RIJKSUNIVERSITEIT GENT

FACULTEIT DER WETENSCHAPPEN

Instituut voor Dierkunde
Laboratorium voor Morfologie en Systematiek

Academiejaar 1984 - 1985

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15

EEN AUTOECOLOGISCHE STUDIE VAN BRAKWATERNEMATODEN IN LABORATORIUMOMSTANDIGHEDEN

deel I : tekst

door

Guido Vranken

Promotors :
Prof. Dr. A. COOMANS
Dr. C. HEIP

Verhandeling voorgelegd tot het behalen van de graad van Doctor in de wetenschappen, groep dierkunde.

RIJKSUNIVERSITEIT GENT

FACULTEIT DER WETENSCHAPPEN

Instituut voor Dierkunde
Laboratorium voor Morfologie en Systematiek

13428

Academiejaar 1984 - 1985

EEN AUTOECOLOGISCHE STUDIE VAN BRAKWATERNEMATODEN IN LABORATORIUMOMSTANDIGHEDEN

deel I : tekst

door

Guido Vranken

Promotors :
Prof. Dr. A. COOMANS
Dr. C. HEIP

Verhandeling voorgelegd tot het behalen van de graad van Doctor in de wetenschappen, groep dierkunde.

DANKWOORD

Deze wetenschappelijke verhandeling kwam tot stand dank zij de medewerking van een aantal mensen. Ik wens hiermee mijn dank te betuigen aan :

Prof. Dr. A. Coomans onder wiens promotorschap dit werk werd verricht. Zijn voortdurende literatuuraanbreng en zijn interesse in het onderwerp waren een stimulans om dit werk te voleindigen,

Dr. C. Heip, mijn promotor en rechtstreeks begeleider voor het aanbrengen van het onderwerp en voor het structureren en richten van het onderzoek. Door zijn kritische bedenkingen bij het nalezen van het manuscript en de daaruit volgende discussies kreeg dit werk zowel inhoudelijk als vormelijk meer gestalte,

Prof. Dr. E. Geraert omdat ik op elk moment zijn persoonlijke bibliotheek mocht raadplegen,

Dr. P. Herman omdat hij mij aanzette tot het lezen van het werk van Sokal & Rohlf. Zijn hulp bij het programmeren en voornamelijk het opstellen van het programma van de ANOVA's bij de ontwikkelingstijden was bijzonder welkom. Hij hielp bij het interpreteren van de statistische analyses, controleerde en verbeterde de productieberekenigen. Voor dit alles ben ik je dankbaar Peter,

Dr. P. Grootaert omdat hij mij de eerste beginselen van de nematodenkweek heeft bijgebracht,

de vrienden van de kelder en vooral ind. ir. R. Vanderhaeghen, voor zijn hulp bij het maken van de grafieken en voor de overname en controle van de ecotoxicologische experimenten terwijl ik deze verhandeling schreef,

de studenten Martin, Didier, Vera en Frieda die onder mijn begeleiding hun licentiaatsverhandeling hebben gemaakt,

mijn vader omdat hij met veel zorg (en tijd) de figuren heeft gemaakt,

de collega's van het laboratorium en vooral de vrienden van de sektie Mariene Biologie voor de gezellige werksfeer,

François Mussche voor de zorg waarmee hij het type-werk heeft verricht en W. Decraemer voor het ontwikkelen van de foto's,

het I.W.O.N.L. voor het toekennen van de specialisatiebeurs,

Annelies en Wouterke voor de tijd dat papa niet te bereiken was,

Els voor alles en vooral voor haar geduld.....

Hansbeke 3 februari 1985

Guido

INHOUDSTAFEL

I. INLEIDING ..... i.

II. MATERIAAL EN METHODEN ..... 1.

1. Biotoopbeschrijving ..... 1.
1.a. Dievengat ..... 1.
1.b. Spuikom ..... 2.

2. Staalname ..... 4.

3. Verwerking van de bodemstalen ..... 4.
3.a. Opspoelen ..... 4.
3.b. Agarplaten met detritusvlekken ..... 5.

4. Opmaken van de agarbodems ..... 8.

5. Media ..... 8.
5.a. Terminologie ..... 8.
5.a.1. Terminologie voor de kweek van een organisme ..... 9.
5.a.2. Terminologie voor de mediasamenstelling ..... 9.
5.b. Preliminair onderzoek naar de samenstelling van het voedingsmedium ..... 9.
5.c. Samenstelling van de gebruikte media ..... 12.
5.c.1. Medium van Vlasblom ..... 12.
5.c.2. Killian-medium ..... 13.
5.c.3. Fosfor-gemodifieerd medium van Walne ..... 14.
5.c.4. Gemodifieerd ES-medium van Provasoli ..... 14.

6. Isolatie en kweek van de diatomeeën ..... 15.
6.a. Kweek in baxters ..... 15.
6.b. Kweek in erlenmeyers en op agarbodems ..... 16.

7. Samenvatting methodiek ..... 17.

8. Fixatie en preparatie ..... 17.
8.a. Fixatie ..... 17.
8.b. Overbrengen naar glycerine ..... 19.
8.c. Preparatie ..... 19.

9. Observatiekamers ..... 19.
9.a. Gemodifieerde petriplaat nunclon R. ..... 19.
9.b. Observatiekamers voor microscopische observatie ..... 20.
9.b.1. Observatiekamer type A ..... 20.
9.b.2. Observatiekamer type C en D ..... 20.

10. Wegingen ..... 22.

11. Proeven en controle ..... 22.

12. Statistische analyse ..... 23.

III. LITERATUUROVERZICHT IN VERBAND MET ISOLATIETECHNIEKEN EN LABORATORIUMKWEEK VAN ENKELE VRIJLEVENDE MARIENE NEMATODEN ..... 24.

1. Vroege agnotobiotische kweekmethodieken ..... 24.

2. Fungus-mat-methode ..... 26.

3. Experimentele procedures gebruikt door Tietjen en medewerkers .. 28.

4. Agnotobiotische meer recente procedures ..... 31.

IV. EMBRYONALE ONTWIKKELING VAN DRIE MONHYSTERIDEN ..... 35.

1. Embryonale ontwikkeling van *Monhystera microphthalma* ..... 35.

2. Embryonale ontwikkeling van *Monhystrella parelegantula* ..... 37.

3. Embryonale ontwikkeling van *Monhystera disjuncta* ..... 39.

4. Bespreking ..... 41.

V. ONTWIKKELINGSBIOLOGIE ..... 44.

1. Abstract ..... 44.

2. Inleiding ..... 44.

3. Definitie van enkele stadia ..... 46.

4. Materiaal en methoden ..... 48.
4.a. Controle en opzetten van de experimenten ..... 48.
4.b. Temperatuurscontrole ..... 49.

5. Vergelijking van verschillende temperatuursfuncties ..... 49.

6. Berekeningen ..... 57.

7. Resultaten en discussie ..... 60.
7.a. Mortaliteit bij verschillende temperaturen ..... 60.
7.a.1. *Monhystera microphthalma* ..... 60.
7.a.2. *Monhystrella parelegantula* ..... 62.
7.a.3. *Monhystera parva* ..... 63.
7.a.4. *Monhystera disjuncta* ..... 64.
7.a.5. *Chromadora nudicapitata* ..... 65.
7.a.6. *Neochromadora poecilosomoides* ..... 65.
7.a.7. Discussie : mortaliteit ..... 66.
7.b. Invloed van de temperatuur op de eiontwikkeling en de ontwikkeling tot adult individu ..... 72.
7.b.1. M. *microphthalma* 20°/oo saliniteit ..... 73.
7.b.2. M. *microphthalma* 30°/oo saliniteit ..... 75.
7.b.3. M. *microphthalma* 11°/oo saliniteit ..... 76.
7.b.4. Vergelijking van de ontwikkelingsbiologie van M. *microphthalma* bij 11, 20 en 30°/oo saliniteit ..... 77.
7.b.5. *Monhystrella parelegantula* ..... 81.
7.b.6. *Monhystera parva* : Spuikom-populatie ..... 82.
7.b.7. *Monhystera parva* : Dievengat-populatie ..... 84.
7.b.8. *Monhystera disjuncta* ..... 84.
7.b.9. *Chromadora nudicapitata* ..... 86.
7.b.10. *Neochromadora poecilosomoides* ..... 87.
7.b.11. Discussie ..... 87.
7.b.11.1. Situering ..... 87.
7.b.11.2. Distributiepatroon van het ontwikkelingsproces en variabiliteit tussen de replicaten ..... 88.
7.b.11.3. Gebruikte media en het gunstig effect van glycine ..... 90.
7.b.11.4. Vergelijking tussen de T_{min}'s bekomen in deze studie en de literatuurgegevens ..... 91.
7.c. Invloed van de temperatuur op de sex-ratio ..... 95.
7.c.1. Resultaten ..... 97.
7.c.2. Discussie ..... 97.
7.c.2.1. Situering ..... 97.
7.c.2.2. Observaties bij *Monhystrella parelegantula* ..... 98.
7.c.2.3. Sex-ratio gecontroleerd door de omgeving (environmental sex determination) ..... 99.

7.c.2.4. Clark's metaboliet en de alternatie tussen sexuele en asexuele reproductie. Een evolutieve benadering ..... 101.
7.c.2.5. Mannelijke dominantie bij *Oncholaimus oxyuris* en *Diplolaimelloides bruciei* ..... 104.
7.c.2.6. Vrouwelijke dominantie in de populatie ..... 109.

8. Algemene bespreking ..... 111.
8.a. Regressiemodellen die de relatie tussen de ontwikkelingsduur en de temperatuur beschrijven ..... 111.
8.b. Berekening van het aantal juveniele perioden (maximaal aantal generaties) per jaar en timing van de ontwikkeling gedurende het jaar ..... 117.
8.c. Interpreatie van Taylor's (1981) benadering ..... 120.
8.d. Verband tussen ontwikkelingssnelheid en gewicht ..... 122.
8.e. Ontwikkelingssnelheid van ♂♂ en ♀♀ ..... 127.
8.f. Verband tussen de ontwikkeling en de temperatuur ..... 128.
8.g. Invloed van de temperatuur-saliniteit op de ontwikkelingsduur (E_{min} & T_{min}) ..... 136.
8.h. Aantal generaties per jaar (laboratorium- en veldgegevens) ..... 139.

VI. BEREKENING VAN DE INTRINSIEKE NATUURLIJKE TOENAMESNELHEID, r_m, VAN *RHABDITIS MARINA* BASTIAN 1865 (NEMATODA) ..... 149.

1. Samenvatting ..... 149.

2. Inleiding ..... 149.

3. Observaties ..... 151.

4. Discussie ..... 153.

VII. POPULATIEGROEI ..... 158.

1. Samenvatting ..... 158.

2. Inleiding ..... 159.

3. Berekeningen ..... 159.
3.1. Densiteitsonafhankelijke groei ..... 159.
3.2. Densiteitsafhankelijke groei ..... 161.

4. Resultaten ..... 162.
4.a. *Monhystera microphthalma* ..... 162.
4.a.1. Methodiek ..... 162.
4.a.2. Populatiegroei bij 20°/₀₀ : exponentieel model ..... 163.
4.a.3. Populatiegroei bij 20°/₀₀ S : logistisch model ..... 164.
4.a.4. Populatiegroei bij 11°/₀₀ en 30°/₀₀ S : exponentieel model ..... 165.
4.a.5. Populatiegroei bij 11°/₀₀ en 30°/₀₀ S : logistisch model ..... 166.
4.b. *Monhystrella parelegantula* ..... 167.
4.c. *Monhystera disjuncta* ..... 168.
4.c.1. Methodiek ..... 168.
4.c.2. Exponentieel model ..... 169.
4.c.3. Logistisch model ..... 171.
4.d. *Monhystera parva* ..... 172.
4.d.1. Methodiek ..... 172.
4.d.2. Exponentieel model ..... 173.
4.d.3. Logistisch model ..... 174.
4.e. *Chromadora nudicapitata* ..... 175.
4.e.1. Methodiek ..... 175.
4.e.2. Exponentieel model ..... 175.
4.e.3. Logistisch model ..... 177.
4.f. *Rhabditis marina* ..... 177.
4.g. Appendix ..... 178.

5. Discussie bij het hoofdstuk populatiegroei ..... 178.
5.a. Exponentieel en logistisch model ..... 178.
5.b. Stabiele leeftijdsverdeling ..... 179.
5.c. Exponentiële populatiegroei in de natuur ..... 181.
5.d. Maximale gerealiseerde densiteiten ..... 184.
5.e. De evolutionaire betekenis van r en K ..... 186.
5.f. Factoren die r beïnvloeden ..... 189.

VIII. DEMOGRAFISCHE EN REPRODUCTIEVE ASPECTEN VAN DE LEVENSCYCLUS .... 199.

1. Samenvatting ..... 199.

2. Inleiding ..... 200.

3. Materiaal en methoden ..... 201.
3.a. Groei ..... 201.
3.b. Leeftijdsspecifieke fecunditeit m_x ..... 201.
3.c. De leeftijdsspecifieke overleving l_x ..... 202.

4. Berekeningen ..... 202.
4.a. Methode van Pinder *et al.* (1978) ..... 202.
4.b. Methode van Gehan & Siddiqui (1973) ..... 203.
4.c. Berekening van de stabiele leeftijdsdistributie ..... 204.
4.d. Levenstabel ..... 205.
4.e. Fertiliteitstabel ..... 206.
4.f. Reproductieve waarde ..... 206.

5. Resultaten ..... 207.
5.a. Somatische groei ..... 207.
5.b. Reproductiviteit ..... 209.
5.b.1. *Monhystera microphthalma* ..... 209.
5.b.2. *Monhystera disjuncta* ..... 210.
5.b.3. *Monhystrella parelegantula* ..... 210.
5.b.4. *Monhystera parva* ..... 211.
5.b.5. *Chromadora nudicapitata* ..... 211.
5.c. Leeftijdsspecifieke overleving l_x ..... 211.
5.c.1. *Monhystera microphthalma* ..... 211.
5.c.2. *Monhystera disjuncta* ..... 212.
5.c.3. *Monhystera parva* ..... 213.
5.c.4. *Chromadora nudicapitata* ..... 213.
5.c.5. *Monhystrella parelegantula* ..... 213.
5.d. Vergelijking van de methodes om de overlevingcurve te beschrijven ..... 213.
5.e. Demografische parameters ..... 214.
5.e.1. Resultaten en bespreking ..... 214.

6. Discussie ..... 216.
6.a. Reproductie ..... 216.
6.b. Overleving ..... 221.

IX. PRODUCTIE ..... 224.

1. Samenvatting ..... 224.

2. Inleiding ..... 224.

3. Productie gedurende de verschillende levensstadia ..... 229.
3.a. *Monhystera disjuncta* ..... 229.
3.b. Productie berekening ..... 230.
3.c. *Monhystera microphthalma* ..... 234.

3.d. *Monhystera parva, Monhystrella parelegantula* en *Chromadora nudicapitata* ..... 235.
3.d.1. *Monhystera parva* ..... 235.
3.d.2. *Monhystrella parelegantula* ..... 237.
3.d.3. *Chromadora nudicapitata* ..... 238.

4. Discussie ..... 239.

X. ALGEMENE SAMENVATTING ..... 245.

LITERATUUR ..... 250.

I. INLEIDING

Nematoden spelen een belangrijke ecologische rol in mariene sedimenten. Hun aantallen variëren tussen 0.1 10^6 ind.m^{-2} in de diepzee (Coull *et al.*, 1977) en 10-20 10^6 ind.m^{-2} in estuaria (Warwick *et al.*, 1979). In de zuidelijke bocht van de Noordzee bedraagt hun gemiddelde abondantie ongeveer 1.65 10^6 ind.m^{-2} en hun gemiddelde biomassa is gelijk aan 0.99 g drooggewicht (dwt) m^{-2}. Hun respiratie werd geschat op 7 g C m^{-2} $jaar^{-1}$, terwijl de totale macrofauna in dit gebied slechts 3.4 g C m^{-2} $jaar^{-1}$ respireert (Heip *et al.*,1982b) een waarde tweemaal kleiner dan die van de nematoden. De productie van de nematoden in dit gedeelte van de Noordzee bedraagt gemiddeld 1.6 g C m^{-2} $jaar^{-1}$ (Heip *et al.*, 1984). Dit is evenveel als de productie van de macrobenthische *Abra alba* gemeenschap die ongeveer 1.7 g C m^{-2} $jaar^{-1}$ bedraagt (Govaere *et al.*, 1980). Nematoden vormen dus ongetwijfeld een belangrijk compartiment van het benthisch ecosysteem.

De opvatting dat nematoden een trofisch eindpunt vormen (Banse & Mosher, 1980) wordt meer en meer weerlegd (Platt & Warwick, 1980 ; Bell & Coull, 1978 ; Coull & Palmer, 1984 en Feller, 1984), maar het blijft onduidelijk of nematoden ook in het dieet van economisch belangrijke soorten vissen of crustaceeën een rol spelen (Heip *et al.*, 1982b). Wel werden adulte garnalen in leven gehouden met een dieet van nematoden (Gerlach & Schrage, 1969). Crustaceeën, harders (Lasserre *et al.*,1975) en grondels worden aanzien als predatoren van nematoden.

Naast hun rechtstreeks belang als voedsel voor de macrofauna spelen nematoden ook indirect een belangrijke rol. Door hun activiteit stimuleren ze de bacteriële productiviteit (Tenore *et al.*, 1977 ; Gerlach, 1978 ; Tietjen, 1980 ; Pamatmat & Findlay, 1983), de afbraak van dode organismen (Gerlach, 1977) en detritus (Findlay, 1982) en de nutriëntregeneratie en recyclage in de mariene sedimenten (Platt & Warwick, 1980). Door intensieve mucusproductie (Cullen, 1973 ; Riemann & Schrage, 1978) beïnvloeden nematoden de textuur van het sediment waarin ze leven en bevorderen ze er de stabiliteit van.

De meeste soorten, de traag groeiende enopliden en oncholaimiden (Malakhov, 1974a en Heip *et al.*,1978 uitgezonderd, ontwikkelen zich op een 14-tal dagen tot adult organisme. Zij reproduceren continu en de fertiele periode duurt relatief lang in vergelijking met de preadulte fase (Woombs & Laybourn-Parry, 1984). Hierdoor overlappen de generaties sterk in het veld (Skoolmun & Gerlach, 1971) en is het zeer moeilijk om afzonderlijke cohortes te volgen in de tijd. Klassieke productieberekeningen zijn hierdoor bijna niet mogelijk.

Gegevens in verband met de levenscyclus kunnen ook bekomen worden in artificiële omstandigheden. Om uit kweekstudies relevante informatie te bekomen is het wel nodig om de soorten te bestuderen bij realistische, in het veld voorkomende temperaturen. De gemiddelde temperatuur tijdens de natuurlijke groeiperiode moet ten minste in het bestudeerde interval gesitueerd zijn.

