk dat deze dieren over een groot potentieel aan selectiecapaciteiten (passieve en actieve voeding, post-capture rejection) beschikken, waarmee ze op verschillende voedselsituaties kunnen reageren (Paffenhöfer & Van Sant, 1985).

4.2. METHODIEK

Om behalve over selectiviteit op grootte-basis ook informatie over selectiviteit voor fytoplankton te verkrijgen, is gebruik gemaakt van een combinatie van Coulter- en microscopische gegevens.

Op een aantal to monsters uit de grazingexperimenten zijn gedetailleerde analyses van de afmetingen van het fytoplankton uitgevoerd onder het microscoop. Een representatief aantal cellen van de aanwezige soorten in het monster wordt opgemeten, en het volume van deze cellen berekend volgens de beste geometrische benadering. Op deze manier kan de procentuele verdeling van de algenpopulatie over de verschillende kanalen van de Coulter berekend worden.

Aan de hand van de getelde concentratie van de betrokken soort kan het aantal cellen per milliliter in elk Coulterkanaal bepaald worden. Voor de kettingvormers zijn de afmetingen en het aantal cellen van de verschillende kettinglengtes bepaald en is het totaal

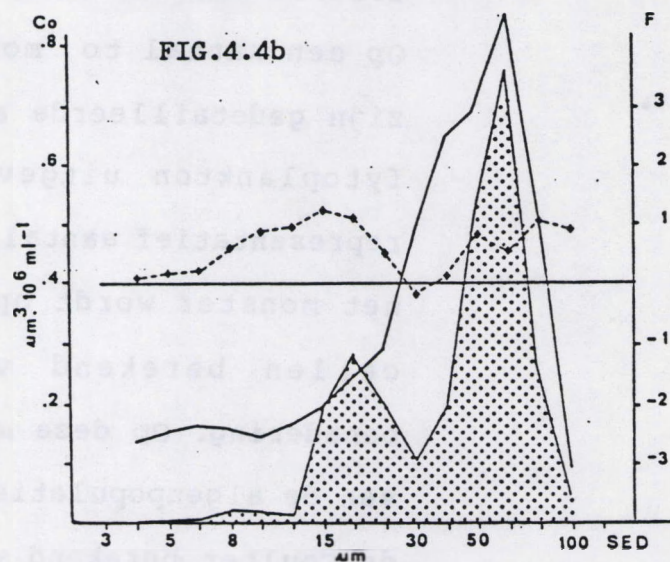
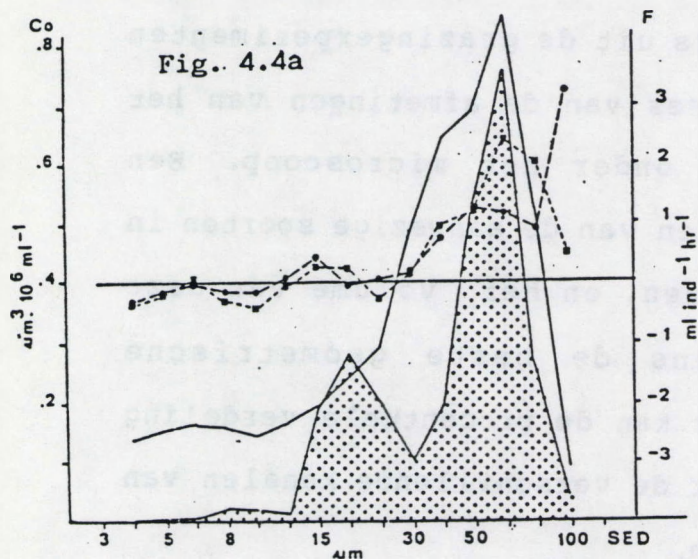
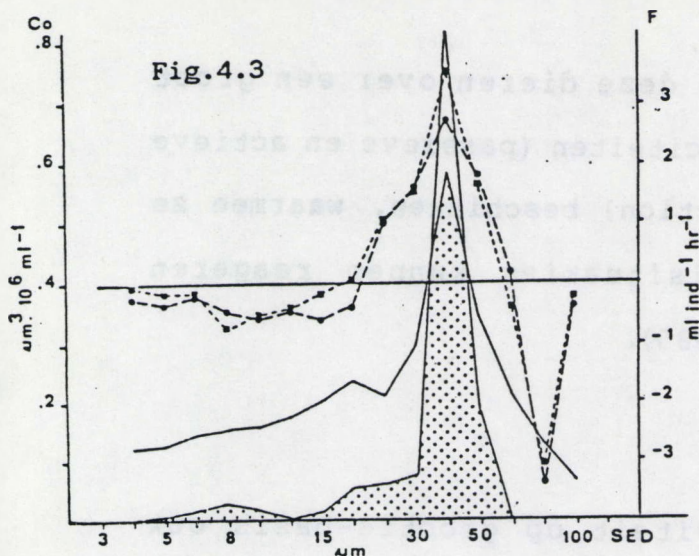


Fig. 4.3 - 4.10 Microscopisch bepaalde volumedistributies van het fytoplankton (gearsend, linkeras), ingetekend in de sestondistributie gemeten met de Coulter (—, linkeras).

Fig. 4.3 - 4.6 : A distributies;

Fig. 4.7 - 4.10 : B distributies.

Clearance rate distributies (F, rechteras), gemeten voor:

a) ●-●-●: Acartia; ■-■-■: T. longicornis;

b) ▲-▲-▲: C. hamatus; ◆-◆-◆: Balanus nauplii.

aantal cellen volgens deze distributie over de Coulterkanalen verdeeld. Door het totaal aantal fytoplanktoncellen of -kettingen in een bepaald kanaal te vermenigvuldigen met het S.E.V. van dit kanaal, kan het volume fytoplankton, zoals dit gemeten is door de Coulter, ingetekend worden in de volumedistributie van het totale seston.

4.3. SAMENSTELLING OOSTERSCHELDESESTON

De verkregen seston- en fytoplanktondistributies zijn weergegeven in fig. 4.3 - 4.10.

Twee types van distributie zijn te onderscheiden :

- A) distributies die een uitgesproken piek vertonen in de $> 20 \mu\text{m}$ S.E.D. range (fig. 4.3 - 4.6) en
- B) meer afgevlakte distributies die ofwel geen ofwel meerdere kleine pieken, verspreid over 4-100 μm range vertonen (fig. 4.7 - 4.10)

A - type distributies bevatten meer dan 55 % van de sestonconcentratie (uitgedrukt in volume) in de $> 20 \mu\text{m}$ range; B - type distributies minder dan 55 %.

Uit de microscopische fytoplanktonanalyses blijkt dat de

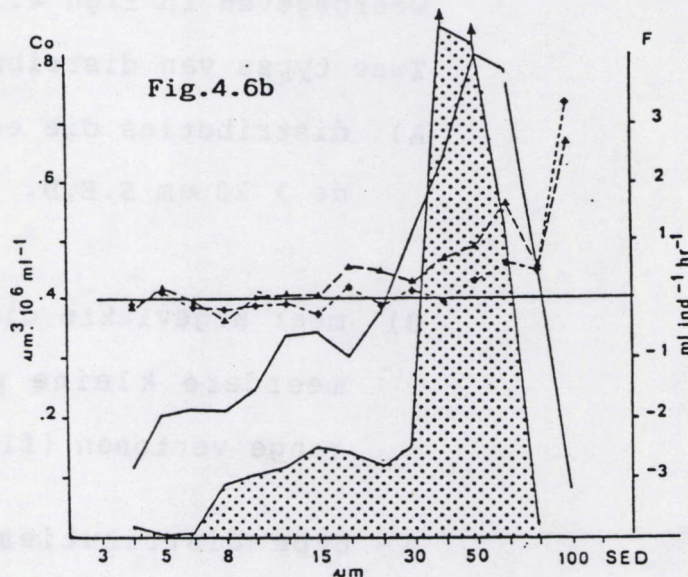
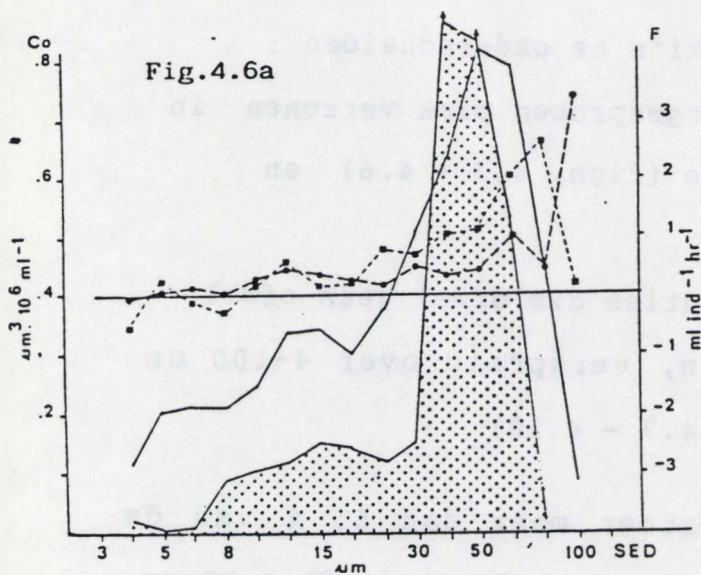
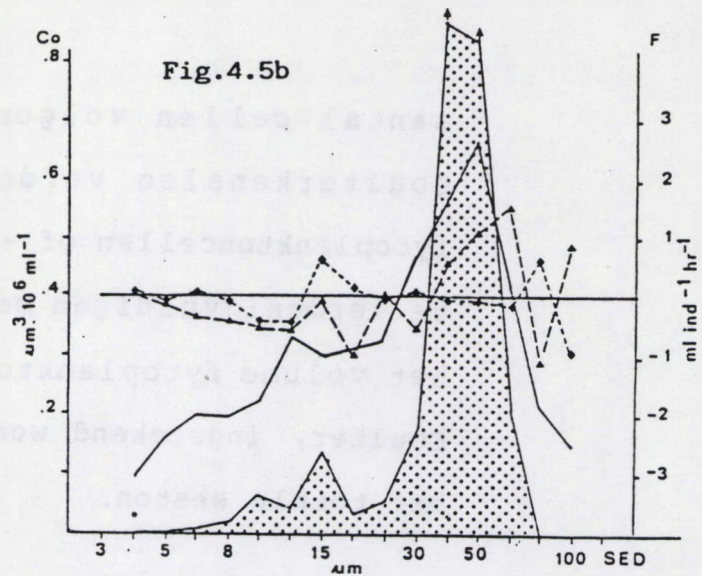
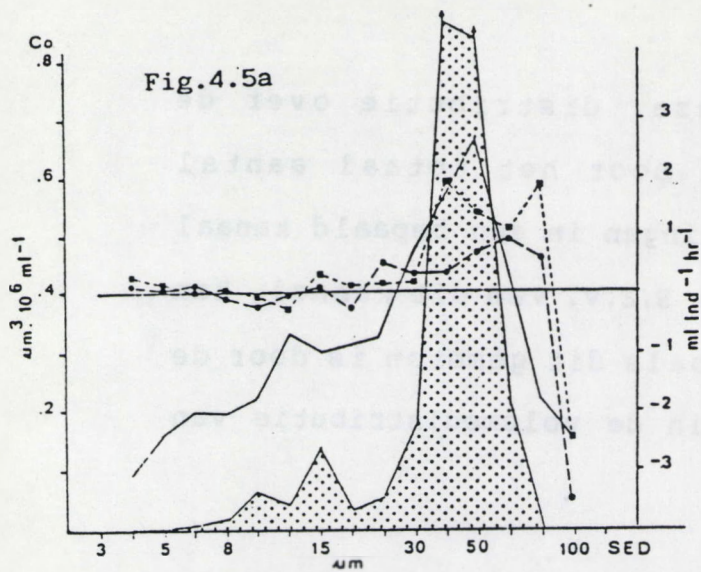


Fig. 4.3 - 4.10 Microscopisch bepaalde volumedistributies van het fytoplankton (gearsaerd, linker as), ingetekend in de sestondistributie gemeten met de Coulter (—, linker as).

Fig. 4.3 - 4.6 : A distributies;

Fig. 4.7 - 4.10 : B distributies.

Clearance rate distributies (F, rechter as), gemeten voor:

a) ● - ● : Acartia; ■ - - - ■ : T. longicornis;

b) ▲ - - ▲ : C. hamatus; ◆ - - ◆ : Balanus nauplii.

A - type distributies hoge fytoplanktonconcentraties bevatten, waarvan de bulk zich in de $> 20 \mu\text{m}$ range bevindt. De pieken in deze range bestaan hoofdzakelijk uit fytoplankton (fign. 4.3 - 4.6).

B - type distributies bevatten lagere concentraties aan fytoplankton, vooral in de $> 20 \mu\text{m}$ range. Niettemin is de concentratie aan fytoplankton boven de $20 \mu\text{m}$ ook in deze distributies vaak hoger dan beneden $20 \mu\text{m}$. (fign. 4.7 - 4.10).

Fig. 4.11 toont dat de concentraties van fytoplankton in de $< 20 \mu\text{m}$ range sterk overlappen in A - en B - distributies, maar dat de concentratie in de $> 20 \mu\text{m}$ range significant hoger is in A dan in B distributies (Mann Whitney test, $p < 0.05$).

A - distributies worden dus veroorzaakt door blooms van fytoplanktonsoorten met een S.E.D. $> 20 \mu\text{m}$, wanneer deze concentraties van $1.4 \times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{ ml}^{-1}$ of meer bereiken.

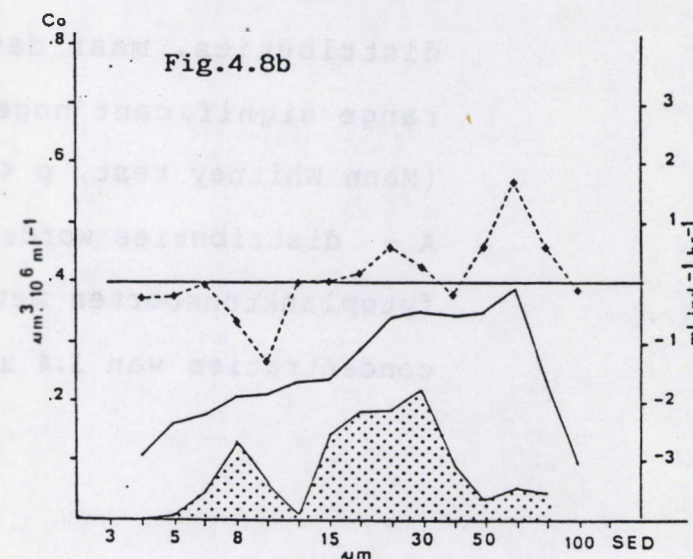
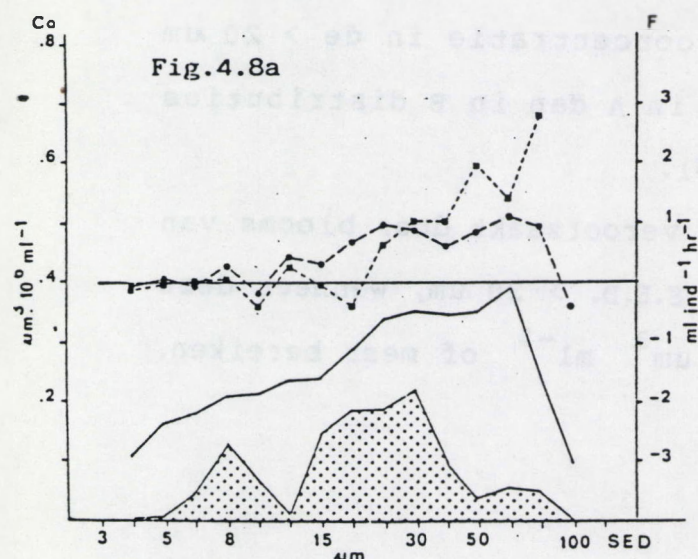
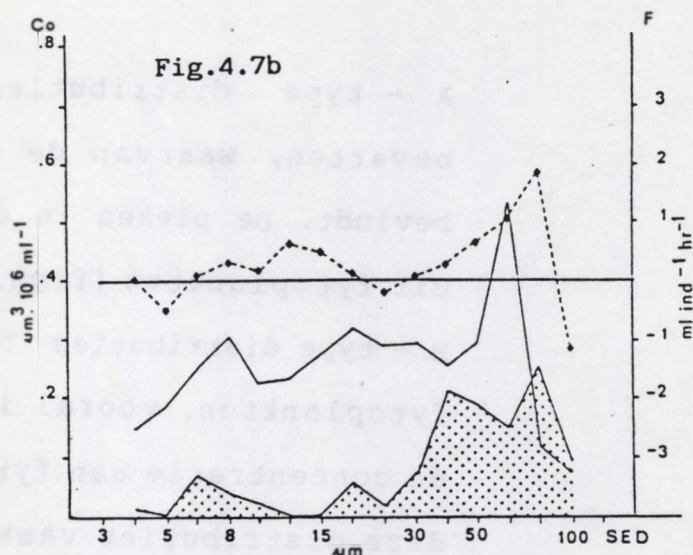
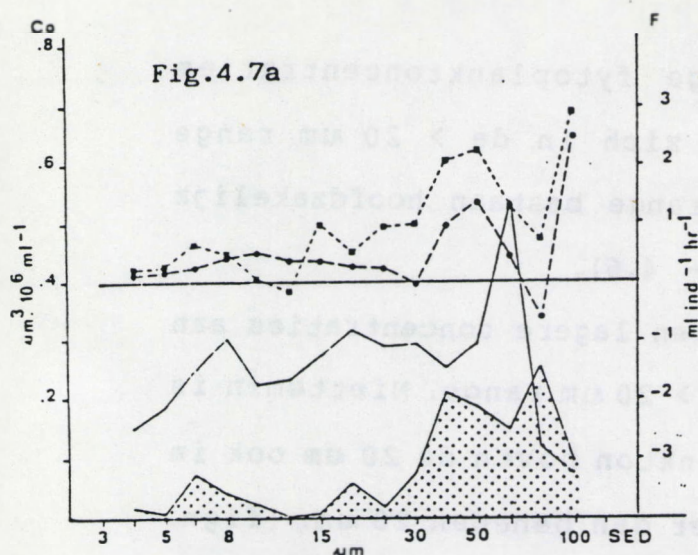


Fig. 4.3 - 4.10 Microscopisch bepaalde volumedistributies van het fytoplankton (gearseerd, linkeras), ingetekend in de sestondistributie gemeten met de Coulter (—, linkeras).

Fig. 4.3 - 4.6 : A distributies;

Fig. 4.7 - 4.10 : B distributies.

Clearance rate distributies (F, rechteras), gemeten voor:

a) ●-●-●: Acartia; ■-■-■: T. longicornis;

b) ▲-▲-▲: C. hamatus; ◆-◆-◆: Balanus nauplii.

4.4. CLEARANCE RATE DISTRIBUTIES

Fig. 4.3 - 4.10 geven ook de clearance rate curven van de bestudeerde species, gemeten op beide type sestondistributies. Voor de duidelijkheid van de figuren zijn alleen de gemiddelde F waarden weergegeven. De variatiecoëfficiënten op deze waarden worden in 4.8 besproken.

Op A - distributies vertonen Acartia en T. longicornis allebei hoge F waarden op de $> 20 \mu\text{m}$ range (fign 4.3 a - 4.6 a).

C. hamatus vertoont een gelijkaardige, maar minder consistente F distributie (fig. 4.3 b - 4.6 b), terwijl Balanus nauplii (fign. 4.3 b - 4.6 b) geen duidelijk voedingspatroon vertonen bij grazing op A - distributies. Alle bestudeerde soorten spreiden hun voedingsactiviteit over een bredere range wanneer ze op B- distributies grazen. De hoogste F waarden worden meestal wel nog in de $> 20 \mu\text{m}$ range gemeten, maar vaak wordt ook in de $< 20 \mu\text{m}$ range duidelijke grazing gedetecteerd (fign 4.7 a, b - 4.10 a, b).

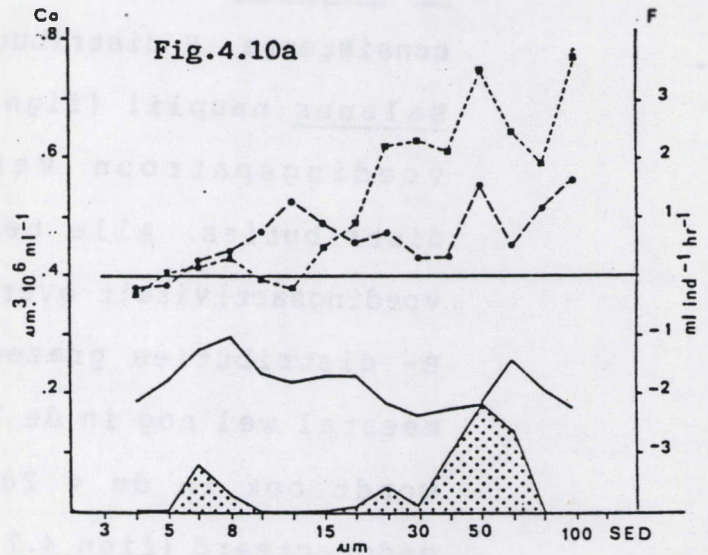
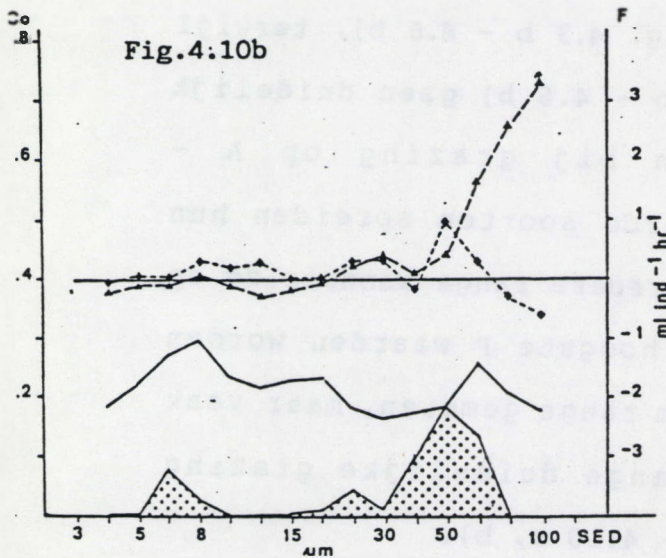
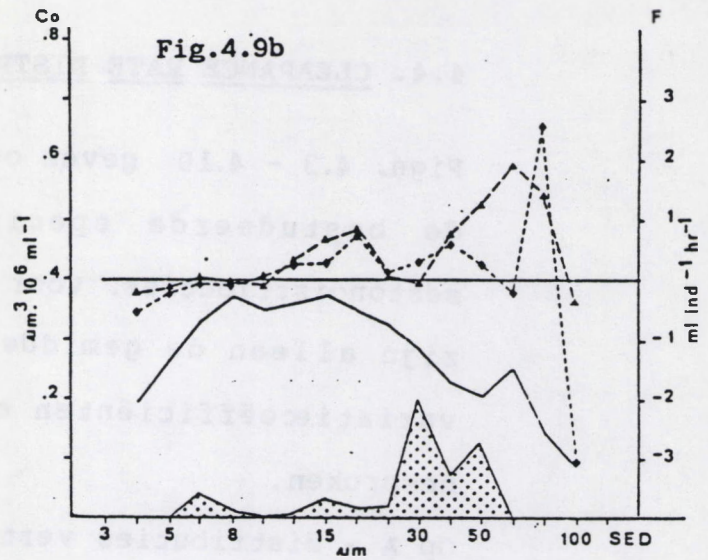
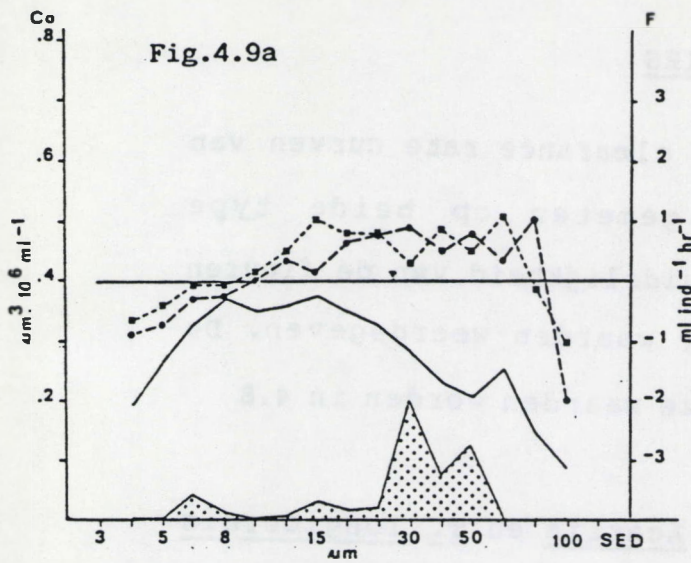


Fig. 4.3 - 4.10 Microscopisch bepaalde volumedistributies van het fytoplankton (gearsend, linker as), ingetekend in de sestondistributie gemeten met de Coulter (—, linker as).

Fig. 4.3 - 4.6 : A distributies;

Fig. 4.7 - 4.10 : B distributies.

Clearance rate distributies (F, rechter as), gemeten voor:

a) ● - - ● : Acartia; ■ - - - ■ : L. longicornis;

b) ▲ - - ▲ : C. hamatus; ◆ - - - ◆ : Balanus nauplii.

4.5. INGESTIE OP VERSCHILLENDE GROOTTEKLASSEN

Om het resultaat van de verschillende clearance rate distributies gemeten op A - en B - distributies te evalueren in termen van hoeveelheid seston gegraasd uit de verschillende grootte-ranges is de ingestie, verkregen uit de $> 20 \mu\text{m}$ range, berekend als percent van de totale ingestie (in volume).

Deze percentages zijn in fig. 4.12 uitgezet in functie van de fytoplanktonconcentratie in de $> 20 \mu\text{m}$ range. In deze figuur stellen x waarden groter en kleiner dan $1.4 \times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{ ml}^{-1}$ dus respectievelijk A - en B - distributies voor.

Alle onderzochte copepodensoorten voeden zich bijna volledig (75 tot 100%) op de $> 20 \mu\text{m}$ range op A - distributies (fig. 4.12 a-c). Bij Balanus nauplii wordt 70 tot 100 % van het voedsel uit de $> 20 \mu\text{m}$ range verkregen (fig. 4.12 d).

Acartia verkrijgt significant lagere percentages van zijn ingestie uit de $> 20 \mu\text{m}$ range wanneer het op B - distributies graast (Mann Whitney test, $p < 0.05$), maar haalt nog gemiddeld 64 % van zijn ingestie uit de $> 20 \mu\text{m}$ range. Bij T. longicornis daalt het percentage I uit de $> 20 \mu\text{m}$ range in sommige, maar niet in alle proeven op B - distributies. Bij C. hamatus en bij Balanus nauplii zijn evenmin significante verschillen in procentuele I-verdeling merkbaar.

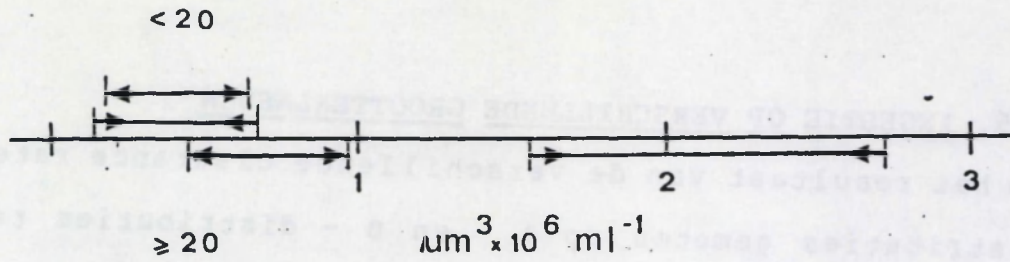


Fig. 4.11 Range van fytoplanktonconcentraties in de fracties $<$ en $\geq 20 \mu\text{m}$ S.E.D. in A - ($\longleftrightarrow$) en B - ($\longleftrightarrow$) distributies.

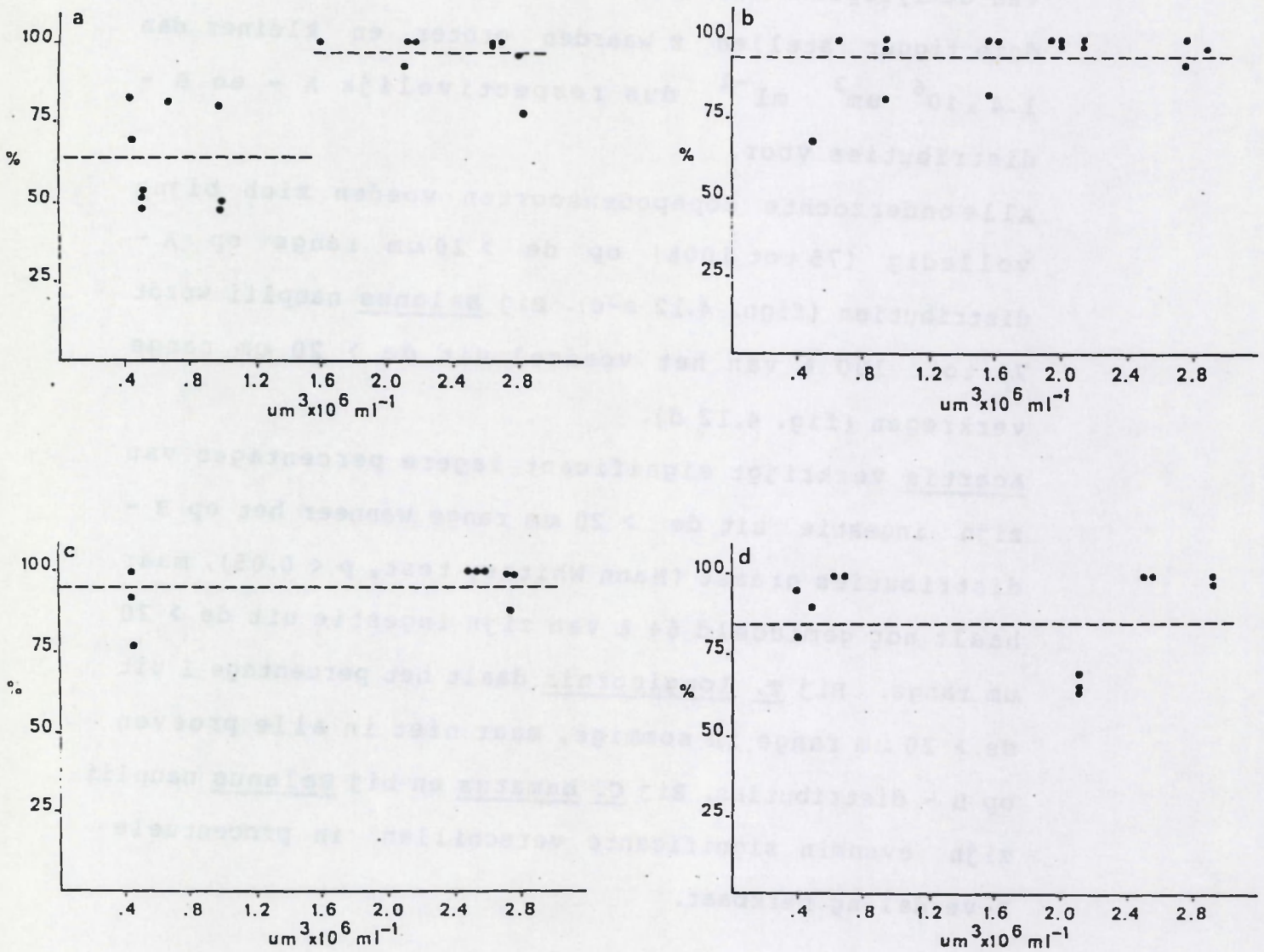


Fig. 4.12 Procentuele bijdrage van de fractie $> 20 \mu\text{m}$ S.E.D. tot de totale ingestie van : a) Acartia; b) T.longicornis; c) C. hamatus en d) Balanus nauplii.