De basis van het experimenteel werk met vrijlevende mariene nematoden werd gelegd met het werk van von Thun (1968) en van Chitwood & Murphy (1964). Hierna werden door Tietjen en medewerkers (voor een overzicht van dit werk zie Heip *et al.*, in druk) de bestaande kweektechnieken verfijnd en dit zowel voor bacteriën (Tietjen *et al.*, 1970 ; Tietjen & Lee, 1972) als voor diatomeeëneters (Tietjen & Lee, 1973, 1977a). Met de eerste min of meer complete levenscyclusreconstructie van von Thun (1968) voor de mariene nematode *Chromadorita tenuis*, gecombineerd met de groeicurve van *Enoplus communis* in het veld (Wieser & Kanwisher, 1960) kwam Gerlach (1971) tot een eerste betrouwbare schatting van de P/B-ratio per levenscyclus voor *Chromadorita tenuis*. Hij extrapoleerde dit cijfer (P/B = 3), aannemend dat de meiofauna gemiddeld drie generaties per jaar realiseert, naar de totale meiofauna. Hierdoor bekwam hij zijn klassiek geworden schatting : de jaarlijkse P/B van de meiofauna is gelijk aan 9. Dit cijfer wordt momenteel nog altijd gebruikt in productieschattingen (Koop & Griffiths, 1982 ; Faubel *et al.*, 1983 ; Witte & Zijlstra, 1984 en Heip *et al.*, 1984).

In deze studie wordt aangetoond dat een levenscyclus P/B van drie voor nematoden inderdaad kan gebruikt worden. Herman *et al.*(1984b) specifieerden de vereisten waaraan de levenscyclus moet voldoen om P/B = 3 te gebruiken. Zij illustreerden dit aan de hand van een levenscyclusanalyse van de cosmopoliete soort *Monhystera disjuncta*. In dit werk wordt voor vier soorten, *Monhystera microphthalma*, *Monhystera parva*, *Monhystrella parelegantula* en *Chromadora nudicapitata*, de verdeling van de gewichtsspecifieke productie over de verschillende levenscyclusstadia getoetst aan de criteria van Herman *et al.* (1984b).

Meestal wordt uit laboratoriumproeven het aantal generaties per jaar in het veld geschat. Hiervoor moet het verband tussen de ontwikkelingsduur en de temperatuur (Gerlach & Schrage, 1971 ; Hopper *et al.*, 1973 ; Bergholz & Brenning, 1978 en Jensen, 1983) of nog beter het verband tussen de ontwikkelingsduur en de combinatie temperatuur-saliniteit (Tietjen & Lee, 1972, 1977b) gekend zijn.

In deze studie wordt naast dit aspect, de verdeling van het uitsluipen van de juvenielen en de verdeling van het adult worden van een cohorte nagegaan.

Per soort wordt de temperatuursafhankelijke snelheid van de embryonale ontwikkeling en van de ontwikkeling van de ♂♂ en de ♀♀ met elkaar vergeleken. Er wordt ook nagegaan of er een verband bestaat tussen de temperatuursafhankelijkheid en de systematische verwantschap en of er in dit opzicht verschillen bestaan tussen koudwatersoorten en tropische soorten. Verder wordt de gewichtsafhankelijkheid van de embryonale en de totale ontwikkelingsduur nagegaan. Waar het mogelijk is worden schattingen van het aantal generaties in het veld en uit laboratoriumproeven met elkaar vergeleken.

Heip *et al.* (1978) bestudeerden de levenscyclus van de predator-omnivoor *Oncholaimus oxyuris*. Naast de ontwikkelingsduur werd de intrinsieke natuurlijke toenamesnelheid r_m bepaald bij verschillende temperaturen. In deze studie werd voor het eerst de lagere productiviteit van de nematoden in vergelijking met andere meercellige invertebraten, aangetoond. Dit werd later bevestigd door het werk van Banse & Mosher (1980) en Heip *et al.* (1982a). In meer recent experimenteel werk met de soort *Diplolaimelloides bruciei* (Warwick, 1981a) werd de energieverdeling over de verschillende levensstadia in functie van temperatuur en saliniteit onderzocht. In deze thesis wordt voor het eerst een uitgebreide demografische studie gemaakt van de levenscyclus, waarbij zowel fecunditeits- als overlevingstabellen worden opgesteld. De juiste berekening van de intrinsieke natuurlijke toenamesnelheid met de formule van Lotka wordt vergeleken met benaderende berekeningsmethoden van r_m. Het veel gebruikte exponentieel model wordt hierbij bekritiseerd en vergeleken met het logistische populatiegroeimodel. Uiteindelijk wordt voor iedere soort naast r_m, de netto-reproductiviteit (R_o), de geboortesnelheid (b), verschillende generatietijdparameters en de populatiesamenstelling in stabiele leeftijdsverdeling bepaald.

In een kort hoofdstuk wordt de opeenvolging en de duur van de verschillende embryonale stadia bestudeerd. In hoofdstukken V.7.a. en V.7.c. wordt respectievelijk de invloed van de temperatuur op de mortaliteit en op de sexratio onderzocht.

II. MATERIAAL EN METHODEN

1. BIOTOOPBESCHRIJVING

De aaltjes werden geëxtraheerd uit de sedimenten van het Dievengat te Knokke-Heist en de Spuikom van Oostende. Beide biotopen werden reeds vroeger uitvoerig beschreven door meerdere auteurs. Voor een uitgebreide faunistische en abiotische karakterisatie van het Dievengat verwijzen we o.a. naar Heip (1971, 1972, 1973). Faunistische en floristische inventarisaties van de Spuikom van Oostende werden verricht door Leloup & Miller (1940), Leloup & Van Meel (1965) en Leloup & Polk (1967). Meer recent werd dit biotoop vanuit een dynamisch ecologisch standpunt benaderd (Podamo, 1976a, b, c, d en e).

1.a. DIEVENGAT

Het Dievengat is een brakwaterplas gelegen te Knokke-Heist in de Willem Leopoldspolder vlak bij het Zwin. De polder werd in 1872 ingepolderd (Heip, 1976). Het sediment van dit brakwaterbiotoop bestaat uit goed gesorteerd fijn zand (mediane korrelgrootte : 0.233 mm) en is bedekt met een 2 tot 3 mm dikke detrituslaag afkomstig van riet (*Phragmites communis*). De plas zelf heeft relatief kleine afmetingen, een oppervlakte van ± 1.5 ha en een maximale diepte van 0.5 m en een gemiddelde diepte van ± 15 cm. Door deze kleine afmetingen zijn enkele abiotische karakteristieken van de watermassa (maximaal ± 23500 m^3) sterk afhankelijk van de weersomstandigheden. Dit geeft op jaarbasis grote schommelingen zowel voor de saliniteit (8-40°/$_{oo}$), als voor de temperatuur (0.6-30°C) (Smol *et al.*, 1980). In Tabel (II.1) werden voor de periode (1976-80) de jaargemiddelden van de temperatuur en van de saliniteit samen met de standaarddeviatie (SD) en de respectievelijke variaties weergegeven. Het Dievengat wordt gevoed door twee beken en het zoutgehalte wordt op peil gehouden door zout grondwater dat onder de zwindijk doorstroomt. Volgens de saliniteitsklassifikatie van Venetië (Venetië-systeem) kan het Dievengat als polymesohalien beschouwd worden. Naast de watertemperatuur en de saliniteit worden in Tabel (II.1) ook de waarden opgenomen van de pH en van O_2, wat voor onze studie samen met de temperatuur en de saliniteit de meest belangrijke parameters zijn.

Doordat het Dievengat van recente oorsprong is, bestaat de fauna slechts uit een klein aantal soorten. De faunasamenstelling is zelfs armer dan die van

vergelijkbare biotopen (zie Heip, 1976). Heip (1976) geeft de volgende lijst voor het macrobenthos : twee mollusken, drie polychaeten, zes hogere crustaceeën, een insektenlarve en drie vissen, waaronder één zeldzame soort. Het aantal vertegenwoordigers van het meiobenthos ligt wat hoger : een 40-tal nematoden (Smol, pers.med.), elf copepodensoorten, vier ostracoden en de poliep *Protohydra leuckarti*, naast een onbekend aantal Turbellaria.

De soorten komen wel in zeer grote densiteiten voor (Smol *et al.*, 1980) : nematoden (1.10^6-9.10^6/m), copepoden (1.10^5-$1.10^6/m^2$), ostracoden (1.10^5-$1.2\ 10^6/m^2$) (Vranken, 1976), Hydrozoa met *Protohydra leuckarti* : 15000-38000 ind./m^2). De twee belangrijkste macrobenthische vertegenwoordigers komen eveneens in zeer grote densiteiten voor : *Nereis diversicolor* (Polychaeta : 5000-17000 ind./m^2) (Heip & Herman, 1979) en *Hydrobia stagnorum* (Gastropoda : 7000-38000 ind./m^2) (Herman, 1976).

Deze faunistische samenstelling wijst duidelijk op een typische brakwatersituatie (Muus, 1967 ; Remane & Schlieper, 1971 en Wolff, 1973). Deze biotopen worden namelijk gekarakteriseerd door weinig soorten met hoge individuele densiteiten. Uit bovenstaande niet exhaustieve soortensamenstelling en densiteiten per taxonomische groep blijkt dat het Dievengat een erg productief systeem is, het wordt zelfs beschouwd als één der meest productieve biotopen op wereldschaal (Heip, 1976). In dit brakwaterhabitaat is de primaire productie voornamelijk afkomstig van benthische diatomeeën en van de rietkraag (*Phragmites communis*) die de belangrijkste bron is van organisch materiaal.

1.b. SPUIKOM

Het andere biotoop waaruit bodemstalen werden verwerkt is de Spuikom van Oostende. Dit is een poly- tot euhalien brak binnenwater met een oppervlakte van 86 ha en een gemiddelde diepte van 1.5 m (watervolume $1.29 \times 10^6\ m^3$). De kom staat in Westen via een sluizensysteem in verbinding met de haven. In het Zuiden is er een verbinding via drie sluizen met het Noord-Ede-kanaal (Fig. II.2 naar Podamo, 1976a). De Spuikom werd geconstrueerd rond de eeuwwisseling, om de aanslibbing in de havengeul tegen te gaan door te spuien (Polk, 1978). Regelmatig wordt het water uit de Spuikom afgelaten, zodanig dat enkel de diepere (centrale) gedeelten onder water blijven staan. Dit spuien veroorzaakt grote saliniteitsschommelingen, en hierdoor komt het systeem periodisch onder stress te staan. Dit resulteert, voor wat het macro- en meiobenthos betreft in een lage speciesdiversiteit met hoge densiteiten per soort (Thielemans & Heip, 1977).

Het macrobenthos bestaat voor 67% uit Polychaeta (17600 ind./m^2) met vier dominante soorten, voor 13% uit Oligochaeta (2800 ind./m^2), voor 16.5% uit Gastropoda met twee soorten die numeriek belangrijk zijn, voor 3% uit Bivalvia (een 2-tal soorten) en voor 0.5% uit Nemertini bestaande uit één soort (Thielemans & Heip, 1977). Het meiobenthos bestaat voor 95% uit Nematoda en harpacticoïde copepoden. De nematodengemeenschap bestaat uit een 50-tal soorten die te samen een gemiddelde densiteit van ± 1500000 ind./m^2 (Schuurmans Stekhoven, 1942 ; Thielemans *et al.*1978), waarvan er een 15-tal als dominant kunnen beschouwd worden. Drie genera, *Sabatieria*, *Metoncholaimus* en *Theristus* maken 73% van de nematodensamenstelling uit (Thielemans *et al.*, 1977). De Harpacticoïda-fauna met een gemiddelde densiteit van ± 300000 ind./m^2 bestaat voor ± 89% uit *Canuella perplexa* (271000 ind./m^2 (Thielemans & Heip, 1984). Andere meiobenthosgroepen zoals de Archianellida (10600 ind./m^2) en de Halacarida (6900 ind./m^2) zijn beduidend minder abundant. De gemiddelde jaartemperatuur in de Spuikom bedraagt ± 12°C, voor de periode van 1976-1980 (Thielemans, pers.med.) ; de temperatuursvergelijking van Podamo (1976e) geeft een gemiddelde watertemperatuur van ± 11.6°C. De saliniteit varieert tussen 25 en 32°/$_{oo}$ (Thielemans *et al.*, 1985) en de pH schommelt normaliter tussen 7.5 en 8.6 (Thielemans *et al.*, 1978). Door een geleidelijke eutrofiëring werden maximale pH-waarden van meer dan 10 genoteerd. Deze pH-verhoging was voornamelijk te wijten aan de enorme productie van *Ulva lactuca*, waarvan de maximale biomassa op 250 ton drooggewicht geschat wordt. Momenteel kunnen de thalli van *Ulva* periodisch de totale bodemoppervlakte en het daarbovenstaande water innemen (Thielemans & Verboven, 1982). Dit heeft tot gevolg dat er grote zuurstofverschillen voorkomen tussen dag en nacht en dat zich bij het afsterven van deze enorme wiermassa rottingsverschijnselen voordoen, gepaard gaande met zuurstofdeficiënties en soms vrijwel complete anoxie. Het decompositieproces van de *Ulva*-thalli bevordert verdere eutrofiëring, door een hoge input van voedingsstoffen in de waterkolom. Voor 1973 werd de bijdrage van dit wier aan de primaire productie geschat op 15% (Podamo, 1975a). Op *Ulva* zelf wordt er een belangrijke 'Aufwuchs-gemeenschap' aangetroffen. De meiofauna geassocieerd met de *Ulva*-thalli bestaat uit Turbellaria (max. ± 335000 ind./m^2), Nematoda (max. ± 1500000 ind./m^2), *Nerilla autenuata* (max. ± 410000 ind./m^2), Harpacticoida (max. ± 150000 ind./m^2) en de Halacarida (max. ± 3100 ind./m^2). De soortensamenstelling van de epiphytische nematoda is niet gekend.

De stalen werden genomen op punt VI (zie kaart : Fig. II.2). De korrelanalyse van dit punt geeft : zand 85%, slib 13%, grint 2% en een mediane korrelgrootte van 121 µm (Thielemans *et al.*, 1978). De zandfractie bestaat uit

zeer fijn en goed gesorteerd zand, met een ongeveer symmetrische spreiding (Gullentops, 1973 ; Thielemans *et al.*, 1978). De grintfractie bestaat uitsluitend uit schelpengruis. Bij het leeglopen komt punt VI voor een groot gedeelte bloot te liggen.

2. STAALNAME

In de Spuikom werden de stalen genomen met een core uit plexiglas met een oppervlakte van 10.2 cm^2 (Govaere & Thielemans, 1979), ter hoogte van punt VI. Deze core wordt via een tussenstuk vastgeschroefd op een metalen buis (zie Fig. II.3). Het tussenstuk bestaat uit twee cilindrische gedeelten die in elkaar schroeven : het bovenste gedeelte (C) is centraal geperforeerd door een afsluitpin (E), waaraan een nylondraad (F) is vastgehecht, die omhoog loopt naar het bovenste gedeelte van de buis, dat boven water wordt gehouden. Het onderste gedeelte (D) van het tweedelige tussenstuk heeft een centrale opening die door de pin kan worden afgesloten. In de wand van (C) zijn ter hoogte van de pin gaatjes geboord (G). De staalname verloopt nu als volgt : de core wordt verticaal met de afsluitpin omhoog, in het sediment geduwd. Daarna sluit men de centrale opening af met de pin en wordt de core uit het sediment getrokken en het overtollige water loopt weg via de wandperforaties. Het bodemstaal wordt hierna in een plastiek potje gebracht.

Bij de staalname van *Ulva*, werden enkel sterk begroeide (bruine) thalli uitgekozen. De thalli werden ondergedompeld in een met spuikomwater gevuld plastiek potje en daarna gestockeerd bij 8°C in koelkasten met constante belichting en aëratie.

In het Dievengat werden de bodemmonsters rechtstreeks met een plastieken potje verzameld. Er werd telkens voor gezorgd dat het bovenste, zuurstofrijke gedeelte van de bodem werd bemonsterd. De bodemstalen die niet onmiddellijk konden worden opgespoeld , werden, voorzien van zuurstof, gestockeerd in de koude kamer.

3. VERWERKING VAN DE BODEMSTALEN

3.a. OPSPOELEN

In het laboratorium worden de bodemstalen opgespoeld met de gootmethode van Barnett (1968). Hierbij wordt het sediment verdeeld over een lange (90 cm) zacht hellende zinken goot, waarover we gedurende een 30-tal minuten

water (met ± dezelfde saliniteit als het bodemstaal) laten lopen. Het lichtere materiaal, namelijk de organismen en het detritus, wordt door het water meegenomen, terwijl de zwaardere zandkorrels op de goot blijven liggen. Hierdoor bekomen we een eerste scheiding tussen de zwaardere zandkorrels en het lichtere biologische materiaal. Regelmatig wordt het sediment op de goot bespoten met gedestilleerd en leidingwater. Hierdoor wordt het uitspoelen van het zand en het transport van het biologisch materiaal aanzienlijk bevorderd. Het opgespoelde materiaal wordt opgevangen in twee zeven, een eerste met een maaswijdte van 250 µm en een tweede van 38 µm. Op deze laatste zeef bevinden zich de voor onze studie interessante nematodensoorten.

3.b. AGARPLATEN MET DETRITUSVLEKKEN

Na deze behandeling wordt het opgespoelde materiaal in grote petriplaten (Ø : 14 cm) gebracht, waarin een onaangerijkte bacto-agar-bodem van 0.8-1% werd gegoten (poedervormige bacto-agar opgelost in Dievengat of Spuikomwater). In deze bacto-agar-bodem wordt op een viertal plaatsen de agar weggesneden. De holten worden daarna opgevuld met (1) opgespoeld bodemmateriaal en (2) niet behandeld sediment (zie Foto II.4).

Fig. II.4. : detritusspots in agarplaat.

Rond de op deze manier gemaakte detritusvlekken en sedimentspots, onwikkelt zich na een paar weken een rijke diatomeeën- en bacteriënflora. Na een relatief korte incubatieperiode (2 à 3 weken), waarbij deze agar-detrituspla-

ten eenvoudigweg bij kamertemperatuur gestockeerd blijven, migreren de nematoden (vnl. predatoren en bacteriëneters) en andere benthosorganismen (polychaeten, oligochaeten, ostracoden en harpacticoide copepoden) in de agar. Initieel worden de nematodeneitjes voornamelijk afgezet rond de detritusvlekken. Na een aantal weken migreren de nematoden doorheen de gehele agarbodem. In hun kruipsporen ontstaat er een sterke bacteriëngroei en na een maand ontwikkelt er zich een artificiële microcosmos waarmee meer dan 20 verschillende nematodensoorten konden onderhouden worden. De platen zelf zijn op kamertemperatuur meerdere maanden houdbaar (Fig. II.5). Om vanuit de slibplaten monoculturen op te starten, worden volwassen ♀♀ en ♂♂ overgeënt naar kleinere petriplaten (Ø : 5 cm) gevuld met een aangerijkte bacto-agar-bodem. Deze adulte wormen kunnen met enige ervaring, onder het stereoscopisch microscoop gedetermineerd worden. Een vijftal van deze petriplaatjes worden vervolgens samen met een met aqua destillata gevuld plaatje in een grote petriplaat geplaatst, die afgesloten wordt met parafilm (Fig. II.6). Op deze wijze werden telkens de verschillende proeven (generatietijden, eiontwikkeling en overleving uitgevoerd).

Fig. II.5. : Bewaarwijze van agarplaat met detritusvlekken, let ook op de intense groei van microorganismen rond de detritusvlekken.

Fig. II.6. : Manier waarop kleine petriplaatjes gestockeerd worden bij de verschillende temperatuursproeven.

In de agarplaten met detritusvlekken ontwikkelden de volgende nematodensoorten : deze soorten behoren tot de verschillende voedingstypes (bacteriëneters (a) ; diatomeeën/algeneters (b) ; carnivoren/omnivoren (c) en aaseters (scavengers)(d)) :

1. *Monhystera microphthalma* (a)
2. *M. parva* (a/b)
3. *M. disjuncta* (a)
4. *Monhystrella parelegantula* (a)
5. *Diplolaimelloides oschei* (a)
6. *Diplolaimella* spec. (a)
7. *Leptolaimus limicola* (a)
8. *Theristus pertenuis* (a/d)
9. *T. acer* (a/d)
10. *Rhabditis marina* (a)
11. *Chromadora nudicapitata* (a/b)
12. *Dichromadora cephalata* (a/b)
13. *Neochromadora poecilosemoïdes* (a/b)
14. *Paracanthonchus caecus* (a/b)
15. *Anoplostoma viviparum* (a)
16. *Oncholaimus oxyuris* (c, d)
17. *Viscosia viscosa* (c)
18. *Metoncholaimus pristiurus* (c, d)

4. OPMAKEN VAN DE AGARBODEMS

Agar wordt in de handel in poedervorm verkocht. Om met dit poeder een bodem van bijvoorbeeld 0.5% te maken, lengt men 0.5 g poedervormige agar aan met 100 cc Dievengat- of Spuikomwater, naargelang de soort die men wil kweken. Dit mengsel wordt vervolgens gedurende ± een half uur gekookt. Tijdens het koken wordt het flesje regelmatig en hevig geschud. Hierdoor bekomen we een heldere oplossing. Na afkoeling, stijft de inhoud op tot een gelatineuse massa die gedurende meerdere maanden kan bewaard worden. Door opnieuw koken, in een warm-waterbad, kan men de agar later terug vloeibaar maken. In vloeibare toestand wordt de agar dan in de petriplaten gegoten. Na afkoeling bekomen we dan de typische agarbodems. Voor de experimenten werd in ieder recipient een zelfde hoeveelheid agar gepipetteerd. Stapsgewijs en zeer concreet kunnen we de handeling als volgt beschrijven :

(1) agar in stockoplossing aan de kook brengen (warm-waterbad) ;
(2) nutriënten-aanrijkingen in petriplaatjes pipetteren (met een micropipet, zie verder voor de nutriëntensamenstelling) ;
(3) agar terug laten afkoelen tot 50-60°C ;
(4) agar in petriplaatjes bij de nutriënten gieten (pipetteren en exact de hoeveelheid bepalen bij experimenten) ;
(5) petriplaatje goed schudden, met gesloten deksel, om homogene verdeling van de nutriënten te bekomen ;
(6) petriplaatjes, samen met enkele met aq.dest. gevulde plaatjes (tegengaan van verdamping) in een grote petriplaat plaatsen, die afgesloten wordt met parafilm (zie Fig. II.6) ;
(7) enten van voedsel nadat de agar volledig is opgestijfd (zie verder) ;
(8) enten van proefdieren na incubatie van ± twee dagen (voor bacteriën) en meer dan één week (voor diatomeeën en groenwieren).

Opmerking : bij het opmaken van het gemodifieerd Killian-medium werd de agar gemaakt met water dat op voorhand is aangerijkt met de Killian-voedingszouten, bijgevolg valt hier stap (4) weg.

5. MEDIA

5.a. TERMINOLOGIE

In dit werk wordt de terminologie van Dougherty (1960) gevolgd :

5.a.1. Terminologie voor de kweek van een organisme

Benaming	Aantal geassocieerde organismen
Agnotobiotisch (= xenisch)	ongekend
Gnotobiotisch	enkel gekende* soorten, of geen enkele
Synxenisch	één of meerdere
Monoxenisch	één
Dixenisch	twee
Trixenisch	drie
Polyxenisch	meerdere tot veel
Axenisch	geen

(* aantal moet gekend zijn, niet noodzakelijk de soortnaam).

5.a.2. Terminologie voor de mediasamenstelling

Benaming	Definitie (vereenvoudigd)
Holidrisch	chemische samenstelling volledig gekend
Meridisch	media samengesteld uit een gedefinieerd basisgedeelte, aangevuld met een minder gedefinieerd supplement (e.g. leverextract)
Oligidisch	ongedefinieerde chemische samenstelling

De door mij gebruikte culturen, behoren tot het agnotobiotische oligidische type. Voor een overzicht van meer gedefinieerde kweektechnieken verwijzen we naar Vanfleteren (1978, 1980). De daarin besproken media worden voornamelijk gebruikt voor de kweek van *Caenorhabditis elegans*. Voor een overzicht omtrent de axenische kweek van vrijlevende mariene nematoden wordt verwezen naar Provasoli (1977).

5.b. PRELIMINAIR ONDERZOEK NAAR DE SAMENSTELLING VAN HET VOEDINGSMEDIUM

De door ons bestudeerde nematodensoorten werden gekweekt in bacto-agarbodems opgemaakt met natuurlijk water en aangerijkt met voedingszouten en nutriënten. De concentratie van de gebruikte agar en de samenstelling van de aanrijking varieerde naargelang de soort. De media werden uitgeselekteerd door middel van een empirische werkwijze waarbij een aantal levenscycluskarakteristieken, bijvoorbeeld de ontwikkelingssnelheid (1/T min) de maximale densiteiten (N/cm^2) en de mortaliteit (hierbij werd een juveniele mortaliteit kleiner dan 25 tot 30% nagestreefd), als referentie werden genomen. Dit leidde uiteindelijk tot een aantal media waarin we simultane groei verkregen

van zowel de testorganismen (de nematoden) als het voedsel (bacteriën en/of wieren). Uit deze proeven bleek dat het meest succesvolle medium, het eenvoudige Vlasblom-medium (1963) was.

Het preliminaire onderzoek, dat in deze fase werd uitgevoerd, zal enkel voor *M. microphthalma* besproken worden, voor de andere soorten werden analoge methodieken gebruikt : de populatietoename van *M. microphthalma* werd bestudeerd bij 20°C (18.5°C-21.5°C) in vier verschillende media : 0.8% nutrient-agar ; 0.8% yeast-extract-agar ; 0.8% bacto-agar + Vlasblom (1%, △-△ in Fig. II.7) en 0.8% bacto-agar + Vlasblom (1%) + silikaat (1%, 15 g/l in de stockoplossing) (□-□ in Fig. II.7). Per medium werd ± 7.5 ml agar gepipetteerd in petriplaten met een Ø van 5 cm. Deze agarbodems werden daarna geënt met papiergefilterd Dievengat-water. Na een paar dagen, als er zich een duidelijke bacteriële groei heeft ontwikkeld (zonder contaminatie van schimmels en gisten), werden hierop 10 ♀♀ me en 5 ♂♂ geënt en per medium werden twee proefopstellingen bestudeerd. Vanaf dit ogenblik werd met regelmatige intervals (±5 dagen) de populatietoename geteld (zie Fig. II.7)

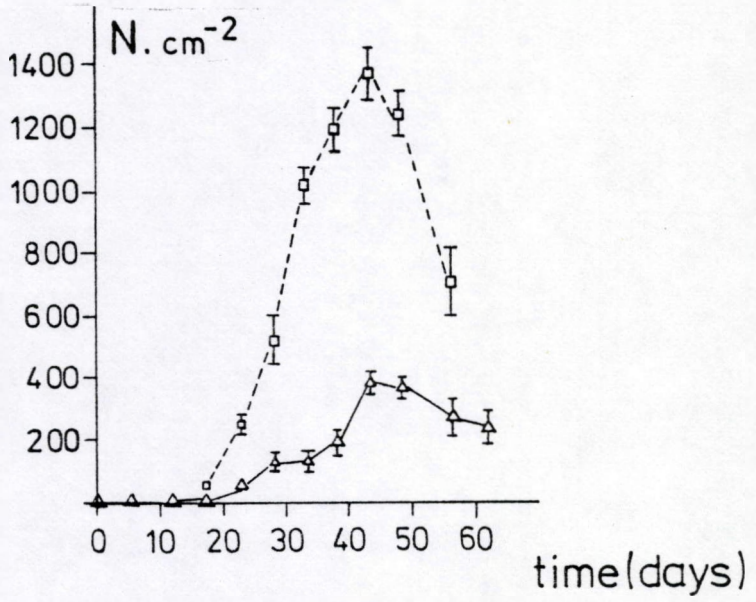


Fig. II.7. : *M. microphthalma* : populatietoename bij verschillende media en 20°C.
□ Vlasblom + silicaat in bacto-agar.
△ Vlasblom in bacto-agar.

Uit deze vergelijkende proef kon worden geconcludeerd dat de nutriënt- en yeast-extract-agar ongeschikt zijn voor de kweek van deze nematode. Er werd in deze media slechts een geringe populatiegroei waargenomen : de adulte wijfjes waren relatief inactief, ze produceerden na vijf dagen slechts 38 en 48 eieren, respectievelijk in de nutriënt- en yeast-extract-agar. Bij deze

controle telden wij geen enkel juveniel en in één petriplaat met nutriënt-agar waren al drie adulten (2 ♀♀ en 1 ♂) gestorven. Na 12 dagen werd er geen verbetering vastgesteld en slechts een tiental juvenielen hadden zich ontwikkeld uit de afgezette eieren.

De toename van de populatie op bacto-agar aangerijkt met Vlasblom-medium is beduidend beter dan op de vorige twee media. De laatste combinatie : bacto-agar + Vlasblom + silicaat geeft duidelijk nog betere resultaten, hiermee werd een maximale densiteit van 1371 ind./cm^2 (na 43 dagen met een groeitoename (r) = 0.186 dag^{-1} (r is niet gelijk aan de natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid r_m ; zie ook verder) bekomen.

De gegevens en verwerking van de populatiegroei van *M. microphthalma* worden samengevat in de volgende tabel :

Tabel II.3. : statistische analyse van de populatiegroei bij verschillende voedingsmedia.

Medium	T(°C)	r (dag^{-1})	t_2 (dagen)	N(cm^{-2})	t (dagen)	F_s	R^2	n
bacto-agar + Vlasblom	±20	0.1452 (±0.0095)	4.77	379	43	231***	0.971	9
bacto-agar + Vlasblom + silicaat	±20	0.1856 (±0.0174)	3.73	1371	43	113***	0.942	9

T = temperatuur (°C)
r = toenamesnelheid per tijdseenheid (dagen)
t_2 = verdubbelingstijd
N = maximaal geobserveerd aantal per cm^2 na een tijd (t)
R^2 = coëfficiënt van determinatie.
*** : $P \leq 0.001$

Zonder toevoeging van silicaat wordt er een beduidend lagere maximale densiteit N = 384 cm^{-2} geobserveerd en een beduidend kleinere groeitoename (r = 0.145 dag^{-1}.

De voedingsbodem die met deze vergelijkende resultaten het beste resultaat gaf, werd dan verder gebruikt om de levenscyclus te bestuderen ; hierbij werd deze bodem gebruikt voor zowel het onderhouden van de stockculturen als voor de experimenten. Minstens éénmaal per maand werden nieuwe stockculturen gemaakt, wat noodzakelijk bleek om continu reproducerende populaties te onderhouden. Het is namelijk zo dat na een maand ongeveer de helft van de culturen vloeibaar wordt en dit induceert een hoge mortaliteit onder de nematoden. In de niet vloeibare culturen gingen de aaltjes, door stagnatie van de bacte-

riëngroei, hongeren. Dit kan natuurlijk verholpen worden door toedruppelen van een bacteriënsuspensie. Toch bleek het moeilijk om met exemplaren afkomstig uit oude bacteriën-arme stockculturen nieuwe, goede stockculturen te bekomen. Dit laatste is voornamelijk te wijten aan een grote initiële mortaliteit bij de overgeënte dieren of door een bijna onbestaande reproductieve activiteit veroorzaakt door de slechte fysiologische toestand van de aaltjes.

5.c. SAMENSTELLING VAN DE GEBRUIKTE MEDIA

De agardensiteit in onze culturen varieerde tussen 0.4 en 0.8%. Deze agarconcentraties worden in de literatuur "sloppy" of "semi-solid" genoemd. Voor de Dievengat-soorten werd de saliniteit van de agarbodems constant gehouden tussen 18°/$_{oo}$ en 22°/$_{oo}$. Voor bodems opgemaakt met Spuikom-water varieerde het zoutgehalte tussen 29°/$_{oo}$ en 31°/$_{oo}$. De saliniteit van de agarplaten werd gemeten met een Goldberg T/C refractometer model 10419.

Hieronder worden de media, waarmee gunstige resultaten werden bekomen weergegeven :

5.c.1. Medium van Vlasblom (Vlasblom, 1963)

$FeSO_4.7H_2O$	: 0.278 g
$NaHPO_4.2H_2O$	: 3.000 g
$NaNO_3$	:30.000 g
$MnCl_2.4H_2O$	: 0.470 g
glycine	:50.000 g
aq.dest.	tot 1 liter
$Na_2SiO_3.9H_2O$	: 15 g/l

Het medium van Vlasblom (1963) is een gemodifieerd medium van Walne (1958, in brief van Korringa aan Vlasblom, 1963). Vlasblom voegde aan het Walne-medium 50 g/l glycine toe. Het Vlasblom-medium en de silicaatoplossing worden afzonderlijk bewaard. De uiteindelijke concentratie van het Vlasblom-medium in de agarplaten is 1%, van het silicaat is dit 0.5-1%. Vlasblom gebruikte glycine, omdat dit aminozuur een gunstig effect had op de ontwikkeling van de diatomee *Phaeodactylum tricornutum*. In het algemeen wordt glycine gebruikt als C-bron, in hoge concentraties wordt het gebruikt als stabilisator en metaal-chelator (Provasoli *et al.*, 1957).

5.c.2. Killian-medium (gemodifieerd naar von Thun, 1966)

aardafkooksel : 20 ml
oplossing a : 2 ml
oplossing b : 1 ml
spoor mangaanchloride
geautoclaveerd zeewater tot 1 l.

Samenstelling oplossing a		Samenstelling oplossing b	
$NaNO_3$	: 2 g	NaH_2PO_4	: 4 g
KNO_3	: 2 g	$CaCl_2$	: 4 g
NH_4NO_3	: 1 g	HCl (geconcentreerd)	: 2 ml
aq.dest.	: 1000 ml	$FeCl_3$	: 2 g
		aq.dest.	: 80 ml

De bereiding van het bodemafkooksel gebeurt op de volgende wijze : eerst werd het licht zure aardafkooksel op neutrale pH gebracht met $NaHCO_3$ of NaOH bij lage pH. Daarna laat men het sediment bezinken en hierachter wordt de bovenstaande vloeistof afgedecanteerd. Deze vloeistof wordt dan verscheidene malen gefilterd, eerst door een papierfilter en daarna door membraanfilters (0.78 en 0.45 µm), totdat men een helder gele oplossing bekomt (naar Lee *et al.*, 1970). De helder gele vloeistof wordt vervolgens ingevroren bij -20°C. Aldus kan ze lange tijd bewaard blijven.

Dit medium van Killian (1911) is een modificatie en simplifiëring van het medium van Miquel (1890, in Provasoli *et al.*, 1957). Dit laatste was oorspronkelijk ontworpen als aanrijking van zoetwater. Sommige componenten van Miquel's medium (Mg, Na, K, Br, I, Cl, SO_4) zijn in voldoende mate aanwezig in zeewater en bovendien bleken in zijn oplossing a enkel de nitraten de actieve bestanddelen te zijn (Provasoli *et al.*, l.c.). Daarom vereenvoudigde Killian (1911) oplossing a tot de hierboven gegeven samenstelling. Achteraf voegde von Thun (1966) aan het geheel een tienvoudige concentratie bodemextract toe. Oplossing b van het originele medium bleef relatief onveranderd (zie de media van Allan & Nelson (1920) en Killian (1911) in Ukeles (1976)). Toevoeging van oplossing b veroorzaakt een lichte daling van de pH en een lichte precipitatie na koken. Uit analyses van het precipitaat bleek dat bijna alle toegevoegde nutriënten (fosfaat, calcium en ijzer) waren neergeslagen. Nochtans bleek oplossing b noodzakelijk en Ukeles (1976) denkt dat ze een "beschermende functie" vervult, namelijk dat de werking van substanties die in licht zuur water toxisch zijn, door co-precipitatie geïnhibeerd wordt (Provasoli, l.c. ; Ukeles, l.c.).