Vanuit deze gegevens kan de ingestie van adulte copepoden en Balanus nauplii in functie van het type distributie als volgt worden gekarakteriseerd. Acartia voedt zich voor 96 % op de > 20 µm range op A -, en voor 64 % op B - distributies.

T. longicornis, C. hamatus en Balanus nauplii voeden zich voor respectievelijk 93, 94 en 84 % op de > 20 µm range, onafhankelijk van het type distributie waarop wordt gegraasd.

4.6. PERCENTAGE FYTOPLANKTON IN DE INGESTIE

Uitgaande van de data weergegeven in fig 4.3 - 4.10 is het percentage fytoplankton in de ingestie berekend als

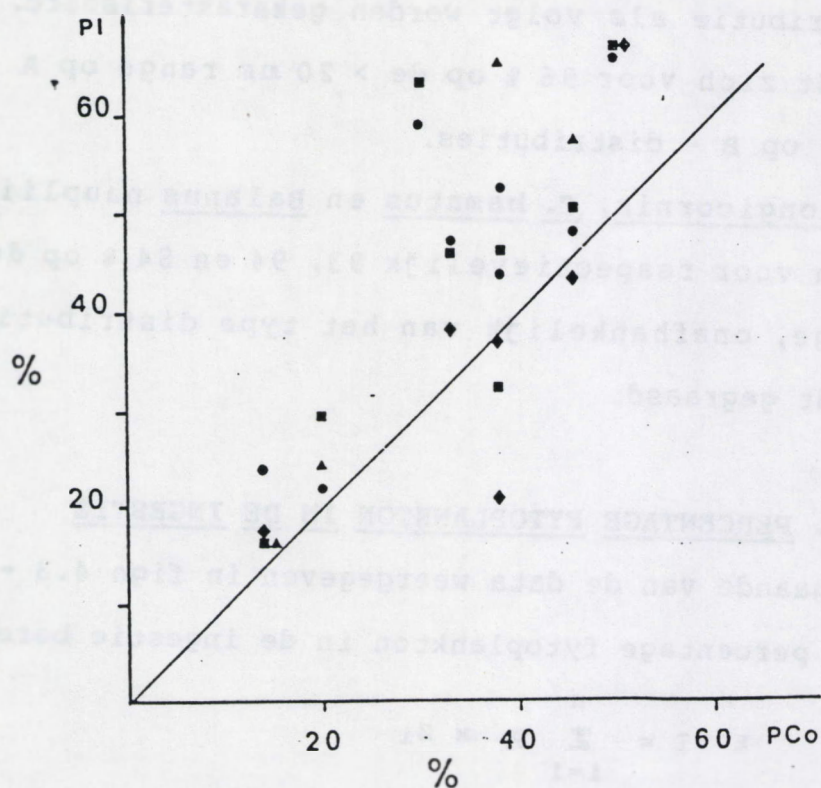
$$\% FI = \sum_{i=1}^n p_i \times z_i$$

met :

n : aantal grootteklassen waarin grazing optreedt.

p_i : fractie van de sestonconcentratie in grootte-klasse i die bestaat uit fytoplankton.

z_i : percentage van de totale ingestie afkomstig uit grootteklasse i.



De verkregen percentages zijn in fig. 4.13 uitgezet tegenover het percentage fytoplankton in de to seston concentratie. De positie van de punten t.o.v. de bissectrice toont aan dat alle bestudeerde copepodesoorten fytoplankton in hun ingestie concentreren in vergelijking met de fytoplanktonconcentratie in het milieu. Bij Balanus nauplii is deze concentratie minder duidelijk.

4.7. EXPERIMENTEN MET TOEVOEGING VAN ALGEN

4.7.1. Inleiding

Een reeks experimenten is uitgevoerd om na te gaan of, en in hoeverre de gedetecteerde selectiviteit voor grotere partikels te wijten is aan specifieke partikels (fytoplanktoncellen) die in de Oosterschelde in deze range voorkomen, dan wel de weerspiegeling is van selectiviteit voor fytoplankton in het algemeen. In functie van mogelijk te verwachten veranderingen in de abundantie van kleine en grote fytoplanktonsoorten in de Oosterschelde (cf. 1.2) stelt zich de vraag in hoeverre de selectiviteit beperkt is tot grote fytoplanktonsoorten, dan wel of het zooplankton over de capaciteit beschikt om ook kleinere fytoplanktonsoorten te detecteren. In dit laatste geval zou de selectiviteit voor grotere partikels in de Oosterschelde een respons

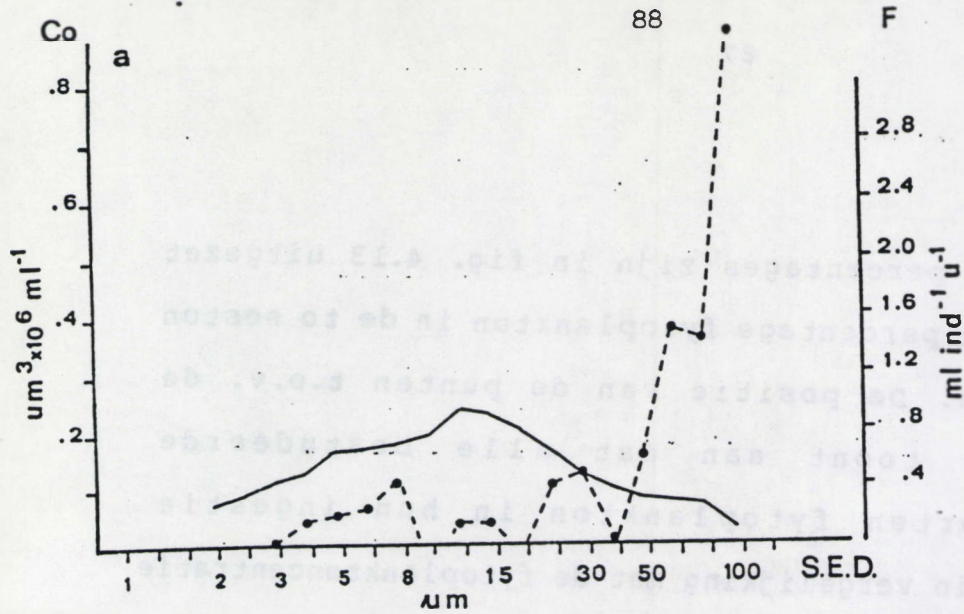


Fig. 4.14
Clearance rate distributie
(F, •---•, rechteras) voor
T. longicornis gemeten op :
a) natuurlijk Ooster-
scheldeseston;
b) 1:1 verdund Ooster-
scheldeseston;
c) Oosterscheldeseston +
T. anguste - lineata.
Distributie voedselpartikels
op to (Co, —, linker-
as).

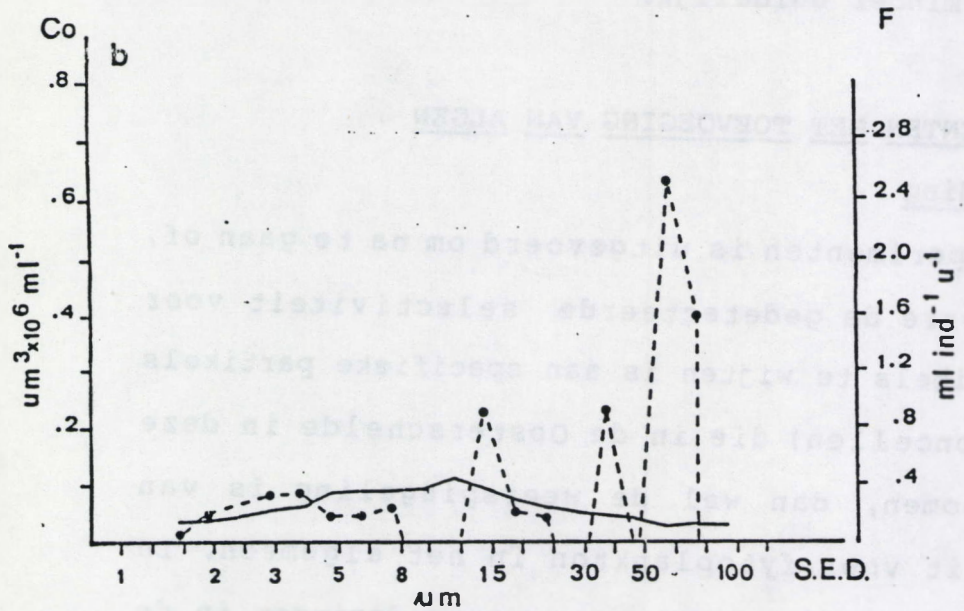
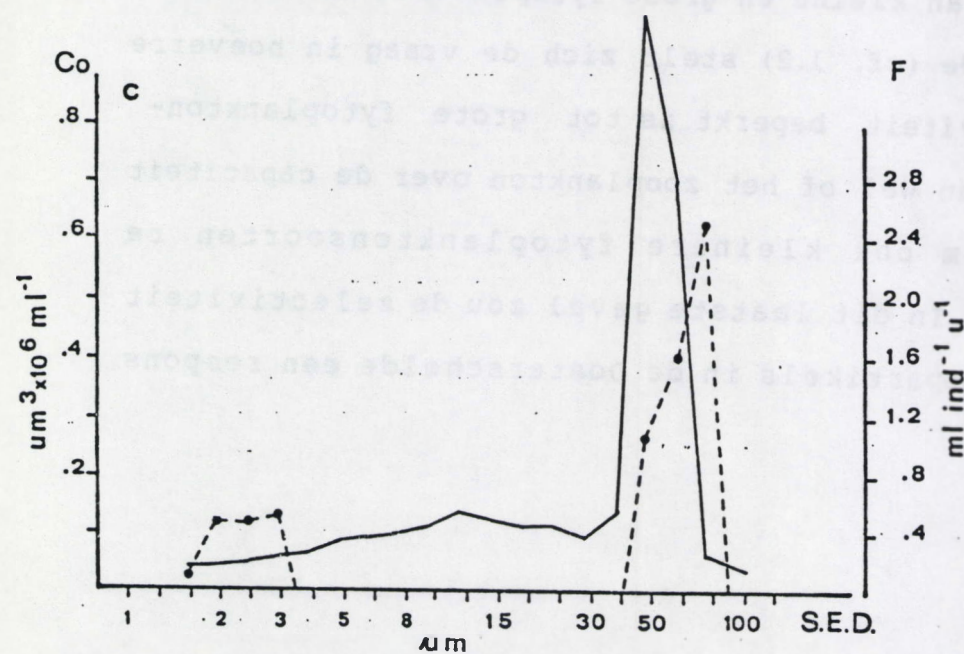


Fig. 4.14 - 4.20 naar
Buijse, 1986.



zijn op het feit dat de (relatieve) concentratie aan fytoplankton over het algemeen toeneemt met de grootte van de partikels. De selectiviteitscurven zouden dan kunnen gewijzigd worden door bijmenging van fytoplankton in een andere grootte-range.

4.7.2. Methodiek

De volgende voedselsuspensies werden aan adulte copepoden aangeboden :

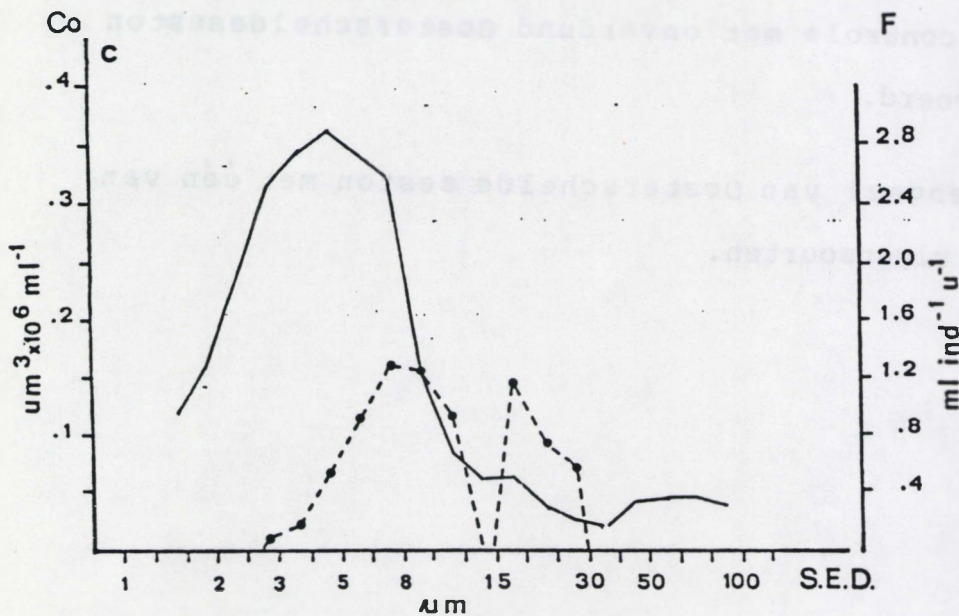
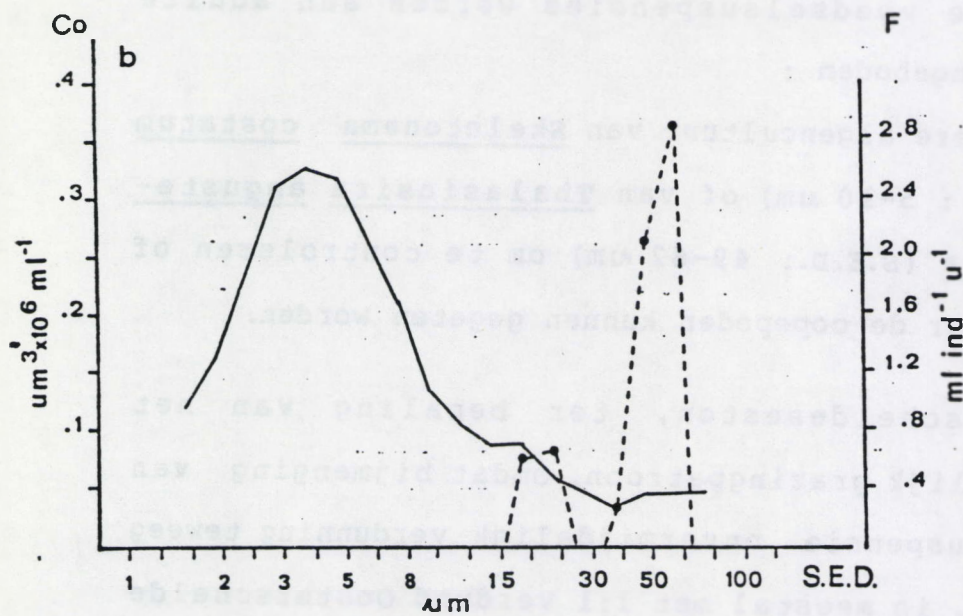
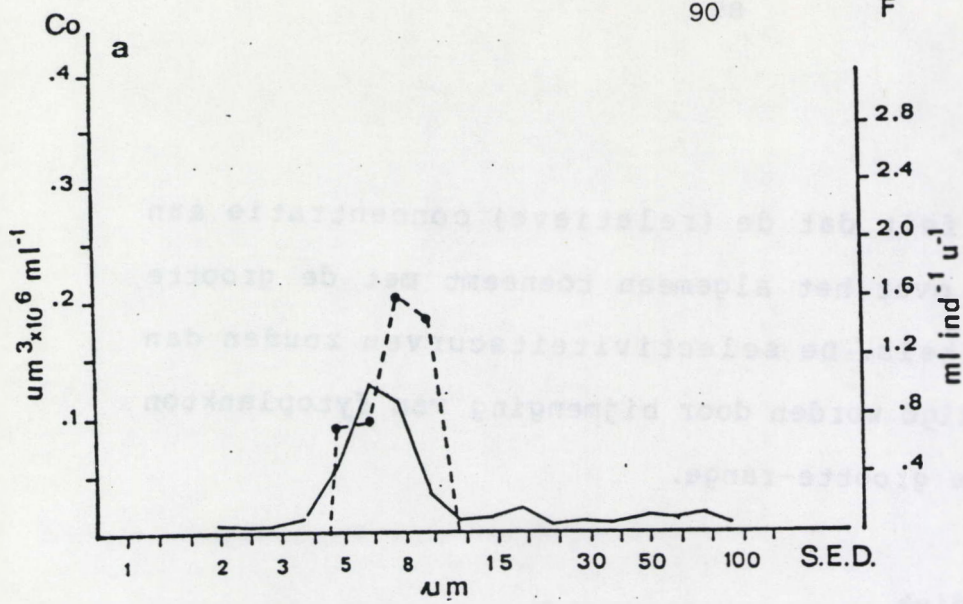
- 1) Een zuivere algencultuur van Skeletonema costatum (S.E.D. : 5-10 μ m) of van Thalassiosira angustelineata (S.E.D.: 49-62 μ m) om te controleren of deze door de copepoden kunnen gegeten worden.
- 2) Oosterscheldeseston, ter bepaling van het natuurlijk grazingpatroon. Omdat bijmenging van algensuspensie onvermijdelijk verdunning teweeg brengt, is meestal met 1:1 verdund Oosterschelde seston gewerkt. In een aantal experimenten is een extra controle met onverdund Oosterscheldeseston uitgevoerd.
- 3) Een mengsel van Oosterschelde seston met één van beide algensoorten.

Fig. 4.15

Clearance rate distributie
(F, ---●---, rechteras) voor
T.longicornis gemeten op :

- a) *S.costatum*;
- b) 1:1 verdund Ooster-
scheldeseston;
- c) Oosterscheldeseston +
S.costatum.

Distributie voedselpartikels
op to (Co, ———, linkeras).



De experimenten werden in duplo uitgevoerd, met adulten van T. longicornis en Acartia. De dieren werden enkele uren voor de proef gevangen en in Oosterscheldewater gehouden. Experimentele procedure en berekeningen zijn analoog aan die beschreven in 2.

4.7.3. Resultaten

zowel Acartia als T. longicornis bleken in staat zonder adaptatie op zuivere culturen van zowel T. anguste-lineata als S. costatum te grazen.

Fig. 4.14 geeft de verkregen F distributies in een experiment met T. longicornis en T.anguste-lineata. Zowel op natuurlijk als op verdund Oosterscheldeseston wordt gespreid over de volledige 3-100 μm range gegraasd, met selectie van partikels $> 50 \mu\text{m}$. In het mengsel van Oosterscheldeseston en T.anguste-lineata behoudt T. longicornis hoge F waarden op de $> 40 \mu\text{m}$ range, waar zich de T. anguste-lineata piek bevindt.

Fig. 4.15 geeft een voorbeeld van F distributies voor T.longicornis verkregen in een experiment met toevoeging van S. costatum. Op 1:1 verdund Oosterscheldeseston wordt uitsluitend op $> 15 \mu\text{m}$ deeltjes gegraasd, alhoewel de bulk van het seston in de $< 10 \mu\text{m}$ range ligt. Bij toevoeging van S. costatum wordt ook in de 3-15 μm range, waar de S.costatum populatie gesitueerd is (fig. 4.15 a) aanzienlijke grazingactiviteit gemeten.

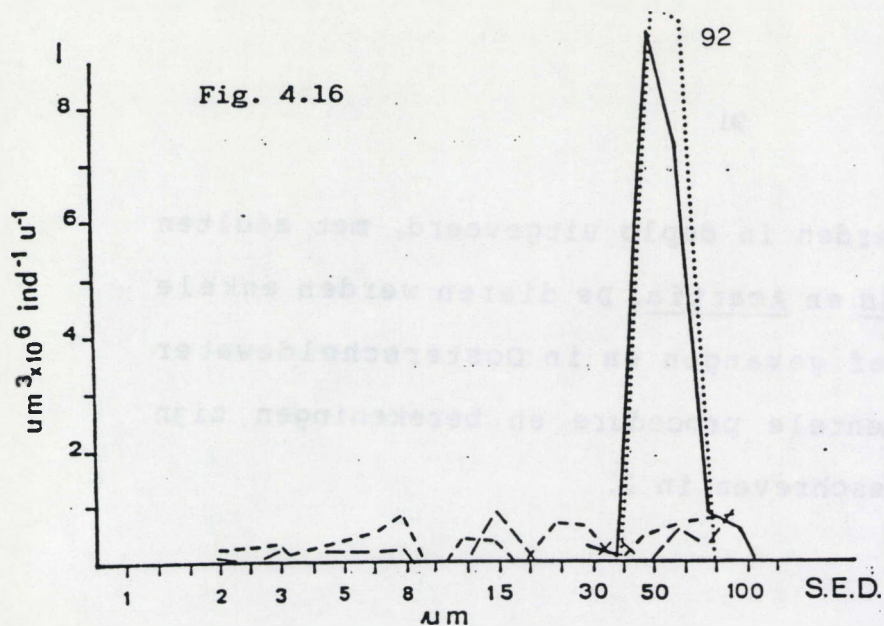


Fig. 4.16 - 4.17

Ingestie (I) voor T. longicornis

gemeten op :

— : T. anguste - lineata;

--- : natuurlijk Ooster-
scheldeseston;

- - : 1:1 verdund Ooster-
scheldeseston;

.....: Oosterscheldeseston +
T. anguste - lineata.

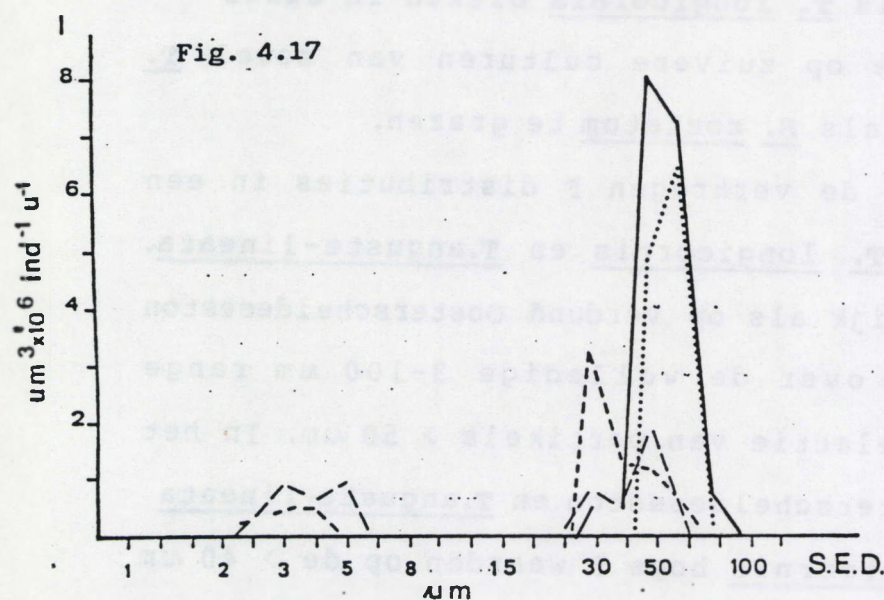


Fig. 4.17

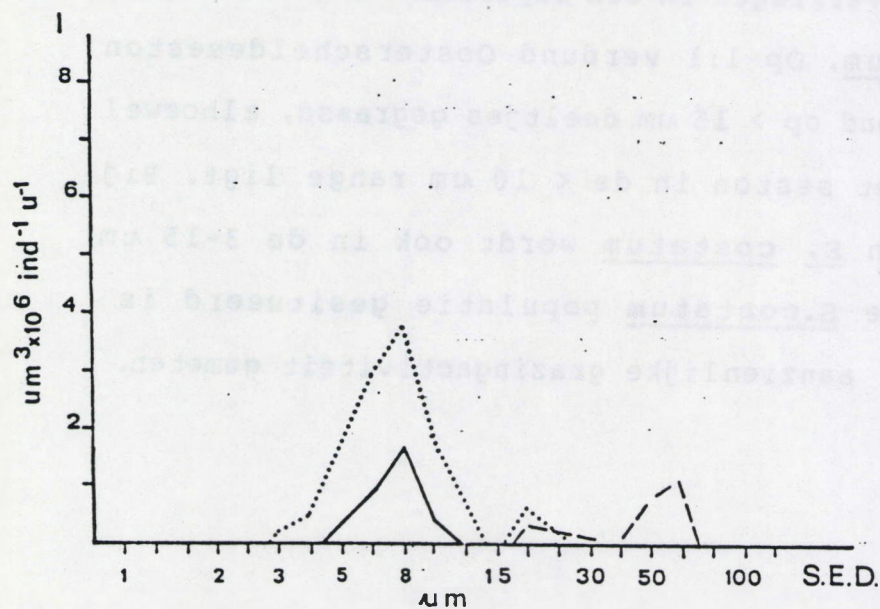


Fig. 4.18

Ingestie (I) voor T. longicornis

gemeten op :

--- : S. costatum;

- - : 1:1 verdund Ooster-
scheldeseston;

.....: Oosterscheldeseston +
S. costatum.

Co-distributies en hierop gemeten ingesties zijn gegeven in fign. 4.16-4.20. Deze tonen dat, bij toevoeging van T. anguste-lineata, T. longicornis zijn ingestie op grote partikels verhoogt (fign. 4.16-4.17).

Toevoeging van de kleine alg S. costatum zet T. longicornis aan tot grazen op de 4-15 μm range, daar waar dit op natuurlijk Oosterscheldeseston niet gebeurt. (fig. 4.18).

Acartia graast in natuurlijke omstandigheden wel op kleinere partikels, en behoudt of verhoogt de ingestie bij toevoeging van S. costatum (Fign. 4.19 - 4.20). Experimenten met Acartia en Oosterscheldeseston, verrijkt met T. anguste-lineata, konden niet uitgevoerd worden.

4.8. DISCUSSIE EN CONCLUSIE

De gebruikte combinatie van Coulter- en microscopische analyse laat ons toe op kwantitatieve basis het verband tussen fytoplankton- en sestondistributies te leggen.

De vorm van de sestondistributies in de Oosterschelde wordt voornamelijk bepaald door de concentratie aan grote ($> 20 \mu\text{m}$ S.E.D.) fytoplanktonsoorten. De aan- of afwezigheid van blooms van deze soorten geven aanleiding tot respectievelijke A - en B - type distributies.

Beneden de $20 \mu\text{m}$ S.E.D. treden zelden hoge fytoplankton

Fig. 4.19

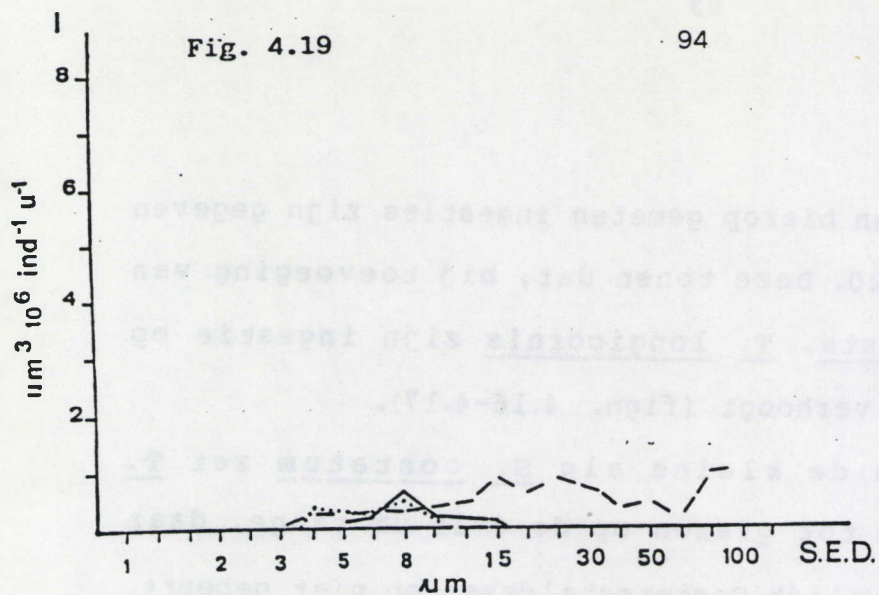


Fig. 4.19 - 4.20

Ingestie (I) voor Acartia
gemeten op:

— : S.costatum;

--- : 1:1 verdund Ooster-
scheldeseston;

..... : Oosterscheldeseston +
S.costatum.

Fig. 4.20

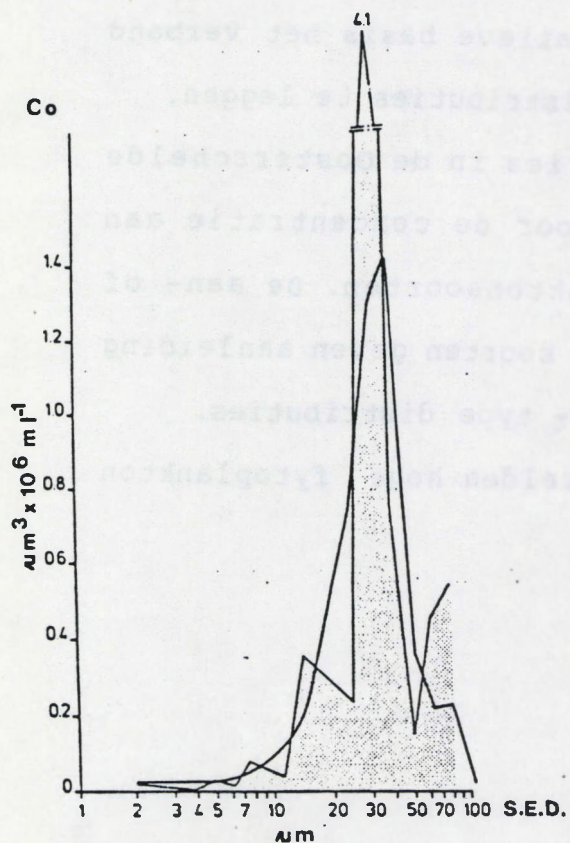
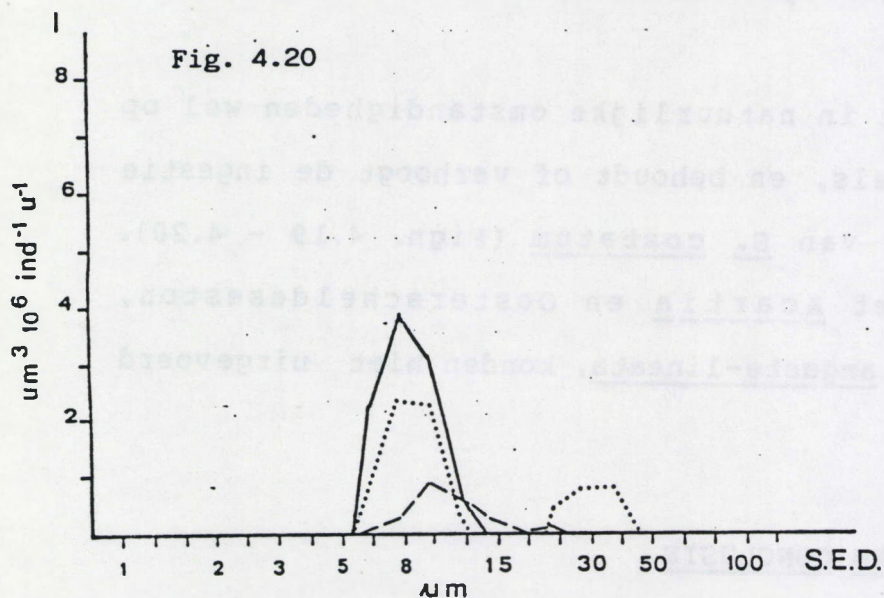


Fig. 4.21

Volumedistributie van een Chaetoceros debilis bloom
uit de Grevelingen bepaald met het microscoop (gear-
ceerd) en met de Coulter (—).

(Naar Bakker et al., 1985b)

concentraties op, en is detritus meestal de hoofdcomponent van het seston. In de $> 20 \mu\text{m}$ range worden in sommige gevallen fytoplanktonconcentraties gemeten die, in één of meerdere grootteklassen, de concentratie aan seston, gemeten met de Counter, overschrijden (fign. 4.5,4.6). Gelijkwaardige problemen worden door Van Valkenburg et al (1977) gerapporteerd bij de analyse van natuurlijk seston uit Chesapeake Bay (USA).

Waarschijnlijk wordt deze discrepantie veroorzaakt doordat de werkelijke distributie van de betrokken fytoplanktonsoort(en) breder is dan in de steekproef is bepaald.

Harbison & Mc Allister (1980) vinden een goede overeenkomst tussen de S.E.D. van zuivere algencultures, bepaald met Coulter- en microscoop (tabel 4.1). Bakker et al (1985b) rapporteren een goede overlap tussen de distributie van een monospecies bloom uit de Grevelingen, bepaald met Coulter en microcsoop (fig. 4.21).

Tabel 4.1

Overeenkomst tussen de sferische equivalente diameter (S.E.D.) van verschillende algensoorten berekend uit microscopisch bepaalde afmetingen en gemeten door de Coulter (naar Harbison & McAlister, 1980).

S.E.D. (µm)

soort	microsc.	Coulter
3 H	4.18	4.73
7-15	6.45	6.68
Actin	13.50	12.80
Actin	20.20	14.80
Rhizo	64.20	63.50
C 38 B	67.10	61.00
C 38 B	114.00	95.40

Niettemin is het voor sommige species uit natuurlijke monsters moeilijk de preciese grootte-distributie te bepalen, doordat ze ofwel een vorm hebben die moeilijk geometrisch te benaderen is, ofwel in zeer lage concentraties aanwezig zijn. Op basis van de bevindingen van Bakker et al, (1985 b), is bij het Oosterscheldewerk geprobeerd de nauwkeurigheid van zowel de Coulter als de microscopische waarnemingen te optimaliseren. Voor de microscopische analyse zijn zoveel mogelijk cellen van elke soort opgemeten, ook van de soorten die in lage concentraties aanwezig waren. Het op punt stellen van de optimale meetopzet voor de Coulteranalyse wordt besproken in bijlage I.

Met de hogervermelde restricties levert deze analyse techniek bevredigende resultaten wat betreft de combinatie van seston - en - fytoplankton distributies. Het grootste nadeel is de grote arbeidsintensiviteit.

De clearance rate patronen die voor adulte copepoden en voor Balanus nauplii in de Oosterschelde gemeten worden, zijn in overeenstemming met de literatuurdata vermeld in 4.1. Vooral voor T.longicornis en voor Acartia wordt duidelijke "peak tracking" gemeten op A - distributies, en een shift van de grazing activiteit naar kleinere partikels op B - distributies. C. hamatus en Balanus nauplii vertonen een gelijkaardig, maar

Wieland is het voor sommige aspecten van natuurlijke
monsters mogelijk de speciale grootschalen te
bekijken, vooral de afmetingen van de velden die mogelijk
geometrisch te benaderen zijn, vooral in zeer lage
concentraties aanwezig zijn. De basis van de veranderingen
van de kleur of al (1995) is bij het onderzoeksbureau
gepresteerd de nauwkeurigheid van zowel de kleur als de
microscopische waarnemingen te optimaliseren. Voor de
microscopische analyse zijn vooral mogelijk cellen van
elke soort (opgemerkt) ook van de soorten die in lage
concentraties aanwezig waren. Het op deze manier van de
optimalisatie met het voor de conclusies wordt
besproken in bijlage 1.

Het de hogere orde testresultaten leverde deze analyse
geen enkel betrouwbare resultaten. Het is niet de
combinatie van testen - en - (hypothese) te benaderen.
Het grootste nadeel is de grote afwijkingen.

De kleinere test resultaten die voor de afmetingen en
voor de afmetingen van de velden zijn de velden
worden, zijn in overeenstemming met de velden
vermeld in 4.1. Vooral voor T. longicollis en voor
A. (1995) wordt de afmeting van de velden op A -
distalities, en een snij: van de velden actief
naar kleinere velden op A - distalities. E. (1995)
en velden, vooral velden van de velden, naar

minder consistent grazinggedrag. Voor C. hamatus is een verklaring hiervoor moeilijk te geven, vanwege het beperkt aantal experimenten dat met deze soort kon worden uitgevoerd. De variabiliteit in de resultaten verkregen met Balanus nauplii is mogelijk te wijten aan de gebruikte isolatie methode : in elk experiment werden nauplii van ongeveer gelijke grootte geselecteerd. Dit selectie criterium is weinig strikt omdat de grootte van de geselecteerde dieren onvermijdelijk beïnvloed wordt door de dominantie van één of meerdere grootteklassen in de vangst. Bijgevolg is de gemeten variabiliteit in grazinggedrag mogelijk (ten dele) variabiliteit op populatieniveau, eerder dan op individueel niveau.

Uit de resultaten weergegeven in fig. 4.12 blijkt dat, ondanks de vertoonde shifts in clearance rate distributies, adulte copepoden en Balanus nauplii in de Oosterschelde, zowel bij grazing op B - als op A - distributies, het grootste deel van hun ingestie (in volume) uit de $> 20 \mu\text{m}$ range verkrijgen. Omdat, zowel in B - als in A - distributies, de $> 20 \mu\text{m}$ range de hoogste fytoplanktonconcentraties bevat, resulteert deze grootte- selectie in een concentratie van fytoplankton in de ingestie t.o.v. de concentratie in het milieu (fig. 4.13).

minder consistent gestructureerd. Voor C. hammonia is een
 verklaring hiervoor moeilijk te geven. Vermoede dat
 beperkt aantal experimenten dat met deze soort kon
 worden uitgevoerd. De variabiliteit in de resultaten
 verkregen met hammonia kan wellicht te wijten
 aan de gebruikte laatste methode: in elk experiment
 werden namelijk van ongeveer gelijke grootte
 geslachtsoort. Dit selectieproces kan de variabiliteit
 onder de groepen van de verschillende soorten
 onvermijdelijk beïnvloedt wordt door de variabiliteit van
 een of meerdere groeifactoren in de vangst. Bijgevolg
 is de gemiddelde variabiliteit in groei gedurende mogelijk
 (van de) variabiliteit op populatieniveau, eerder dan
 op individueel niveau.

Uit de resultaten weergegeven in fig. 4.13 blijkt dat
 onderaan de verticale as in de eerste twee
 distributies, welke coördinaten en hammonia heeft in de
 coördinaten, zowel bij groei op A - als op B -
 distributies, het grootste deel van hun lengte (in
 volume) uit de > 10 mm lange vertelt. Onder, zowel in
 A - als in B - distributies, de > 10 mm lange de
 hogere fytoplanktonconcentraties heeft, resulteert deze
 grotere selectie in een concentratie van fytoplankton
 in de laatste 10% van de concentratie in het milieu
 (fig. 4.13).

De gebruikte berekening geeft een minimum schatting van het percentage fytoplankton in de ingestie omdat er alleen rekening gehouden wordt met grootte-selectie, niet met de mogelijkheid van actieve selectie van fytoplanktoncellen in disproportie met hun relatieve concentratie.

Gezien de recente literatuuraanwijzingen omtrent actieve selectiecapaciteit voor fytoplanktoncellen is het zeer waarschijnlijk dat de naar voren tredende grootte-selectiviteit onstaat als een gevolg van actieve selectie op fytoplankton, en niet omgekeerd.

De grazingactiviteit op de $< 20 \mu\text{m}$ range zou kunnen gemaskeerd zijn door partikelproductie in de grazingflessen (cf. 3.5). Zoals in het controle experiment met Noordzeeplankton is aangetoond, wordt het probleem van gestimuleerde productie in de grazingflessen ondervangen door de gebruikte proefopzet. Niettemin worden in sommige experimenten negatieve gemiddelde F waarden gemeten in de $< 20 \mu\text{m}$ range, zodat een zekere mate van overschatting van het belang van de $> 20 \mu\text{m}$ range in de ingestie niet kan worden uitgesloten. De resultaten verkregen met Acartia en ook met Balanus nauplii tonen echter wel aan dat met de gebruikte proefopzet, grazing op $< 20 \mu\text{m}$ kan gedetecteerd worden. De waargenomen partikelproductie zou

de gebuikte berekening geeft een minimum schatting van
het percentage typofuncten in de laagste sector en
alison rekening gehouden worden met groote-acties,
hier met de mogelijkheid van actieve selectie van
typofuncten in de proportie met hun relatieve
concentratie.

Gezien de recente literatuurstudieën omtrent
actieve selectiecapaciteit voor typofuncten is
het zeer waarschijnlijk dat de naar voren tredende
groote-selectiviteit oorzakelijk is voor het gevoel van actieve
selectie op typofuncten, en niet omgekeerd.

De graafschijf op de < 10 cm range zou kunnen
gebruikt zijn door partikelproductie in de
graafschijven (cf. 3.5). Zoals in het control-
experiment met Noordse plantjes is aangetoond, wordt
het probleem van deeltjesproductie in de
graafschijven opgelost door de gebuikte proportie.
Niettemin worden in sommige experimenten negatieve
resultaten gevonden in de < 10 cm range, zoals
een zeker mate van overschot van het belang van de
< 10 cm range in de laagste niet kan worden
betrokken. De resultaten verkregen met Acetia en ook
met Salmon aanwijzen echter wel aan dat met de
gebouide proportie, graaf op < 10 cm kan
betrokken worden. De waarden voor partikelproductie zou

De gebruikte berekening geeft een minimum schatting van het percentage fytoplankton in de ingestie omdat er alleen rekening gehouden wordt met grootte-selectie, niet met de mogelijkheid van actieve selectie van fytoplanktoncellen in disproportie met hun relatieve concentratie.

Gezien de recente literatuuraanwijzingen omtrent actieve selectiecapaciteit voor fytoplanktoncellen is het zeer waarschijnlijk dat de naar voren tredende grootte-selectiviteit ontstaat als een gevolg van actieve selectie op fytoplankton, en niet omgekeerd.

De grazingactiviteit op de $< 20 \mu\text{m}$ range zou kunnen gemaskeerd zijn door partikelproductie in de grazingflessen (cf. 3.5). Zoals in het controle experiment met Noordzeeplankton is aangetoond, wordt het probleem van gestimuleerde productie in de grazingflessen ondervangen door de gebruikte proefopzet. Niettemin worden in sommige experimenten negatieve gemiddelde F waarden gemeten in de $< 20 \mu\text{m}$ range, zodat een zekere mate van overschatting van het belang van de $> 20 \mu\text{m}$ range in de ingestie niet kan worden uitgesloten. De resultaten verkregen met Acartia en ook met Balanus nauplii tonen echter wel aan dat met de gebruikte proefopzet, grazing op $< 20 \mu\text{m}$ kan gedetecteerd worden. De waargenomen partikelproductie zou

De absolute berekening geeft een minimum schatting van het percentage typofuncties in de ingesette ondergrond. Alleen rekening houdend met het grootste relatieve niet met de mogelijkheid van andere relatieve typofuncties in de ondergrond met hun relatieve concentratie.

Gezien de recente literatuuraanwijzingen omtrent actieve selectiviteit voor typofuncties, kan de het zeer waarschijnlijk dat de naar voren komende groefselectiviteit anders als een gevolg van actieve selectie op typofuncties, en niet omgekeerd.

De groefselectiviteit op de < 10 µm range zou kunnen gemiddeld zijn door partikelproductie in de draagfases (cf. 3.2). Zoals in het de experimenteel onderzoek is aangetoond, wordt het probleem van gescheiden producties in de draagfases onderzocht door de gebruikte procedure. Hierin worden in sommige experimenten met kleine gemiddelde afmetingen gemeten in de < 10 µm range, zodat een kleine mate van overschatting van het belang van de < 10 µm range in de ingesette niet kan worden uitgesloten. De resultaten verschillen met Acetyl en ook met Salicyl waarbij toch een effect wel aan dat met de gebruikte procedure, dat op < 10 µm kan geïsoleerd worden. De waargenomen partikelproductie zou

dus te wijten zijn aan "sloppy feeding". Het is dus mogelijk dat de begraasde partikels in de $> 20 \mu\text{m}$ range niet volledig geïngesteerd zijn. In geval van selectie op fytoplankton, is de berekende ingestie niettemin een correcte weergave van de grazingdruk op de populatie $> 20 \mu\text{m}$, vermits mag worden aangenomen dat opgebroken cellen niet meer levensvatbaar zijn. Kettingvormende diatomeeën, die eventueel in kortere, levensvatbare kettingen kunnen worden opgebroken, komen voornamelijk in de $< 20 \mu\text{m}$ S.E.D. range voor in de Oosterschelde. Een deel van de partikelproductie in de $< 20 \mu\text{m}$ range kan bovendien veroorzaakt worden door het opbreken van partikels $< 20 \mu\text{m}$. Deason (1980) vindt in grazingexperimenten met A. clausi een aanzienlijke productie van korte kettingen van Skeletonema costatum. In de Oosterscheldemonsters wordt Skeletonema spp. steeds in de 6-12 μm range gevonden.

Uit recente microscopische tellingen van fytoplankton concentraties in flessen met natuurlijk Oosterscheldeseston met en zonder copepoden, is gebleken dat na 24 uur zowel door Acartia als door Temora een aanzienlijke daling van de concentratie aan kettingvormende diatomeeën wordt veroorzaakt. Hierbij wordt geen toename in de concentratie van kleinere kettingen of brokstukken gemeten (Bakker, pers med).

Acartia is de enige van de bestudeerde organismen die bij het optreden van B - distributies zijn grazingactiviteit in dergelijke mate verplaatst naar de < 20 µm range, dat een aanzienlijk percentage van de ingestie uit deze range wordt verkregen. De relatief lage concentratie aan fytoplankton in deze range suggereert een meer detritivoor dieet voor deze soort. In grazing experimenten met C-14 gelabelde Oosterscheldemonsters werden voor Acartia steeds lagere F waarden gevonden dan voor de andere soorten (Daro, pers.med.).

Chervin (1978) rapporteert dat het dieet van A. clausi en A. tonsa in de Hudson rivier (USA) voor respectievelijk 31 en 81 % (uitgedrukt in koolstof) uit detritus bestaat. Roman (1984) meldt dat toevoeging van detritus afkomstig van de macrofyt Thalassia testudinum aan een fytoplanktondieet de groeisnelheid van A. tonsa doet stijgen, en de mortaliteit doet afnemen.

Anderzijds hebben Price & Paffenhöffer (1986) aangetoond dat de grootte waarbij een algencel individueel gedetecteerd wordt toeneemt met de grootte van de copepode. Het maximale drooggewicht dat in de Oosterschelde voor Acartia is waargenomen (20.2 µg ind.⁻¹) is aanzienlijk lager dan voor T. longicornis (54.0 µg ind.⁻¹), (Bakker en Van Rijswijk, 1987). Het is dus mogelijk dat Acartia makkelijker overschakelt op de

Acetate is de enige van de beschouwde organische
 bij het oplossen van in water. De
 verspreiding in de natuurlijke wereld wordt naar de
 10 m lange, dat een aanzienlijk percentage van de
 ingesane uit deze range wordt verkregen. De relatief
 lage concentratie aan typhlozoön in deze range
 suggereert een zeer specifiek milieu voor deze soort.
 In geringe experimenten met 2-14 gelijke soorten
 schiedmonsters werden voor *Acetate* slechts 1
 waarden gevonden, die voor de andere soorten (niet
 para. 10.1).
 Chervin (1978) rapporteert dat het dieet van *A. elaeus*
 en *A. fons* in de Hudson rivier (USA) voor
 respectievelijk 31 en 61% (uitgedrukt in wettelijk) uit
 deeltjes bestaat. Raman (1981) meldt dat de voeding van
 deeltjes afkomstig van de macrofyte *Typha latifolia*
 van een typhlozoön die de groei van *A. fons*
 doet stijgen, en de mortaliteit doet afnemen.
 Anderzijds hebben Price & Pallenbörger (1980) aangegeven
 dat de grootste waarden voor algemeen indigestieel
 gedroogd wordt gevonden met de groei van de
 coepoort. Het maximale drooggewicht dat in de
 Oosterschelde voor *Acetate* is waargenomen (10,1 mg ind.
 is aanzienlijk lager dan voor *T. latifolia* (5,10 mg
 ind.) (Bakker en Van Rijn, 1981). Het is dus
 mogelijk dat *Acetate* makkelijker overleefde op de

< 20 μ m range, omdat het de hierin aanwezige fytoplanktoncellen efficiënter kan detecteren en vangen dan de andere soorten.

Gerber & Marshall (1974) meten in een atol aan de Marshall eilanden dat bij A. tonsa 36 % van de darminhoud fluoresceert als chlorophyl, tegenover slechts 2 % bij Undinula vulgaris, een andere calanoïde copepode uit hetzelfde milieu.

Uit high-speed cinematografische opnamen blijkt dat A. clausi niet alleen de monddelen, maar ook de zwempoten gebruikt voor het verzamelen van voedselpartikels (Rosenberg, 1980).

Uit de experimenten met toevoeging van algen blijkt dat de waargenomen selectiviteitspatronen een weerspiegeling zijn van selectiviteit voor fytoplankton in het algemeen. Wanneer T. anguste-lineata wordt toegevoegd, verhoogt T. longicornis zijn grazingactiviteit in de range > 50 μ m, waar deze al maximaal was in natuurlijke omstandigheden. Indien alleen specifieke fytoplanktoncellen of componenten eigen aan het Oosterscheldemilieu zouden worden geselecteerd, zou toevoeging van T. anguste-lineata tot een reductie van F en een constant houden, of eventueel dalen van I in de betrokken grootte-range geleid hebben. Uit de experimenten met S. costatum blijkt dat T. longicornis ook kleinere fytoplanktoncellen kan selecteren, wanneer deze in hogere dan de

natuurlijk voorkomende concentraties worden aangeboden. Acartia, die ook op natuurlijk Oosterscheldeseston in de 4-15 µm range graast, reageert op een toevoeging van S. costatum door zijn ingestie in deze range of constant te houden, of te laten toenemen. Het eerste wijst erop dat de toegevoegde algen niet, het tweede dat ze wel zouden geselecteerd worden. Uit de voorhanden zijnde gegevens is dus niet op te maken of het grazinggedrag van Acartia een grotere efficiëntie voor grazing op kleine fytoplanktonsoorten, dan wel een meer detritivore voeding weerspiegelt. Alleen staat vast dat dit genus in de natuurlijke Oosterscheldeomstandigheden meer gebruik maakt van kleinere partikels dan de overige soorten.

Indien in de toekomst in de Oosterschelde een shift naar kleinere fytoplanktonsoorten zou optreden (cf. 1.2) zou dit grazinggedrag voor Acartia een competitief voordeel op andere zooplanktonsoorten kunnen opleveren. Deze stelling wordt gestaafd door de waarneming dat, in het Veerse Meer en de Grevelingen de oorspronkelijke Oosterscheldepopulaties, bestaande uit de genera (Temora, Pseudocalanus, Centropages, Acartia, Paracalanus en Euterpina) na sluiting vervangen werden door een dominantie van A. tonsa. (Bakker & Vegter, 1978).

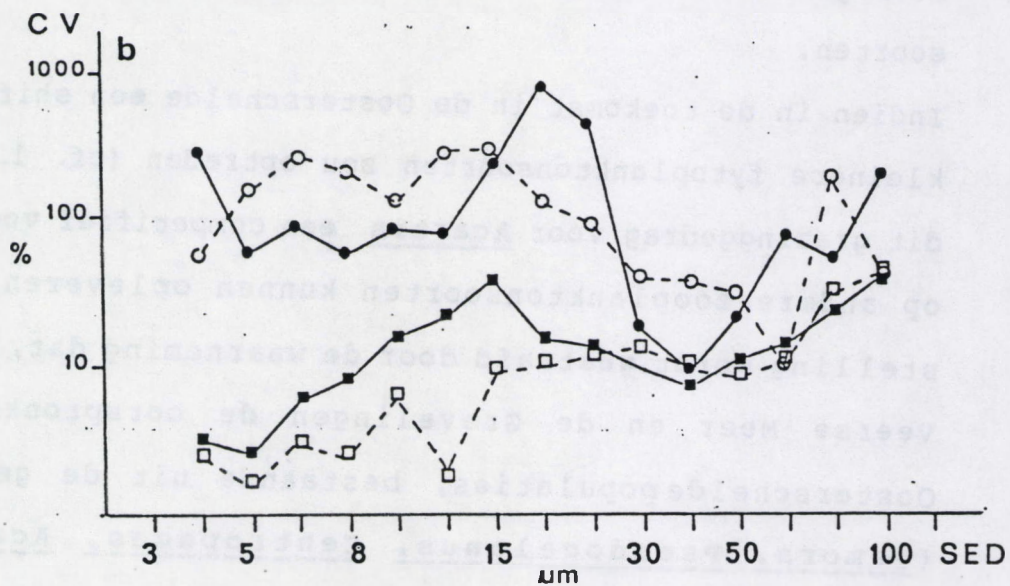
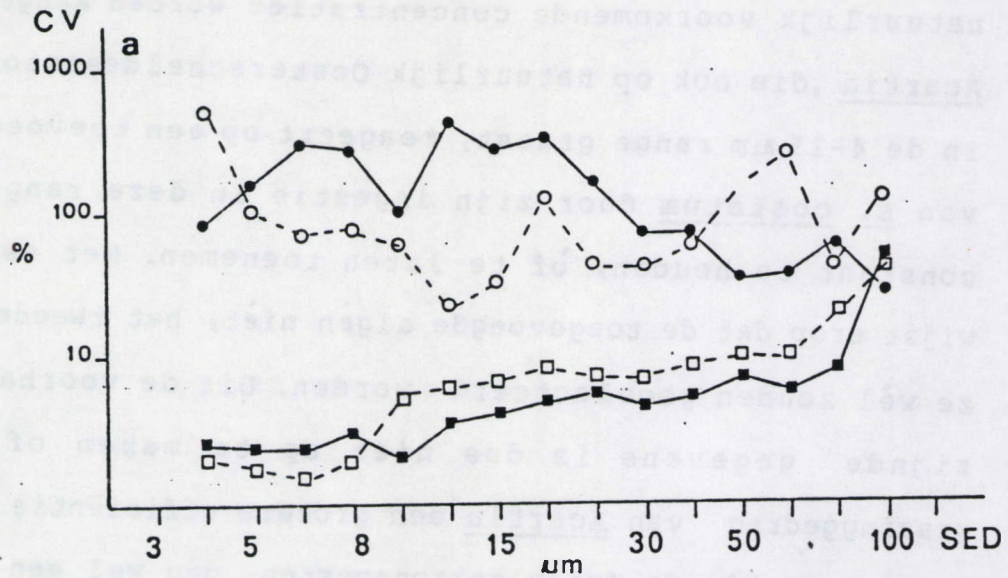


Fig. 4.22 Distributie van de gemiddelde variatiecoëfficiënt (VC) tussen de drie replica Czo waarden gemeten op: ■—■: A distributies en □--□: B distributies.

Distributie van de gemiddelde variatiecoëfficiënt (VC) tussen de drie replica clearance rate waarden gemeten op : ●—●: A distributies en ○--○: B distributies voor a) *Acartia*; b) *T. longicornis*; c) *C. hamatus* en d) *Balanus* nauplii.

Het verschillend grazinggedrag van Acartia uit zich ook in de variabiliteit van de F waarden. De variatiecoëfficiënt op F vertoont bij grazing op B - distributies een ander verloop voor Acartia dan voor de andere onderzochte soorten (fig. 4.22 a). De variabiliteit van de F waarden gemeten in een bepaalde grootteklasse is de resultante van de nauwkeurigheid van de partikeltelling (cf. bijlage I), en de consistentie waarmee partikels in deze klasse worden begraasd. Zoals uiteengezet in bijlage I is de reproduceerbaarheid van de Coultertellingen optimaal in de 15-60 μm range. In de meeste gevallen wordt deze reproduceerbaarheid gereflecteerd in de variabiliteit op de F metingen. Daarenboven bevordert de consistente grazing van T. longicornis op grotere partikels, de reproduceerbaarheid in de 30-50 μm range (zowel bij B - als A - distributies (fig. 4.22 b)). Hetzelfde geldt voor de reproduceerbaarheid van Acartia F metingen op A distributies (fig. 4.22 a). De toename van de variatiecoëfficiënt in de 30-50 μm range bij grazing van Acartia op B - distributies, kan niet volledig worden toegeschreven aan de geleidelijke toename van variabiliteit van de telling, vermits deze dezelfde trend volgt in A - en B - distributies. De toename van de variabiliteit van F gemeten voor Acartia in de 30-50 μm range bij grazing op B - distributies, is dus een

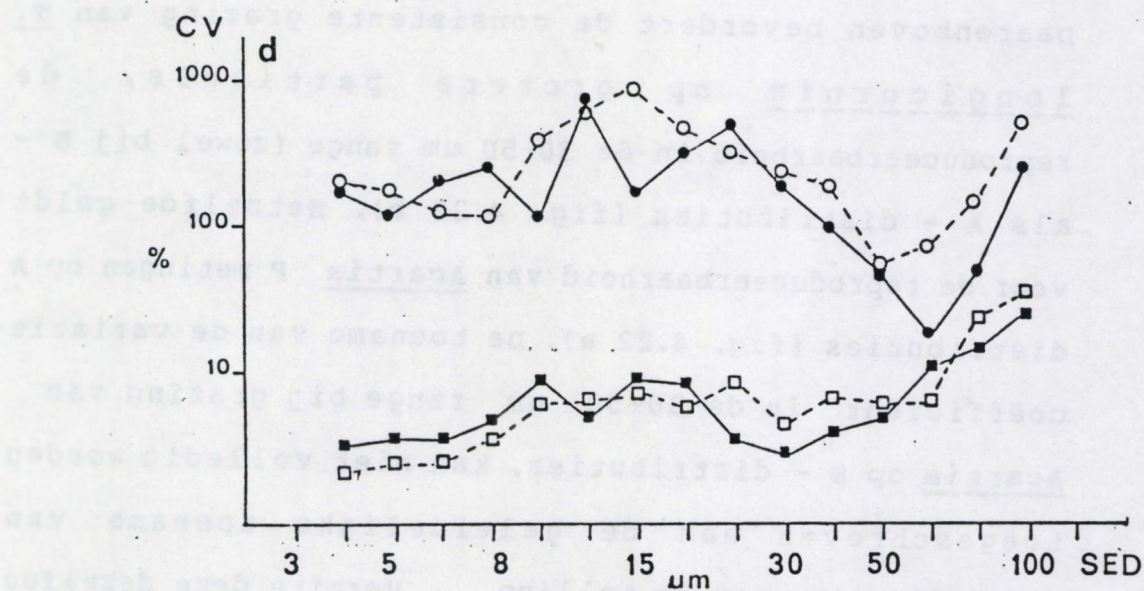
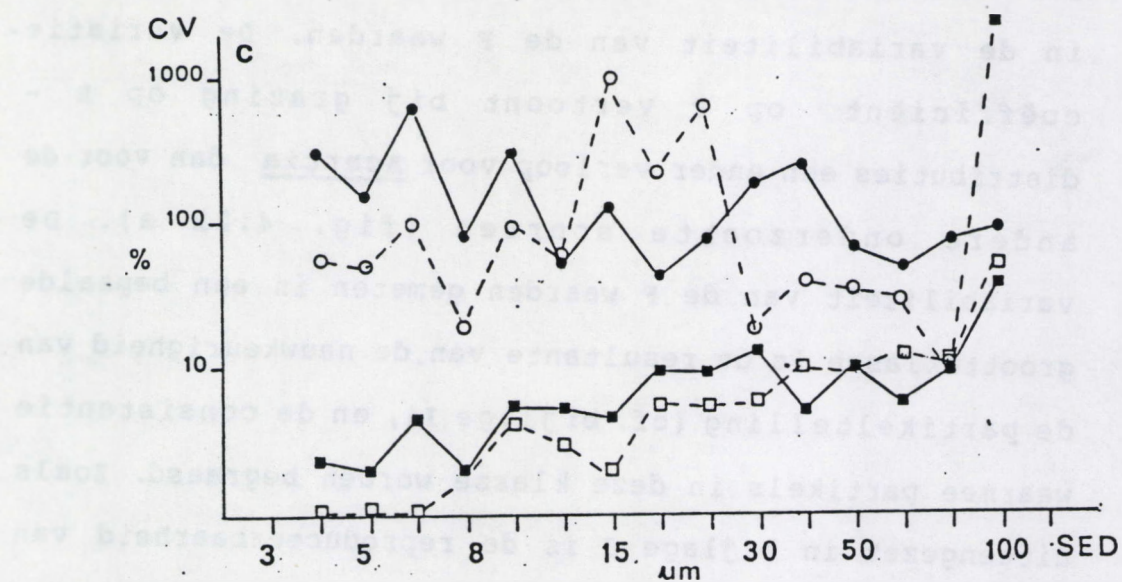


Fig. 4.22 Distributie van de gemiddelde variatiecoëfficiënt (VC) tussen de drie replica Czo waarden gemeten op: ■—■: A distributies en □--□: B distributies.

Distributie van de gemiddelde variatiecoëfficiënt (VC) tussen de drie replica clearance rate waarden gemeten op : ●—●: A distributies en ○--○: B distributies voor a) Acartia; b) T. longicornis; c) C. hamatus en d) Balanus nauplii.

weergave van de verminderde grazingdruk op deze range. Op analoge manier is het onregelmatig verloop van de variatiecoëfficiënt op F voor C. hamatus een weerspiegeling van het onregelmatig grazingpatroon gemeten voor deze soort, vooral bij grazing op A distributies (fig. 4.22 c). De variabiliteit in F waarden van Balanus nauplii is over het algemeen hoger dan voor de andere bestudeerde soorten (Fig. 4.22d). Dit kan weerom (ten dele) worden toegeschreven aan de grotere heterogeniteit van de ontwikkelingstadia in de experimenten met Balanus.

Uit fig. 4.13 blijkt dat het grazinggedrag van Balanus nauplii in mindere mate samen gaat met selectie van fytoplankton dan dat van calanoïde copepoden.

Rainbow & Walker (1976) hebben scanning foto's gemaakt van de extremiteten van Balanus balanoides nauplii, en levende nauplii onder binoculair geobserveerd. Zij stellen dat voedselpartikels door de beweging van de mandibels en de antennen via het ventrale lichaamsgedeelte naar de mond worden geleid. Yule (1986) neemt met video opnamen van B. balanoides en Elminius modestus nauplii waar dat de activiteit van de antennen toeneemt met de concentratie aan algen in het milieu. Mackas & Bohrer (1976) vinden met de gut-fluorescence methode dat B. balanoides nauplii in Bedford Basin (Canada) meer chlorophyl ingestieren dan Temora longicornis en pseudocalanus minutus. In de literatuur wordt dus eerder een herbivoor dieet aangegeven.