5.c.3. Fosfor-gemodifieerd medium van Walne (1956, brief aan Vlasblom)

$FeSO_4.7H_2O$	: 0.278 g
$NaH_2PO_4.2H_2O$	: 5.000 g
$NaNO_3$	: 30.000 g
$MnCl_2.4H_2O$	: 0.470 g
aq.dest.	tot 1 liter

5.c.4. Gemodifieerd ES-medium van Provasoli (1968)

$NaNO_3$	: 70 mg
$Na_2HPO_4.2H_2O$	: 10 mg
vit B_{12}	: 2 µg
thiamine (vit B_1)	: 0.1 mg
biotine (vit H)	: 1 µg
Fe (als EDTA : 1/1M)*	: 5 ml
P_{II} metaal mengeling**	: 5 ml
zeewater tot	:1000 ml

pH-crrectie tot 7.8 met HCl

* Fe als EDTA 1/1M

$Fe(NH_4)_2(SO_4)_2.6H_2O$	: 351 mg
Na_2EDTA	: 350 mg
aq.dest. tot	500 ml

**metaal mengeling

H_3BO_3	: 114 mg
$FeCl_3.6H_2O$	: 4.9 mg
$ZnSO_4.7H_2O$	: 2.2 mg
$MnSO_4.4H_2O$	: 16.4 mg
$CoSO_4.7H_2O$	: 0.48 mg
Na_2EDTA	: 100.0 mg
aq.dest.	: 100.0 ml

Het hierboven gegeven ES-medium van Provasoli (Provasoli, 1968 in Ukeles, 1976) wordt in combinatie gebruikt met het fosfor-gemodifieerd medium van Walne (in Vlasblom, 1963) in de volgende verhouding : vijf delen P-gemodifieerd Walne/één deel Provasoli. De uiteindelijke concentratie van dit mengsel in onze agarbodem bedraagt 1%. Dit ES-medium van Provasoli wordt voornamelijk gebruikt in de "twee fase"-techniek, waarbij een laag water wordt aangebracht boven de agarbodem. In onze culturen werd geen bovenstaand water gebruikt. Met dit medium werden met succes, populaties van trager groeiende nematodensoorten gekweekt, o.a. *Paracanthonchus caecus* en *Anoplostoma viviparum* (ongepubliceerde resultaten Van Brussel D.). Ikzelf heb met dit gecombineerd medium geen experimenten uitgevoerd. De combinatie werd wel door mij samengesteld en uitgeprobeerd (na overleg met Ir. L. de Leenheer) en stockculturen van *M. parva* en *N. poecilosomoides* werden hiermee onderhouden.

In Tabel (II.4) wordt per nematodensoort de voeding, het gebruikte kweekmedium, de concentratie en de saliniteit van de agar weergegeven. Samenvattend kunnen we stellen dat drie monhysteriden (*Monhystera microphthalma*, *Monhystera disjuncta* en *Monhystrella parelegantula*) en de rhabditide *Rhabditis marina* in massa kunnen gekweekt worden met 0.8% (*M. microphthalma*, *M. parelegantula* en *R. marina*) en 0.4% (*M. disjuncta*) bacto-agar verrijkt met 1% Vlasblom-medium en 0.5-1% silikaat (15 g/l in de stockoplossing). Het dieet van deze soorten was samengesteld uit een mengeling van niet-geïdentificeerde bacteriën.

Massaculturen van *Monhystera parva*, *Chromadora nudicapitata* en *Neochromadora poecilosomoides* werden bekomen met bacto-agar-bodems aangerijkt met gemodifieerd Killian-medium (von Thun, 1966). Deze drie soorten werden gekweekt in agarbodems van 0.4% en hun dieet bestond uit een mengsel van niet-geïdentificeerde bacteriën, een vijftal diatomeeënsoorten (zie verder voor de samenstelling) en het groenwier *Dunaliella salina*.

6. ISOLATIE EN KWEEK VAN DE DIATOMEEEN

De diatomeeën werden op drie verschillende manieren gekweekt : (1) in baxters met zuurstofdoorborreling ; (2) in erlenmeyers en (3) op agarbodems.

6.a. KWEEK IN BAXTERS

Phaeodactylum tricornutum (en het groenwier *Dunaliella salina*) werd gekweekt in baxters die werden opgehangen in een lichtbak met T.L.-lampen. Voor deze kiezelwiertjes bestond de gebruikte voedingssamenstelling uit 9000 ml Dievengat- of Spuikom-water, 10 ml Vlasblom-medium en 4 ml $Na_2SiO_3.9H_2O$ (15 g/l). Hieraan werd een initieel inoculum van 100 ml wiersuspensie toegevoegd. De kweek van *P. tricornutum* gebeurde in volumina variërend van 500 ml tot 1000 ml. Voor het onderhoud werd telkens 2/3 van de oude cultuur afgetapt en door nieuw medium vervangen. Het geheel werd voortdurend doorborreld met zuurstof (Persoone & Uytersprot, 1975). Dit bleek noodzakelijk omdat *Phaeodactylum* een niet bewegend organisme is, dat vrij snel naar de bodem uitzakt als het medium niet wordt geaëreerd (Vlasblom, 1963). Het initieel inoculum werd bekomen bij ir. L. de Leenheer (Laboratorium Prof.Dr. G. Persoone).

6.b. KWEEK IN ERLENMEYERS EN OP AGARBODEMS

Benthische diatomeeën die geassocieerd met *Ulva lactuca* voorkwamen, werden gekweekt in erlenmeyers met CHU-medium (1942) of werden rechtstreeks gekweekt op agarbodems aangerijkt met gemodifieerd Killian-medium. De diatomeeën werden verzameld door sterk begroeide *Ulva*-thalli te spoelen met gefilterd Spuikom-water. Dit spoelwater werd via zeven met een maaswijdte van 10 µm opgevangen in proefbuizen. Na bezinking (24 u), meerdere malen wassen met membraan-gefilterd Spuikom-water (0.45 µm), telkens gevolgd door decantatie van het bovenstaande water, werden de wieren zachtjes met membraan-gefilterd Spuikom-water in petriplaten met een Ø van 35 mm gespoeld. Onder de binoculaire loupe werden deze diatomeeënsuspensies onderzocht op nog aanwezige contaminanten (vnl. ciliaten o.a. *Euplotes*). De contaminanten werden zo nauwkeurig mogelijk verwijderd (afgezogen met een pipet). Vervolgens werden de diatomeeën in glazen erlenmeyers met CHU-medium (1942) gepipetteerd. Het CHU-medium heeft de volgende samenstelling :

CHU-medium

$Ca(NO_3)_2$	:	4 g
K_2HPO_4	:	0.5-1 g
$MgSO_4.7H_2O$	:	2.5 g
Na_2CO_3	:	2 g
Na_2SiO_3	:	2.5 g
$FeCl_3$	:	0.8 g
aq.dest. tot		2000 ml

Van dit CHU-medium wordt 20 ml gebruikt per liter Spuikom-water. Deze oplossing werd vervolgens verdeeld in kleine erlenmeyers van 100 tot 200 ml. De erlenmeyers worden vervolgens afgedekt met een prop watten en onder de lichtbak geplaatst, bij kamertemperatuur. Na enkele weken is de glazen bodem van de recipiënten goed begroeid met een gemengde diatomeeëncultuur. In dit stadium worden de culturen opnieuw gecontroleerd op contaminatie. De gecontamineerde culturen worden onmiddellijk geëlimineerd. Diatomeeën uit niet gecontamineerde culturen worden vervolgens overgeënt op agarplaten met Killian-medium. Deze platen werden gedurende één week onder de lichtbak geplaatst en werden hierna gebruikt voor de experimenten.

We gebruikten ook een andere, meer eenvoudige, isolatiemethode. Hierbij werden door middel van een insectennaald rechtstreeks kleine diatomeeënpakketjes van de *Ulva*-thalli afgeschraapt. Deze wierpakketjes werden vervolgens overgebracht op agarbodems. Daarna werden deze culturen op een analoge manier behandeld als hierboven. De contaminatie met microciliaten is met de laatste methodiek veel groter dan met de hierboven beschreven methode.

Met deze eenvoudige technieken werd een gemengde cultuur van de volgende diatomeeën bekomen (determinatie E. D'Hollander) :

Navicula peregrina (Ehrenberg) Kützing
Nitzschia ovalis Arnott
Cocconeis scutellum (Ehrenberg) v. *parva* Grunow
Cyclotella sp.
Melosira sp.

De eerste twee soorten vertegenwoordigden ± 90% van de cellen in onze culturen (tellingen E. D'Hollander).

7. SAMENVATTING METHODIEK

In Fig. II.8. wordt de gebruikte kweekmethodiek schematisch samengevat. Onder A wordt de isolatie van de nematoden, vanaf de staalname tot het bekomen van de adulte individuen uit de detritusplaten, voorgesteld. Deze adulte nematoden werden, naargelang hun voedingsvereisten, overgeënt op petriplaten met een bacteriëndieet of naar agarbodems met een diatomeeën (bacteriën) begroeiing. De methode voor het opmaken van de agarbodems met bacteriën wordt voorgesteld onder B : papier-gefilterd natuurlijk water wordt nogmaals gefilterd door een membraanfilter (0.75 µm of 0.45 µm); hierna worden de filters gespoeld met steriel water en het spoelwater wordt opgevangen in proefbuizen met steriel natuurlijk water dat op voorhand is aangerijkt met Vlasblom-medium (1% op het totale volume); dit bacteriëninoculum laten we gedurende 3-4 dagen opgroeien bij kamertemperatuur; van deze vloeibare bacteriëncultuur worden dan tenslotte enkele druppels gepipetteerd op een agarbodem aangerijkt met silicaat en Vlasblom-medium; vanaf het moment dat een lichte bacteriëngroei zich manifesteert worden de nematoden erop geënt. Onder C wordt het in kweek brengen van diatomeeën voorgesteld. Dit werd reeds uitvoerig besproken onder II.6. De media zijn dus als dusdanig samengesteld dat de groei van de voedingsorganismen en de nematoden simultaan gebeurt.

8. FIXATIE EN PREPARATIE

8.a. FIXATIE

De aaltjes werden gefixeerd door ze in een embryoschaaltje te brengen met een zeer kleine hoeveelheid water (Dievengat of Spuikom) en ze daarna te overgieten met het fixatief (± 70°C ; samenstelling = 40% formol en 90 ml aq.dest.). Op deze manier strekken de aaltjes zich uit.

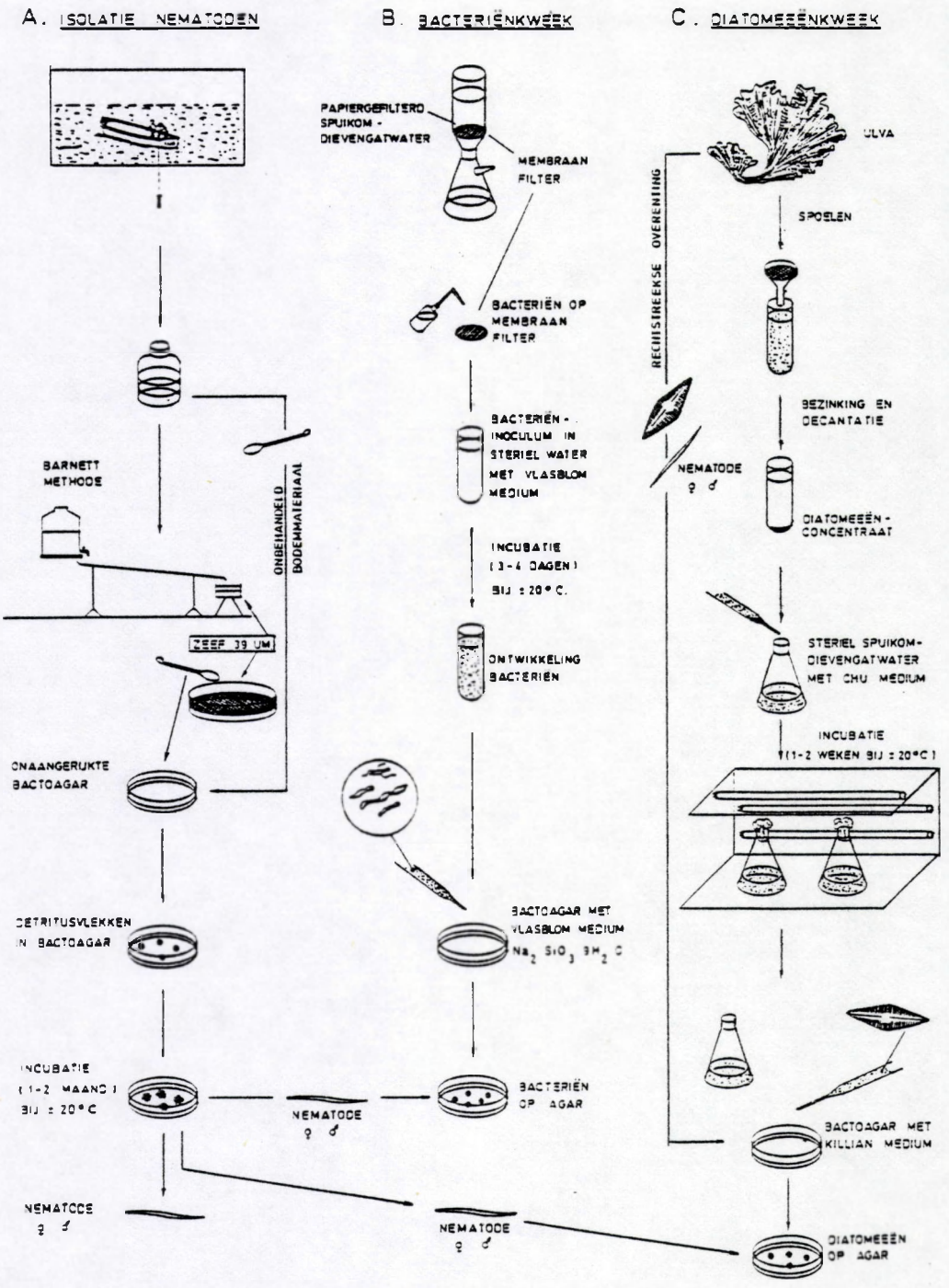


Fig. II 8. Samenvatting van de isolatietechnieken en van de kweek-methodiek van vrijlevende brakwater nematoden.

8.b. OVERBRENGEN NAAR GLYCERINE

De methode die hier wordt gebruikt is de dampspanningsmethode van Seinhorst (1959) en De Grisse (1969). De nematoden kunnen enkel met het microscoop (grootste vergroting met immersie-olie) bestudeerd worden, als ze zich in medium bevinden dat de brekingsindex van glas benadert (1.55). Glycerine heeft een brekingsindex van 1.47. De nematoden kunnen echter niet rechtstreeks in de glycerine worden gebracht, omdat ze onmiddellijk door plasmolyse hun vorm verliezen. Bijgevolg moet het overbrengen in glycerine trapsgewijze gebeuren.

De volgende methodiek werd hier toegepast :
de gefixeerde nematoden worden in oplossing I gebracht (10 ml formol 40%, 1 ml glycerine en 89 ml. aq.dest.), hierna wordt de hoeveelheid oplossing I zoveel mogelijk verkleind en daarna wordt het embryoschaaltje met de nematoden (zonder deksel) één nacht (15 u) bij 40°C in een gesloten dessicator geplaatst, waarvan de bodem bedekt is met ethylalcohol (95%). Door de dampspanning zal het water vervangen worden door alcohol. De volgende dag wordt het embryoschaaltje uit de dessicator genomen en laat men de alcohol een beetje verdampen. Wanneer er een beetje alcohol is verdampt, voegt men oplossing II (95 ml ethanol (96%) + 5 ml glycerine) toe. Uiteindelijk voegen we oplossing III (50 ml ethanol (96%) + 50 ml glycerine) toe en laten we de alcohol volledig verdampen. Dit alles gebeurt bij 40°C. Als de aaltjes zich in zuivere glycerine bevinden laat men alles afkoelen in een met $CaCl_2$ gevulde dessicator.

8.c. PREPARATIE

De nematoden worden in aluminium dubbel-dekglas-preparaten (Cobb, 1917) gebracht met de glyceel-ring-methode (zie De Grisse, 1970, Deel III). In deze methode worden de nematoden op een vierkant dekglaasje gelegd in een druppel glycerine. Naast de nematoden legt men glasstaafjes. Hierop wordt een verwarmd rond dekglaasje aangebracht, dat wordt vastgemaakt met een glyceelring.

9. OBSERVATIEKAMERS

9.a. GEMODIFIEERDE PETRIPLAAT NUNCLON R.

Voor de proeven met *Monhystrella parelegantula* werd een gemodifieerde petriplaat nunclon R (Ø : 3.2 cm) gebruikt (Fig. II.9). Deze petriplaat ve-

eenvoudigde in belangrijke mate de observaties onder het stereoscopisch microscoop. Midden in de petriplaat werd een centrale plexiglasring vastgekleefd (Ø : 14 mm ; hoogte ; 8 mm). In de binnenste kamer (2) brengt men een laag agarmedium en in de buitenring (2) wordt gedestilleerd water gepipetteerd, om de uitdroging van de agar te verhinderen. Tijdens de observaties (tellingen) werd het water uit de buitenste ring gezogen en werd de petriplaat omgekeerd. Op de bodem van de petriplaat werd een kruis getekend en ieder kwadrant werd genummerd. Deze procedure vereenvoudigde in belangrijke mate de tellingen van eieren en juvenielen en maakt een veel efficiëntere controle van de proefopstellingen mogelijk.

9.b. OBSERVATIEKAMERS VOOR MICROSCOPISCHE OBSERVATIE

9.b.1. Observatiekamer type A (Maertens, 1975)

Voor de fotografie van de verschillende eistadia en voor de eimetingen werden gemodifieerde observatiekamers type A (Maertens, 1975 gemodifieerd naar Heimert, 1969) gebruikt. Deze kamer bestaat uit een aluminium preparaathouder (Cobb, 1917) met omgebogen rand. Hierin wordt een rechthoekig draagglaasje vastgeklemd met twee stukjes karton. Op dit glaasje wordt een gesloten (i.p.v. een open ring) vaselinering aangebracht. In de vaselinering worden enkele glasnaaldjes (nylondraadjes) geduwd. Binnen de vaselinering wordt een druppel (Dievengat- of Spuikomwater) met enkele eieren gepipetteerd. Vervolgens wordt hierop een rond dekglaasje gelegd.

De foto's werden genomen met een microfotoautomaat Wild met objectief 50x of 100x. De film heeft een gevoeligheid van 21°DIN. De meeste eieren worden gemeten met een vergroting van 15x (oculair) en 50x (objectief).

9.b.2. Observatiekamer type C en D (Maertens, 1975).

Observatiekamer C en D, werden gebruikt voor de studie van de embryonale ontwikkeling en voor het bepalen van de tijdsduur van de verschillende embryonale stadia. Deze kamers bestaan uit een centrale opening omgeven door een boord, waarrond een kanaal loopt dat in verbinding staat met een L-vormige tunnel dat aan de bovenkant van de observatiekamer uitmondt. Via deze tunnel kan gedestilleerd water in het kanaal worden gepipetteerd zonder de kamer te openen. Gedurende de proeven wordt op het bodemglaasje van de observatiekamer met een stift een genummerd rooster getekend. Hierdoor kunnen de eieren onmiddellijk worden gelocaliseerd.