5. GRAZINGACTIVITEIT VAN HET TOTALE ZOOPLANKTON

5.1. INLEIDING

In 3.6 en in bijlage I is uiteengezet dat de toepassing van de tellingsmethode in een estuarien systeem als de Oosterschelde een aantal praktisch methodologische problemen stelt, ten gevolge waarvan de grazingmetingen in dit onderzoek zijn beperkt tot adulte copepoden en Balanus nauplii. Anderzijds levert de gebruikte methode informatie omtrent selectiviteit van grazing voor grootte, en kon, in combinatie met de microscopische analyse, selectie voor fytoplankton worden aangetoond. In dit hoofdstuk wordt de impact van deze verschillende factoren - zowel de experimenteel gekwantificeerde als die die niet konden worden gemeten - op de inschatting van de grazingactiviteit van het totale zooplankton in de Oosterschelde geëvalueerd. Deze evaluatie wordt uitgevoerd aan de hand van de dataset van 1983.

Om vanuit de experimentele gegevens, namelijk de data van de ingesties van adulte copepoden en Balanus nauplii, de ingestie van de totale zooplankton populatie te berekenen in koolstof, dienen een aantal factoren in rekening gebracht te worden :

Tabel 5.1.

a) Gemiddelde ingestie (I) van adulte copepoden en Balanus nauplii gemeten in elke maand van het groeiseizoen. Data 1983 - 1985.

Tussen haakjes: aantal onafhankelijke metingen met elk standaard 3 replica's, standaard deviatie tussen deze metingen.

b) Gemiddelde specifieke ingestie (I_s) van adulte copepoden en van juveniele copepoden gebruikt voor berekening van de minimale grazingactiviteit.

Tussen haakjes: geëxtrapoleerde waarden.

maandnummer		4	5	6	7	8	9
a) I ($\mu\text{m}^3 \times 10^6 \text{ ind}^{-1} \text{ u}^{-1}$)							
Acartia		.9 (2,.04)	1.3 (2,.04)	1.4 (2,.6)	1.3 (5,.8)	1.4 (5,.5)	.3
T. longicornis		-	1.7	3.3 (2,1.8)	1.5 (4,.5)	-	1.3
C. hamatus		-	-	.9	.8 (2,.7)	-	-
Balanus		-	1.0	.5	1.6 (3,.6)	.6 (4,.6)	-
b) I_s ($\mu\text{m}^3 \times 10^3 \mu\text{g DW}^{-1} \text{ u}^{-1}$)							
Acartia	ad	60	120	140	160	250	60
	CIV-V	47	91	112	121	200	43
	CI-III	32	45	50	47	77	7
	NI-V	36	52	36	52	56	12
T. longicornis	ad	-	71	216	99	(99)	99
	CIV-V	-	65	171	63	51	51
	CI-III	-	38	85	52	35	39
	NI-V	-	60	140	60	60	80
C. hamatus	ad	-	-	38	34	(34)	-
	CIV-V	-	-	31	27	27	-
	CI-III	-	-	17	15	15	-
	NI-V	-	-	36	36	36	-

- dag-nacht ritmiek in grazingactiviteit
- grazingactiviteit van juveniele copepoden t.o.v. adulten
- selectiviteit van grazing van de verschillende ontwikkelingstadia, zowel voor fytoplankton als voor grootte van partikels
- koolstofinhoud van het geïngesteerde materiaal

5.2. INGESTIE IN VOLUME

Het seizoenaal verloop van de dag-ingesties van adulte copepoden en Balanus nauplii is in tabel 5.1a weergegeven, gemiddeld op maandbasis. Data van 3 jaar (1983-1985) dienden gecombineerd te worden om voor iedere dominante soort waarden te krijgen gedurende elke maand van het groeiseizoen. Specifieke ingesties zijn berekend door de ingesties uit tabel 5.1a te delen door de maandgemiddelde drooggewichten (data '83) van elke soort (tabel 5.1b). Grazing van Balanus nauplii werd volledig op individuele basis berekend.

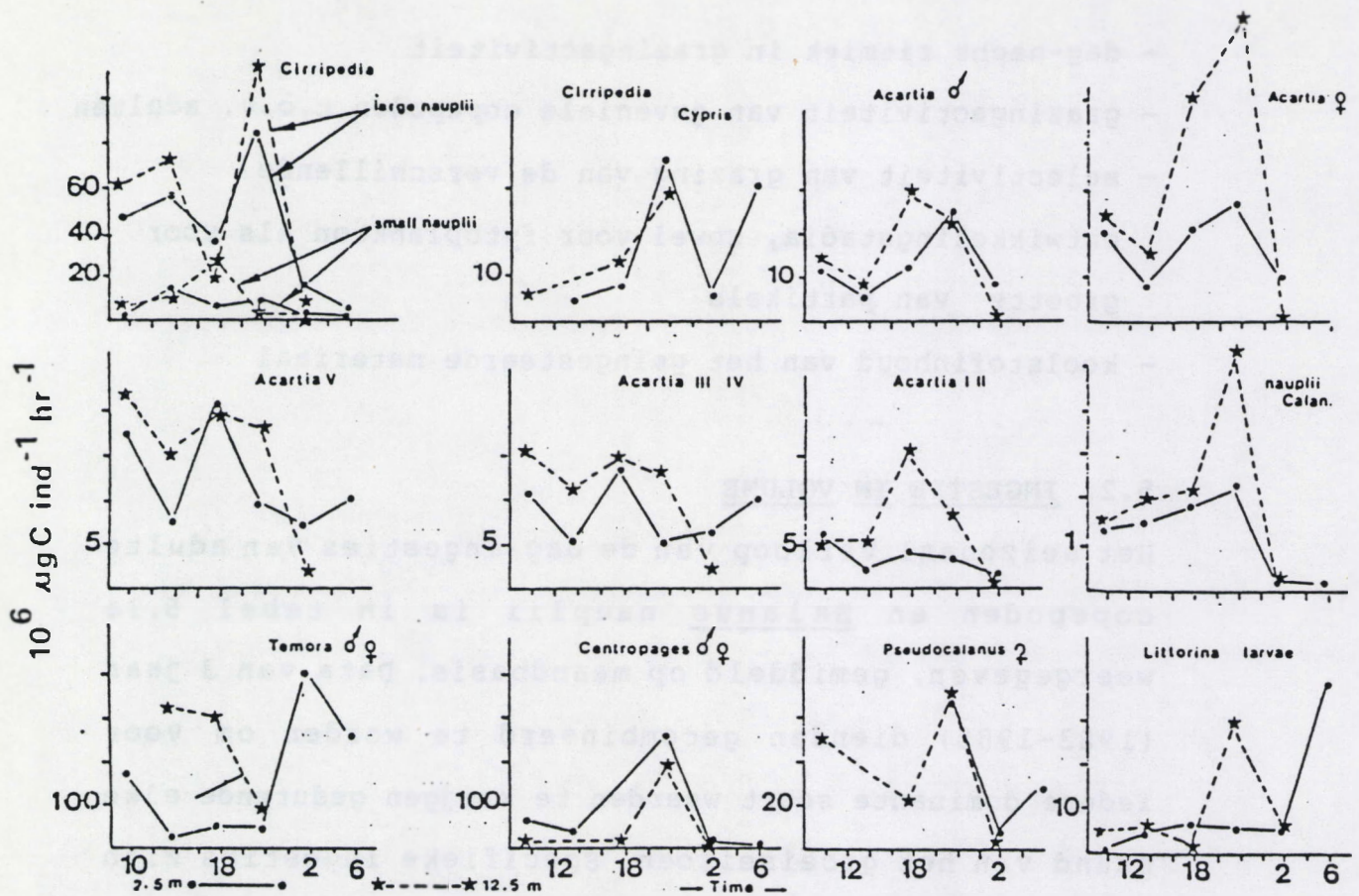


Fig. 5.1 Koolstofingestie van verschillende zooplanktonsoorten- en ontwikkelingsstadia gemeten in de loop van een 24 uurs cyclus met de C-14 methode. (Naar Daro en Van den Wijngaert, 1982).

5.3. DAG-NACHTRITMEN IN GRAZINGACTIVITEIT

5.3.1. Inleiding

Het is bekend dat in vele biotopen het zooplankton een dag- nachtritmië vertoont in grazingactiviteit. In het algemeen worden 's nachts hogere activiteiten gemeten dan overdag.

Tijdens een 24-uurs meting in juli '81 uitgevoerd op LGPK, is door N. Daro om de 4 uur grazing gemeten met de C-14 methode (Daro, 1978). Uit de resultaten blijkt dat de meeste zooplanktonorganismen in de Oosterschelde tussen 18 en 24 uur hun grazingactiviteit aanzienlijk verhogen (fig. 5.1, data Daro en Van den Wijngaert).

Teneinde de resultaten van de routinemetingen, die overdag werden uitgevoerd, te corrigeren voor optredende grazingritmen, zijn een aantal dag- nachtmetingen uitgevoerd met de tellingsmethode.

5.3.2. Methodiek

Bij deze metingen werden Oosterschelde water en dieren verzameld in de schaar van Yerseke (fig. 2.1), zodat snel transport naar het lab mogelijk was. De verdere experimentele procedure was dezelfde als die beschreven in 3.6 en bijlage I.

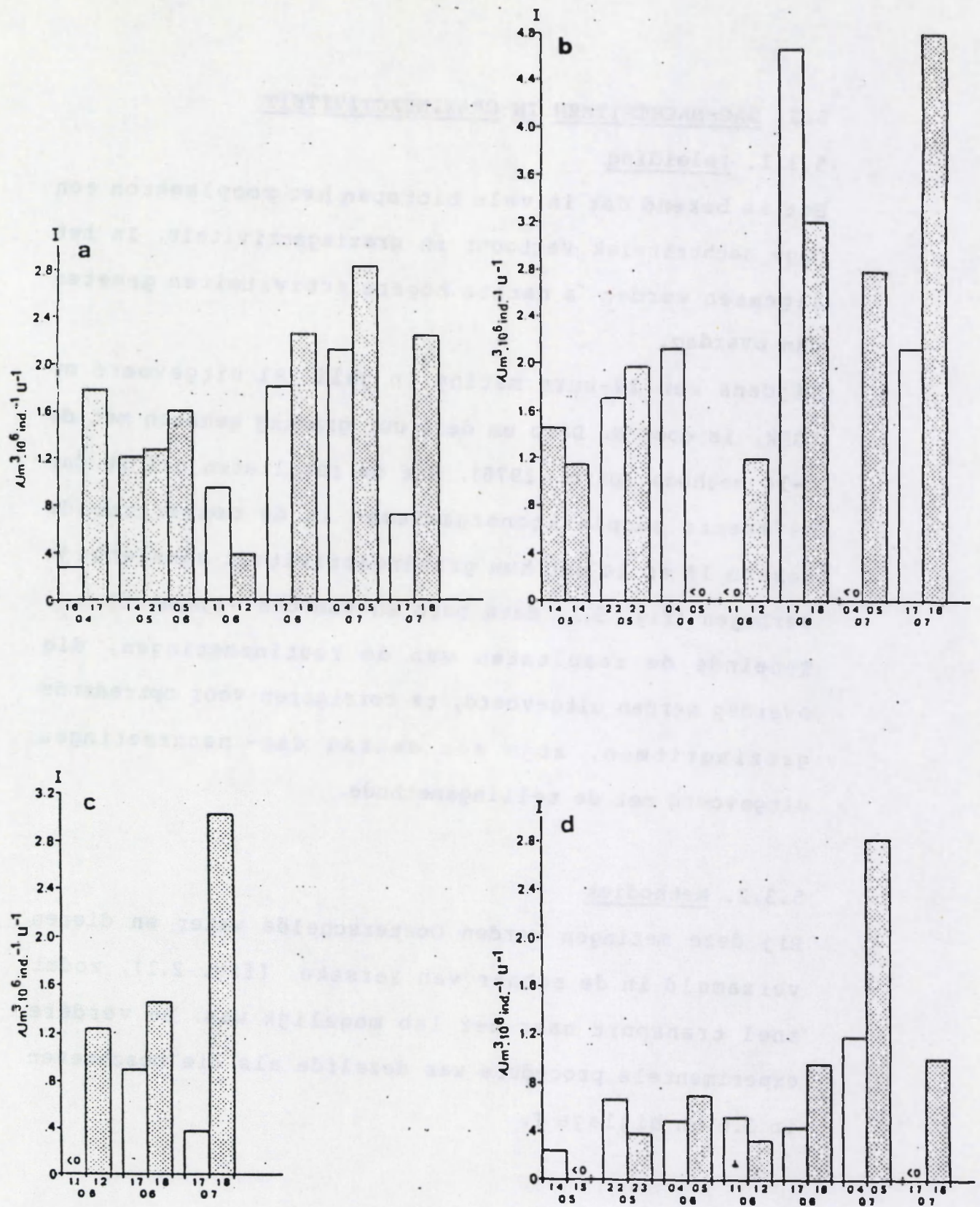


Fig. 5.2 Volume-ingestie (I) van a) *Acartia*; b) *T.longicornis*; *C.hamatus*; d) *Balanus* nauplii gemeten overdag (blanco) en 's nachts (gearseerd).

5.3.3. Resultaten

Fig 5.2 toont dat de 4 onderzochte soorten regelmatig 's nachts een hogere grazingactiviteit vertonen dan overdag. In een aantal gevallen kan (meestal overdag) geen positieve ingestie gedetecteerd worden.

Uit de data weergegeven in fig. 5.2 werd een gemiddelde verhouding voor nacht/dag-ingestie berekend van 2.34 voor Acartia; 1.36 voor T.longicornis; 6.70 voor C.hamatus en 1.43 voor Balanus nauplii. Hierbij is alleen rekening gehouden met die experimenten waar zowel overdag als 's nachts een positieve ingestie werd gemeten.

Op basis van de gebruikte grazingtijd (6 uur), en de waarnemingen weergegeven in fig. 5.1, is voor berekening van de grazing over 24 uur verondersteld dat het nachtritme gedurende 6 uur wordt aangehouden.

De uitgevoerde berekeningen vormen waarschijnlijk een minimale schatting van de dag-nacht ritmiek, vermits metingen waar geen positieve ingestie wordt gedetecteerd hoofdzakelijk overdag voorkomen.

Gezien de gebruikte grazingtijd (6 uur) wordt de gemeten nachtactiviteit minimaal gedurende 6 uur aangehouden. Uit fig. 5.1 blijkt dat verhoogde activiteiten voor de meeste soorten gedurende 4 à 8 uur worden waargenomen.

3.1.2. Resultaten

Fig. 3.1. toont dat de 4 onderzochte soorten tegelijkertijd een reactie op hogere glasactiviteit vertoonden. Het overdag, in een aantal gevallen een (aanzienlijk) overdag, geen positieve ingesloten gedragingen werden.

Uit de data weergegeven in fig. 3.2. werd een gemiddelde verandering voor nacht- en dag-ingesloten gedragingen van 1.14 voor nacht- en 1.38 voor dag-ingesloten gedragingen afgeleid. Het is af te leiden dat de reactie op hogere glasactiviteit bij de experimenten was zowel overdag als 's nachts een positieve ingesloten gedragingen werden.

Op basis van de gepubliceerde resultaten (6 uur), en de waarnemingen weergegeven in fig. 3.1, is voor berekening van de graad over 24 uur verondersteld dat het nacht- en dag-ingesloten gedragingen 6 uur worden.

In de gegeven tabel is te zien dat de veranderingen van de dag- en nacht-ingesloten gedragingen naar een positieve ingesloten gedragingen worden geclassificeerd. Het is duidelijk dat de veranderingen overdag voorkomen.

Uit de gepubliceerde resultaten (6 uur) wordt de gemiddelde nacht- en dag-ingesloten gedragingen 6 uur afgeleid. Het is af te leiden dat de reactie op hogere glasactiviteit bij de experimenten was zowel overdag als 's nachts een positieve ingesloten gedragingen werden.

Bijgevolg is voor de berekening van de grazingactiviteit verondersteld dat de nachtactiviteit gedurende 6 uur wordt uitgeoefend.

In de literatuur worden voor de betrokken soorten verhoogde grazingactiviteiten gerapporteerd die variëren van 4 tot 12 uur (Mackas & Bohrer, 1976; Baars & Oosterhuis, 1984; Daro, 1985; Stearns, 1986). Rekening houdend met de variabiliteit in grazingritmen en de complexiteit van de dag-nacht grazingproblematiek, moet de gebruikte correctie beschouwd worden als een voorzichtige inschatting van de dag-nachtritmië.

5.4. GRAZINGACTIVITEIT VAN JUVENIELE COPEPODEN

Om de ingesties gemeten voor adulten te extrapoleren naar jongere ontwikkelingsstadia, is een minimum en een maximum benadering gekozen.

Paffenhöfer (1984) heeft de ingestie van verschillende ontwikkelingsstadia van Paracalanus spp. gemeten in mengsels van 3 algensoorten van verschillende grootte : (4.5, 12 en 20 μ m celbreedte). De 3 algensoorten werden in verschillende relatieve concentraties aangeboden, in overeenstemming met seizonale variaties in natuurlijke fytoplanktonblooms.

Uitgaande van deze data is berekend dat, gemiddeld over de verschillende situaties, een nauplius in volume 2 %, eet de ingestie van een adult, een kleine copepodiet 7 % en een grote copepodiet 40 %.

afgevoel is voor de betekenis van de spraakactiviteit
veranderende dat de spraakactiviteit gedurende 5 min
wordt afgelezen.

In de literatuur worden voor de personen aangetoond
verhoogde spraakactiviteit gedurende 5 min
van 1 tot 1,5 over (Machne & Bunker, 1971; Bunker &
Oosterhuis, 1974; Bunker, 1975; Bunker, 1976). Bekerling
houdend met de variabiliteit in de activiteit en de
complexiteit van de dag-nacht verschillen, moet
de gebreke correctie behandeld worden als een
voorzichtige interpretatie van de dag-nacht.

2.4. GRADUALITEIT VAN JUVENIELE TOEGANG

De de ingesloten personen voor te stellen te onderzoeken
van jonge ontwikkelingsstadia, is van belang en kan
hetzelfde benadering worden.

Verder (1971) heeft de ingesloten van verschillende
ontwikkelingsstadia van paradijs spp. genomen in
aanblik van 1 afgelezen van verschillende stadia:
1.5, 1.5 en 1.5 afgelezen. De 3 afgelezen worden
in verschillende relatieve concentraties aangeboden. In
overeenstemming met het volgende variëren in natuurlijke
typische condities.

Begrijp van deze data is bekend dat, geleidelijk over
de verschillende stadia, een stap naar volume 2, 1
van de ingesloten van een klein, een kleine opgevoerd 1
en een grote opgevoerd 2.

De data van Paffenhöfer zijn uitgedrukt in relatie tot de ingestie van adulte vrouwtjes. Meestal eten deze meer dan de mannetjes (Paffenhöfer, 1971; Harris & Paffenhöfer, 1976; Daro & Cromboom, 1979) zodat de toepassing van deze percentages op onze data, die met een gemengde populatie van vrouwtjes en mannetjes zijn verkregen, een minimale schatting van de ingestie van de juveniele copepoden oplevert. De specifieke ingesties zijn, als voor de adulten, berekend door te delen door de maandgemiddelde drooggewichten (tabel 5.1 b).

Voor een maximale grazingberekening is arbitrair verondersteld dat alle ontwikkelingsstadia per eenheid drooggewicht eenzelfde volume ingestieren als de adulten. Wat betreft grazingritmen, is voor de minimum benadering aangenomen dat de juveniele stadia continu volgens het dagritme grazen. Voor de maximale benadering is hun hetzelfde dag-nachtritme toegekend als gemeten voor de adulten.

Inderdaad blijkt uit de literatuur dat dag-nachtritmen in grazingactiviteit over het algemeen toenemen met de leeftijd van de copepode. (Podamo, 1977; Daro & Cromboom, 1979; Huntley & Brooks, 1982; Daro, 1985).

De data van Paffenbarger zijn uitgedrukt in relatie tot de frequentie van seksuele vrijwel. Meestal een deze naar aan de mannetjes (Paffenbarger, 1971; Harris & Paffenbarger, 1971; Dato & Cronholm, 1979) zodat de toepassing van deze percentages op onze data, die met een gemiddelde populatie van vrouwen en mannen zijn verkregen, een minimale schatting van de frequentie van de juveniele copulaties oplevert. De specifieke relaties zijn, als voor de aduften, berekend door te delen door de mannelijke de groepen (tabel 2.1 b).

Voor een maximale planningsschatting is statistisch verondersteld dat alle ontwikkelingsstadia per eenheid hooggewicht eenzelfde volume ingesloten als de aduften. Het betreft maximumwaarden, is voor de minimum berekening aangenomen dat de juveniele stadia continue volgens het dagelijkse patroon, voor de maximale berekening is het maximale dag-nacht ritme toegepast als gegeven voor de aduften.

In tabel 2.1 b is de verhouding van de dag-nacht ritmen in de planningsschatting over het algemeen toegenomen met de leeftijd van de copulatie. (Dato, 1971; Dato & Cronholm, 1979; Hentley & Brooks, 1982; Dato, 1982).

5.5. SELECTIVITEIT VAN DE VERSCHILLENDE ONTWIKKELINGSSTADIA

Ondanks de aangetoonde concentratie van fytoplankton in de ingestie (fig. 4.6) kon de exacte mate van selectiviteit voor fytoplankton niet worden gekwantificeerd. Daarom zijn voor de berekening van de totale grazingactiviteit twee extremen beschouwd : enerzijds 100 % selectiviteit voor fytoplankton, anderzijds volledig aselectieve grazing.

In aansluiting hierop wordt de grazingactiviteit zonder en met optredende selectiviteit voor grootte berekend, om de invloed van deze factor te evalueren.

De grootte-selectiviteit van adulte copepoden en Balanus nauplii is in deze berekening opgesplitst in grazing op < 20 en $> 20 \mu\text{m S.E.D.}$, volgens de percentages berekend in 4.5.

De grootte-selectiviteit van de jongere ontwikkelingsstadia is geschat op basis van litteratuurgegevens. Poulet (1977) heeft de grazing van gemengde populaties van CI-C IV copepodieten van Pseudocalanus minutus gemeten op natuurlijk seston van Bedford Basin (Canada) in de grootte-range 2-100 $\mu\text{m-S.E.D.}$ Hij vindt dat de copepodieten hetzelfde "peak tracking" grazingpatroon vertonen als de adulten, maar veel minder op partikels $> 20 \mu\text{m}$ en meer op partikels $< 20 \mu\text{m}$ grazen.

Allan et al (1977) hebben de grazingactiviteit van nauplii en copepodieten van Eurytemora affinis, Acartia tonsa en A. clausi op natuurlijk seston uit Chesapeake Bay (USA) in de range 3-19 μm S.E.D. onderzocht. Uit deze studie blijkt dat de nauplii van deze 3 soorten niet selectief grazen op deze grootte-range terwijl de copepodieten aan "peak tracking" doen. Voor Acartia spp. wordt soms ook grazing tussen twee seston pieken in gemeten.

Paffenhöfer & Knowles (1978) hebben grazing van Eucalanus pileatus, Temora stylifera en T. turbinata gemeten op een mengsel van 3 verschillende algensoorten: Skeletonema costatum (S.E.D. +/- 5 μm), Leptocylindrus danicus (S.E.D. : +/- 25 μm) en Rhizosolenia alata (S.E.D. +/- 50 en +/- 125 μm).

In deze experimenten voeden nauplii en CI copepodieten van beide Temora species zich hoofdzakelijk met S. costatum. De grotere ontwikkelingsstadia eten geleidelijk in toenemende mate van de grotere algensoorten, terwijl de ingestie van S. costatum constant blijft.

Op basis van deze literatuurgegevens is verondersteld dat nauplii en kleine copepodieten (CI-CIII) volledig op de < 20 μm range grazen, en dat de grote copepodieten (CIV- CV) hetzelfde selectiviteitspatroon hebben als de adulten.

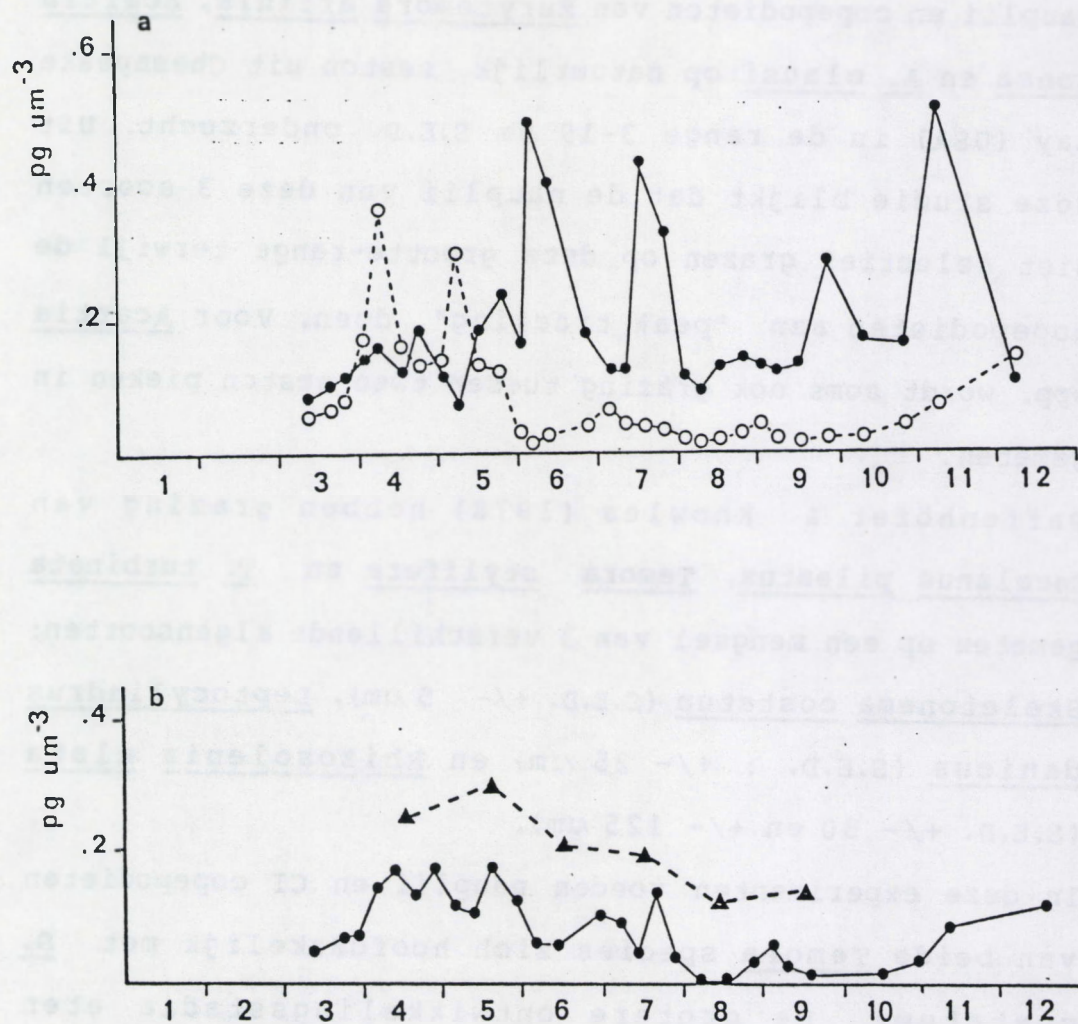


Fig. 5.3. a) Seizoensverloop van de gemiddelde koolstofinhoud van : ●—●: fytoplankton $< 20 \mu\text{m S.E.D.}$ en ○—○: fytoplankton $> 20 \mu\text{m S.E.D.}$
 b) Seizoensverloop van de gemiddelde koolstofinhoud van : ●—●: totaal fytoplankton; en ▲—▲: seston $> 3 \mu\text{m S.E.D.}$

Tabel 5.2 geeft een overzicht van de verschillende veronderstellingen gemaakt voor de berekening van de totale grazingactiviteit.

5.6. KOOLSTOFINHOUD VAN HET GEINGESTEERDE MATERIAAL

De gemiddelde koolstofinhoud van het fytoplankton is voor elke bemonstering berekend door de fytoplanktonkoolstof, berekend met de fomules van Eppley (1974), (cf. 2.4), te delen door het fytoplanktonvolume. Fig. 5.3 a toont dat, behalve in het voorjaar, de gemiddelde koolstofinhoud van het fytoplankton $< 20 \mu\text{m S.E.D.}$ 2 tot 4 maal hoger is dan die van het fytoplankton $> 20 \mu\text{m S.E.D.}$ In fig. 5.3b is de gemiddelde koolstofinhoud van het totale fytoplankton, en van het totale seston (maandgemiddelde waarden) weergegeven. Voor de kom is dit laatste berekend door 72 % van de in-situ gemeten POC concentratie te delen door het sestonvolume gemeten met de Coulter in de 3-100 μm range. Deze berekening is gebaseerd op metingen van Laanbroek en Verplanke (niet gepubliceerd) en eigen metingen waaruit is gebleken dat in de kom van de Oosterschelde minimaal 28 % van de POC concentratie zich in de fractie $< 3 \mu\text{m}$ bevindt. Beneden de 3 μm werd in onze experimenten nooit grazing activiteit gedetecteerd.

TABEL 5.2 : Overzicht van de veronderstellingen gemaakt voor de berekening van de totale grazingactiviteit. Zie tekst voor verdere uitleg.

I N G E S T I E				
M I N I M U M			M A X I M U M	
	Adulte copepoden + <u>Balanus</u> nauplii	Juveniele copepoden	Adulte copepoden + <u>Balanus</u> nauplii	Juveniele copepoden
Activiteit	Experimentele data: dag-ingestiewaarden (ID)	nauplii : 2% van I_D CI - III : 7% van I_D CIV - V : 40% van I_D		Zelfde specifieke ingestie als adulten.
Dag- nachtritmen	<u>Acartia</u> : $I_D \times 1.34$ <u>T. longicornis</u> : $I_D \times 1.09$ <u>C. hamatus</u> : $I_D \times 2.43$ <u>Balanus</u> : $I_D \times 1.11$	dagactiviteit	als voor MINIMUM	Als voor adulten
S E L E C T I V I T E I T				
	Adulte copepoden + <u>Balanus</u> nauplii	Juveniele copepoden	Adulte copepoden + <u>Balanus</u> nauplii	Juveniele copepoden
Voor fytoplankton	100%	100%	0 %	0 %
Voor grootte	geen	geen	<u>Acartia</u> : 96% >20 (A) 64% >20 (B) <u>T. longicornis</u> : 93% >20 <u>C. hamatus</u> : 94% >20 <u>Balanus</u> : 84% >20	Nauplii : 100% <20 CI - III : 100% <20 CIV - CV : als adulten

Het niet efficiënt grazen op partikels $< 2\mu\text{m}$ wordt voor meerdere copepodensoorten gemeld in de literatuur (Allan et al, 1977; Richman et al, 1977; 1980). Zodoende werd een correctie van 28 % op de POC concentraties uitgevoerd voor de berekening van de gemiddelde koolstofinhoud van het ingesteerbare seston.

Voor de mond werd de gemiddelde koolstofinhoud van het seston berekend uit Coulter- en POC data in die lokatie, gemeten door Haas (D.G.W., Rijkswaterstaat).

5.7. MINIMUM EN MAXIMUM KOOLSTOFINGESTIE

De berekende minimum- en maximum ingesties zijn voor de kom en de mond van de Oosterschelde weergegeven als maandgemiddelde waarden in fig. 5.4-5.5. Voor de berekening van de grazingactiviteit in de mond zijn de specifieke ingesties, gemeten in de kom (tabel 5.1) toegepast op de biomassa's waargenomen in de mond. Jaargemiddelde ingesties zijn berekend, ervan uitgaande dat de grazingactiviteit van oktober tot en met maart te verwaarlozen is. Deze jaargemiddelde waarden zijn in de figuren weergegeven als stippellijnen.

3 gevallen worden beschouwd :

- A) 100 % selectiviteit voor fytoplankton, geen grootteselectie
- B) 100 % selectiviteit voor fytoplankton, met grootteselectie
- C) volledig aselectieve grazing

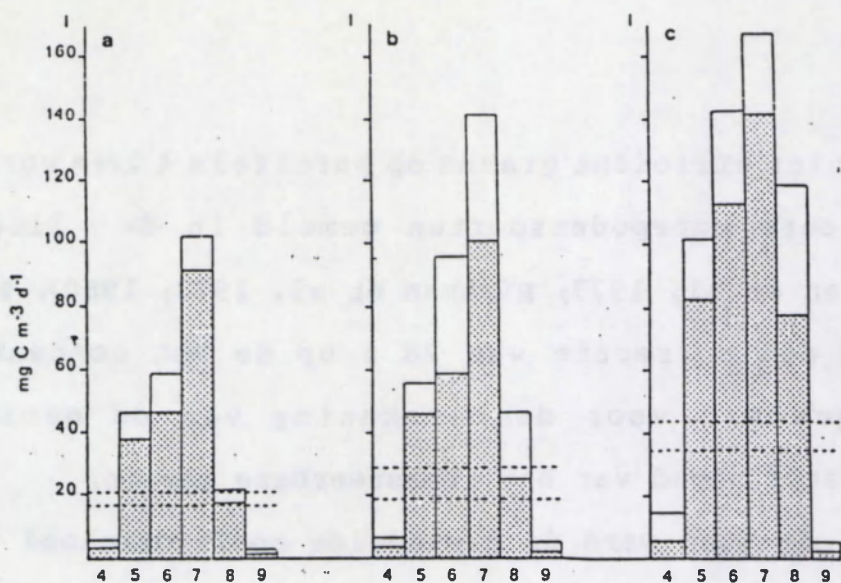


Fig. 5.4 Seizoensverloop (op maandgemiddelde basis) van de koolstofingestie (I) van het totale zooplankton in de kom. Minimum (gearseerd) en maximum (blanco) schatting berekend op basis van :

- a) volledige selectiviteit voor fytoplankton, geen grootteselectie;
- b) volledige selectiviteit voor fytoplankton, met grootteselectie;
- c) volledig aselectieve grazing.

Stippellijnen geven jaargemiddelde minimum en maximum I weer.

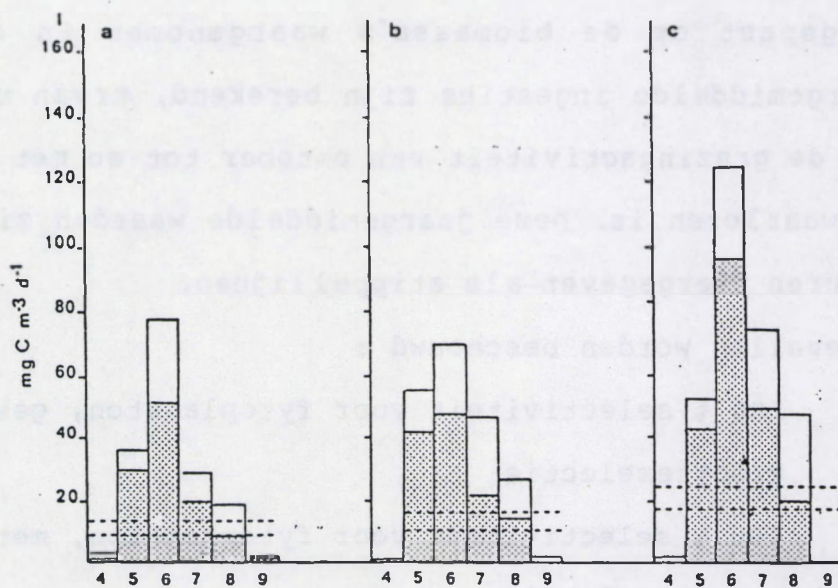


Fig. 5.5 Seizoensverloop van de koolstofingestie (I) van het totale zooplankton in de mond. Legende als in fig. 5.4.

Met berekening A wordt in de kom op jaarbasis een minimum ingestie van 16.3 en een maximum van 20.2 mg C m⁻³ d⁻¹ berekend. Het verschil tussen beide bedraagt dus 25 %. Een maximale grazingactiviteit van 100 mg C m⁻³ d⁻¹ wordt berekend voor de maand juli (fig. 5.4 a).

Het in rekening brengen van grootte-selectiviteit (berekening B) levert hogere ingestiewaarden op voor alle maanden. De jaargemiddelde ingestie is minimaal 19.3 en maximaal 28.0 mg C m⁻³ d⁻¹. Het verschil tussen minimum- en maximum schatting is hier dus 45 %. De verhouding tussen de maandgemiddelde waarden is gewijzigd t.o.v. de resultaten van berekening A. Maximale grazingactiviteit (141 mg C m⁻³ d⁻¹) wordt eveneens in juli berekend (fig. 5.4b).

Volledig aselectieve grazing (berekening C) levert aanzienlijk hogere ingesties op dan de vorige berekeningen, met een maximum van 167 mg C m⁻³ d⁻¹ in juli. Op jaarbasis wordt 34.9 tot 43.5 mg C m⁻³ d⁻¹ geïngesteerd (Fig. 5.4 c).

De verhouding tussen minimum en maximum schatting is hier (zoals in A) 25 %, vermits geen grootte-selectiviteit in rekening werd gebracht (fig. 5.4 c).

Voor de mond liggen de berekende ingesties in geval A iets lager (9.4 tot $12.9 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) dan voor de kom, met een maximum van $78.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ in juni. Minimum- en maximum schatting verschillen hier dus 37% (fig. 5.5 a).

Berekening B levert een verhoging van de ingestie op in alle maanden, behalve in juni, de maand met maximale grazingactiviteit ($70.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$). Op jaarbasis is het verschil tussen minimum ($11.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) en maximum ($16.9 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) 54% , dus 17% meer dan in berekening A. (Fig. 5.5b). Volledig aselectieve grazing (berekening C) levert op jaarbasis een ingestie van 18.0 tot $25.3 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ met een maximum van $124.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ in juni (fig. 5.5 c).

5.8. DISCUSSIE

Een aantal auteurs stellen dat grazing van juveniele copepoden een belangrijke rol kan spelen in de consumptie van fytoplankton in mariene oecosystemen (Paffenhöfer, 1971; Poulet, 1977; Stearns, 1987).

De grazingactiviteit van adulte copepoden en Balanus nauplii (uitgedrukt in volume) is constant gehouden voor de berekening van de grazing van het totale zooplankton.

voor de mond liggen de betreffende ingesloten in geval A
 later (tabel 1) met $12.5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ dan voor de mond.
 Het een maximum van $10.5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in juni. Minimum en
 maximum schatting verschillen hier dus $3.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

2.5.6)

Berekening 2 levert een verhoging van de opbrengst op in
 alle maanden, behalve in juni, de maand met maximale
 graatproductiviteit ($10.5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Op jaarbasis is
 het verschil tussen minimum ($11.0 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) en
 maximum ($12.5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) dus $1.5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ meer dan in
 berekening A (tabel 2.5.6). Volledig caschetieve graat
 (berekening C) levert op jaarbasis een toename van 18.0
 tot $22.5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ met een maximum van $12.5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in juni (tabel 2.5.6).

2.6. DISCUSSIE

Een aantal auteurs hebben de graat van juveniele
 opgevoeden een belangrijke rol aan spelen in de
 ontwikkeling van fytoplankton in mariene ecosystemen
 (Luttenhans, 1971; Gieseler, 1977; Gieseler, 1987).
 De graatproductiviteit van opgevoeden en gras
 heeft (afhankelijk van volume) is constant gedurende voor
 de berekening van de graat van het lokale fytoplankton.

Bijgevolg representeert het verschil tussen minimum en maximum (verkregen in berekening A en berekening C , waar met een voedselbron met homogene koolstofinhoud is gerekend), een schatting van de maximaal mogelijke bijdrage van juveniele copepoden tot de grazingactiviteit van het totale zooplankton.

Alhoewel vrij extreme veronderstellingen zijn aangehouden voor de berekening van de grazingactiviteit van de juveniele copepoden, bedraagt dit verschil voor de kom van de Oosterschelde slechts 25 %, en, voor de mond 37 %. Het incalculeren van grootte-selectiviteit veroorzaakt een bijkomend verschil dat ongeveer even groot is : 20 en 17 % respectievelijk in kom en mond.

Deze evaluatie geeft dus aan dat in de Oosterschelde de kwantificering van de selectiviteit van grazing, zowel van adulte copepoden en Balanus nauplii als van juveniele copepoden, even belangrijk is voor het correct inschatten van de koolstofconsumptie door zooplankton als de meting van de grazingactiviteit van de juvenielen in volume.

Het relatief geringe belang van de grazingactiviteit van de juveniele copepoden, (in volume) kan verklaard worden door de populatiesamenstelling van de dominante soorten.

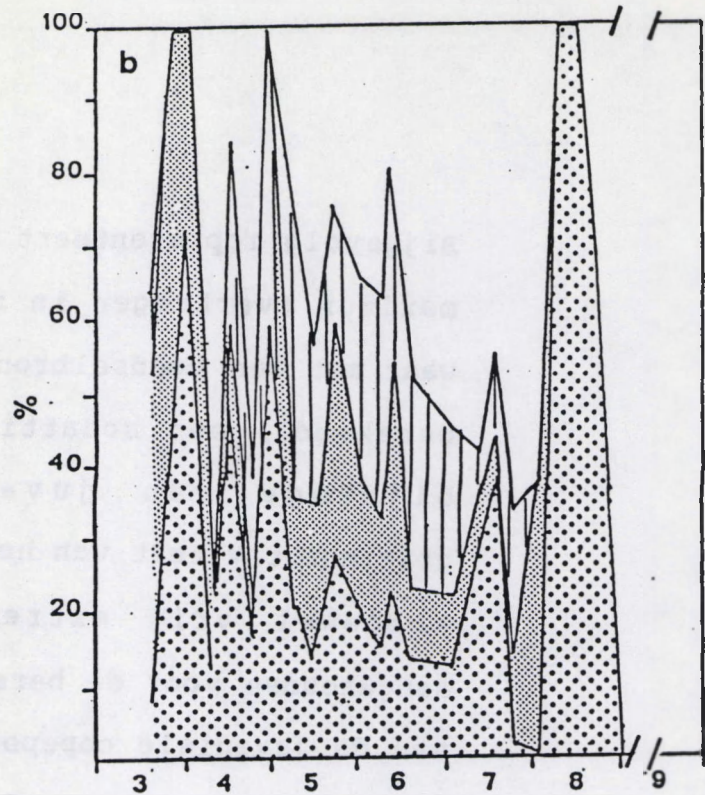
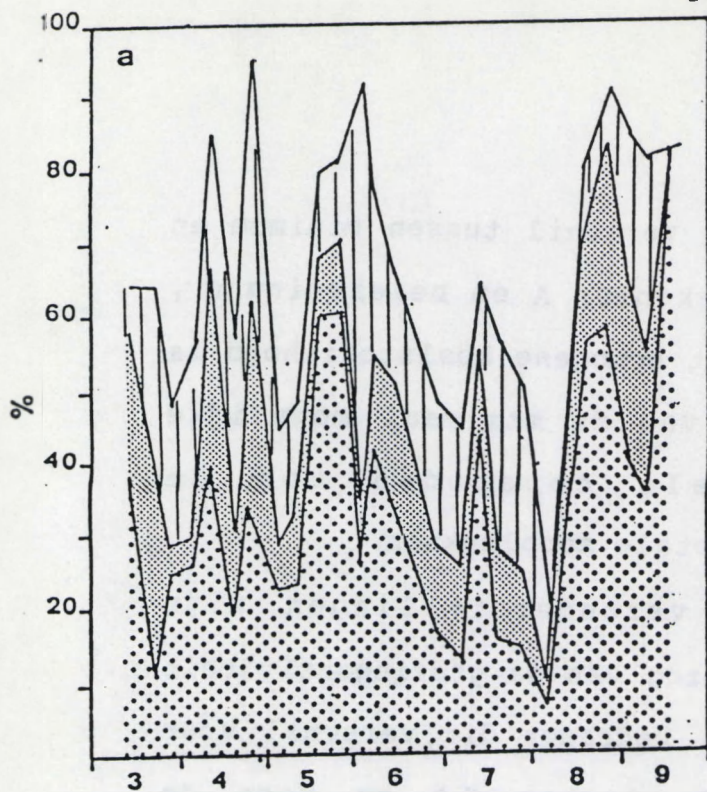


Fig. 5.6. Seizoensverloop van de procentuele bijdragen van de verschillende ontwikkelingsstadia tot de totale biomassa van a) *Acartia* en b) *T. longicornis* in de kom. [dotted]: nauplii; [cross-hatched]: kleine copepodieten; [vertical lines]: grote copepodieten; [white]: adulten.

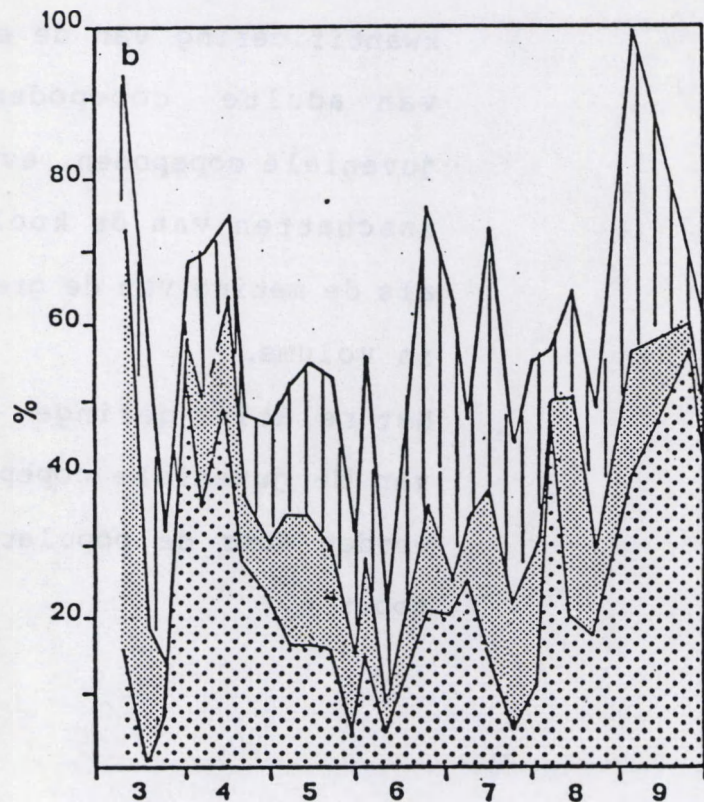
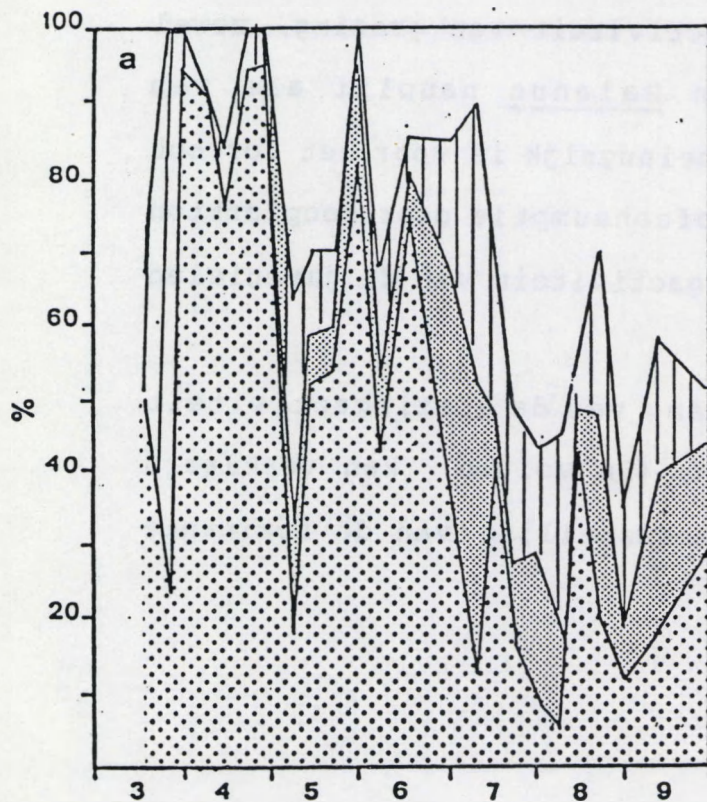


Fig. 5.7. Seizoensverloop van de procentuele bijdragen van verschillende ontwikkelingsstadia tot de totale biomassa van a) *Acartia* en b) *T. longicornis* in de mond. [dotted]: nauplii; [cross-hatched]: kleine copepodieten; [vertical lines]: grote copepodieten; [white]: adulten.

In fig. 5.6 - 5.7 wordt het seizoensverloop getoond van de procentuele bijdrage van de verschillende ontwikkelingstadia aan de totale biomassa van de Acartia en T.longicornis populaties. Adulten en nauplii vormen samen steeds het hoofdaandeel van de biomassa. Kleine en grote copepodieten zijn slechts belangrijk gedurende relatief korte perioden. Vergelijk met fig 2.3 laat zien dat de adulten overwegen tijdens de bloomperioden van de betrokken populatie. In alle gevallen bestaat een positieve correlatie tussen de biomassa van de adulten en de biomassa van de totale populatie (Spearman rang correlatie, $p < 0.001$).

Doordat adulte copepoden en Balanus nauplii in de mond over het algemeen een lager percentage van de totale zooplanktonbiomassa uitmaken kan de grazing van de juveniele stadia hier tot een wat ruimere speling op de totale grazingactiviteit leiden dan in de kom (37 t.o.v. 25 %).

In de kom, waar Acartia en Balanus nauplii overwegen, wordt bij het incalculeren van grootte-selectiviteit niet alleen door de nauplii en de kleine copepodieten, maar ook door de adulte Acartia's en de Balanus nauplii in aanzienlijke mate op de $< 20 \mu\text{m}$ fractie gegraasd. Doordat de gemiddelde koolstof inhoud van deze fractie aanzienlijk hoger is dan de gemiddelde koolstofinhoud

in fig. 5.5 - 5.7 wordt het verloop van de
van de puberteit aflopende van de veranderingen
ontwikkelingsstadia van de corale bloemen van de
Acropora en Pocillopora populi. Volgens de huidige
vormen wordt steeds het ontwikkelingsstadium van de bloemen
kleine en grote coepoliteiten zijn afgeleid (fig. 5.5)
gedurende relatief korte periodes. Volgens fig. 5.5
is niet duidelijk dat de afwijkingen overal zijn
bloempertodes van de betrokken populi. In alle
gevallen bestaat een positieve correlatie tussen de
bloemen van de afwijking en de bloemen van de corale
populatie (fig. 5.5) (correlatie, $r = 0.99$).
Daarom wordt aangenomen dat de afwijkingen in de vorm
over het algemeen een lager percentage van de corale
coepoliteiten bloemen afmaken dan de groei van de
juvenile stadia. Het is een wat ruigere afwijking op de
corale groeiactiviteit. Het is de kor (fig. 5.5).

5.5.2) In de kor, waar Acropora en Pocillopora overwogen,
wordt bij het ontwikkelen van grotere coepoliteiten
niet alleen door de afwijking en de kleine coepoliteiten
met ook door de afwijking Acropora en de Pocillopora afgeleid.
In vergelijking met de kor op de 10 m diepte bestaat
hoofdzakelijk uit juvenile stadia. Het is de kor (fig. 5.5)
aan te zien dat de juvenile stadia hoofdzakelijk bestaan uit

berekend voor het totale fytoplankton (fig. 5.6) veroorzaakt deze selectiviteit een aanzienlijke verhoging van de ingestie berekend in koolstof.

In de mond waar T.longicornis domineert, is deze verhoging minder sterk. Vanwege een uitgesproken selectie voor grotere partikels kan de berekende koolstofingestie in sommige gevallen, bv. in de maand juni, lager uitvallen dan wanneer geen grootte-selectiviteit in rekening wordt gebracht.

Het aangegeven belang van grootte-selectiviteit voor de koolstofingestie is, in onze berekeningen, een gevolg van de toepassing van de formules van Eppley (1974). Het is mogelijk dat in natuurlijke omstandigheden de specifieke koolstofinhoud van de verschillende algensoorten in aanzienlijke mate afwijkt van deze formules, die op cultures zijn gebaseerd (Ahlgren, 1983). Daling van de specifieke koolstofinhoud met grootte wordt echter door meerdere bepalingen bevestigd (Strathmann, 1966; Mullin et al, 1966; Paffenhöfer, 1976; Paffenhöfer & Knowles, 1978) zodat de aangegeven trend als realistisch mag worden beschouwd.

Gezien de aangetoonde selectiviteit voor fytoplankton en de literatuuraanwijzingen in dit verband, is de berekening van totaal aselectieve grazing een volledig theoretische oefening. De hoge koolstofingesties die

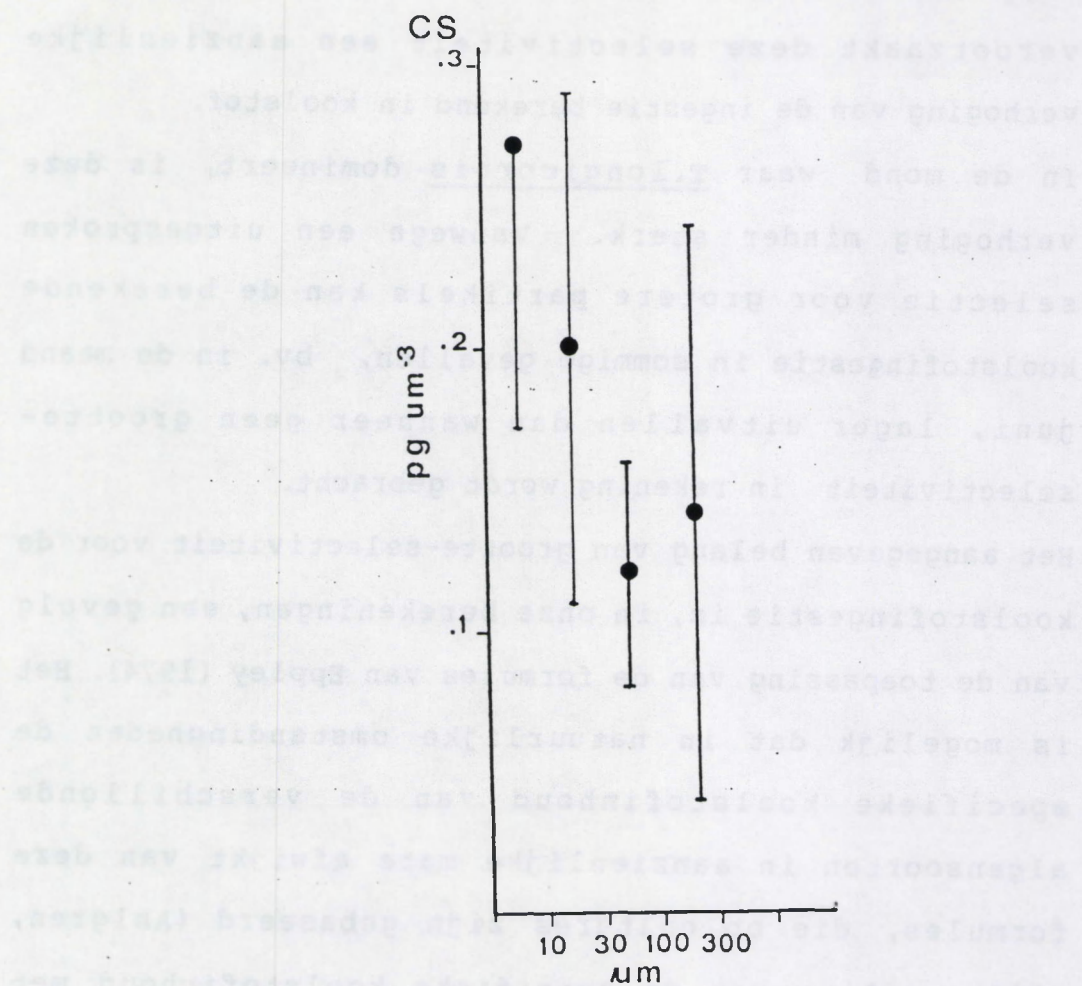


Fig. 5.8 Gemiddelde koolstofinhoud van seston (CS) in de mond van de Oosterschelde gemeten in de fracties: 0-10;10-30;30-100 en 100-300 μm . Vertikale lijnen geven standaarddeviaties tussen 10 metingen gespreid over het jaar.
Data H.Haas (D.G.W., Rijkswaterstaat).

worden verkregen, geven echter wel aan dat ook een beperkte ingestie van detritus, bv. in het geval van Acartia, de koolstofingestie aanzienlijk kan beïnvloeden. Hierbij komt dat de berekende koolstofinhoud van het seston in de 3-100 μm range waarschijnlijk onderschat is. De waarneming dat in de Oosterscheldekom gemiddeld 28 % van de POC zich in de $< 3\mu\text{m}$ fractie bevindt, maakt de noodzakelijkerwijze gemaakte veronderstelling, dat boven de 3 μm de koolstofinhoud van het seston homogeen is, inderdaad onwaarschijnlijk. Mullin (1965) geeft aan dat de fractie 1-10 μm 58 % van het POC gemeten in de 1-500 μm range van natuurlijke sestonmonsters bevat.

In de St. Lawrence rivier (Canada) meten Poulet et al (1977) meer dan 50 % van de particulaire componenten (koolstof, stikstof, proteïnen, carbodrydraten, lipiden, chlorophyl) uit de 0.8-202 μm range in de fractie $< 15 \mu\text{m}$. In de Loosdrechtse plassen (Nederland) wordt, gemiddeld over de jaren '81-'85, 88% van de totale POC (inclusief zooplankton) in de $< 33 \mu\text{m}$ fractie waargenomen (Gulati, pers. med.). Ook uit gefractioneerde metingen uitgevoerd op sestonmonsters uit de mond van de Oosterschelde blijkt dat, tot 300 μm , de gemiddelde koolstofinhoud afneemt met de grootte (fig. 5.8; data H. Haas, D.G.W., Rijkswaterstaat).

worden verkregen, geven echter wel aan dat een
 beperkte ingesluis van deeltjes, bij het geval van
fractie, de koolstofingehalte aanzienlijk kan
 beïnvloeden. Hierbij komt het de bekende
 koolstofgehalte van het steen in de 2-100 mg range
 waarschijnlijk overeen te komen. De waarden die in de
 Oosterschelde zijn gemiddeld 1,5 van de POC zijn in de
 1-10 mg range te vinden, maar de noordelijke
 gebieden veronderstellen, dat boven de 3 mg de
 koolstofgehalte van het steen homogene is, inderdaad
 onverschillig. Mulla (1982) heeft aan de fractie
 1-10 mg 28 van het POC gemeten in de 1-100 mg range
 van natuurlijke sedimenten te zien.
 In de St. Lawrence (rivier Canada) heeft Fowler et al
 (1977) meer dan 50 van de particuliere componenten
 (koolstof, stikstof, fosfor, carboxylaten, lipiden,
 chlorophyl) uit de 2-100 mg range in de fractie 1-10
 mg in de Noordelijke Zee zijn onderscheiden, welke
 gemiddeld over de jaren '81-'85, 28 van de totale POC
 (fractie koolstof) in de 1-10 mg fractie
 waargenomen (Mulla, pers. med.). Dit
 fractioneerde resten zijn ook op sedimenten
 uit de mond van de Oosterschelde blijkt dat, tot 100
 mg, de gemiddelde koolstofgehalte afneemt met de grootte
 (fig. 2.5) (Mulla, D.G.W., Rijksuniversiteit).

Gezien de dominantie van fytoplankton in de $> 20 \mu\text{m}$ range in de Oosterschelde, is het waarschijnlijk dat bij detritivore voeding eerder kleiner seston wordt geïngesteerd, met een hogere koolstofinhoud dan het gemiddelde berekend voor de 3-100 μm range.

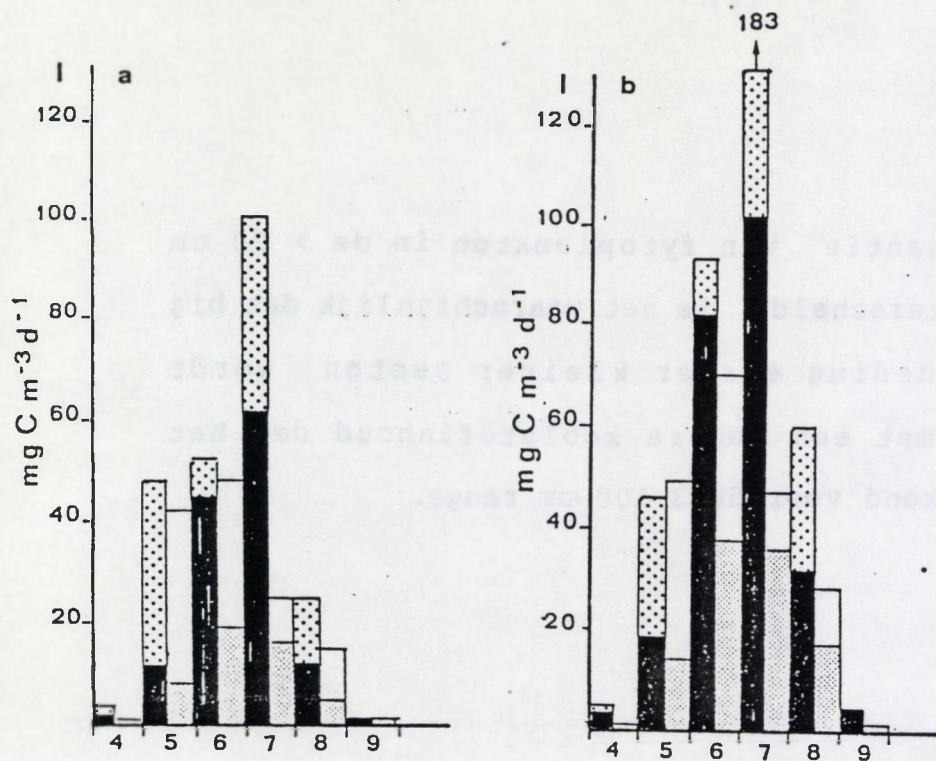


Fig. 6.1

Seizoensverloop (op maand-
gemiddelde basis) van
a) de minimum en
b) de maximum grazingactiviteit
(I) van het totale zooplankton.