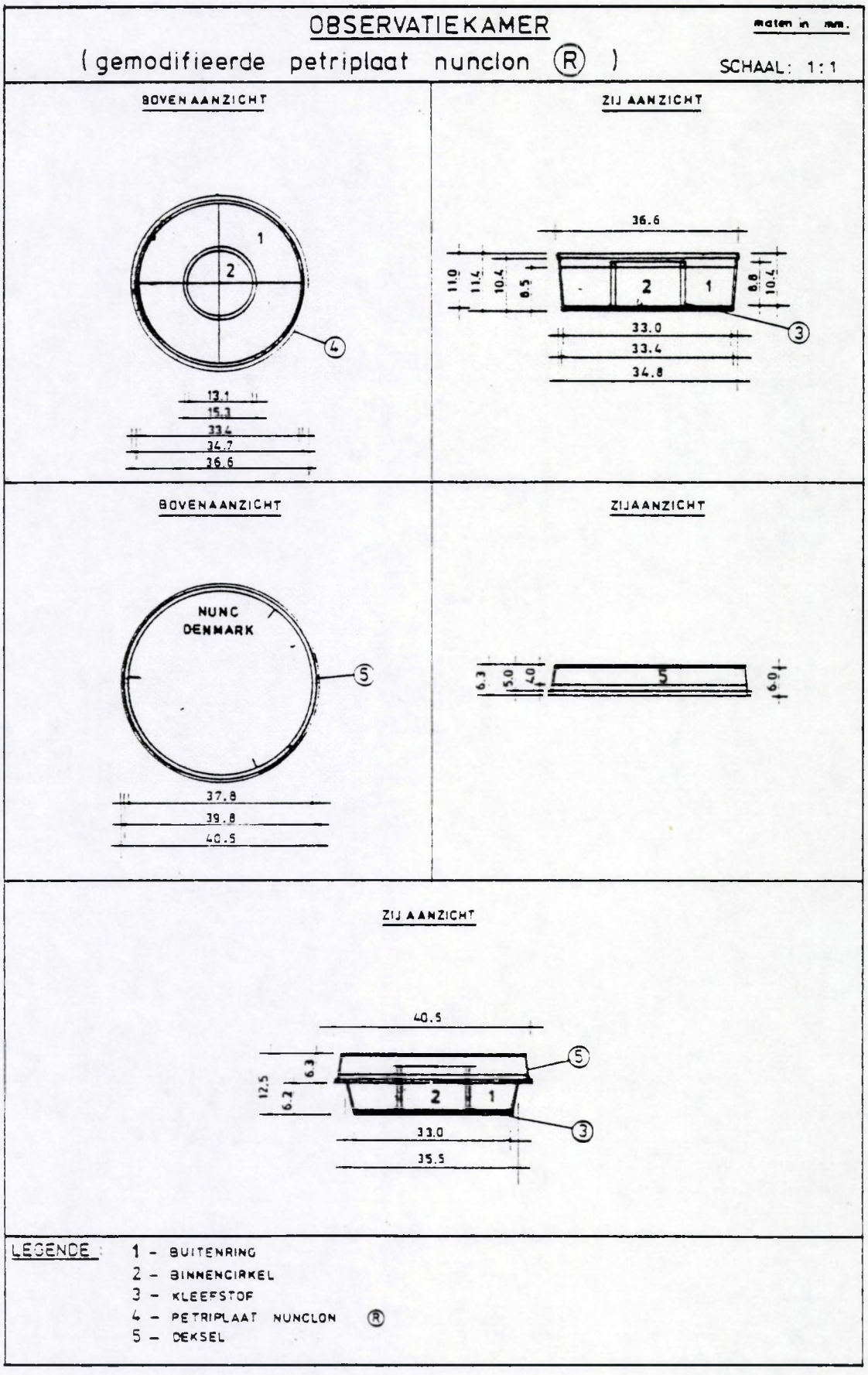


Fig. II 9. Gemodifieerde petriplaat nunclon R.

In de centrale kamer wordt een dunne laag agar (20-tal druppels) gepipetteerd, die na opstijven geïnoculeerd wordt met bacteriën. Na enkele dagen worden hierop een 20-tal jonge ♀♀ me geënt. Na een paar uren worden deze ♀♀ terug weggenomen. Vanaf dit ogenblik deden we om het uur (behalve 's nachts) waarnemingen. Op de eerste observatie werd de plaats van afzetting, het aantal en het ontwikkelingsstadium genoteerd. Bij de volledige observaties werd enkel het stadium genoteerd.

10. WEGINGEN

Het drooggewicht van adulte nematoden werd bepaald met een Mettler ME 22 electronische microbalans (nauwkeurig tot op ± 1 µg). Na fixatie van de aaltjes op de hierboven beschreven manier worden zij met een naald één voor één overgebracht in een met gedestilleerd water gevuld embryoschaaltje. Na één uur worden ze op dezelfde manier (één voor één) overgebracht naar een ander embryoschaaltje en vervolgens worden ze overgebracht in een op voorhand gewogen aluminium weegbootje. Hierna worden ze achtereenvolgens 2 uur gedroogd bij 110°C, afgekoeld in een dessicator en gewogen met de microbalans (Dumont *et al.*, 1975). Minstens 100 nematoden werden samen gewogen, hierbij werd er naar gestreefd dat het totale drooggewicht niet kleiner dan 10 µg was. Enkel voor *M. parelegantula* is dit niet gelukt.

11. PROEVEN EN CONTROLE

De experimenten die in deze verhandeling worden besproken kunnen ingedeeld worden in vijf grote groepen :

1. bestudering van de embryonale ontwikkelingsstadia (fotografische beschrijving en duur van de verschillende stadia) ;
2. ontwikkelingsproeven : uit deze proeven werd informatie bekomen over het uitsluipingspercentage van de eieren, de juveniele mortaliteit, de sexratio (verhouding ♂♂/♀♀), de ontwikkelingstijd (T_{min}, zie verder) ;
3. opstellen van de groeicurve gedurende de postembryonale fase, waarbij de vorm van de groeicurves van verschillende soorten werd vergeleken ;
4. opstellen van populatiegroeicurven bij verschillende temperaturen ;
5. opstellen van levenstabellen (life tables)
   a. fecunditeitsproeven : studie van de reproductieve capaciteit van de vrouwelijke adulten.

b. overlevingsproeven : bestudering van het mortaliteitsmodel van de adulten en het schatten van de gemiddelde adulte levensduur.

De proeven, opgesomd onder 10.1-10.5, werden telkens uitgevoerd in functie van de temperatuur. Bij één soort, *M. microphthalma* werd ook een saliniteitsstudie uitgevoerd. Voor informatie omtrent het opzetten en de controles van deze proeven wordt verwezen naar de respectievelijke hoofdstukken.

12. STATISTISCHE ANALYSE

Voor de statistische analyses werden de volgende basiswerken geraadpleegd :

- Steel, R.G.D. & J.H. Torrie, 1960. *Principles and procedures of statistics. With special reference to the biological sciences.* McGraw-Hill Book Company, Inc., New-York, 481 pp.
  voor de twee wegs-variantie-analyse met ongelijke aantallen in de subklassen (blz. 265-276 ; hoofdstukken 13.4 ; 13.5 en 13.6).
- Woolf, C.M., 1968. *Statistics for biologists. Principles of biometry.* Van Nostrand Company, Inc., Princeton, 359 pp.
  voor de ANOVA's bij de lineaire regressies.
- Heller, R., 1968. *Manuel de statistique biologique.* Paris, Gauthier-Villars, Editeur, 296 pp.
  voor de berekening van de confidentielimieten rond percentages bij grote steekproeven (blz. 167-179 ; hoofdstuk 13).
- Siegel, S., 1956. *Non parametric statistics for the behavioural sciences.* International student edition. McGraw-Hill International Book Company, 312 pp.
  voor al de niet-parametrische testen.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf, 1981. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* Second Edition. W.H. Freeman and Company, 859 pp.
  als basis referentiewerk.
- Rohlf, F.J. & R.R. Sokal, 1981. *Statistical tables.* Second Edition. W.H. Freeman and Company, 219 pp.
  om de probabiliteitsniveau's te schatten.

III. LITERATUUROVERZICHT IN VERBAND MET ISOLATIETECHNIEKEN EN LABORATORIUMKWEEK VAN ENKELE VRIJLEVENDE MARIENE NEMATODEN

1. VROEGE AGNOTOBIOTISCHE KWEEKMETHODIEKEN

Von Thun (1966) publiceerde één van de eerste technische artikels over het kweken van mariene nematoden in laboratoriumomstandigheden. Hierin worden enerzijds kleine cultuurkamers (micro-dia aquaria) en anderzijds een kweeksysteem besproken dat is samengesteld uit deze micro-aquaria. Door watercirculatie worden deze micro-aquaria continu van zuurstof voorzien. Dit systeem kan volgens von Thun (1966) gebruikt worden om interstitiële zandsoorten te kweken. Als medium gebruikte von Thun (1968) gemodifieerde brakwater-agar (0.4 g 100 ml^{-1} water naar Killian). Met dit medium kweekte hij een zestal soorten (*Adoncholaimus thallossophygas*, *Chromadorita tenuis*, *Diplolaimella ocellata*, *Diplolaimelloides oschei*, *Diplolaimelloides islandica* en *Monhystera disjuncta*) synxenisch met verschillende micro-organismen zoals pennate diatomeeën, bacteriën en flagellaten. Later werd von Thun's medium gebruikt door Gerlach en Schrage (1971) voor het kweken van *Monhystera disjuncta* en *Theristus pertenuis*. Gerlach & Schrage (1971) gebruikten een concentratie van 0.2 g agar per 100 ml gemodifieerd Killian nutriëntmedium. Op de agarbodems werd een laag zeewater aangebracht, en hiervan werd om de week ongeveer 40% vervangen door vers zeewater. Het voedsel in deze culturen bestond uit bacteriën en andere micro-organismen. Gerlach & Schrage (1972) gebruikten dezelfde methodes voor twee andere soorten, namelijk *Oncholaimus brachycercus* en *Halichoanolaimus robustus*. Beide soorten werden initieel gehouden in zeewater met een saliniteit van 32°/$_{oo}$. Het zeewater was aangerijkt met stukjes van het wier *Laminaria*. Een andere soort, *Desmodora scaldensis*, kon niet gekweekt worden in Killian-agarbodems, omdat de soort niet in de agar kon doordringen. Bijgevolg werd deze soort gehouden in Boverischalen, gevuld met zeewater (32°/$_{oo}$ S) waarin opnieuw stukjes *Laminaria*-weefsel werden aangebracht. Het water werd om de 3 à 4 weken ververst.

Chitwood & Murphy (1964) gebruikten met havermout aangerijkte zeewateragar om *Monhystera disjuncta* te kweken. Met deze eenvoudige techniek gedijde de soort goed. Enkel wanneer fungi de culturen overgroeiden bleek de soort niet in staat om te overleven. Dezelfde auteurs bestudeerden eveneens een andere soort, namelijk *Diplolaimella schneideri*. Deze soort werd geïsoleerd

uit met havermout aangerijkte agarbodems (2 g agar en 0.5 g havermout per 100 ml zeewater), waarop kleine hoeveelheden sediment werd geënt. Hierdoor ontwikkelde er zich een rijke microfauna en flora. *D. schneideri* kon ook gekweekt worden in zeewater (zonder agar) aangerijkt met maïsmeel en havermout. Deze culturen konden meerdere jaren bewaard worden. Hierbij was het enkel noodzakelijk om regelmatig de hoeveelheid maïs en havermout aan te vullen en om water dat verloren ging door verdamping, aan te vullen met gedestilleerd water. Om *D. schneideri* te kweken in microculturen werd een medium gebruikt dat bestond uit zeewateragar (agarconcentratie niet vermeld) aangerijkt met maïsmeel en calciumcarbonaat. Voor beide soorten werden met deze media vrij lange ontwikkelingstijden (T_{min}, zie verder) bekomen, waardoor we mogen veronderstellen dat deze media minder geschikt zijn dan Killian's agar en dan methoden die later werden ontwikkeld voor de kweek van *Monhystera disjuncta*. Bovendien kon Chitwood en Murphy's medium van zeewateragar met maïsmeel en calciumcarbonaat niet gebruikt worden voor de kweek van *Deontostoma californicum* (Viglierchio & Johnson, 1971). Andere media, zoals zeewateragar aangerijkt met suiker (zuiver en geïnoculeerd met weefsel van *Egregia laevigata* en *Laminaria digitata*) bleken niet geschikt. Nog andere media, zoals Gey's en Hank's zoutoplossingen (beide oplossingen bevatten geringe concentraties aan bicarbonaten en fosfaten) en natuurlijk zeewater konden wel gebruikt worden om de soort in leven te houden, dit evenwel zonder reproducerende individuen te bekomen. In koud zeewater (4°C) dat dagelijks doorborreld werd met zuurstof en dat dagelijks werd ververst, kon de soort gedurende meerdere weken in leven worden gehouden. 50% van de eieren die mechanisch uit de uterus werden verwijderd ontwikkelden bij 15°C binnen 30 dagen tot juvenielen. De soort kon evenwel niet opgekweekt worden tot het adulte stadium.

Tietjen (1967) gebruikte erlenmeyers van 125 ml gevuld met 50 ml gefilterd (Millipore HA ; 0.45 µm poriënwijdte) estuariumwater en stukjes rottend met "Aufwuchs" begroeid zeegras *Zostera marina* voor de kweek van *Monhystera filicaudata*. Uit mijn observaties bleek evenwel dat vloeibare media minder geschikt zijn dan de 'sloppy' (0.2-0.8%) agarbodems die meestal gebruikt worden voor de kweek van mariene en terrestrische nematoden. Zo zet *Monhystrella parelegantula*, een met *M. filicaudata* nauw verwante soort, haar eieren bij voorkeur af in stukjes agar (Vranken *et al.*, 1981). Bovendien toonde *M. parelegantula* een beduidend lagere activiteit in vloeibare culturen. Individuen van *M. filicaudata* opgekweekt met deze techniek, realiseren een ontwikkelingstijd van ongeveer 30 dagen bij een temperatuur van 20 tot 25°C. Dit is lang voor een monhysteride.

Hopper, Fell & Cefalu (1973) isoleerden de volgende zes soorten : *Rhabditis marina*, *Diplolaimelloides* sp., *Diplolaimella ocellata*, *Enoplus paralittoralis*, *Oncholaimus* sp. en *Haliplectus dorsalis*, van rottende mangrovebladeren (*Rhizophora mangle*) die bovenop maïsmeel brakwateragar (DIFCO, 0.5 g l^{-1} en 15°/$_{oo}$ S) werden geïnoculeerd. Verscheidene andere organismen, zoals copepoden, polychaeten, foraminiferen, platwormen, rotiferen, gastrotrichen en tardigraden, samen met micro-organismen (bacteriën, protozoën, fungi en diatomeeën) koloniseerden de agar. Monospecifieke nematodenculturen werden bekomen door stukjes agar, waarin zich zowel nematoden als micro-organismen bevinden, over te enten naar nieuwe culturen. Bacteriën, die tegelijkertijd werden overgebracht, dienden als voedsel. De stockculturen werden bewaard bij kamertemperatuur.

2. FUNGUS-MAT-METHODE

Meyers, Feder en Tsue (1963, 1964) bespreken technieken voor het in kweek brengen van de stekeldragende euryhaliene nematodesoort *Aphelenchoides marina*. De soort werd geïsoleerd van de rhizosfeer (sediment rond het wortelsysteem) van *Thalassia testudinum* (schildpadgras). De fungi, waarop de nematoden aanwezig waren, werden na isolatie, geïncubeerd in zeewater waaraan 100 mg/l chlooramphenicol ($C_{11}H_{12}O_5N_2Cl_2$) werd toegevoegd om de bacteriëngroei te temperen. Fungi die bij de experimenten werden gebruikt, werden opgekweekt in erlenmeyers van 125 ml, die werden gevuld met 25 ml zeewater dat werd aangerijkt met 0.1% gistextract (DIFCO) en 1% glucose. De erlenmeyers werden cǫntinu geschud. Als inoculum werd 2 mg fungus (droogge-wicht) gebruikt ; dit werd geïsoleerd uit stockculturen die werden gehouden in zeewateragar van 1.5%, aangerijkt met 0.1% gistextract (DIFCO) en 1% glucose. Nog voor de inoculatie werd in iedere erlenmeyer een gewogen steriel glasplaatje aangebracht. Op dit glasplaatje ontwikkelde zich binnen de 3 tot 7 dagen een uniforme en compacte zwamvlok. De zwamvlok werd vervolgens grondig gewassen in steriel zeewater. Hierna werd de zwamvlok (mycelium) aseptisch overgebracht naar erlenmeyers, gevuld met 25 ml steriel zeewater. Vervolgens werden 300 tot 700 nematoden geïnoculeerd in iedere erlenmeyer. In de experimenten zelf, werd de groeirespons van de nematoden in functie van de verschillende schimmels bepaald. Hierbij bleken de mycelia van *Dendryphiella arenaria*, een cosmopoliete mariene deuteromyceet en de ascomyceet *Halosphaeria mediosetigera* uitzonderlijk geschikt als voesel en als substraat.

Deze "fungal-mat"-methode, waarbij schimmels opgroeien in laboratoriumomstandigheden op plaatjes bestaande uit cellulose (Ø : 4.2 cm ; Millipore Filter Corp N.AP 1004700) of glasvezel, werd door Hopper & Meyers (1966b) en Meyers & Hopper (1966, 1967), gebruikt als 'trapping-substrate' om nematodenpopulaties in de natuur te bestuderen. Dezelfde twee hoger vermelde fungi *D. arenaria* en *H. mediosetigera*, werden gekozen als substraat omdat beide schimmels compacte matten vormden op de twee verschillende plaatjes en omdat zij intact bleven na onderdompeling. De schimmelmatjes werden geplaatst in een open plastieken drager, die werd bevestigd aan een houten paal. De twee openingen van de drager werden afgesloten met een netje (Saran screen). Het volledige apparaat (i.e. de plastieken drager, gevuld met de zwamvlok, afgesloten met het netje en vastgehecht aan de houten paal) werd ondergedompeld en blootgesteld aan natuurlijke omstandigheden. De op deze manier ondergedompelde schimmelsubstraten werden voor bijna 100% gekoloniseerd door graviede wijfjes van de soort *Metoncholaimus sciccus*, en dit binnen een periode van 24 tot 48 uur. Hierop volgende onderdompeling in laboratoriumomstandigheden, resulteerde in de toename van soorten van de volgende genera : *Monhystera*, *Prochromadorella*, *Araeolaimus*, *Acanthonchus*, *Diplolaimella*, *Chromadora*, *Symplocostoma* en *Viscosia*, wat er op wijst dat eieren van deze soorten werden afgezet in de schimmelmatjes. Verder werd er gesuggereerd (Meyers & Hopper, 1966) dat de wijfjes van *M. sciccus* aangetrokken worden door enerzijds stoffen die worden geproduceerd door het fungus-cellulose-systeem of anderzijds door attractantia die worden geproduceerd door de micro-organismen die zich op het systeem bevinden. Andere auteurs, namelijk Lopez, Riemann & Schrage (1979), beschreven dit fenomeen als een vorm van broedzorg, waarbij de jongste juveniele stadia voorzien worden van hoge concentraties opgelost organisch materiaal. Analoge associaties tussen nematoden en fungi werden waargenomen op katoen-cellulose-filters (Meyers & Hopper, 1967).