$\blacksquare$: kom $\begin{cases} >20 \mu\text{m S.E.D.} \\ <20 \mu\text{m S.E.D.} \end{cases}$
 $\square$: mond $\begin{cases} >20 \mu\text{m S.E.D.} \\ <20 \mu\text{m S.E.D.} \end{cases}$

Berekening B. Zie 6.1 in tekst.

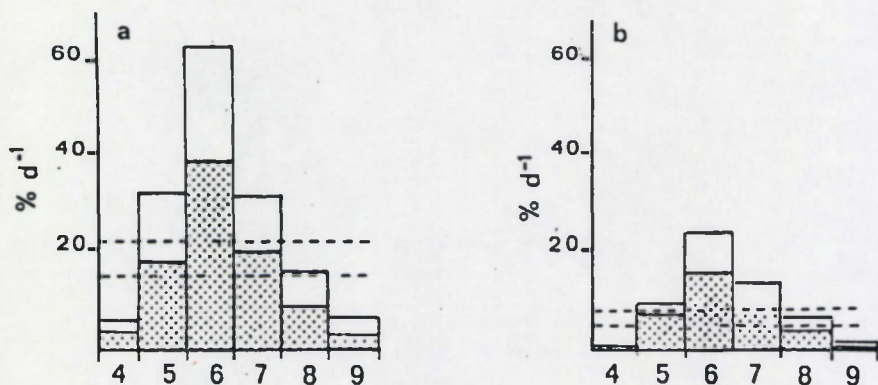


Fig. 6.2

Seizoensverloop van de mini-
mum (gearseerd) en maximum
(blanko) grazingactiviteit
van het totale zooplankton
als percent van de standing
stock aan fytoplankton d^{-1} .

a) kom; b) mond.

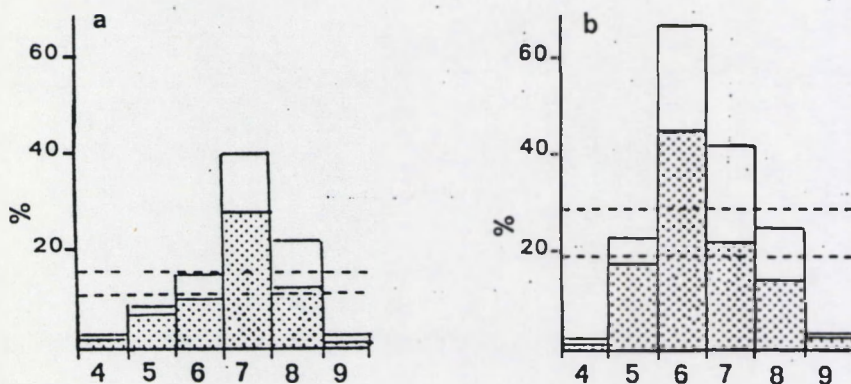


Fig. 6.3

Seizoensverloop van de mini-
mum (gearseerd) en de maximum
(blanko) grazingactiviteit
van het totale zooplankton
als percent van de primaire
productie.

a) kom; b) mond.

Primaire productie dat van
Vegter en De Visscher (kom)
en Wetsteyn et al. (mond).

6. IMPACT VAN ZOOPLANKTON GRAZING OP HET FYTOPLANKTON EN HET SESTON

6.1. INLEIDING

Op basis van het voorgaande worden de resultaten van berekening B (volledige selectiviteit voor fytoplankton, met grootte-selectiviteit) gebruikt om de grazing van het zooplankton te integreren in de Oosterschelde-koolstofcyclus.

6.2. RESULTATEN

Fig. 6.1. toont het seizoensverloop van minimum- en maximum grazing in kom en mond, opgesplitst in grazing op $< 20 \mu\text{m}$ en op $> 20 \mu\text{m}$ S.E.D.

Figs. 6.2- 6.3 tonen het seizoensverloop van deze grazingactiviteit, uitgedrukt als percent van de standing stock aan fytoplankton en van de primaire productie. Jaargemiddelde waarden zijn weergegeven in stippellijnen en samengevat in tabel 6.1.

In de kom wordt, op jaarbasis, 14 tot 21 % d^{-1} van de standing stock aan fytoplankton gegraasd, met een maximum in juni (60% d^{-1}).

In de mond blijft de graasdruk beperkt tot 6 tot 8 % van de standing stock aan fytoplankton. Een maximale graasdruk van 28 % d^{-1} wordt eveneens in juni berekend.

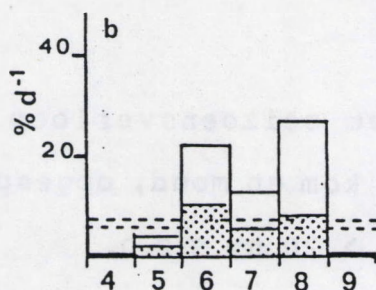
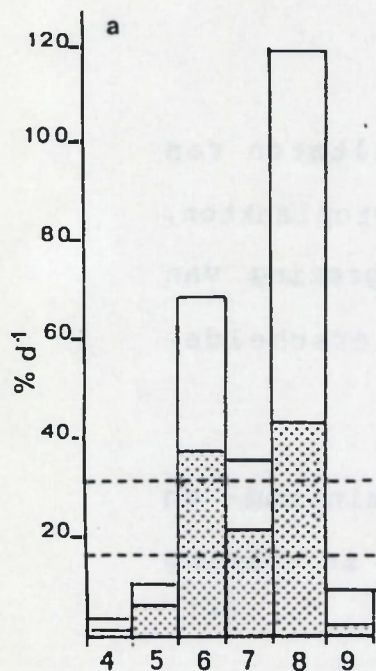


Fig. 6.4

Seizoensverloop van de minimum (gearsed) en maximum (blanko) grazingactiviteit van het totale zooplankton als percent van de standing stock aan fytoplankton

< 20 µm S.E.D..

a)kom; b)mond.

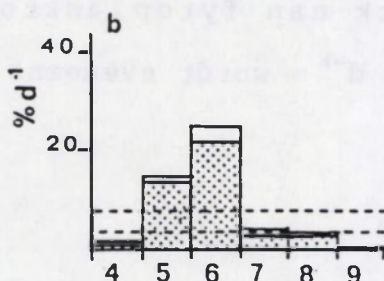
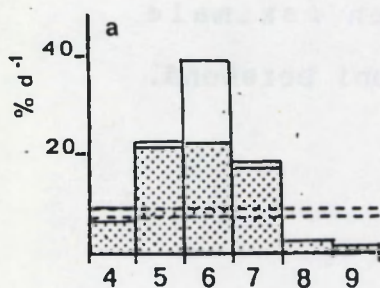


Fig. 6.5

Seizoensverloop van de minimum (gearsed) en maximum (blanko) grazingactiviteit van het totale zooplankton als percent van de standing stock aan fytoplankton

> 20 µm S.E.D..

a)kom; b)mond.

De zooplankton grazing vertegenwoordigt in de kom op jaarbasis 11 tot 16 % van de primaire productie. Maxima van 40 % worden in de kom in de maand juli gemeten. In juni, waar een maximale druk op de standing stock wordt berekend, bedraagt de grazing maximaal 16 % van de primaire productie. In de mond valt de maximale consumptie van de primaire productie (67 %) samen met een maximale graasdruk op de standing stock in de maand juni. Op jaarbasis bedraagt de grazing er 19 tot 29 % van de primaire productie.

Fig. 6.4 - 6.5 tonen de verdeling van de grazingdruk over de verschillende fracties van het fytoplankton. Op beide lokaties is de graasdruk op de $> 20 \mu\text{m}$ fractie maximaal in juni, terwijl in juni en augustus de hoogste graasdruk op de $< 20 \mu\text{m}$ fractie wordt berekend. In de mond bedraagt deze druk respectievelijk 23 en 28 % d^{-1} , in de kom loopt deze op tot 68 tot 120 % d^{-1} .

Uitgedrukt als percent van de standing stock aan seston (berekend als 72 % van de POC concentratie) vertegenwoordigt de zooplankton grazing op jaarbasis 2 tot 4 % d^{-1} in de kom en < 1 % d^{-1} in de mond.

TABEL 6.1.

Minimum en maximum ingestie (I) van het totale zooplankton in de kom en de mond van de Oosterschelde, gerelateerd aan een aantal ecologische parameters. I is berekend op basis van volledige selectiviteit voor fytoplankton, met grootte-selectie. Data voor de primaire productie zijn afkomstig van Vegter & De Visscher (DIHO) (kom) en Wetsteyn et al. (D.G.W., Rijkswaterstaat) (mond). Alle data op jaarbasis.

	KOM		MOND	
	MIN.	MAX.	MIN.	MAX.
I (mg C m ⁻³ d ⁻¹)	19.3	28.0	11.0	16.9
% d ⁻¹ fyto tot	14.0	21.0	5.5	8.3
% d ⁻¹ fyto < 20 µm	17.0	31.1	3.9	8.2
% d ⁻¹ fyto > 20 µm	7.2	7.8	3.7	8.0
% primaire prod.	10.8	16.2	18.9	29.1
% d ⁻¹ seston totaal	2.4	3.5	.6	.7

6.3. DISCUSSIE

In relatie tot de standing stock aan fytoplankton en tot de primaire productie, vertegenwoordigen de verkregen resultaten een schatting van de (maximum) potentiële graasdruk, vermits in berekening B wordt uitgegaan van een niet bewezen volledige selectiviteit voor fytoplankton. Anderzijds dient bedacht te worden dat vanwege de benadering gekozen bij de verschillende stappen in de berekening van de grazingactiviteit (incalculeren van negatieve ingestiewaarden, voorzichtige inschatting van dag- nachtritmen, volledig verwaarlozen van grazingactiviteit in oktober - maart)) deze waarschijnlijk eerder onder- dan overschat is.

De verkregen globale percentages (voor beide lokaties) van 14 tot 21 % d⁻¹ van de standing stock aan fytoplankton en 11 tot 29 % van de primaire productie, zijn in overeenstemming met literatuurdata voor vergelijkbare gebieden, verkregen met diverse methoden.

Chervin et al (1981) berekenen uit concentratieverschillen in chlorophyl gemeten tussen controle- en grazingflessen dat in de monding van de Hudson rivier (USA) van maart tot juli .26 tot 33% d⁻¹ van de fytoplankton standing stock en 1 tot 25 % van de primaire productie (gemiddeld 12 %) wordt gegraasd door zooplankton.

In een eerdere studie was de zooplankton-grazingactiviteit in dit gebied op maximaal 26 % van de primaire productie berekend (Malone & Chervin, 1979).

Dagg & Turner (1982) berekenen dat in de New York Bight (USA) de grazing door calanoïde copepoden op jaarbasis 50 % van de primaire productie bedraagt.

Stearns et al (1987) rapporteren, op basis van de gut fluorescence methode, voor het Newport River estuarium (USA) een grazing door de copepodengemeenschap (exclusief nauplii) die 20 % van de dagelijkse primaire productie bedraagt.

Joiris et al (1980) meten, met de C-14 methode, een consumptie van 40 % van de primaire productie door zooplankton voor de Belgische kust, tegenover 100 % in de Centrale Noordzee. Zij stellen, mede op basis van een literatuuroverzicht, dat een geringe consumptie van de primaire productie door zooplankton karakteristiek is voor kustsystemen, in tegenstelling tot open oceanische systemen.

Voor wat betreft de Centrale Noordzee wordt de grazing door calanoïde copepoden, gemeten met de gut-fluorescence methode in de maanden mei, juli en september echter slechts op 1 tot 8 % d⁻¹ van de fytoplankton standing stock, en 3 tot 14 % van de primaire productie geschat (Baars & Fransz, 1982). Uit respiratiemetingen berekenen

in een andere richting was de koppeling van
 grondgebruik met de productie van landbouw-
 producten (Klein, 1971).
 De eerste (1961) versie van de New York School
 (USA) de stelling dat landbouwproducten op basis
 van de primair productieve bestanden.
 De tweede (1967) versie, op basis van de
 secundaire bestanden, voor het New York School
 (USA) een stelling dat de koppeling van landbouw-
 producten met de 30 % van de Amerikaanse
 productie bestanden.
 De derde (1968) versie, met de 2-11 bestanden, een
 koppeling van 10 % van de Amerikaanse productie door
 de Amerikaanse landbouw, tegenover 100 % in
 de Amerikaanse landbouw, 2 % van de Amerikaanse
 landbouwproducten, dat een koppeling van de
 Amerikaanse productie met de Amerikaanse landbouw
 voor de Amerikaanse landbouw, in tegenstelling tot
 voor de Amerikaanse landbouw.
 Voor het eerste de Amerikaanse landbouw wordt de
 door de Amerikaanse landbouw, met de 2-11 bestanden
 methode in de Amerikaanse landbouw, juli en september
 stelling op 1 tot 2 % van de Amerikaanse landbouw
 stelling, en 3 tot 10 % van de Amerikaanse landbouw
 (Klein, 1968). Dit verspreiden de Amerikaanse

zij dat het totale zooplankton in dit gebied in de zomer maximaal 35 tot 50 % van de primaire productie graast.

De voor de Oosterschelde berekende ingesties door zooplankton vertegenwoordigen in de kom een hogere potentiële graasdruk ten opzichte van de standing stock aan fytoplankton dan in de mond. Ten opzichte van de primaire productie is de verhouding andersom. Deze verhoudingen worden verkregen doordat enerzijds de grazingactiviteit van het zooplankton iets hoger is in de kom en anderzijds de totale fytoplanktonconcentraties er over het algemeen iets lager zijn (tabel 6.1; fig. 6.6a). Alhoewel de primaire productie in de mond per vierkante meter uitgedrukt, hoger is dan in de kom, is deze, omgerekend per volume eenheid systematisch lager vanwege de grotere gemiddelde diepte (+/- 12 in de mond tegenover +/- 4.5 m in de kom) (Wetsteyn et al, 1985; Bakker et al, 1986).

Uit tabellen 2.1 en 2.2 blijkt dat de zooplanktonconcentraties in de monding ongeveer gelijk zijn aan die van de kom, en de fytoplankton concentraties iets hoger, zodat de verschillen geïllustreerd voor 1983 als systematisch mogen beschouwd worden.

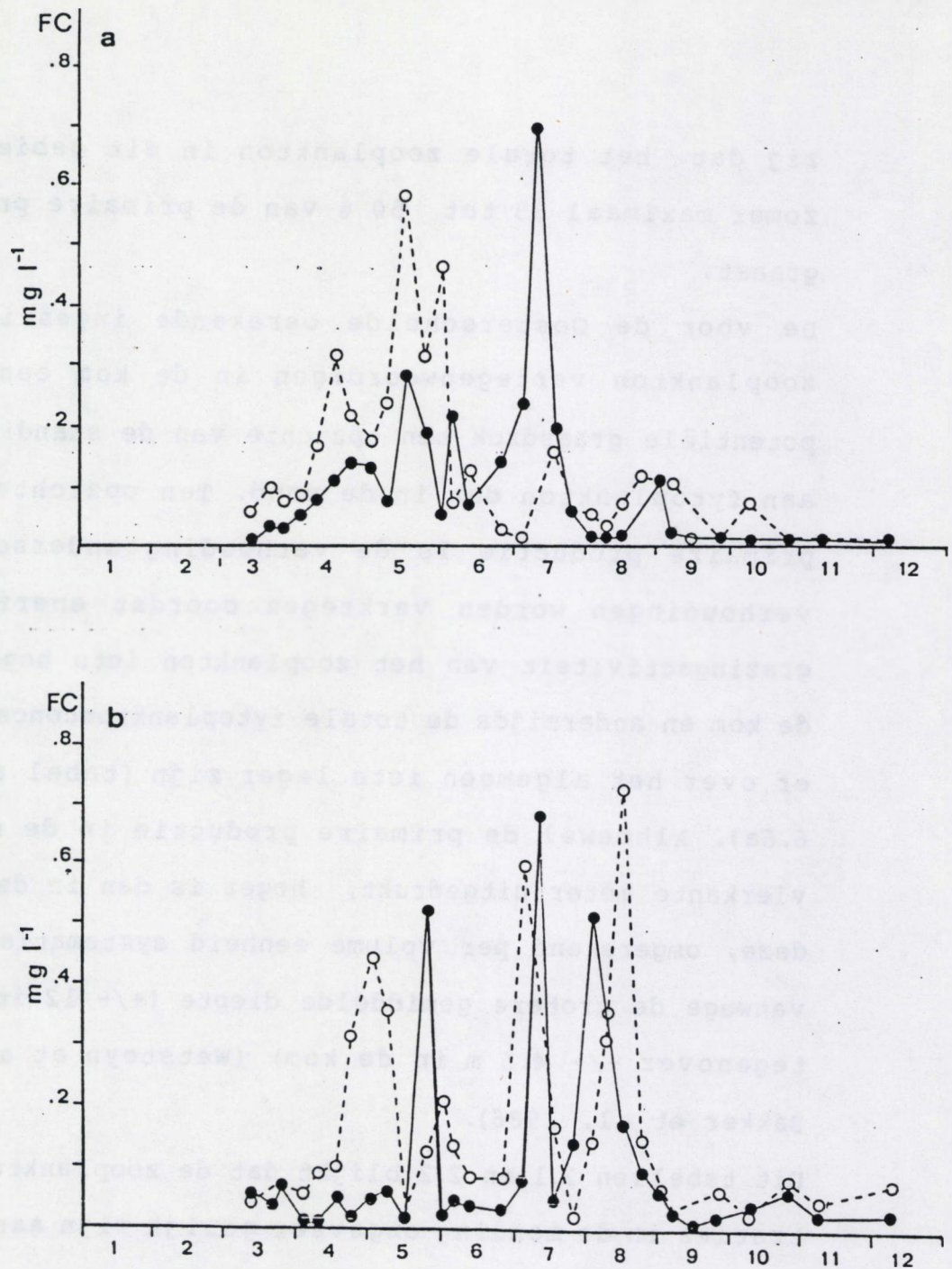


Fig. 6.6 Seizoensverloop van de concentratie aan fytoplankton-koolstof (FC)
 a) fractie < 20 μm S.E.D. ; b) fractie > 20 μm S.E.D.

Uit fig. 6.1 en 6.4 - 6.5 en tabel 6.1, blijkt dat de verdeling van de grazingdruk over de verschillende grootte-fracties aanzienlijk verschilt tussen kom en mond. Door de dominantie van Acartia en Balanus nauplii wordt in de kom meer op partikels $< 20 \mu\text{m}$ ge graasd dan in de mond, waar T. longicornis de belangrijkste grazer is.

In combinatie met een meestal lagere concentratie aan fytoplankton, zowel in de < 20 als in de $> 20 \mu\text{m}$ S.E.D. range (fig. 6.6a,b), resulteert dit in een hogere potentiële graasdruk op kleine fytoplankton soorten in de kom dan in de mond.

De grazingactiviteit op de fractie $< 20 \mu\text{m}$ in de kom is vooral uitgesproken in de periode juni - juli. In juli en augustus wordt ook op de fractie $> 20 \mu\text{m}$ sterker ge graasd in de kom dan in de mond. (Fig. 6.1). In juni gaat deze sterke grazingactiviteit gepaard met een beginnende opbloei van fytoplanktonsoorten $< 20 \mu\text{m}$, die niet optreedt in de mond.

Dit suggereert dat de waargenomen grazingactiviteit niet in de eerste plaats op het fytoplankton aangrijpt (detritivore voeding van Acartia en Balanus ?) of wel dat er een koppeling bestaat tussen deze grazingactiviteit en de productiviteit van het fytoplankton $< 20 \mu\text{m}$.

Uit figuur 6.1 en 6.2 - 6.3 en tabel 6.1 blijkt dat de
verdeling van de grondwaterstand over de verschillende
profiellocaties aanzienlijk verschillend is. Het
hoogste waterpeil wordt bereikt op de locatie van de
voeding van de grondwaterstand op de locatie van de
in de mond, waar T. longirostris de belangrijkste grazer

is. In combinatie met een meestal lagere concentratie aan
typhloplankton, zowel in de 0-10 als in de 10-20 cm
range (tabel 6.2a,b), resulteert dit in een hogere
potentiële graze druk op kleine typhloplankton soorten in
de 0-10 cm in de mond.

De grazeactiviteit op de locatie < 10 cm in de mond is
vooral uitgesproken in de periode juni - juli. In juli
en augustus wordt ook op de locatie < 10 cm sterker
gegrast in de 10-20 cm in de mond (fig. 6.1). In juni
gaat deze sterke grazeactiviteit gepaard met een begin-
nende opbouw van typhloplanktonsoorten < 10 cm, die hier
concentreert in de mond.

Dit suggereert dat de waargenomen grazeactiviteit
hier in de eerste plaats op het typhloplankton aanwijst
dat de voeding van Acetia en Halimnys is of was.
Het is een koppeling tussen de grazeactiviteit van het
typhloplankton < 10 cm.

In dit verband is het vermeldenswaard dat in recent limnologisch onderzoek is aangetoond dat de structuur van de zooplanktongemeenschap een invloed kan hebben op de reactie van de fytoplanktongemeenschap op grazing.

Berquist et al (1985) stelden in enclosure experimenten vast dat de groei van fytoplanktonsoorten $< 20 \mu\text{m}$ door verhoogde concentraties van kleine herbivore zooplanktonsoorten (Bosmina longirostris, rotiferen en kleine copepoden) verhoogd wordt, terwijl de groei van grotere fytoplanktonsoorten daalt. In aanwezigheid van grotere herbivore soorten (Daphnia pulex en Diaptomus oregonensis) is de respons omgekeerd.

Elser et al (1986) hebben een vergelijkende studie gemaakt van gefractioneerde chlorophyl concentraties, C-14 opname en fosfatase activiteit (als indicator voor fosforlimitatie) in drie meren met een vergelijkbaar nutriëntenregime maar verschillende zooplankton gemeenschappen. Zij melden dat een verhoging van de zooplankton biomassa leidt tot een vermindering van de nutriëntlimitatie van het fytoplankton $< 20 \mu\text{m}$. In het meer met de hoogste biomassa aan herbivore zooplankton beschrijven zij een sterke groei van het nannoplankton die in stand gehouden wordt door grazing- gekoppelde regengeneratie van nutriënten.

In dit verband is het vermeldenswaard dat in recent
limnoloogisch onderzoek is aangetoond dat de activiteit
van de zoogdierengemeenschap een invloed kan hebben op
de reactie van de fytoplanktengemeenschap op granaal.

Reynolds et al. (1982) stelden in ecologische experimenten
vast dat de groei van fytoplanktonsoorten < 20 µm door
verhoogde concentraties van kleine herbivore
zoogdierensoorten (*Scaphocercus longirostris*) vertraagd en
kleine concentraties verhoogd worden terwijl de groei van
grotere fytoplanktonsoorten daalt. In aanvulling op
grotere herbivore soorten (*Daphnia pulex* en *Bosmina*
longirostris) is de respons omgekeerd.

Elser et al. (1986) hebben een vergelijkende studie
gemaakt van colonicolonneerde chitrofyti concentraties,
C-14 opname en totale activiteit (als indicator voor
totaliteit) in drie meren met een vergelijkbaar
nutrientregime maar verschillende zoogdier
gemeenschappen. Zij melken dat een verhoging van de
zoogdier biomassa leidt tot een vermindering van de
nutrientconcentratie van het fytoplankton < 20 µm. In het
meer met de hoogste biomassa aan herbivore zoogdieren
beschrijven zij een sterke groei van het nanoplankton
die in staat gehouden wordt door granaal-gevoelige
voedselketen van nutteloos.

Ook in de New York Bight vinden Malone & Chervin 1979) dat blooms van nannoplankton in sterkere mate opgenomen worden in de pelagische voedselketen dan blooms van netplankton.

Elser et al (1986) benadrukken de complexiteit van de interacties tussen fytoplankton, nutriëntlimitatie en -opname en grazing door zooplankton, en het belang van grootte-afhankelijkheid in al deze processen bij studies omtrent fytoplankton grootte-distributie en productiviteit.

De in de Oosterschelde optredende verschillen in zooplankton samenstelling en grazingactiviteit tussen kom en mond bieden een mogelijkheid om binnen eenzelfde biotoop onderzoek aan deze problematiek te verrichten.

Gezien de verwachte veranderingen t.g.v. de stormvloedkering en de kompartimenteringsdammen zich precies op het vlak van veranderingen in detritusconcentraties, grootte-distributies van het fytoplankton en vermindering van de nutriëntentoevoer zullen manifesteren, lijkt het alleszins aan te bevelen het fractioneringsaspect, niet alleen voor zooplankton grazing maar ook voor andere processen, in te bouwen in het Oosterschelde simulatiemodel en het toekomstige onderzoek.

BIJLAGE I

Praktisch-methodologische aspecten van de toepassing van de tellingsmethode (Fuller & Clarcke, 1936) voor zooplankton-grazingmetingen in de Oosterschelde.

"Many of the difficulties and inaccuracies can be attributed to failure to realise that, while the measurement of particle size with a Coulter counter is apparently a simple procedure, it actually requires great skill"

Sheldon et al, 1969.

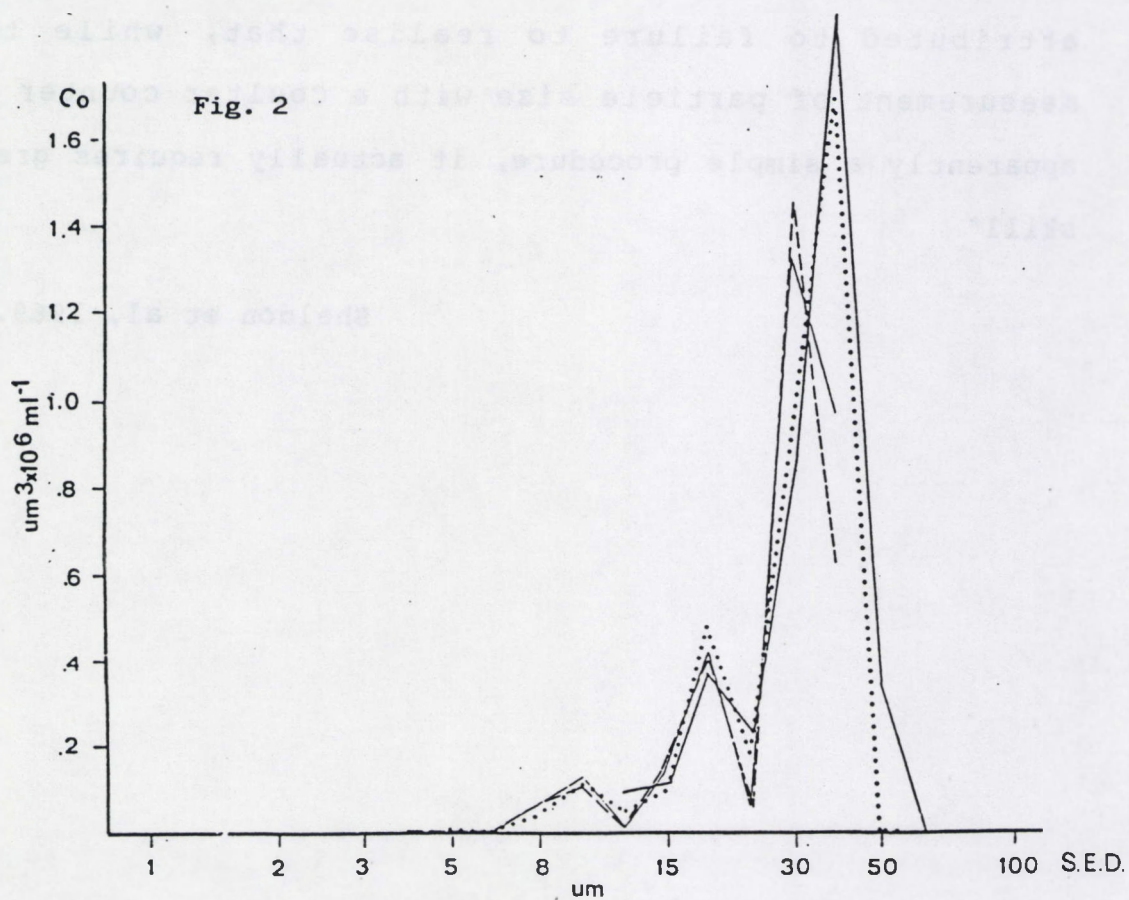
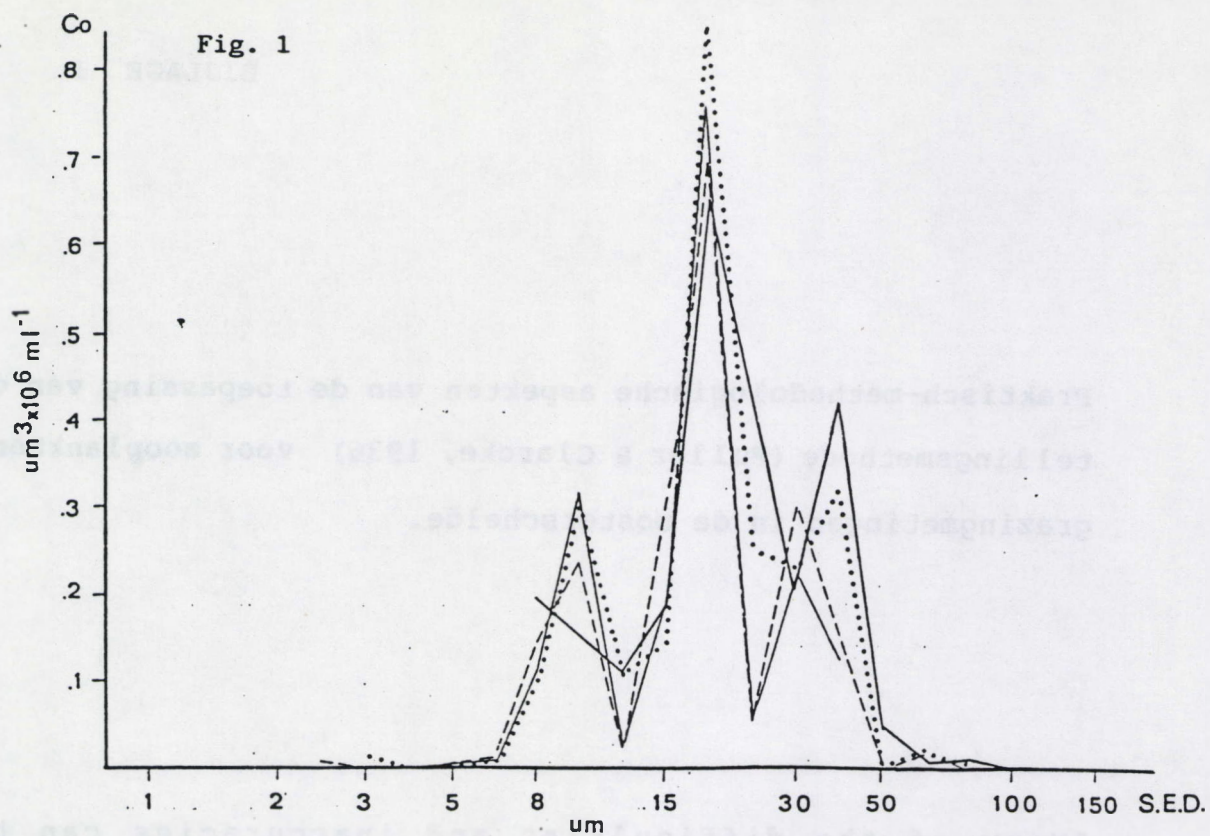


Fig. 1-2 Distributie van ijkpartikels met S.E.D. van 9.90, 19.50 en 38.80 μm gemeten met meetbuizen: — :100; — — :200;:280 en — · — :560 μm

A. MEETOPZET VOOR ANALYSE VAN OOSTERSCHELDESESTON

Het seston dat in de Oosterschelde als potentieel voedsel voor het mesozooplankton moet worden beschouwd, beslaat, wat betreft afmetingen, een brede range :

+/- 1 - 100 μm S.E.D. Omdat in natuurlijk seston de partikelconcentratie, uitgedrukt in aantallen, daalt met toenemende partikelgrootte, moet, om representatieve tellingen te verkrijgen, het geanalyseerde volume worden opgevoerd naargelang de maximale grootte van de partikels die men wil tellen (Sheldon et al, 1972; Vanderploeg, 1981).