Hopper & Meyers (1966b) gebruikten dezelfde fungus-cellulose-methodologie, hetzij om *Acanthonchus cobbi*, *Chromadora macrolaimoides*, *Chromadorina epidemos*, *Euchromadora gaulica*, *Monhystrella parelegantula* en *Viscosia macramphida* te isoleren uit de natuur, hetzij om de soorten in kweek te brengen in laboratoriumomstandigheden.

Acanthonchus cobbi werd geïsoleerd van een zwamvlok die werd ondergedompeld gedurende zes dagen in een *Thalassia testudinum*-gemeenschap. Deze soort werd in kweek gebracht door kleine stukjes van het mycelium te inoculeren op 0.5% zeewateragar. Als voedsel werden gespoelde cellen van de mariene gistsoort (MY-111, *Kluveromyces aestuarii*) toegediend. In deze omstandigheden (geen verdere specificaties omtrent de omstandigheden werden gegeven) realiseerde

A. cobbi een groeisnelheid (berekend als $r = (\ln N_t - \ln N_o)/t$, met Nt(o), de populatiegrootte op tijd t(o)), $r = 0.045$ dag^{-1}. *A. cobbi* werd in gemengde culturen gekweekt, tesamen met *Monhystera* spp. *Chromadora macrolaimoides* en *Chromadorina epidemos*, werden beiden gekweekt op zwamvlokken, ondergedompeld in erlenmeyers gevuld met zeewater. Voor de laatst genoemde soort, werden de matten geïnoculeerd met materiaal afgekrabd van *Thalassia*-bladeren en rhizomen, en ondergedompeld gedurende 30 dagen. Gedurende deze periode werd een groeisnelheid $r = 0.074$ dag^{-1} gerealiseerd. Een andere soort, *Euchromadora gaulica*, werd initieel in fungusculturen gehouden. Achteraf werd de soort gekweekt op myceliumproppen van de fungus *Dendryphiella arenaria*. In deze culturen varieerde de populatietoename tussen -0.021 en 0.098 dag^{-1}. Deze discrepanties in de r-waarden wijzen duidelijk op een heterogene populatiegroei in de verschillende simultane replicaten. *Monhystrella parelegantula* (oude benaming *Monhystera parelegantula*) werd gekweekt op zeewateragar, aangerijkt met gistcellen. In deze culturen voltooide *M. parelegantula* haar levenscyclus binnen de 30 dagen en werd er een r gerealiseerd van 0.070 dag^{-1}. Met dezelfde fungus-mat-techniek werd de levenscyclus van *Viscosia macramphida* bestudeerd. Hierbij werd speciale aandacht besteed aan de manier van eiafzetting, de verandering van sex-ratio in veld- en laboratoriumomstandigheden en werden er observaties bekomen betreffende de darminhoud van deze soort.

3. EXPERIMENTELE PROCEDURES GEBRUIKT DOOR TIETJEN EN MEDEWERKERS

Isolatietechnieken en zowel gnotobiotische als xenische kweekmethodieken werden beschreven door Lee *et al.* (1970) voor de volgende soorten : *Rhabditis marina*, *Chromadora* sp., *Chromadora axi*, *Chromadora quadrilinea*, *Oncholaimus paralangruensis* en *Viscosia carnleyensis*. In dit werk worden methodieken en media, voor het in kweek brengen van voedingsorganismen uitgebreid besproken. *Chromadora* sp. werd 24 generaties in continue kweek gehouden op Erdschreiber 3, synxenisch met *Nitzschia acicularis* (Bl 38), *Cylindrotheca fusiformis* (Bl 27), *Chlorococcum* sp. (38) en ongeïdentificeerde bacteriën. *Chromadora axi* en *Oncholaimus paralangruensis* werden respectievelijk 8 en 2-3 generaties gehouden op Erdschreiber 3, synxenisch met *Nitzschia acicularis* (Bl 38) en niet geïdentificeerde bacteriën. *Chromadora quadrilinea* kan gedurende acht generaties gehouden worden op hetzelfde Erdschreiber 3 medium, synxenisch met *Nitzschia acicularis* (Bl 38), Bl 52 en ongeïdentificeerde bacteriën. *Viscosia carnleyensis* werd gedurende 25 maanden in zeewater in agnotobiotische omstandigheden gehouden. De overblijvende soort, *Rhabditis marina*, werd zeer intensief bestudeerd door zowel Tietjen *et al.* (1970) als Lee *et al.* (1970).

De soort werd geïsoleerd van kleine hoeveelheden macrophyta (*Zostera marina*, 0.2 g drooggewicht) die na de staalname, onmiddellijk geïnoculeerd werden in erlenmeyers gevuld met 30 ml gekoeld zeewater. Deze isolatieprocedure werd algemeen gebruikt, ook voor het bekomen van de andere soorten. Kleine gedeelten van deze stalen, die meer dan 50 individuen bevatten, werden geïnoculeerd in vloeibare differentiële groeimedia (Lee *et al.*, 1970) en/of op agarbodems die met dezelfde media werden aangerijkt. Deze culturen werden geïncubeerd bij 15 of 25°C. Vervolgens werden de culturen waarin hoge densiteiten werden bereikt onderverdeeld in verschillende recipiënten. Hierna werden de nematoden aseptisch gewassen in steriel zeewater, met of zonder antibiotica, en vervolgens werden de wormen overgebracht naar verse media met potentiële voedingsorganismen (gnotobiotische omstandigheden). Lee & Muller (1975) beschrijven een andere aseptische wastechniek die voor *R. marina* kon gebruikt worden, en waarbij gebruik gemaakt wordt van een handcentrifuge en een vortex-menger. Hierbij worden de dieren in steriel water in een steriele centrifugeerbuis gebracht. Na centrifugatie en als de wormen de bodem van de buis hebben bereikt, wordt, in steriele omstandigheden, het bovenstaande waswater vervangen door vers steriel water. Deze handeling wordt ± 15 maal herhaald.

In hun werk benadrukken zowel Tietjen *et al.* (1970 als Lee *et al.*(1970) het belang van de fysische karakteristieken van de media die voor de kweek worden gebruikt. Bvb. bij *R. marina* werden met schuine agarbodems,met de agar ongeveer parallel met de wanden van de proefbuizen, de beste resultaten bekomen, terwijl de overleving in vloeibare culturen zeer klein is. Na deze voorbereidende handelingen werd *R. marina* in kweek gebracht, op zeewater nutriëntagar (23 g nutriëntagar (DIFCO) op een mengsel van 500 ml gedestilleerd water en 500 ml zeewater ; het geheel werd gedurende 15 min. bij 1.02 atm. gesteriliseerd in een autoclaaf), op media nr. 9 & 10 (Lee *et al.*, 1970), en dit trixenisch met *Micrococcus* sp., *Pseudomonas* sp. en *Flavobacterium marinum*. Zwamvlokken, die aanwezig waren in de eerste subculturen, afkomstig van de agnotobiotische stocks, werden verwijderd na vier opeenvolgende overbrengingen door mycostatin (50 µg-50 mg/ml) en fungizone (50 µg-50 mg/ml) bevattende media. Monoxenische culturen met *Pseudomonas* sp. werden bekomen na toevoeging van 200 µg/ml Erythromycine, wat een bacteriocide werking heeft op zowel *Flavobacterium marinum* als *Micrococcus* sp. en een bacteriostatische werking heeft op *Pseudomonas* sp. (Lee *et al.*, 1970).

Tietjen & Lee (1975) ontwikkelden axenische kweekmethodes voor *R. marina*. Hierbij werden twee verschillende wastechnieken gebruikt om aseptische individuen van *R. marina*, die gehouden werden op monoxenische culturen met *Pseu-*

domonas sp., te bekomen : (1) voorzichtig individuele overbrenging met een micropipet door steriel zeewater, (2) analoge methodiek als Lee & Muller (1975). De eerste axenische culturen waren samengesteld uit schuine zeewater-nutriënt-agarbodems, aangerijkt met dunne reepjes geautoclaveerde rundslever. Verdere verfijning van het medium leidde tot de selectie van een medium, waarvan de samenstelling gebaseerd is op Grace's (1962) insectenmedium en een mariene zoutmengeling, aangerijkt met schapenbloed (dit laatste werd later vervangen door runderhaemoglobine), casaminozuren en vetrijke materialen (zoals eidooier, ei en lactalbumine). Met dit medium werden groeiende en zich reproducerende individuen van *R. marina* bekomen. Rundsvetextracten, zoals TEM (triethyleenamine) en TWEEN-80 (polyoxyethyleensorbitan monooleaat), aangevuld met eipoeder, konden de casaminozuren aanwezig in het vorige medium, vervangen. De ongedefinieerde vetten konden worden vervangen door mengsels van oliezuur, palmitinezuur, linoleenzuur, linolzuur en stearinezuur. Er werden geen vervangingsproducten gevonden voor de "ei-dooier"-factor. Dit liet Tietjen & Lee (1975) veronderstellen dat *R. marina* over minder vet-synthetiserende eigenschappen beschikt dan terrestrische nematoden (Vanfleteren, 1980).

Voor de isolatie van *Monhystera denticulata* (Tietjen & Lee, 1972) werden identieke procedures gebruikt als voor *R. marina*. In de eerste subculturen van deze soort werden de algen geëlimineerd door de culturen in het donker te plaatsen. De wormen groeiden in deze culturen even goed als de exemplaren die werden opgekweekt in de aanwezigheid van algen. *M. denticulata* werd gekweekt op een niet-vloeibaar medium, samengesteld uit artificieel zeewater naar Tietjen *et al.* (1970), nutriëntagar (oxoid agar n° 3, 11.5 g/l) en peptone (BBL Gelysate® Peptone, 500 mg/l). Bacteriën, overgeënt van de originele culturen, dienden als voedsel. Voor het uitvoeren van de experimenten, werden individuele exemplaren geplaatst in elk compartiment van een in negen compartimenten onderverdeelde Pyrexplaat. In ieder compartiment werd 0.1 ml vast peptone-medium aangebracht, waarboven een laagje steriel zeewater werd gegoten. Met de wormen overgeënte bacteriën werden gebruikt als voedselbron.

De basisisolatietechnieken werden terug gebruikt voor het in kweek brengen van *Chromadora macrolaimoides* (Tietjen & Lee, 1973). Deze soort ontwikkelde zich het best in artificieel zeewater (Lee *et al.*, 1970) aangerijkt met bodemextract. Voedingstechnieken waarin met radioactieve isotopen werd gewerkt, werden gebruikt om de voedingsgewoontes van de soort te bestuderen. Hierbij werden 20 tot 25 wormen van gelijke grootte gewassen met steriel zeewater en overgebracht naar proefbuizen gevuld met steriel zeewater. Voor de experimenten werden de wormen gedurende 24 uur niet gevoed. Potentiële voedingsorganismen werden opgekweekt in ^{32}P gemerkte media, geoogst door centrifuga-

tie, aseptisch gewassen en op concentraties van $1x10^6$ ($1x10^7$) cellen.ml^{-1} gebracht en werden tenslotte toegevoegd aan de culturen met de hongerende nematoden. Na 24 uur (bacteriën) en 72 uur (algen) werden de nematoden geoogst en werd de radioactiviteit bepaald. Experimenten waarin observaties werden verricht betreffende de levenscyclus werden uitgevoerd met vast Erdschreidermedium, waarboven een dunne laag steriel zeewater werd aangebracht. Dezelfde voedingstechnieken werden later gebruikt om de voedingsgewoontes van *R. marina*, *M. denticulata*, *C. macrolaimoides* en *C. germanica* te bestuderen (Tietjen & Lee, 1977a).

Om de gezamelijke invloed van de temperatuur en de saliniteit op de populatiegroei van *Chromadorina germanica* te bestuderen, werd de soort opgegroeid in vloeibaar Erdschreiber-medium. Als voedingsorganismen werd de diatomee *Cylindrotheca closterium* en het groenwier *Chlorococcum* sp. gebruikt. De experimenten werden uitgevoerd in een blok, samengesteld uit een aluminiumlegegering, en geconstrueerd op een zodanige manier (naar Thomas *et al.*, 1963) dat de populatiegroei om de 2°C kon bestudeerd worden in het temperatuursinterval van 2 tot 42°C. Hierbij werden vijf experimentele saliniteiten bestudeerd. De initiële populatie bestond in elk experiment, uitgevoerd in 20x125 mm proefbuizen met schroefdop, uit 50 tot 100 adulten.

Alongi & Tietjen (1980) bestudeerden de populatiegroei en trofische interacties tussen de nematoden *Monhystera disjuncta*, *Diplolaimella* sp. en *Chromadorina germanica*. De experimenten werden uitgevoerd in gnotobiotische omstandigheden bij 23°C en 23°/$_{oo}$ saliniteit onder een lichtregime van 18 u licht/ 6 u donker. Wanneer algen werden gebruikt als voedsel, werden de nematoden opgekweekt op Erdschreiber-medium, aangerijkt met 10.000 I.U.ml^{-1} penicilline; 25 µg.ml^{-1} Fungizone en 10.000 µg Streptomycine). De stockculturen van de wieren werden opgegroeid op S-medium (Lee *et al.*, 1970). Geautoclaveerd zeewater, aangerijkt met graan (cereal) (Gerber Products Co. Mfr, Fremont, Michigan 49412) werd gebruikt als medium wanneer bacteriën de potentiële voedselbron vormden. In bacteriënculturen werd wiergroei geïnhibeerd door de culturen af te dekken met aluminiumfolie. De initiële bacteriën en algenconcentraties varieerden tussen $1.1x10^5$ tot $1.2x10^6$ cellen.ml^{-1}.

4. AGNOTOBIOTISCHE MEER RECENTE PROCEDURES

Bergholz & Brenning (1978) kweekten een parthenogenetische stam van *R. marina* (Barther Bodden, GDR) agnotobiotisch op nutriëntagar (Tietjen *et al.*, 1970) en op gemodifieerde Killian-agar (von Thun, 1966). Bij de experimenten

werd enkel het eerste medium gebruikt, en dit resulteerde in zeer lange generatietijden. In aanvullende experimenten, uitgevoerd met Killian-nutriëntagar, werden generatietijden bekomen die half zo lang waren. Hierdoor, en omdat de bekomen generatietijden voor *R. marina* in vergelijking met de data van Hopper *et al.*, 1973 ; Sudhaus, 1974a; Tietjen *et al.*, 1970 en Vranken & Heip, 1983, beduidend langer zijn, lijkt het dat het gebruikte medium minder geschikt is voor deze stam. Dezelfde auteurs bestudeerden ook een andere soort, namelijk *Prochromadora orleji*. Deze soort werd opgekweekt in een vloeibaar medium,bestaande uit 19 delen steriel water van 5°/$_{oo}$ S en 1 deel grondextract, dat werd aangerijkt met detritus van *Enteromorpha intestinalis* en in sommige gevallen (?), met het groenwier *Dunaliella salina*. Opnieuw werden vrij lange generatietijden genoteerd, variërend tussen 46 en 112 dagen. Bepaalde chromadoriden blijken inderdaad lange generatietijden te bezitten. Zo werd voor *Paracanthonchus caecus* een generatietijd van ongeveer 50 dagen genoteerd bij 20°C en 20°/$_{oo}$ S (Heip *et al.*, 1985).

Heip *et al.* (1978) kweekten *Oncholaimus oxyuris* op 0.6% brakwater bacto-agar (DIFCO). De andere juveniele stadia en de adulte wormen werden gevoed met de nematode *Panagrellus redivivus*. Dit is een uitzonderlijk snel groeiende soort. Hierdoor bleek het noodzakelijk om regelmatig een overmaat aan prooi te verwijderen, omdat anders het prooi-organisme de *O. oxyuris*-culturen ging overgroeien. Bacteriën dienden als voedsel voor de eerste juveniele stadia. Door mij werden bijkomende observaties verricht omtrent het voedingsgedrag van deze soort. Hiervoor gebruikte ik een zogenaamd ladder-systeem, bestaande uit een stapel petriplaten, een waterreservoir (maatbeker van 1 l) en een luchtlift (air-lift). Watercirculatie werd bekomen door een zuurstofpompje. Van de petriplaten werd ieder bodemgedeelte vastgeplakt op het deksel van de lagere plaat. Marginaal van zowel bodem als dekplaat werden gaten gemaakt, waardoor een plastieken buis werd gestoken die dienst deed als overloop. De platen werden op een zodanige manier geplaatst dat de gaten alterneerden t.o.v. elkaar. De bovenste platen werden gevuld met onbehandeld sediment, de intermediaire platen met 1% onaangerijkte bacto-agar (DIFCO) en de bodemplaten werden opgevuld met glaswol (gemodifieerd naar Mertens & Persoone, 1972).
De complete opstelling werd in een gekoelde incubator Heraeus geplaatst bij 15°C. De observaties werden verricht onder het stereoscopisch microscoop. Hierbij werden de met agar gevulde platen tijdelijk verwijderd uit het laddersysteem en de opening van de overloop werd afgesloten met een plastieken stopje.

Uit onze observaties bleek dat *O. oxyuris* zich gedroeg als een aaseter. Zowel juvenielen als adulten voedden zich met het voetweefsel van afgestorven exemplaren van *Hydrobia ulvae*. De wormen kropen eveneens in de schelp van de dode gastropode om de andere lichaamsgedeelten op te eten. De soort concentreert zich ook rond de kruipsporen van de polychaet *Nereis diversicolor*. Deze sporen zijn plaatsen met hoge concentraties aan organisch materiaal, waarop zich een rijke gemeenschap van micro-organismen ontwikkelt. Voornamelijk de juveniele exemplaren voedden zich met deze micro-organismen. De soort is bovendien een predator, waarbij voornamelijk adulte graviede wijfjes in groepen van 2-4 individuen oligochaeten aanvallen die verscheidene malen groter zijn dan zijzelf. Vanaf het moment dat de wijfjes erin slaagden om de lichaamswand van de oligochaet te doorboren, bewogen zij zich in het lichaam van de oligochaeten om de ingewanden op te eten. Andere nematoden, zoals *Theristus*, *Monhystera* en *Chromadora*-soorten werden ook aangevallen door *O. oxyuris*.