Het meetbereik van een Coulterbuis is beperkt tussen 2 en 40 % van de diameter van de opening. Voor analyse van het Oosterscheldeseston dienden bijgevolg meerdere buizen te worden gecombineerd. In wat volgt worden een aantal representatieve resultaten gegeven van een reeks metingen waarin de optimale combinatie van meetbuizen en telvolumes werd uitgetest.

Fig. 1 - 2 geven de telling van een mengsel van ijk-partikels (polystyreen bolletjes) met 3 verschillende S.E.D. : 9.90; 19.50 en 38.80 μm . Uit deze figuren blijkt dat de 100 en de 200 μm buis de piek van de 38.80 μm partikels een kanaal te laag detecteren. Anderzijds mist de 560 μm buis een deel van de 9.90 μm partikels (fig. 1).

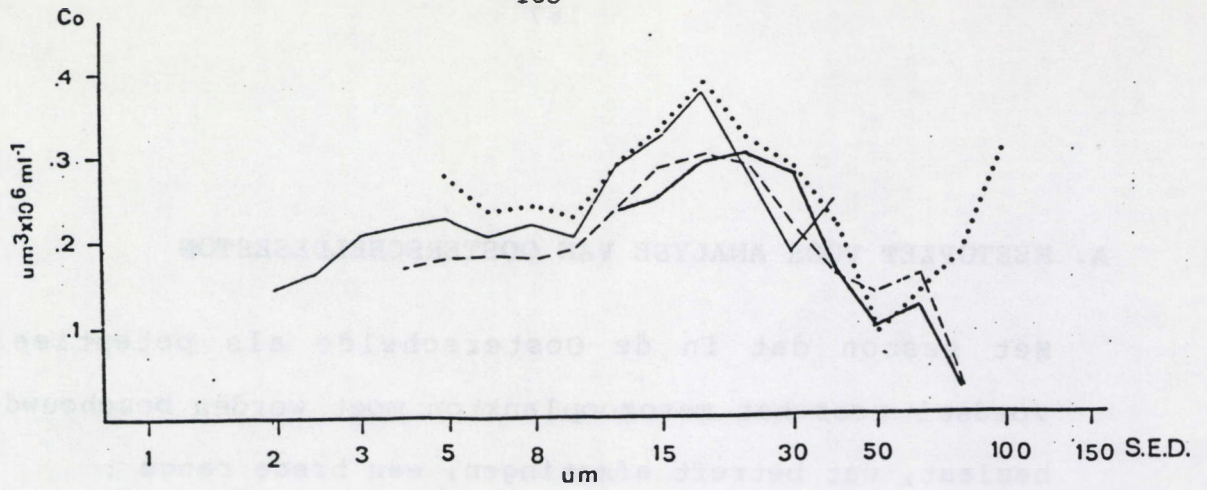


Fig. 3 Distributie van natuurlijk Oosterscheldeseston gemeten met meetbuizen:
—: 100; — —: 200;: 280 en — · —: 560 μm .

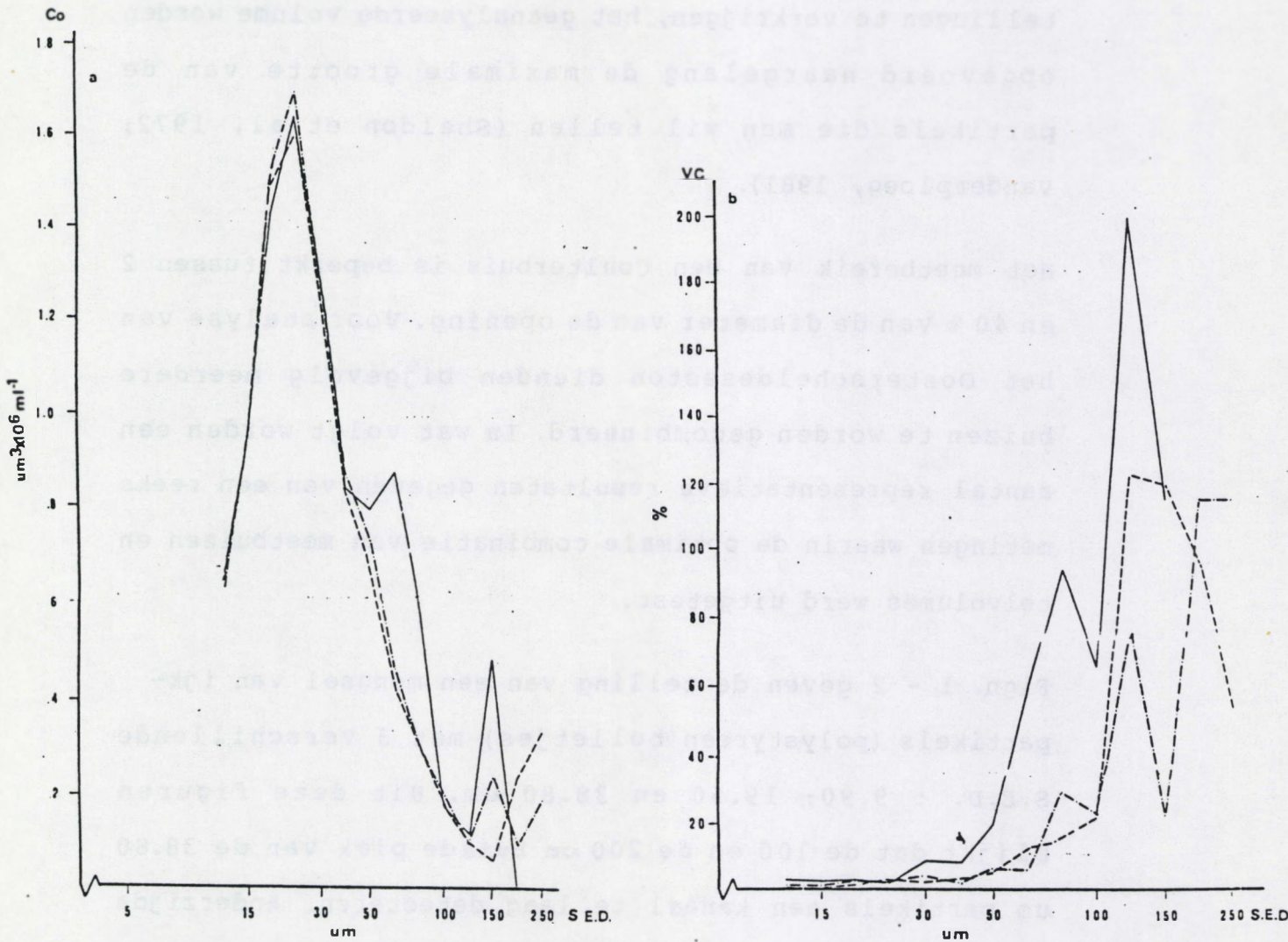


Fig. 4 a) Distributie van natuurlijk Oosterscheldeseston ,gemeten met
560 μm buis: —: manometer, 2ml; — —: TIME, 16 sec;
.....: TIME, 32 sec.
b) Variatiecoëfficiënt (VC) tussen 4 replica tellingen.
Legende als in a).

Ook uit de telling van natuurlijke Oosterschelde monsters, waarvan een voorbeeld is gegeven in fig. 3, blijkt dat de kleinere meetbuizen de concentratie in de range 20-30 μm iets onderschatten. Ook blijkt de 560 μm buis beneden de 25 μm niet zo efficiënt te tellen als de kleinere meetbuizen.

Deze resultaten werden door meerdere testen, zowel met ijkpartikels als met natuurlijke monsters bevestigd. Op basis hiervan is gekozen voor volgende combinatie van meetbuizen :

S.E.D.	MEETBUIS	KANAAL
1.55- 6.17 μm	100 μm	2- 8
6.17-24.55 μm	280 μm	4-10
24.55-97.68 μm	560 μm	6-12

Wat betreft reproduceerbaarheid van de tellingen geven de 100 en 280 μm buis bevredigende resultaten bij gebruik van de standaard manometrisch geregelde telvolumes van respectievelijk 0.5 en 2 ml (cf. fig. 4.22). In de grootte-range 24.55-97.68 μm , geanalyseerd door de 560 μm buis, levert het maximum manometrisch geregeld telvolume (2 ml) schommelingen in de distributie boven 40 μm op, (fig. 4 a) gepaard gaande met een aanzienlijke variabiliteit (Fig. 4 b).

Ook uit de reeling van natuurlijke Oosterschelde
monsters, waarvan een voorbeeld is gegeven in fig. 3,
blijkt dat de kleinere meesters de concentratie in de
range 20-30 km zeer overtreffen. Ook blijkt de 200 km
hulz beneden de 30 km hier te verschillen te vallen als de
kleinere meesters.

Deze resultaten werden door meerdere testen, zowel met
ijshakels als met natuurlijke monsters bevestigd. Op
basis hiervan is gekozen voor volgende conclusies van
meesters:

JAAR	MEESTER	2.5-10
1-5	100 km	1.55-5.17 km
4-10	200 km	5.17-14.55 km
5-15	300 km	14.55-37.68 km

Wat betreft reproductie van de eilanden geven
de 100 en 200 km hulz berekende resultaten bij
gebruik van de standaard monometrische getal-
relaties van respectievelijk 0.5 en 1 m (cf. fig.
4.12). In de grotere range 34.55-37.68 km, gemiddeld
door de 300 km hulz, heeft het standaard monometrisch
getal de waarde 1.5 m. De relaties van de
eilandhulz boven 40 km op, fig. 4.13) geven
met een aanzienlijke variatie (fig. 4.14)

De best reproduceerbare tellingen werden verkregen door, gebruik makend van de TIME - stand, met 16 seconden teltijd te werken, wat overeenkomt met een telvolume van 20 ml (fig. 4 b).

Theoretisch bedraagt het meetbereik van een meetbuis 2 tot 40 % van de buisdiameter (Coulter Electronics, 1975). Voor de 100, 200, 280 en 560 μm buizen zouden de meetranges dus respectievelijk 2-40, 4-80, 6-112 en 11-224 μm S.E.D. moeten bedragen. Uit onze testen blijkt dat, bij gebruik in zeewater, de bovengrens van de 100 en de 200 μm buis beneden 38.80 μm ligt, terwijl de 560 μm buis slechts boven de 25 μm een optimale efficiëntie vertoont. Vanderploeg (1981) stelde in experimenten met zoetwaterseston vast dat kleinere meetbuizen de volumes van langwerpige partikels en algen aanzienlijk onderschatten. Hij besluit dat voor nauwkeurige metingen de buisdiameter groter moet zijn dan de lengte van de grootste partikels. In onze analyses werden deze beperkingen echter ook met ijkpartikels vastgesteld. De onderschatting van de concentratie van kleine partikels door de 560 μm buis zou mogelijk een gevolg van coincidentie (het tellen van 2 partikels voor 1) bij hoge concentraties kunnen zijn (Kersting, 1985). Het verkeerd situeren van de 38.80 μm piek door de 100 en de 200 μm buis is hierdoor echter niet te verklaren.

De best reproduceerbare tellingen worden verkregen door:
 gebruik making van de TMR - stand, het is noodzakelijk
 te letten op het werken, wat overeenkomt met een tellings van
 10 ml. (119 x 11).

De theoretische berekening van het rendement van een meetapparaat
 voor de van de pulsmeter (Goulet, Electrostat,
 1975), voor de 100, 100, 100 en 500 ml. buizen zouden de
 meetresultaten dus respectievelijk 1-40, 4-80, 4-112 en 11-
 224 ml. 5-50 moeten bedragen. Dit zou een reden zijn
 dat bij gebruik in een water, de bovengrenzen van de 100
 en de 500 ml. buizen bereikt 10-50 en 11-224, terwijl de 500
 ml. buis slechts boven de 15 ml. een optimale efficiëntie
 vertoont. Voorbeeld (1981) als de in experimenten met
 radioactieve vloeistoffen van het kleine meetapparaat de volume
 van langwerpige partikels en kleine radioactieve
 onderwerpen. Dit heeft dat voor nauwkeurige metingen
 de pulsmeter grote moeite is om de 100 ml. van de
 geproceerde partikels. In onze analyses werden deze
 beperkingen echter ook met de partikels vastgesteld. De
 onderzochte van de concentratie van kleine partikels
 door de 500 ml. buis met moeilijk een gevolg van
 de concentratie (het tellen van 1 partikel voor 11 ml.)
 hoge concentraties kunnen zijn (Kerling, 1983). Het
 verlies van de 10-50 ml. buis door de 100 en de
 500 ml. buis is bijvoorbeeld niet te verklaren.

De gekozen combinatie van meetbuizen en telvolumes is gericht op het verkrijgen van een zo volledig en nauwkeurig mogelijke analyse van het Oosterscheldeseston binnen de praktische beperkingen die de uitvoering van de grazingexperimenten stelt. Om de coincidentie van de grotere meetbuizen beperkt te houden, zou het gebruik van verdunde subsamples noodzakelijk zijn. Hierdoor zou echter de nauwkeurigheid van de tellingen dalen en de analyse meer tijd vragen.

De combinatie van de 100, 280 en 560 μ m meetbuis levert goede resultaten op wat betreft de overlap tussen de meetbuizen. Dit is in overeenstemming met de bevinding van Vanderploeg (1981) dat voor het verkrijgen van goede overlap tussen de meetbuizen bij analyse van natuurlijk seston, de verhouding tussen de opeenvolgende buisdiameters niet groter mag zijn dan 4.

Om de volledige range van partikels die in de Oosterschelde als voedsel voor het zooplankton in aanmerking komen op een betrouwbare manier te analyseren, is dus het gebruik van 3 verschillende meetbuizen noodzakelijk. Dit betekent, per monster, een analysetijd van + 10 minuten, alle bewerkingen inbegrepen. Analyse van een grazingexperiment met 12 flessen (bv 3 controles en 3x3 grazingflessen met verschillende soorten zooplankton) vraagt dus 2 uur

teltijd. Wanneer men een analyse van to monsters uit alle flessen uitvoert, wat in een milieu als de Oosterschelde noodzakelijk is (cf 3.6), en de grazingtijd beperkt tot 6 uur (cf 3.5) vormt de analysetijd dus een beperkende factor op het aantal flessen dat binnen een experiment kan worden gebruikt.

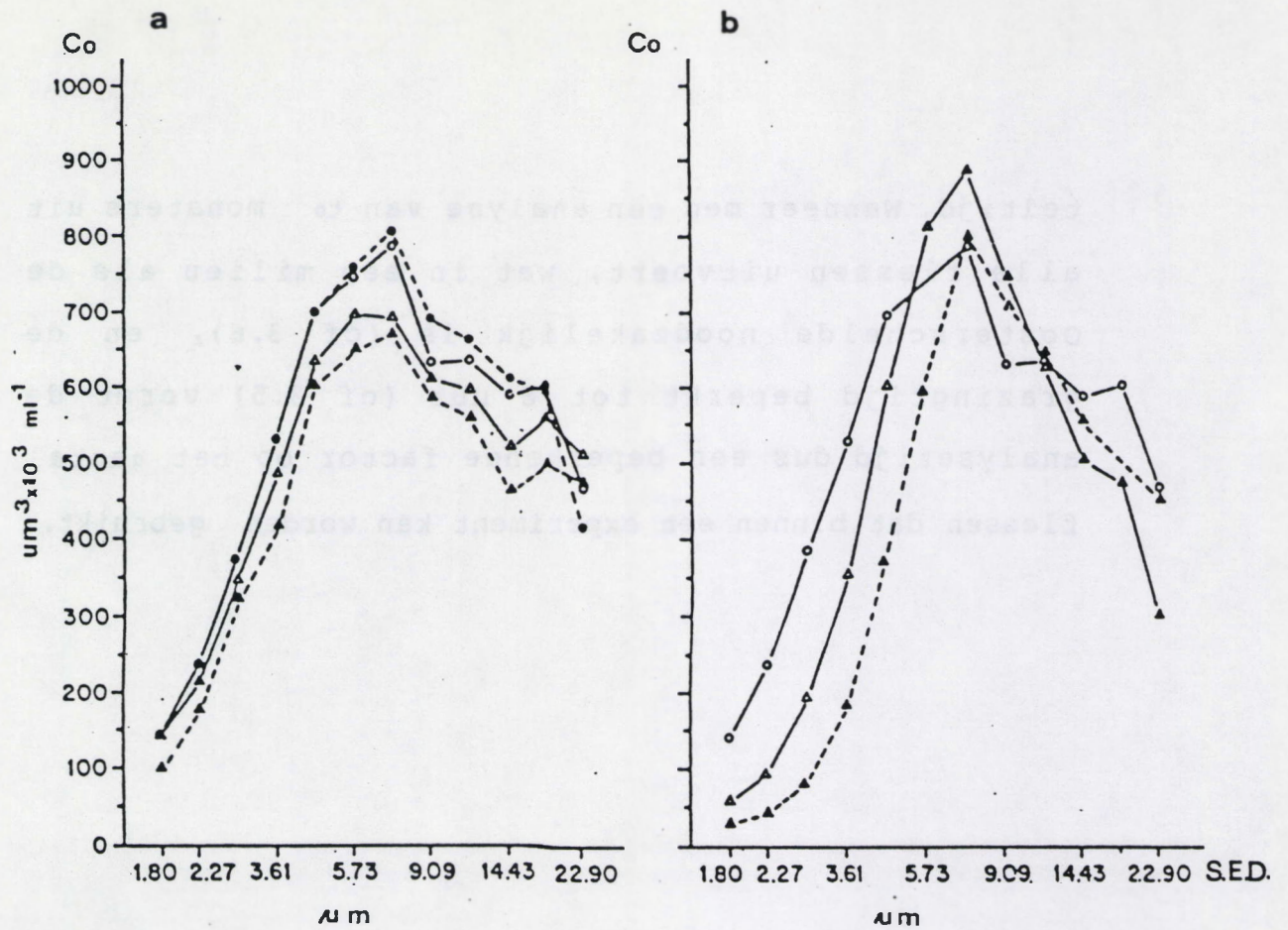


Fig. 5 a) Distributie van een natuurlijk Oosterscheldemonster:

○—○ : niet gefixeerd, $t = 0$ u.

●...● : niet gefixeerd, $t = 6$ u.

△—△ : + lugol, $t = 6$ u.

▲...▲ : + lugol + formol, $t = 6$ u.

b) ○—○ : niet gefixeerd, $t = 0$ u.

△—△ : + lugol, $t = 1$ maand.

▲...▲ : + lugol + formol, $t = 1$ maand.

Naar Klein Breteler, 1985, volgens data Tackx & Francke.

B. TELLINGEN VAN GEFIXEERDE SESTONMONSTERS

Om de beperkingen opgelegd door de analyseduur (cf A) te verminderen is uitgetest in hoeverre met gefixeerde monsters kon worden gewerkt. Het gebruik van gefixeerde monsters zou ook het uitvoeren van grazingexperimenten op het punt R14 (cf. fig. 2.1) hebben vergemakkelijkt. Vanwege het niet beschikbaar zijn van de nodige technische faciliteiten (stabiele tafel en stabiel elektrisch net) aan boord van het onderzoeksschip, dienden de Coultertellingen immers op het lab te Yerseke te gebeuren.

Fig. 5 toont de volumedistributie van een 150 μ m gefiltreerd Oosterscheldemonster, na verschillende behandelingen. Niet gefixeerde monsters, bewaard bij in situ temperatuur behouden vrij goed hun concentratie en distributie. Monsters gefixeerd met lugol ondergaan na 6 uur sterkere concentratieveranderingen dan niet gefixeerde monsters. Bij nafxatie met formol worden de afwijkingen nog groter. De vorm van de distributie blijft echter vrij goed bewaard. Na 1 maand bewaartijd wordt de distributie vernauwd, vooral bij nafxatie met formol.

De variabiliteit tussen de replica metingen neemt voor de meeste kanalen toe met de bewaartijd (F test, $p < 0.05$) (Tabel 1).

TABEL 1

Resultaten van F-toets uitgevoerd tussen niet gefixeerde monsters op to en gefixeerde monsters na verschillende bewaartijden.

$+ : S^2 + \text{lugol} > S^2$ niet gefixeerd ($p < 0.05$)

$x : S^2$ niet gefixeerd $> S^2 + \text{lugol}$ ($p < 0.05$).

S.E.D. (μm)	t=4u	t=6u	t=2d
2.27			+
2.86		+	+
3.61		x	+
4.54		+	+
5.73	+	+	+
7.21			+
9.09			
11.45			+
14.43		+	+
18.18	x	+	+
22.90	+	+	
28.86			
36.36			

Analoge veranderingen in concentratie en distributies werden door meerdere onderzoekers gevonden in experimenten met zuivere algenculturen, gefixeerd met verschillende fixatieven. Klein Breteler (1985) besluit in een overzichtsartikel dat het gebruik van gefixeerde monsters voor elektronische tellingen t.b.v. grazing-experimenten zoveel mogelijk vermeden moet worden.

Analoge veranderingen in concentratie en distributie
 worden door meerdere onderzoekers gevonden in
 experimenten met andere organismen, gelukkig met
 verschillende resultaten. Klein (1955) heeft
 in een overzichtelijk artikel het gebruik van gelijke
 methoden voor elektrofysiologische metingen
 experimenten zoveel mogelijk vereenvoudigd.

C. IN-SITU EXPERIMENTEN

De in-situ experimenten waren erop gericht de "community grazing" van de totale zooplankton gemeenschap op natuurlijk seston te meten. Omdat de natuurlijke zooplanktonconcentratie in de Oosterschelde te laag is om een meetbaar verschil in sestonconcentratie tussen controle- en grazingflessen te creëren is het zooplankton geconcentreerd op een 150 of 300 μm gaas. Incubatie en bemonstering voor sestonconcentratiebepaling verlopen als uiteengezet in 3. en E. De grazingactiviteit wordt, volgens dezelfde formule, rechtstreeks per m^3 berekend. In de praktijk werd echter zeer zelden met deze proefopzet positieve grazing gemeten.

Om te controleren in hoeverre de beoogde concentratie van zooplankton door de gebruikte techniek gerealiseerd wordt is het zooplankton uit de grazingflessen na de proef op een 100 μm gaas verzameld. Aan een aantal willekeurig gekozen experimenten, verspreid over het seizoen, zijn tellingen gedaan van de verschillende ontwikkelingsstadia van de dominante soorten die zijn omgerekend naar natuurlijke concentraties. In tabel 2 zijn deze concentraties uitgedrukt als percent van de in-situ waargenomen concentraties (gegevens afkomstig van de routine bemonsteringen met een 65 μm net).

TABEL 2

Concentratie van verschillende stadia van calanoiden en van Balanus nauplii in de in-situ experimenten als percent van de natuurlijke concentratie.

Exp.	maaswijdte (μm)	calanoiden			<u>Balanus</u> nauplii
		Nauplii	cop klein	cop groot + adulten	
1	300	8	34	90	14
2	300	10	21	43	26
3	300	0	16	36	8
4	150	3	76	52	44
5	150	11	70	59	0
6	150	18	91	65	-

Hieruit blijkt dat bij concentratie een aanzienlijk deel van het zooplankton gemist wordt. Van de calanoïde nauplii wordt vaak minder dan 10 % gevangen en ook voor de grote copepodieten en de adulten ligt de efficiëntie van zowel het 150 als het 300 μm gaas gemiddeld slechts op 60 %.

De lage efficiëntie van de gebruikte concentratietechniek zou tot een aanzienlijke onderschatting van de grazing door middel van in-situ metingen kunnen leiden. Sterkere concentratie van zooplankton veroorzaakt onvermijdelijk grote verschillen tussen de sestonconcentratie in grazing- en controleflissen op $t = 0$. Door de aanzienlijke diversiteit in grootte, die zowel in het fyto- als in het zooplankton, en tevens in de detrituscomponent van het Oosterscheldeseston optreedt, is het onmogelijk een efficiënte scheiding tussen de verschillende trofische niveaus te verkrijgen door middel van filtratie. Het gebruik van een fijner gaas (bv 65 μm) zou het zooplankton efficiënter concentreren, maar tevens ook aanzienlijke hoeveelheden seston tegenhouden. Ook indien de gebruikte correctiemethode voor de berekening (cf ϵ) in dergelijke gevallen als geldig zou mogen worden beschouwd, stelt zich het probleem dat het voedselaanbod op deze manier aanzienlijk hoger zou liggen dan in-situ.

TABEL 3

a) In-situ en b) semi-in-situ experimenten met natuurlijke en verdunde sestonconcentraties cf: concentratiefactor natuurlijk zooplankton; V: verdunningsfactor natuurlijke sestonconcentratie; Co: beginconcentratie gemeten in de 4-100 μm range; I: ingestie.

Exp.	cf/ organisme	V	C ₀ $\mu\text{m}^3 \times 10^6 \text{ml}^{-1}$	I $\mu\text{m}^3 \times 10^6 (\text{ind}^{-1}) \text{u}^{-1}$
a) 1	9 9	1 5	6.5 2.4	< 0 < 0
2	4 4	1 5	4.0 2.2	< 0 25.0
3	4.5	5	4.8	< 0
4	4 4	1 2	15.9 9.1	364.2 89.0
5	4	2	3.1	< 0
6	2	2	5.0	42.8
7	2	2	2.8	2.6
8	2 2	1 2	3.1 1.9	1.6 2.1
9	2	2	3.2	40.2
b) 1	Acartia	1 2 5	5.4 3.2 2.1	< 0 . 0 < 0
2	Acartia	1 2	6.9 4.3	< 0 . 4
3	Acartia	1 2	6.8 4.0	< 0 . 9
4	Temora	1 2 5	20.1 12.5 6.2	7.4 2.1 2.3
5	Centropages	1 2	16.4 9.3	1.6 1.2
6	Centropages	1 2	6.8 4.0	< 0 . 4

D. EXPERIMENTEN MET VERDUNDE SESTONCONCENTRATIES

Teneinde met de realiseerbare zooplankton concentraties toch meetbare concentratieverschillen te verwezenlijken, werd een reeks experimenten opgezet met verdunde sestonconcentraties. Hiertoe werd het natuurlijk seston verdund met Oosterscheldewater, gefiltreerd op $.45 \mu\text{m}$.

De resultaten zijn weergegeven in tabel 3a. In deze experimenten wordt in een aantal gevallen grazingactiviteit gemeten op verdunde concentraties, daar waar I op natuurlijke sestonconcentraties als negatief berekend werd.

Bij verdere verdunning daalt I in de meeste gevallen opnieuw. Soms is I ook bij 2 x verdunning lager dan gemeten op natuurlijke concentraties. Ook bij experimenten met geïsoleerde organismen van één soort (semi-in-situ; cf. E) werden dalingen van de ingestie met verdunning van de sestonconcentratie waargenomen (tabel 3 b). Dit onregelmatig verloop van de grazingactiviteit in verdunningsreeksen maakt extrapolatie van de verkregen resultaten naar in-situ waarden problematisch. Het uitvoeren van reeksen met meerdere verdunningen die zouden toelaten bij elk experiment de relatie tussen I en C te bepalen, is te arbeidsintensief voor routinematig gebruik.

Gezien ook de hogervermelde concentratieproblemen met zooplankton in de in-situ experimenten, werd afgezien van dit type metingen.

E. SEMI-IN-SITU EXPERIMENTEN

In semi-in-situ experimenten is de grazingactiviteit van bepaalde soorten en ontwikkelingsstadia op natuurlijk seston onderzocht. Water en dieren werden in hoofdzaak op LGPK verzameld vanaf halve diepte tijdens de routine bemonsteringen (cf 2.2). In een aantal metingen is op andere punten in de kom (cf. fig. 2.1) gemonsterd, waarbij materiaal op 1/2 m onder het wateroppervlak werd verzameld. Zooplankton en water werden in vaten naar het lab gebracht. Daar werden onder een binoculair 50 individuen van de te onderzoeken soorten en ontwikkelingsstadia uitgezocht, en in grazingflessen gevuld met 150 µm gefiltreerd Oosterscheldewater gebracht.

Vanwege de arbeidsintensiviteit van het isoleren dienden de proeven beperkt te worden tot adulten van de dominante copepodensoorten en Balanus nauplii.

Op basis van de resultaten weergegeven in 3.5 werd een proefopzet van 50 dieren 1125 ml^{-1} en 6 uur grazingtijd gekozen. Standaard werden 3 replica's per soort, en 2 tot 4 controleflessen gebruikt. Incubatie gebeurde in het donker bij in-situ temperatuur in een roterende incubator (2 tpm).

Bij het begin en het einde van elke proef werd 200 ml monster uit elke fles genomen voor Coulteranalyse.

2. SEMI-IN-SITU EXPERIMENTEN

In semi-in-situ experimenten is de gasingsactiviteit van bepaalde soorten en ontwikkelingsstadia op natuurlijke plaatsen onderzocht. Water en gasen werden in hoofdzaak op zeer vernauwd vanaf kleine diepte tijdens de routine bemestelingen (cf. 1.2). In een aantal metingen is op andere punten in de kom (cf. fig. 1.1) gemeten. Het materiaal op 1/2 m onder het wateroppervlak werd vernieuwd. De gasingen in water werden in vazen naar het lab gebracht. Daar werden onder een microscoop 20 individuen van de te onderzoeken soorten en ontwikkelingsstadia uitgeteld, en in gasbollen een gemiddelde van 150 na verwijdering Oxygenschijfwater geteld.

Vanwege de arbeidsintensiviteit van het isoleren diagenetische processen heeft te worden toegevoegd van de continue opnames op een balans basis.

Op basis van de resultaten weergegeven in 1.2 werd een proefplan van 50 dagen 1975 m² en 2 metingen per dag opgesteld. Standaard werden 4 replicaten per soort en 2 tot 4 ontwikkelingsstadia geteld. In de eerste fase in het donker bij in-situ temperatuur in een roterende incubator (1 rpm).

Bij het begin en het einde van elke proef werd 100 ml monster uit elke fase genomen voor chemische analyse.

De berekeningsmethode van Frost (1972) (cf. 2.3) veronderstelt dat op t_0 de concentratie in grazing- en controleflessen dezelfde is. In een aantal gevallen werden in de Oosterscheldemonsters verschillen tussen deze beide gemeten. Om hiervoor te corrigeren werden g , F en I waarden berekend tegenover een theoretische controlewaarde: $C^* = C_{z0} e^{kt}$ met C_{z0} : partikelconcentratie op $t = 0$ in de grazingfles. Wanneer $C_{z0} = C_0$, is deze formule analoog aan de oorspronkelijke formule van Frost. (Tackx & Van de Vrie, 1985).

Met deze proefopzet kan in de regel op natuurlijke sestonconcentraties een concentratieverschil tussen controle- en grazingflessen worden gedetecteerd. In een aantal gevallen waren de natuurlijke sestonconcentraties echter zo hoog, dat geen, of slechts zeer geringe concentratieverschillen werden verkregen. Deze situaties deden zich meestal bij afgaand tij voor, zodat bemonsteringen bij voorkeur bij opkomend tij werden uitgevoerd.