Romeyn *et al.* (1983) kweekten *Eudiplogaster pararmatus* op bacto-agar (DIFCO ; 5 gl^{-1} en 5‰ saliniteit). Opgeloste agar werd gemengd met een diatomeeënsuspensie en druppels van dit diatomeeën-agarmengsel werden gepipetteerd in petriplaten. De petriplaten werden afgesloten met parafilm en werden op een verhoog geplaatst in een perspex doos, gevuld met water om saliniteitsverhogingen door uitdamping tegen te gaan. Na meerdere bezoeken aan het Instituut voor Dierkunde (laboratorium Prof.Dr. A. Coomans) publiceerde Bouwman (1983) de vaststelling dat het aanrijken van bacto-agar met glycine, een indirect stimulatorisch effect heeft op bacteriëneters (dit werd reeds geobserveerd door Vranken *et al.*, 1981) ; het gunstig effect van het aminozuur glycine bij het ontwikkelen van media in de wierenkweek werd al genoteerd door Vlasblom in 1963). Dit medium gebruikte hij met succes voor de kweek van verscheidene "Aufwuchs"-soorten, waaronder de *Monhystera microphthalma*-stock uit Gent, afkomstig uit het Dievengat te Knokke.

Warwick (1981a) kweekte *Diplolaimelloides bruciei* met een medium bestaande uit Millipore gefilterd zeewater (26‰ S) en cornmeal (maismeel) agar (DIFCO, 8 gl^{-1}) (Hopper *et al.*, 1973). Stockculturen van deze soort werden gehouden bij 20°C in het donker. Om de populatiegroei van *D. bruciei* in functie van temperatuur en saliniteit te bestuderen, werden vloeibare culturen gebruikt, namelijk geautoclaveerd zeewater aangerijkt met 1 gl^{-1} cereal (voedingsartikel bereid uit granen) (Alongi & Tietjen, 1980). Warwick (1981a) presenteert ook een kweekkolom die zo geconstrueerd is dat de nematoden eenvoudigweg kunnen worden afgetapt, zonder de culturen te verstoren. Warwick

(1981b), beschreef de levenscyclus van *Chromadora nudicapitata*. Hij vermelde echter niet welke methodes werden gebruikt. Garcia (1982) gebruikte dezelfde technieken als Warwick (1981a) om de ontwikkeling, de populatiegroei, de respiratie en de productie te bestuderen van vier soorten : *Monhystera* sp.,*Atrochromadora denticulata*, *Monhystera parva* en *Monhystera denticulata*. De nematoden werden opgekweekt met bacteriën en enkel het dieet van *Atrochromadora denticulata* werd aangerijkt met de diatomee *Thalassiosira pseudonana*. Voor de studie van de populatiegroei van A. *denticulata* en *Monhystera* sp. werden, zoals door Warwick (1981a), vloeibare culturen gebruikt.

Verscheidene andere soorten werden opgekweekt met agar als substraat. Trotter & Webster (1984) gebruikten bacto-agar (DIFCO) om voedingsexperimenten uit te voeren met drie soorten die dominant voorkomen op het wier *Macrocystis integrifolia*, namelijk *Prochromadorella neapolitana*, *Monhystera refringens* en *Monhystera disjuncta*. Als voedsel werden bacteriën en diatomeeën toegediend. De bacteriën werden opgekweekt in vloeibare (DIFCO Marine Broth) en vaste media (DIFCO Marine Broth + 1% bacto-agar) en werden gehouden bij 10°C onder een 16/8 u dag/nacht-regime. De diatomeeën werden met de hand geisoleerd van de wier-thalli. Hiervoor werden lange pasteurpipetten gebruikt. De diatomeeën werden opgegroeid in steriel 'S'-medium (Lee *et al.*, 1970) en werden gehouden bij 20°C onder eenzelfde 16/8 u dag/nacht-regime.

Jensen(1982a) kweekte *Chromadorita tenuis* op een 0.8% brakwater (6°/$_{oo}$ S) agarbodem aangerijkt met gemodifieerd Erdschreiber-medium naar Hällfors. Findlay (1982) en Findlay & Tenore (1982) kweekten de nematode *Diplolaimella chitwoodi* in monoxenische culturen met Gerbers' gemengde cereal (Pablum).

Uit dit literatuuroverzicht blijkt duidelijk dat het grootste gedeelte van de gekweekte soorten behoren tot de zogenaamde "Aufwuchs"-soorten! Voor deze soorten is agar als medium uitermate geschikt. Voor andere soorten daarentegen, zoals de typische slibgenera : *Sabatieria* en *Daptonema* (Heip *et al.*, 1979, 1983 ; Vincx *et al.*, 1984) en de typische zandbewonende genera zoals *Spirinia*, *Richtersia*, *Ascolaimus* en *Viscosia* (Heip *et al.*, 1979 ; Vincx *et al.*, l.c.) is agar niet geschikt als kweekmedium. Waarschijnlijk is het nodig om hiervoor meer gesofisticeerde kweektechnieken te ontwikkelen, zoals von Thun's micro-aquaria met continue watervoorziening, om deze soorten in kweek te brengen. Als conclusie mogen we stellen dat de huidige methodologie onvoldoende ontwikkeld is en dat nieuwe ideeën nodig zijn om de typische mariene soorten in kweek te brengen.

IV. EMBRYONALE ONTWIKKELING VAN DRIE MONHYSTERIDEN

1. EMBRYONALE ONTWIKKELING VAN *MONHYSTERA MICROPHTHALMA*

De ontwikkeling van een 20-tal eieren werd bestudeerd bij 25°C en 20°/$_{oo}$ S. De duur van de stadia wordt gegeven in Tabel IV.1. De eieren worden afgezet in het één-cel stadium en hebben een ovoide tot ellipsoide

Tabel IV.1. : *Monhystera microphthalma* : duur van de embryonale stadia bij 25°C en 20°/$_{oo}$ saliniteit.

Stadium	ééncellig	blastula	gastrula	tadpole	vermiform
Duur					
minimum	2u	16u40	5u20	<13u	<21u30
maximum	<5u	19u40	12u10	15u20	23u

vorm met een gemiddelde lengte van 48 µm (SD = 4.2 ; n = 72) en een gemiddelde breedte van 25 µm (SD = 1.9 ; n = 72). De kleur van het ei verandert van donker in het ééncellig stadium tot doorzichtig in het vermiform stadium. In het één-cel stadium vult het cytoplasma bijna geheel het ei. Meestal is de kern goed zichtbaar. Het cytoplasma komt vervolgens los van de wand. De eerste celdeling is loodrecht op de lengteas en gebeurt 2-5 uur na het afzetten. Men herkent twee duidelijk ongelijke blastomeren (Fig. IV. 1e). Daarna volgt er een kort en duidelijk te herkennen driecellig stadium (Fig.IV.1f). De drie cellen liggen achter elkaar gerangschikt. Het driecellig stadium wordt onmiddellijk gevolgd door een viercellig stadium (Fig.IV.1g), waarbij de blastomeren een typisch rhomboide positie innemen. De duur van de klieving varieert tussen 16u40 en 19u40 (Fig.IV.h). Het begin van de gastrulatie (overgang tussen Fig.IV.1h en Fig.IV.1i) is moeilijk te bepalen. Dit verklaart waarschijnlijk de grote variatie op de duur van het proces (Tab.IV.1.). Op Fig.IV.1i is de positie van de ovale blastoporus aangegeven (blp). De blastoporus verandert hierna in een smalle spleet (Fig.IV.1j). In dit stadium (Fig. IV.1j) kan de gastrula bij oppervlakkige observatie verwisseld worden met het ééncellig stadium. Bij de late gastrula (Fig.IV.1k) is er duidelijk een voorste en achterste gedeelte waarneembaar. In het overgangsstadium naar het tadpole stadium worden deze delen nog meer geaccentueerd (Fig.IV.1l). Uit het dikkere voorste deel ontwikkelt zich de kop en uit het achterste deel ontwikkelt zich de staart. Tijdens het tadpole stadium verandert de kop van een afgerond driehoekige vorm (Fig.IV.1l) over een ovoide vorm (Fig.IV.1n) tot een cilindroide vorm van ongeveer dezelfde dikte als de rest van het lichaam (Fig.IV.1o). Centraal in het vooreinde van de kopstreek bevindt zich de aanleg van het stomodeum (Fig.IV.1n en IV.1o). Op het einde van het dikkop-stadium dat ongeveer

Fig. IV 1. a-p. *Monhystera microphthalma* : embryonale ontwikkeling (vergroting 400 x). a: ééncellig stadium met cytoplasma tegen de wand ; b: ééncellig stadium met nucleus zichtbaar; c: ééncellig stadium met cytoplasma los van de wand; d: ééncellig stadium - de indeuking duidt op het begin van de eerste klieving; e: twee ongelijke blastomeren met duidelijke nuclei; f: driecellig stadium; g: viercellig stadium; h: meercellig stadium; i: vroege gastrula, de positie van de blastoporus wordt aangegeven; j: late gastrula; k,l: overgangsstadia gastrula - tadpole; m: dikkopstadium, vooraanzicht; n: dikkopstadium, lateraal zicht - de plaats van de latere mond (stdm = stomodeum) en oesophagus worden aangegeven; o: vroeg vermiform stadium; p: vermiform stadium.

13-15u20 duurt, heeft het embryo ongeveer tweemaal de lengte van het ei. Vanaf dit stadium begint het embryo actief te bewegen. Dit stadium (Fig. IV.o en p) duurt ongeveer 21u30-23u. In het laatste stadium wordt de grootste lengtegroei gerealiseerd.

2. EMBRYONALE ONTWIKKELING VAN *MONHYSTRELLA PARELEGANTULA*

Tabel IV.2. geeft de duur van de embryonale stadia bij 30°C en 30°/oo S. Grafiek IV.2 geeft de minimale en maximale duur van de verschillende embryonale stadia. Grafiek IV.3 geeft de gemiddelde duur van elk embryonaal stadium samen met de betrouwbaarheidsgrenzen.

Tabel IV.2. : *Monhystrella parelegantula* : duur van de embryonale stadia bij 30°C en 30°/oo saliniteit, n = aantal exact gekende tijden.

Stadium	ééncellig	blastula	gastrula	tadpole	vermiform
Duur (min.-max.)	1u30-4u (n=9)	6u-11u45 (n=10)	4u15 - 7u45 (n=14)	6u-9u30 (n = 14)	18u45-22u30 (n = 10)
gemiddeld	2u	8u30	6u	7u	20u15
95% betrouwbaarheidsinterval	±39'	±1u31	±35'	±41'	±54'

De ontwikkeling van een 40-tal eieren werd gevolgd. De eieren hebben een circulair-ovoide vorm met een gemiddelde lengte van 29 µm (SD = 2.66 ; n = 72) en een gemiddelde breedte van 26 µm (SD = 2.63 ; n = 72). De eieren worden afgezet in het ééncellig stadium. Bij de afzetting is het cytoplasma los van de wand (Fig. IV.4a). De kleur van het ei verandert van donkerbruin in het ééncellig stadium tot doorzichtig in het vermiform stadium. De eerste klieving gebeurt ongeveer 2 uur na de eiafzetting. De blastomeren zijn lichtjes verschillend in grootte (Fig. IV.4b). Dit verschil is minder uitgesproken dan bij *M. microphthalma*. De nucleus van de grootste blastomeer ligt meestal dichter bij de eischaal dan die van de kleinere cel. Na het tweecellig volgt een kort driecellig stadium (Fig. IV.4c). In het viercellig stadium (Fig. IV.4d) werden bewegingen van de blastomeren waargenomen. In het begin liggen drie cellen in het zelfde vlak met de vierde cel erboven. Vóór de vierde klieving vormen de blastomeren een typisch rhomboid. Achter het viercellig stadium volgen de delingen kort op elkaar en wordt het moeilijk om de afzonderlijke cellen te onderscheiden. De klieving duurt ongeveer

Fig. IV 4. a-l. *Monhystrella parelegantula* : Embryonale ontwikkeling (vergroting 500 x). a: ééncellig stadium; b: tweecellig stadium; c: driecellig stadium; d: viercellig stadium; e: blastula; f: gastrula- blastoporus aangegeven door de pijl; g: late gastrula; h-i: tadpole (dikkop) stadium; l: actief vermiform stadium; k: ringvormig stadium tijdens het actief vermiform stadium.

8u30. De gastrulatie (Fig. IV.4f en g) duurt gemiddeld 6 uur. Tijdens dit stadium werden rotaties van het embryo in het ei waargenomen. Na de gastrula volgt het tadpole stadium. Het overgangsstadium tussen beide fasen is te herkennen aan de beginnende scheiding tussen de latere kop en staart. Daarna ontwikkelt zich een typisch tadpole stadium (Fig. IV.4h en i). In dit stadium werden ook passieve rotaties van het embryo waargenomen. Het tadpole stadium duurt gemiddeld ongeveer 7 uur. Het gaat over in een actief vermiform stadium. De actieve bewegingen (eerst de staart) beginnen wanneer het embryo tweemaal de lengte van het ei heeft. Het kopgedeelte is in deze fase nog duidelijk dikker dan het staartgedeelte. In het actief vermiform stadium werd een typische ringhouding waargenomen (Fig. IV.4k). Tijdens het vermiform stadium treedt de grootste lengtegroei op. Het uitsluipen van het juveniel gebeurt snel en het begint zich onmiddellijk te voeden.

3. EMBRYONALE ONTWIKKELING VAN *M. DISJUNCTA*

De ontwikkeling van een 20-tal eieren werd bestudeerd bij 17°C en 30°/ooS. De duur van de stadia wordt gegeven in Tabel IV.3. De eieren worden afgezet in het ééncellig stadium met het cytoplasma los van de wand (Fig. IV.5a).

Tabel IV.3. : *Monhystera disjuncta* : duur van de embryonale stadia bij 17°C en 30°/oo saliniteit.

Stadium	ééncellig	2-4 cellig	meercellig	gastrula	tadpole	vermiform
Duur						
minimum	1u	1u20	10u50	5u30	10u30	16u
maximum	4u	4u	17u30	10u	13u45	21u
medium	2u	1u40	14u	7u	12u	18u25

De eieren zijn circulair ovoid van vorm met een doormeter van gemiddeld 35 µm. Het ééncellig stadium duurt ongeveer 2 uur. De volgende twee delingen (van 2- naar 3-cellig en van 3- naar 4-cellig stadium) volgen elkaar vlug op. Deze stadia duren samen ongeveer 1u40. Het tweecellige stadium bestaat uit twee ongeveer gelijke blastomeren (Fig. IV.5b). Eén enkele maal werd een driecellig stadium (Fig. IV.5c) waargenomen. De blastomeren liggen in de vorm van een T. Dit komt doordat de tweede klieving loodrecht op de eerste gebeurt. De positie van de vier blastomeren in het viercellige stadium is variabel. Meestal liggen de blastomeren in hetzelfde vlak (Fig. IV. 5d en e). De cellen kunnen ook zoals in het driecellig stadium een T vormen. De blastomeren delen zich met ongelijke snelheid verder. Hierdoor verschil-

Fig. IV 5. a-m. *Monhystera disjuncta*: embryonale ontwikkeling bij 17 °C en 30 ‰ saliniteit (vergroting 500 x en 400 x). a: ééncellig stadium met cytoplasma los van de wand; b: tweecellig stadium met ongeveer gelijke blastomeren, de kern is zichtbaar; c: driecellig stadium met de tweede klieving dwars op de eerste; d: viercellig stadium; e: viercellig stadium lateraal bekeken; f,g: vroeg meercellige stadia - blastomeren verschillend in grootte - positie van de blastomeren wijst op asymmetrische klieving ; h: later meercellig stadium - eischaal lichtjes vervormd; i: vroege gastrula - centrale positie van de blastoporus - waarschijnlijk ventraal zicht; j: late gastrula na sluiting van de blastoporus - de twee resterende openingen aangegeven door een pijl vormen de latere mond en anus - ventraal zicht; k: dikkop stadium - zijzicht - duidelijk onderscheid in dikker voorste gedeelte en slanker staarteinde - de toekomstige staart wordt aangegeven door een pijl; l: vroeg vermiform stadium; m: typisch driedimensionele pose van een laat vermiform stadium; n: laat vermiform stadium - de worm is klaar om het ei te verlaten - eischaal is zeer vervormbaar, afhankelijk van de activiteit van het embryo.

len de cellen sterk in grootte (Fig. IV.5f en g). In beide figuren wordt de asymmetrische klieving getoond. Naargelang de vorm van de blastula verandert de vorm van het ei. In Fig. IV.5h wordt een bijna driehoekig ei waargenomen. Dit wijst duidelijk op de plasticiteit van de eischaal. Na het blastula-stadium dat ongeveer 14 uur duurt, volgt de gastrulatie (Fig. IV.5i = vroege gastrula met centrale blastoporus). Het begin en het einde van de gastrulatie zijn opnieuw moeilijk te bepalen. We schatten de totale duur op ongeveer 7 uur. Fig. IV.5j toont een late gastrula na de sluiting van het middenste gedeelte van de blastoporus. Hierdoor ontstaan twee openingen (pijlen), de latere mond en anus. De gastrulatie duurt relatief kort in vergelijking met de andere stadia. Na de gastrula volgt het tadpole-stadium (Fig. IV.5k). Het dikkop-stadium duurt ongeveer 12 uur. Hierin vult het embryo bijna volledig het ei. Hierna ontwikkelt het embryo zich in de lengte waardoor het versmalt (Fig. IV.5l en m). De vorm van het toekomstig juveniel is nu duidelijk herkenbaar. Dit wormvormig embryo beweegt nagenoeg continu in het ei. Hierdoor worden sterke vervormingen van het ei genoteerd (Fig. IV.5n). Een 18-tal uur na de aanvang van het vermiform-stadium verlaat de worm het ei. Dit gebeurt snel. Het uitgeslopen juveniel begint zich onmiddellijk actief te voeden.