Omdat isoleren van dieren moeilijk aan boord kan gebeuren, en vanwege de wenselijkheid om t_0 monsters bij elk experiment zo snel mogelijk te analyseren, werden deze experimenten alleen met dieren afkomstig uit de kom van de Oosterschelde uitgevoerd.

De berekeningsperiode van 1951 tot 1953 (1951-53) werd verkort tot 1951-52. De concentratie is gering en concentratieverschillen zijn in een aantal gevallen weiden in de Oosterschelde. Deze verschillen worden deze beide jaren. Om hier voor te corrigeren worden in 1951 en 1952 worden berekend tegenover een theoretische concentratie: $C_t = C_{\text{exp}} \cdot \frac{V_{\text{exp}}}{V_{\text{theor}}}$. Wanneer de concentratie op 1 is de theoretische. Wanneer $C_t = 1$ is deze theoretische analoog aan de concentratie in de Oosterschelde (Van der Vlist, 1952). Met deze correctie kan in de regel op natuurlijke concentratieverschillen van concentratieverschillen tussen controle- en concentratieverschillen worden gecorrigeerd. In een aantal gevallen zijn de natuurlijke concentratieverschillen echter te hoog, dat geen of slechts zeer geringe concentratieverschillen worden verkregen. Deze situatie doet zich meestal bij afstand 10' voor, zodat concentratieverschillen bij voortuit bij opkomsen 10' worden uitgevoerd.

Onder invloed van dit model kan worden aanvaard dat de concentratieverschillen op 10' afstand 10' worden verkregen, en vanwege de wettelijkheid om 10' afstand 10' elk experiment te een model te analyseren, worden deze experimenten alleen met dit model als de kon van de Oosterschelde uitgevoerd.

LITERATUUR

- Ahlgren, G., 1983.
Comparison of methods for estimation of phytoplankton carbon. Arch. Hydrobiol. 98 : 489-508.
- Alcarraz, M., G.A. Paffenhöfer, and J.R. Strickler, 1980.
Catching the algae : a first account of visual observations on filterfeeding calanoids. In : W.C. Kerfoot (ed). Evolution and Ecology of zooplankton communities: 241-248.
- Allan, J.D., S. Richmann, D.R. Heinle and R. Huff, 1977.
Grazing in juvenile stages of some estuarine calanoid copepods. Mar. Biol. 43: 317-331.
- Baars, M. A & S.S. Oosterhuis, 1984.
Diurnal feeding rhythms in North Sea copepods measured by gut fluorescence, digestive enzyme activity and grazing on labelled food. Neth. J. Sea Res. 18 : 97-119.
- Baars, M.A & H.G. Fransz, 1984.
Grazing pressure of copepods on the phytoplankton stock of the central North Sea. Neth. J. Sea Res. 18: 120-142.
- Bakker, C. & N. De Pauw, 1974.
Comparison of brackish water plankton assemblages of identical salinity ranges in an estuarine tidal (Westerschelde) and stagnant (Lake Veere) environment (S W Netherlands). I. Phytoplankton. Hydrobiol. Bull. 8: 179-189.
- Bakker, C. & F. Vegter, 1978.
General tendencies of phyto- and zooplankton development in two closed estuaries (Lake Veere and Lake Grevelingen) in relation to an open estuary (Eastern Scheldt) (SW Netherlands). Hydrobiol. Bull. 12: 226-245.
- Bakker, C., J.C.M. Westrate & E.G.M. Brummelhuis, 1984.
Detrital aggregates, phytoplankton and zooplankton during a tidal cycle in a small channel of the shallow part of the Oosterschelde.
In: Duursma, E.K. & E.S. Nieuwenhuize (chief eds). Delta Institute for Hydrobiological Research. Progress Report, 1983. Koninklijke Akademie van Wetenschappen: 19-22.
- Bakker, C., M.L.M. Tackx, P. van Rijswijk, J.W. Francke, J.C. M. Westrate en M. Vinck, 1985a.
Bepaling van de biomassa van het fyto- en zooplankton en van de consumptie van het zooplankton. In: Stortelder, P.B.M. De koolstofbalans in de Oosterschelde. Interim rapport. Nota BALANS 1985 - 11: 46-66.

- Bakker, C., T.C. Prins & M.L.M. Tackx, 1985b.
Interpretation of particle spectra of electronic counters by microscopical methods. *Hydrobiol. Bull.* 19: 49-59.
- Bakker, C., M. Vink, P. De Visscher & F. Vegter, 1986.
Phytoplankton structure, - biomass, - productivity and - turnover rate. In: Duursma, E. K. & E. S. Nieuwenhuize (chief eds.). *Delta Institute for Hydrobiological Research. Progress Report, 1985. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*: 16-18.
- Bakker, C. & P. Van Rijswijk, 1987.
Development time and growth rate of the marine calanoid copepod Temora longicornis, as related to temperature and food conditions in the Oosterschelde estuary (southern North Sea). *Neth. J. Sea Res.* 21: 125-141.
- Baretta, J.W. & J.F.P. Malschaert, 1986.
Experimental problems using electronic particle counters. *Hydrobiol. Bull.* 19: 21-27.
- Berquist, A.M., S.R. Carpenter & J.C. Latino, 1985.
Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages. *Limnol. Ocean.* 30: 1037-1045.
- Boyd, C.M., 1976.
Selection of particle sizes by filterfeeding copepods: A plea for reason. *Limnol. Ocean.* 21: 175-180.
- Buijse, T., 1986.
Grazing door copepoden op algenculturen en Oosterscheldeseston. Yerseke, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Studentenverslag D7-1986. 81 pp.
- Chervin, M., 1978.
Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coastal copepods. *Mar. Biol.* 49: 265-275.
- Chervin, M., T.C. Malone & P.J. Meale, 1981.
Interactions between suspended organic matter and copepod grazing in the plume of the Hudson river. *Est. Coast. and shelf Sc.* 13: 169-183.

- Coosen, J., A.C. Smaal & N. Smol, 1985.
Biomassa en activiteit van het zoobenthos. In:
Stortelder, P.B.M. De Koolstofbalans in de
Oosterschelde. Interim rapport. Nota BALANS 1985-11: 80-96.
- Coulter Electronics, 1976.
Instruction Manual for Coulter Counter model TA II.
131 pp.
- Cowles, T.J., 1979.
The feeding response of copepods from the Peru upwelling
system: food size selection. J. Mar. Res. 37: 601-622.
- Dagg, M.J. & D.W. Grill, 1980.
Natural feeding rate of Centropages typicus females in
the New York Bight. Limnol. Ocean 25 : 597-609.
- Dagg, M.J. & J.T. Turner, 1982.
The impact of copepod grazing on phytoplankton of
Georges Bank and the New York Bight. Can. J. Fish.
Aquat. Sci. 39: 979-990.
- Daro, M.H., 1978.
A simplified C -14 method for grazing measurements in
planktonic populations. Helgol. Wiss. Meeresunters. 31:
241-248.
- Daro, M.H. & O. Cromboom, 1979.
Productiviteit van marine ecosystemen. IZWO Med. & Inf.,
Speciaal nummer: 9de jaar - 1979 FKFO rapport 1978, Deel
I.
- Daro, M.H. & R. Van den Wijngaert, 1982.
Oosterschelde 24 uur cyclus 15-16 juli 1981. Grazing.
Technical Report V.U.B. 7 pp.
- Daro, M.H., 1985.
Feeding rhythms and vertical distribution of marine
copepods. Bull. Mar. Sci. 37: 487-497.
- Deason, E.E., 1980.
Grazing of Acartia hudsonica (A. clausi) on Skeletonema
costatum in Narragansett Bay (USA): Influence of food
concentration and temperature. Mar. Biol. 60: 101-113.
- Donaghay, P.L. & L.F. Small, 1979a.
Long-term food modification by Acartia clausi: a
preliminary view. Mar. Biol. 52: 129-136.
- Donaghay, P.L. & L.F. Small, 1979b.
Food selection of the estuarine copepod Acartia
clausi. Mar. Biol. 52: 137-146.

- Elser, J.J., M.M. Elser & S.R. Carpenter, 1986.
Size fractionation of algal chlorophyll, carbon fixation and phosphatase activity: relationships with species-specific size distributions and zooplankton community structure. J. Plankt. Res. 8: 365-383.
- Eppley, R.W., 1974.
A review of methods used for quantitative phytoplankton studies. In k. Banse (ed.), Final Report of SCOR Working group 33 (Unesco Techn. paper mar. Sci. 18): 1-27.
- Friedman, M.M. & J.R. Strickler, 1975.
Chemoreception and feeding in calanoid copepods. (Arthropoda: Crustacea). Proc. Natl. Acad. Sci. 72: 4185-4188.
- Frost, B.W., 1972.
Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod Calanus pacificus. Limnol. Ocean. 17: 805-815.
- Fuller, J.L. & G.L. Clarke, 1936.
Further experiments on the feeding of Calanus finmarchicus. Biol. Bull. Woodshole 70: 308-320.
- Gamble, J.C., 1978.
Copepod grazing during a declining spring phytoplankton bloom in the northern North Sea. Mar. Biol. 49: 303-315.
- Gauld, D.T., 1951.
The grazing rate of planktonic copepods. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 29: 695-706.
- Gerber, R.P. & N. Marshall, 1974.
Ingestion of detritus by the lagoon pelagic community at Eniwetok Atoll. Limnol & Ocean, 19: 815-824.
- Gieskes W.W., 1972.
Primary production, nutrients and size spectra of suspended particles in the southern North Sea. Netherlands Institute for Sea Research. Publications and reports number 1972-16, 39 pp.
- Haney, J.F., 1971.
An in situ method for the measurement of zooplankton grazing rates. Limnol. Ocean., 16: 970-977.

- Elser, J.J., M.M. Elser & S.R. Carpenter, 1986.
Size fractionation of algal chlorophyll, carbon fixation
and photosynthetic activity: relationships with species
specific size distributions and zooplankton community
structure. *J. Plankton Res.* 8: 325-337.
- Epstein, S.W., 1974.
A review of methods used for quantitative phytoplankton
studies. In: K. Sato (ed.), *Final Report of SCOR working
group 35 (Oceanic Techn. Paper no. 18)*: 1-17.
- Greenham, M.M. & J.R. Strickland, 1975.
Chlorophyll and feeding in calanoid copepods.
Limnology and Oceanography 20: 1005-1015.
- Green, S.W., 1975.
Effects of size and concentration of food particles on
the feeding behavior of the marine planktonic copepod
Calanus pacificus. *Limnol. Oceanogr.* 20: 805-815.
- Green, J.L. & G.L. Clarke, 1975.
Further experiments on the feeding of *Calanus
limbatus*. *Mar. Biol.* 30: 305-315.
- Gamble, J.C., 1975.
Copepod grazing during a declining spring phytoplankton
bloom in the northern North Sea. *Mar. Biol.* 30: 101-111.
- Gauld, D.T., 1971.
The grazing rate of planktonic copepods. *J. Mar. Biol.
Ass. U.K.* 51: 355-366.
- Gerber, R.P. & W. Marshall, 1974.
Ingestion of detritus by the benthic pelagic community
at Enderby Island. *Mar. & Ocean. Res.* 15: 215-225.
- Gleason, W.W., 1975.
Primary production, nutrients and size spectra of
suspended particles in the southern North Sea.
Nutrient limitation for sea urchin, *Paracentrotus
littoralis*. *Mar. Biol.* 35: 1-15.
- Green, J.L., 1971.
An in situ method for the measurement of zooplankton
grazing rates. *Limnol. Oceanogr.* 16: 910-917.

- Harbison, G.R. & V.L. McAlister, 1980.
Fact and artifact in copepod feeding experiments.
Limnol. Ocean, 25: 971-981.
- Harris, R.P. & G.A. Paffenhofer, 1976.
Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod Temora longicornis Muller. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 56: 675-690.
- Heinle, D.R. & D.A. Flemer, 1975.
Carbon requirements of a population of the estuarine copepod Eurytemora affinis. Mar. Biol. 31, 235-247.
- Heinle, D.R., R.P. Harris, J.F. Ustach & D.A. Flemer, 1977.
Detritus as food for estuarine copepods. Mar. Biol. 40, 341-353.
- Huntley, M & E.R. Brooks - 1982.
Effects of age and food availability on diel vertical migration of Calanus pacificus. Mar. Biol. 71: 23-31.
- Joiris, C., G. Billen, C. Lancelot, M.H. Daro, J.P. Mommaerts, A. Bertels, M. Bossicart, J. Nys & J.H. Hecq, 1982.
A budget of carbon cycling in the Belgian coastal zone: relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production. Neth. J. Sea Res. 16: 260-275.
- Kersting, K., 1985.
Specific problems using electronic particle counters. Hydrobiol. Bull. 19: 5-12.
- Klein Breteler, W.C.M., 1985.
Fixation artifacts of phytoplankton in zooplankton grazing experiments. Hydrobiol. Bull. 19: 13-19.
- Klepper, O. & H. Scholten, 1987.
A model of carbon flows in relation to macrobenthic food supply in the Oosterschelde estuary. I. Model description. Interim report BALANS 1987-27.
- Laanbroek, H.J., J.C. Verplanke & P.R.M. De Visscher, 1984.
Distribution of a number of characteristics during a tidal cycle in a small channel in the shallow part of the Oosterschelde.
In: Duursma, E.K. & E.S. Nieuwenhuize (chief eds). Delta Institute for Hydrobiological Research. Progress Report, 1983. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen: 19.

- Harrison, C. N. & V. L. McAllister, 1970.
Feeding and growth of copepod feeding experiments.
Limnol. Oceanogr. 15: 87-91.
- Harris, R. P. & G. A. Pallenhofer, 1975.
Feeding, growth and reproduction of the marine
planktonic copepod *Tamara loricata* Muller. J. Mar.
Biol. Ass. U.K. 55: 673-680.
- Harris, R. P. & G. A. Pallenhofer, 1975.
Carbon requirements of a population of the estuarine
copepod *Paracalanus crassirostris*. Mar. Biol. 31: 235-241.
- Harris, R. P., R. P. Harris, J. F. Uetzel & D. A. Pinner, 1977.
Diet as food for estuarine copepods. Mar. Biol. 40:
341-353.
- Hemphill, W. & E. R. Brooks - 1961.
Effects of age and food availability on larval vertical
migration of *Calanus pacificus*. Mar. Biol. 11: 23-31.
- Jordan, D. G., G. Stille, C. Landolt, W. A. Peters, J. R.
Hemphill, A. Harris, A. Hestermann, J. Hyslop & J. H. Hyslop.
1982.
A budget of carbon cycling in the Helgolander coastal zone:
relative roles of zooplankton, bacterioplankton and
detritus in the utilization of primary production. Mar.
Biol. 66: 169-175.
- Kerfoot, W. E. 1982.
Specific problems using electronic particle counters,
Hydrobiol. Bull. 12: 5-12.
- Klein Breteler, W. C. M. 1982.
Fixation of carbon by phytoplankton in zooplankton
feeding experiments. Hydrobiol. Bull. 12: 13-19.
- Kjelson, O. & H. Ståhl, 1967.
A model of carbon flow in relation to mesocosmic food
supply in the Oosterschelde estuary. I. Model
description. Interim report RIMS 1967-2.
- Lambert, H. J., J. C. Vermaat & F. H. M. de Waard, 1984.
Description of a number of characteristics during a
tidal cycle in a small channel in the shallow part of
the Oosterschelde.
In: Dijkman, H. J. & E. R. Stouthamer (eds), 1984.
Interim report for hydrobiological research. Progress Report
1983. Koninklijke Nederlandse Akademie van
Wetenschappen: 12.

- Mackas, D. & R. Bohrer, 1976.
Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 25: 77-85.
- Malone, T.C. & M.B. Chervin, 1979.
The production and fate of phytoplankton size fractions in the plume of the Hudson River, New York Bight. Limnol. Ocean. 24: 683-696.
- Mullin, M.M., Sloan, P.R. & R.W. Eppley, 1966.
Relationship between carbon content, cell volume and area in phytoplankton. Limnol. Ocean. 11: 307-311.
- Mullin, M.M., 1965.
Size fractionation of particulate organic carbon in the surface waters of the Western Indian Ocean. Limnol. Ocean. 10: 459-462.
- Nienhuis, P.H., 1982.
De ecologische consequenties van de Deltawerken. In: W.J. Wolff e.a. Wadden, duinen, delta. PUDOC, Wageningen en Natuurmonumenten, 's-Graveland: 101-132.
- Nienhuis, P.H., & O. Klepper, 1986.
Ecological modelling of the Oosterschelde estuary. In: E.K. Duursma & E.S. Nieuwenhuize (chief eds.). Delta Institute for Hydrobiological Research. Progress Report 1985. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen: 9-11.
- Nieuwenhuize, J., J.M. van Liere en M. L.P. van Elsbroek, 1978.
De bepaling van particulaire organische koolstof door middel van de Coleman C-H analyser. Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Rapporten en Verslagen nr. 1978-5. 29 pp.
- Nival P & S. Nival, 1973.
Efficacité de filtration des copepodes planctoniques. Ann. Inst. oceanogr. Paris, 49: 135-144.
- Nival P & S. Nival, 1976.
Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, Acartia clausi (adult and copepodite stages): effects on grazing - Limnol. Ocean. 21: 24-37.
- O'Connors, H.B., C.F. Small & P.L. Donaghay, 1976.
Particle-size modifications by two size classes of the estuarine copepod Acartia clausi. Limnol. Ocean, 21: 300-308.

Wickham, R. & R. B. Bortles, 1975.
Fluorescence analysis of zooplankton on sea coasts and an
investigation of their feeding behavior. J. Exp. Mar.
Biol. Ecol. 15: 1-25.

Wickham, R. & R. B. Bortles, 1975.
The production and fate of zooplankton along the coast
in the basin of the Hudson River, New York State.
Limnol. Ocean. 11: 653-664.

Wickham, R. & R. B. Bortles, 1975.
Relationship between carbon content, cell volume and
size in phytoplankton. Limnol. Ocean. 11: 307-311.

Wickham, R. & R. B. Bortles, 1975.
Size fractionation of particulate organic carbon in the
surface waters of the western Indian Ocean. Limnol.
Ocean. 11: 459-461.

Wickham, R. & R. B. Bortles, 1975.
On zooplankton composition and its distribution in
the North Sea. J. Mar. Res. 33: 101-125.

Wickham, R. & R. B. Bortles, 1975.
Ecological modeling of the North Sea. J. Mar. Res. 33: 127-141.
The North Sea. J. Mar. Res. 33: 143-157.
Report 1975. Ecological modeling of the North Sea. J. Mar. Res. 33: 159-173.

Wickham, R. & R. B. Bortles, 1975.
The North Sea. J. Mar. Res. 33: 175-189.
The North Sea. J. Mar. Res. 33: 191-205.
The North Sea. J. Mar. Res. 33: 207-221.

Wickham, R. & R. B. Bortles, 1975.
The North Sea. J. Mar. Res. 33: 223-237.
The North Sea. J. Mar. Res. 33: 239-253.

Wickham, R. & R. B. Bortles, 1975.
The North Sea. J. Mar. Res. 33: 255-269.
The North Sea. J. Mar. Res. 33: 271-285.

Wickham, R. & R. B. Bortles, 1975.
The North Sea. J. Mar. Res. 33: 287-301.
The North Sea. J. Mar. Res. 33: 303-317.

- O'Connors, H.B.Jr. D.C. Biggs & D.V. Ninivaggi, 1980.
Particle-size-dependent maximum grazing rates for Temora longicornis fed natural particle assemblages. Mar. Biol. 56: 65-70.
- Paffenhöfer, G.A., 1971.
Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of the marine planktonic copepod Calanus helgolandicus. Mar. Biol. 11: 286-298.
- Paffenhöfer, G.A. & S.C. Knowles, 1978.
Feeding of marine planktonic copepods on mixed phytoplankton. Mar. Biol. 48: 143-152.
- Paffenhöfer, G.A., J.R. Strickler & M. Alcaraz, 1982.
Suspension feeding by herbivorous calanoid copepods : a cinematographic study. Mar. Biol. 67: 193-199.
- Paffenhöfer, G.A., 1984.
Food ingestion by the marine planktonic copepod Paracalanus in relation to abundance and size distribution of food. Mar. Biol. 80: 323-333.
- Paffenhöfer, G.A. & K.B. Van Sant, 1985.
The feeding response of a marine planktonic copepod to quantity and quality of particles. Mar. Ecol. PS. 27: 55-65.
- Podamo, J., 1976.
Energietransferten in de spuikom. IZWO Med. & Inf. Speciaal nummer. 7de jaar. FKFO rapport 1976. DEEL I.
- Poulet, S.A., 1973.
Grazing of Pseudocalanus minutus on naturally occurring particulate matter. Limnol. Ocean. 18: 564-573.
- Poulet, S.A., 1974.
Seasonal grazing of Pseudocalanus minutus on particles. Mar. Biol. 25: 109-123.
- Poulet, S.A., 1976.
Feeding of Pseudocalanus minutus on living and non living particles. Mar. Biol. 34 : 117-125.
- Poulet, S.A., 1977.
Grazing of marine copepod developmental stages on naturally occurring particles. J. Fish. Res. Bd. Can. 34: 2381-2387.

O'Connor, E. B., D. C. Briggs & D. W. Minicucci, 1980.
Particle-size-dependent maximum grazing rates for
Tetrahymena longicauda fed natural particle assemblages.
Mar. Biol. 55: 55-70.

Patterson, G. A., 1971.
Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and
adults of the marine planktonic copepod *Calanus*
helgolandicus. Mar. Biol. 11: 186-202.

Patterson, G. A. & S. C. Knowles, 1978.
Feeding of marine planktonic copepods on mixed
physiological. Mar. Biol. 48: 143-152.

Patterson, G. A., J. R. Strickler & M. A. Alexander, 1982.
Copepod feeding by *Calanus calanoides* copepods: a
climatic study. Mar. Biol. 67: 193-204.

Patterson, G. A., 1984.
Food ingestion by the marine planktonic copepod
Calanus calanoides in relation to abundance and size
distribution of food. Mar. Biol. 80: 223-233.

Patterson, G. A. & K. S. Van Sant, 1985.
The feeding response of a marine planktonic copepod to
quantity and quality of natural prey. Mar. Biol. 85: 21-32.

Potter, J. J., 1975.
Nutrient transfer in the euphotic zone. Deep Sea Res. 22: 1-14.
Special Number, Dec. 1975. Deep Sea Res. 22: 1-14.

Potter, J. J., 1977.
Growth of *Pseudocyclops minimum* on naturally occurring
particle matter. Limnol. Oceanogr. 22: 564-573.

Potter, J. J., 1978.
Feeding of *Pseudocyclops minimum* on particles.
Mar. Biol. 52: 109-117.

Potter, J. J., 1979.
Feeding of *Pseudocyclops minimum* on living and non
living particles. Mar. Biol. 53: 117-125.

Potter, J. J., 1979.
Growth of marine copepod *Pseudocyclops minimum* on
naturally occurring particles. J. Fish. Res. Bd. Can. 36:
2281-2287.

- Poulet, S.A., 1978.
Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Ocean.* 6: 1126-1143.
- Poulet, S.A. & P. Marsot, 1980.
Chemosensory feeding and foodgathering by omnivorous marine copepods. In: W.C. Kerfoot (ed). *The evolution and ecology of zooplankton communities*. New England: 198-218.
- Price, H.J., G.A. Paffenhöfer & J.R. Strickler, 1983.
Modes of cell capture in calanoid copepods. *Limnol. Ocean.* 28: 116-123.
- Rainbouw, P.S. & G. Walker, 1976.
The feeding apparatus of the barnacle nauplius larva: a scanning electron microscope study. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 56: 321-326.
- Richman, S., D.R. Heinle & R. Huff., 1977.
Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay. *Mar. Biol.* 42: 69-84.
- Richman, S., S.A. Bohon & S.E. Robbins, 1980.
Grazing interactions among freshwater calanoid copepods. In: W.C. Kerfoot (ed). *The evolution and ecology of zooplankton communities*. New England: 219-233.
- Roman, M.R. & P.A. Rublee, 1980.
Containment effects in copepod grazing experiments: a plea to end the black box approach. *Limnol. Ocean.* 25: 982-990.
- Roman, M.R., 1984.
Utilization of detritus by the copepod Acartia tonsa. *Limnol. Ocean.* 29: 949-959.
- Rosenberg G.G., 1980.
Filmed observations of filter feeding in the marine planktonic copepod Acartia clausi. *Limnol. Ocean.* 25: 738-742.
- Sheldon, R.W. & W.H. Sutcliffe Jr., 1969.
Retention of marine particles by screens and filters. *Limnol. Ocean.* 14: 441-444.
- Sheldon, R.W., A. Prakash & W.H. Sutcliffe Jr., 1972.
The size distribution of particles in the ocean. *Limnol. Ocean.* 17: 327-340.

- Porter, K.G., 1978.
Comparative feeding of five coelocarpid species of marine
copepods feeding on naturally occurring particulate
matter. *Limnol. Ocean.* 23: 1115-1123.
- Porter, K.G. & F. Munro, 1980.
Chemically mediated feeding and food web structure by omnivorous
marine copepods. In: W.C. Kerfoot (ed.) *The evolution
and ecology of zooplankton communities*. New York:
198-216.
- Porter, K.G., G.A. Patterson & J.R. Strickland, 1983.
Feeding of cell culture in calanoid copepods. *Limnol.
Ocean.* 28: 115-123.
- Porter, K.G. & G. Munro, 1976.
The feeding apparatus of the marine copepod *Calanus* leaves a
characteristic electron microscope study. *J. Mar. Biol. Ass.*
U.K. 56: 331-335.
- Porter, K.G., W.R. Heinle & R. Muller, 1977.
Feeding by adult calanoid copepods of the
Chlorococcales. *J. Mar. Biol. Ass.* 57: 85-94.
- Porter, K.G., J.A. Boyer & J.B. Boyer, 1980.
Feeding apparatus and food web structure among calanoid
copepods. In: W.C. Kerfoot (ed.) *The evolution and
ecology of zooplankton communities*. New York: 115-
133.
- Porter, K.G. & F.A. Munro, 1980.
Continuous release in copepod grazing experiments: a
plate to and the filter box approach. *Limnol. Ocean.* 25:
985-990.
- Porter, K.G., 1984.
Utilization of detritus by the copepod *Acetes* *Acetes*
limnol. Ocean. 29: 949-955.
- Rosenberg, G.S., 1980.
Feeding observations of filter feeding in the marine
planktonic copepod *Acetes* *limnol. Ocean.* 25:
736-742.
- Sheldon, R.W. & W.H. Serrão, 1975.
Retention of marine particles by sediments and filters.
Limnol. Ocean. 20: 841-845.
- Sheldon, R.W., A. Wroblewski & W.H. Serrão, 1975.
The size distribution of particles in the ocean. *Limnol.
Ocean.* 20: 327-340.

- Stearns, D.E., 1986.
Copepod grazing behaviour in simulated natural light and its relation to nocturnal feeding. *Mar. Ecol. PS.* 30: 65-76.
- Stearns, D.E., W. Litaker & G. Rosenberg, 1987.
Impacts of zooplankton grazing and excretion on short-interval fluctuations in chlorophyll and nitrogen concentrations in a well-mixed estuary. *Est., Coast. and Shelf Sci.* 24: 305-325.
- Strathmann, R.R., 1966.
Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Ocean.* 12, 411-418.
- Stortelder, P.B.M., 1982.
Hoofdlijnen van het project BALANS Middelburg. Rijkswaterstaat Deltadienst. Nota DDMI-82.05.
- Stortelder, P.B.M., 1985.
De koolstofbalans in de Oosterschelde. Interimrapport. Nota BALANS 1985-11. 132 pp.
- Tackx, M.L.M. & E.M. Van de Vrie, 1985.
Calculations of results in grazing experiments using the counting method. *Hydrob. Bull.* 19: 29-36.
- Tackx, M. & P. Polk, 1986.
Effect of incubation time and concentration of animals in grazing experiments using a narrow size range of particles. *Syllogus* 58: 604-609.
- Van de Kamer J.P.G., P.B.M. Stortelder & O. Klepper, 1985.
Herziene jaargemiddelde balans. In: P.B.M. Stortelder. De koolstofbalans in de Oosterschelde. Interim rapport. Nota BALANS 1985-11: 103-126.
- Vanderploeg, H.A. & D. Scavia, 1979.
Two electivity indices for feeding with special reference to zooplankton grazing. *Fish. Res. Bd. Can.* 36: 362-365.
- Vanderploeg, H.A., 1981.
Effect of the algal length/aperture length ratio on Coulter analyses of lake seston. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 38: 912-916.
- Van Valkenburg, S.D., J.K. Jones & D.R. Heinle, 1978.
A comparison by syze class and volume of detritus versus phytoplankton in Chesapeake Bay. *Est. Coast. Mar. Sci.* 6: 569-582.

Stewart, D. C., 1955.
Copepod feeding behavior in relation to light and
its relation to vertical feeding. *Mar. Biol.* 2: 201-207.

Stewart, D. C., W. L. Stewart & E. J. Stewart, 1957.
Feeding of copepods: feeding and excretion on natural
interval fluctuations in zooplankton and phytoplankton
concentrations in a self-grown culture. *Mar. Biol.* 4: 201-207.

Stewart, D. C., 1958.
Feeding and excretion of copepods in relation to phytoplankton
from cell volume or plasma volume. *Mar. Biol.* 5: 201-207.

Stewart, D. C., 1959.
Feeding of copepods in relation to phytoplankton
concentrations in a self-grown culture. *Mar. Biol.* 6: 201-207.

Stewart, D. C., 1960.
Feeding of copepods in relation to phytoplankton
concentrations in a self-grown culture. *Mar. Biol.* 7: 201-207.

Stewart, D. C., 1961.
Feeding of copepods in relation to phytoplankton
concentrations in a self-grown culture. *Mar. Biol.* 8: 201-207.

Stewart, D. C., 1962.
Feeding of copepods in relation to phytoplankton
concentrations in a self-grown culture. *Mar. Biol.* 9: 201-207.

Stewart, D. C., 1963.
Feeding of copepods in relation to phytoplankton
concentrations in a self-grown culture. *Mar. Biol.* 10: 201-207.

Stewart, D. C., 1964.
Feeding of copepods in relation to phytoplankton
concentrations in a self-grown culture. *Mar. Biol.* 11: 201-207.

Stewart, D. C., 1965.
Feeding of copepods in relation to phytoplankton
concentrations in a self-grown culture. *Mar. Biol.* 12: 201-207.

Stewart, D. C., 1966.
Feeding of copepods in relation to phytoplankton
concentrations in a self-grown culture. *Mar. Biol.* 13: 201-207.

Yule, A.B., 1986.

Changes in the limb beat movement of barnacle nauplii in the presence of food organisms. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 119-129.

Wetsteyn, L.P.M.J., J.C.H. Peeters, R. Duin, J.P.G. Van de Kamer & J. Stronkhorst, 1985.

De primaire productie van fytoplankton. In : Stortelder, P.B.M., De koolstofbalans in de Oosterschelde. Interim rapport. Nota BALANS 1985-11: 46-66.

Williams. R. & S.A. Poulet, 1986.

Relationship between the zooplankton, phytoplankton, particulate matter and dissolved free amino acids in the Celtic sea. Mar. Biol. 90: 279-284.