4. BESPREKING

De drie bestudeerde soorten zetten de eieren af in het ééncellig stadium. Bij de drie soorten wordt in het begin van de klieving dezelfde opeenvolging van celstadia waargenomen : 1, 2, 3 en 4 cellen. Deze opeenvolging is verschillend van de sequentie van 1, 2, 4 en 5 cellen die werd geobserveerd door Jensen (1983) voor *Chromadorita tenuis* en door Malakhov (1981 cit. Jensen, 1983) voor de chromadoriden *Hypodontolaimus inaequalis* en *Chromadora nudicapitata*. Bij de enopliden *Anoplostoma vivipara* (Malakhov & Cherdantsev, 1974), *Pontonema vulgare* (Malakhov & Cherdantsev, 1975) en *Enoplus brevis* (Malakhov & Akimushkina, 1976) komt een sequentie van 1, 2, 4 en 6 cellen voor. Dezelfde sequentie wordt door Maertens(1975) en Grootaert & Maertens (1976) gegeven voor de mononchiden *Prionchulus punctatus* en *Mononchus aquaticus*. Bij de rhabditide *Acrobeles complexus* (Thomas, 1965), de diplogasteriden *Paroigolaimella bernensis* en *Fictor anchicoprophaga* (Pillai & Taylor, 1960), *Ditylenchus destructor* (Anderson & Darling, 1964), *Nacobbus serendipiticus* (Clark, 1967), *Rotylenchus parvus* (Dasgupta & Raski, 1968), *Meloidogyne naasi* (Siddiqui & Taylor, 1970) en *Tylenchorhynchus claytoni* (Wang, 1971) komt zoals bij de monhysteriden een driecellig stadium voor tijdens de vroege

klieving. Volgens Bird (1971) is de 1, 2, 4, 8 celsequentie de meest algemene. De eerste celdeling gebeurt equatoriaal en kan zowel gelijk (*Radopholus similis*, *Meloidogyne naasi*, *Ditylenchus destructor*, *Prionchulus punctatus*, *Mononchus aquaticus*, *Chromadorita tenuis*, *Enoplus brevis*, *Anoplostoma vivipara* en *Pontonema vulgare*) als ongelijk (*Paroigolaimella bernensis*, *Fictor anchicoprophaga*, *Acrobeles complexus* en *M. microphthalma*) zijn. De tweede klieving waardoor een driecellig stadium ontstaat kan zowel in dezelfde richting (*M. microphthalma*) als dwars op de richting van de eerste klieving (*M. disjuncta* en *M. parelegantula*) gebeuren. In het viercellig stadium wordt een groot aantal posities van de blastomeren waargenomen. De meest typische zijn een T-vorm (Bird, 1971) en een rhomboid (deze studie ; Malakhov & Cherdantsev, 1975 ; Malakhov & Akimushkina, 1976 en Jensen, 1983). Bij soorten waarbij uit de tweede klieving vier blastomeren ontstaan, delen de blastomeren ofwel loodrecht op elkaar (grootste fractie), ofwel in dezelfde richting (Malakhov & Cherdantsev, 1975 ; Jensen, 1983).

Vanaf het zescellig stadium is het verdere verloop van de afzonderlijke blastomeren nog moeilijk te volgen. Bij de monhysteriden is dit voornamelijk te wijten aan de geringe grootte van de eieren. Hierdoor is het celstadium waarin de gastrulatie begint moeilijk te bepalen. Bij *A. vivipara*, *P. vulgare* en *E. communis* begint de gastrulatie in het 15-cellig stadium. Bij deze soorten gebeurt de gastrulatie door epibolie waarbij het ectoderm, het entoderm en mesoderm aan de ventrale zijde omgroeit (Malakhov & Cherdantsev, 1974 ; 1975 en Malakhov & Akimushkina, 1976). Hierdoor ontstaat een ovale blastoporus. De blastoporus verandert daarna tot een langwerpige spleet die zich op het einde van de gastrulatie in het midden sluit. Hierdoor ontstaan er twee openingen aan de ventrale kant van het embryo, de latere mond en anus. Tijdens de gastrulatie verandert de habitus van het embryo van bolvormig tot wormvormig. Bij *M. disjuncta* toont foto IV.5j de twee overblijvende openingen (pijlen) na sluiting van de blastoporus. De positie van de blastoporus kon bij de drie soorten telkens gelokaliseerd worden. Andere details van de gastrulatie zijn bij deze soorten niet duidelijk. Vermits het einde van de klieving en het begin van de gastrulatie niet juist konden worden bepaald moeten de gegeven tijdsduren van deze stadia louter als indicatief beschouwd worden. Het begin van de gastrulatie verschilt naargelang de soort. Bij de plantenparasiet *Nacobbus serendipiticus* (Clark, 1967) begint de gastrulatie in het tiencellig stadium. Bij *Ditylenchus destructor* (Anderson & Darling, 1964) begint de celdifferentiatie (eerste fase van de gastrulatie) in het 16-cellig stadium. In het celdifferentiatiestadium ontstaat er een uitwendige band van kleinere ectodermcellen en een inwendige zone van grotere, zich trager delen-

de endodermcellen (Siddiqui & Taylor, 1970). Bij de plantparasitaire soorten *Ditylenchus destructor* (Anderson & Darling, 1964), *Nacobbus serendipiticus* (Clark, 1967) en *Meloidogyne naasi* (Siddiqui & Taylor, 1970) delen de voorste ectodermcellen zich sneller en vormen een hyaliene zone waaruit zich later de kop en de oesophageale streek ontwikkelt. Deze hyaliene zone komt niet voor bij de drie bestudeerde monhysteriden. Bird (1971) tekent het begin van de gastrulatie van een hypothetische nematode in een stadium met meer dan 15 cellen, het aantal dat wordt aangegeven door Malakhov en medewerkers. In het vermiform stadium werden bij de drie monhysteriden geen passieve periodes waargenomen zoals bij *Prionchulus punctatus* (Maertens, 1975) en *Mononchus aquaticus* (Grootaert & Maertens, 1976).

V. ONTWIKKELINGSBIOLOGIE

1. ABSTRACT

In het volgende hoofdstuk wordt de ontwikkeling van zes soorten uitvoerig besproken. In Hoofdstuk (V.7.a.) wordt de mortaliteit gedurende de preadulte periode bestudeerd in functie van de temperatuur en de saliniteit (enkel bij *Monhystera microphthalma*). In Hoofdstuk (V.7.b.) wordt de invloed van de temperatuur op de embryonale ontwikkeling en de minimale generatietijd behandeld. Hierbij wordt speciaal aandacht besteed aan het distributiepatroon van het ontwikkelingsproces. Bij één soort, *Monhystera microphthalma*, wordt door middel van een covariantieanalyse en een driewegsvariantieanalyse de invloed van de temperatuur, de saliniteit en het geslacht (♀ of ♂) onderzocht. In Hoofdstuk (V.7.c.) wordt de invloed van de temperatuur op de sex-ratio (verhouding ♂♂ en ♀♀ in de adulte populatie) bestudeerd. Alternatie tussen sexuele en asexuele reproductie, sex-determinatie, mannelijke en vrouwelijke dominantie worden hierbij besproken. In Hoofdstuk (V.8.) worden de data voorgesteld onder (V.7.a., b. en c.), bediscussieerd, waarbij o.a. uitvoerig wordt ingegaan op de berekening van het aantal generaties per jaar (V.8.a. en b.), op het verband tussen de ontwikkelingssnelheid en het gewicht (V.8.d.) en de ontwikkelingssnelheid en de sexe (V.8.e.). Verder wordt in Hoofdstuk (V.8.f.) het verband tussen de temperatuursafhankelijke ontwikkelingssnelheid en de geografische distributie besproken. De gecombineerde invloed van de temperatuur en de saliniteit wordt in Hoofdstuk (V.8.g.) in een bredere context geplaatst. Uiteindelijk wordt in Hoofdstuk (V.8.h.) een aantal factoren gegeven die het aantal generaties per jaar beïnvloeden en die mogelijke verschillen induceren tussen laboratorium- en veldgegevens. Hierin worden schattingen uit culturen en uit veldgegevens met elkaar vergeleken.

2. INLEIDING

De ontwikkeling van de meeste vrijlevende mariene en brakwaternematoden is sterk temperatuursafhankelijk (zie Kinne, 1977 voor een samenvatting), net zoals bij andere belangrijke poikilotherme mariene diergroepen en de terrestrische Hexapoda. Zowel het metabolisme (Wieser, 1973) als de ontwikkelingssnelheid en de groei van deze organismen veranderen simultaan met de temperatuursfluctuaties in het milieu. Dit betekent dat de fysiologische

tijd voor de meeste poikilotherme organismen, waaronder de nematoden, sterk verandert naargelang het seizoen waarin ze zich ontwikkelen ; meer in het bijzonder zal de ontwikkelingssnelheid van de meeste nematoden in de warme zomermaanden sterk toenemen.

Met gegevens uit het milieu (densiteitsveranderingen van de verschillende stadia in de tijd) kan de ontwikkelingsbiologie en meer bepaald de temperatuursafhankelijke ontwikkelingsacceleratie moeilijk bestudeerd worden. Exacte schattingen van de duur van bepaalde ontwikkelingsstadia kunnen via deze methodiek niet bekomen worden. Enkel voor traag groeiende soorten, zoals de enopliden, kunnen op deze manier ruwe schattingen bekomen worden van de generatietijd. Voor zich continu reproducerende soorten met een korte ontwikkelingsduur is dit niet het geval. Om accurate schattingen te bekomen van de belangrijkste levenscyclusparameters is het noodzakelijk om representatieve soorten te kweken in gecontroleerde of semi-gecontroleerde cultuuromstandigheden. Aan de hand van observaties in artificiële omstandigheden kan het temperatuursafhankelijke ontwikkelingspatroon wel gereconstrueerd worden. In combinatie met de temperatuursveranderingen in natuurlijke omstandigheden kan dan de distributie van de ontwikkelingssnelheid in de tijd gedurende de verschillende seizoenen voorspeld worden.

In dit hoofdstuk zal de invloed van de temperatuur bestudeerd worden op verschillende aspecten (o.a. eiontwikkeling, juveniele ontwikkeling, mortaliteit) van de ontwikkelingsbiologie van enkele vrijlevende brakwaternematoden, namelijk *Monhystera microphthalma*, *M. disjuncta*, *M. parva*, *Monhystrella parelegantula*, *Chromadora nudicapitata*, *Neochromadora poecilosomoides* en *Paracanthonchus caecus*. Hierbij zal ik bijzondere aandacht besteden aan de duur van de ontwikkelingstijd tot het adulte stadium (T_{min}, zie verder voor definities in verband met de generatietijd). Deze periode (in de Angelsaksische literatuur dikwijls 'development time' genoemd) wordt namelijk beschouwd als een zeer belangrijke karakteristiek van populaties (Pianka, 1970 ; Stearns, 1977 ; Southwood, 1978 ; Wilson, 1978). Deze parameter heeft een belangrijke invloed op de intrinsieke natuurlijke toenamesnelheid, r_m (Lewontin, 1965 ; Snel, 1978 en Vranken & Heip, 1983), en wordt samen met de netto-reproductiviteit, R_o (zie verder voor een definitie) (Pianka, 1970 ; Heip, 1977 en Smol *et al.*, 1980) en de lichaamsgrootte (Procter, 1983) gebruikt om soorten te rangschikken in het r-K selectiecontinuum (Pianka, 1970 ; zie verder).

Reeds meerdere auteurs bestudeerden deze temperatuursafhankelijke ontwikkeling bij nematoden (Yeates, 1970 ; Gerlach & Schrage, 1971 ; Gerlach & Schrage, 1972 ; Hopper *et al.*, 1973 ; Tietjen & Lee, 1972 ; 1977b; Heip *et al.*,

1978 en Warwick, 1981a). Niettegenstaande de reeds vrij aanzienlijke literatuur, werd in deze werken (behalve bij Yeates, 1970) nooit gespecifieerd hoeveel organismen bij een bepaalde temperatuur werden bestudeerd, hoe groot de variantie op het ontwikkelingsproces is en hoe groot het percentage mortaliteit is. Daarnaast werd in een aantal publicaties (Chitwood & Murphy, 1964 ; Meyers & Hopper, 1966 ; von Thun, 1968 ; Tietjen, 1973 en Vranken *et al.*,1981) slechts één enkele temperatuur bestudeerd, zodanig dat het moeilijk is om de ontwikkelingsduur bij andere niet-experimentele temperaturen te voorspellen. Zelfs wanneer de generatietijd bij drie temperaturen proefondervindelijk is bepaald (Tietjen, 1972 ; Jensen, 1983), blijft het zeer moeilijk om statistisch significante uitspraken, in verband met de relatie tussen de generatietijd en de temperatuur, te doen.

De hierboven genoemde beschrijvende aspecten van de levenscyclus, namelijk de embryonale ontwikkelingsduur aangevuld met de bijbehorende eimortaliteit, de minimale generatietijd met de juveniele mortaliteit, de frequentiedistributies van het uitsluipen van de juvenielen uit de eieren, het ontstaan van mannetjes (♂♂) en wijfjes (♀♀), samen met de variantie op al deze ontwikkelingsprocessen, zal ik in dit gedeelte in functie van de temperatuur, en van de saliniteit (enkel bij *M. microphthalma*) bespreken. Verder moet dit hoofdstuk opgevat worden als een pleidooi om telkens de elementaire beschrijvende statistieken en de geobserveerde mortaliteiten duidelijk te vermelden bij iedere studie.

Vervolgens wil ik door middel van statistische technieken onderzoeken welke mathematische functies geschikt zijn om het temperatuursafhankelijk ontwikkelingsproces adequaat te beschrijven, om uiteindelijk te komen tot een betrouwbare schatting van het totaal aantal gerealiseerde juveniele ontwikkelingsperioden per jaar (Taylor, 1981 ; één juveniele periode is gelijk aan de "minimale generatietijd", T_{min}). Hierbij zullen we de benaderingswijze van Taylor (1981) integreren en bespreken. De in dit hoofdstuk opgenomen ongepubliceerde data van *Chromadora nudicapitata* (20°/$_{oo}$ saliniteit) en van *Paracanthonchus caecus* werden door mij ontleend van licentiaat Didier Van Brussel (data in Heip *et al.*, 1985).

3. DEFINITIE VAN ENKELE STADIA

- Embryonale ontwikkelingsduur (E) : periode tussen het afleggen van een ei en het uitsluipen van het juveniel dat zich uit het ei ontwikkeld

(voor het uitsluipen van de juvenielen wordt in de Angelsaksische literatuur de term 'hatching' gebruikt). De klieving van de eieren en de ontwikkeling tot het eerste juveniel stadium (J_1), gebeurt bij de door ons bestudeerde soorten extra-uterien, m.a.w. buiten het lichaam van de moeder.

- Post-embryonale periode (J) : periode tussen het ontluiken van een juveniel uit een ei en het moment waarop dit individu adult wordt. De juveniele wormen passeren binnen deze periode doorheen vier vervellingen. De duur van de afzonderlijke juveniele stadia ($j_1 \rightarrow j_2 \rightarrow j_3 \rightarrow j_4 \rightarrow$ adult) wordt in deze studie niet behandeld. De post-embryonale ontwikkeling wordt hier als één enkele periode beschouwd.

- Maturatie (M) : periode tussen het adult worden en de productie van de eieren bij de ♀♀ en van de spermatozoiden bij de ♂♂. Onder het stereoscopisch microscoop kon het begin van de spermatogenesis niet duidelijk gesitueerd worden, daarom wordt hier het voorkomen van copulatiegedrag genomen als referentiecriterium voor de ♂♂. Omdat de maturatie minder lang duurt dan de tijdsspanne tussen twee observaties beschouwen we dit proces als een onderdeel van de postembryonale periode. Beide sexen kunnen onder het stereoscopisch microscoop zonder problemen gescheiden worden.

- Ontwikkelingstijd of minimale generatietijd, gesymboliseerd als T_{min} of D in de Angelsaksische literatuur : tijdsduur tussen identieke stadia van twee opeenvolgende generaties. In deze studie wordt de periode tussen een adult ♀ me (oudergeneratie) en een nieuw adult ♀ me (dochtergeneratie) als referentie genomen. Rekening houdend met de observatiefout kunnen we stellen dat de ontwikkelingstijd, die gedefinieerd wordt als de periode tussen het afzetten van een ei en het ontstaan van een geslachtsrijp adult individu uit dit ei, ongeveer overeenkomt met de minimale generatietijd. Deze definitie wordt ook geprefereerd vanuit practische overwegingen omdat zowel het begin- als het eindpunt zonder fout kunnen bepaald worden. Als begin kan dan ofwel het begin van het interval waarin de eieren worden geproduceerd genomen worden, ofwel het midden van dit interval. Het eindpunt is het moment waarop eieren in de uterus van de ♀♀ zichtbaar worden.

- Eimortaliteit, e(+) : de mortaliteit gedurende de embryonale ontwikkelingsfase.

- Juveniele mortaliteit, j(+) : mortaliteit gedurende de postembryonale periode (J).

- Preadulte mortaliteit, (+) : de gepoolde mortaliteit, vóór het adulte stadium, m.a.w. e(+) en j(+) gegroepeerd in één cijfer.

- Adulte mortaliteit, ♀♀(+) voor de adulte wijfjes en ♂♂(+) voor de adulte mannetjes : de mortaliteit gedurende de adulte fase. Dit mortaliteitsproces wordt in een volgend hoofdstuk behandeld.

- Gebruikte symboliek :
eieren : e ; juvenielen : j ; adulte wijfjes met eieren : ♀♀ me ; adulte wijfjes zonder eieren : ♀♀ ze ; adulte mannetjes : ♂♂ ; juveniele stadia 1, 2, 3, 4 : J_1, $_2$, $_3$, $_4$.

4. MATERIAAL EN METHODEN

4.a. CONTROLE EN OPZETTEN VAN DE EXPERIMENTEN

Voor het bepalen van de duur van de verschillende ontwikkelingsstadia (E, J, T_{min}) werden adulte ♀♀ me geïsoleerd uit laboratoriumstocks en overgebracht naar kleine met agar gevulde petripaten (35 x 10 mm). Deze agarbodems werden op voorhand aangerijkt met nutriënten en voedsel (zie hiervoor het algemeen hoofdstuk Materiaal en Methoden). Voor *Monhystrella parelegantula* werden gemodifieerde petriplaten nunclon R (35 x 10 mm) gebruikt (voor de modificatie, zie Materiaal en Methoden), omdat zelfs in de kleinste petriplaten, de dagelijkse routinecontroles en de tellingen te tijdrovend waren. Dit is te wijten aan de geringe grootte van deze soort (de lichaamslengte van adulte ♀♀ me bedraagt ongeveer 413 µm, Vranken *et al.*, 1982).

Na inoculatie lieten we de geïsoleerde graviede wijfjes gedurende 24 of 48 uur eieren afzetten. Na deze periode werden alle ♀♀ uit de petriplaten verwijderd. Hierna werd het aantal afgezette eieren geteld en genoteerd. Bij de meeste proeven lieten we de ♀♀ slechts gedurende 24 uur eieren produceren. Als er na de eerste 24 uur te weinig eieren werden afgezet (minder dan 10) werden de wijfjes pas gedurende de volgende dag(na 48 uur) overgeënt.Dit werd zoveel mogelijk beperkt. Als beginpunt van de experimenten (t_o) werd telkens het midden van het eiproductie-interval genomen.

Na het verwijderen van de ♀♀, werden de culturen dagelijks gecontroleerd. Hierbij werd telkens het aantal levende en dode juvenielen genoteerd. Op het ogenblik van maturatie werden de nieuwe ♀♀ me en ♂♂ in routine uit de petriplaten weggenomen.

Gedurende de totale duur van de experimenten werd de saliniteit gemeten met een Goldberg T/C refractometer model 101419. Bij saliniteitsstijgingen werden telkens enkele druppels aq.dest. toegevoegd. Indien de culturen geduren-

de de experimenten vloeibaar werden, werden al de juvenilen één voor één gewassen in gekookt en gefilterd Dievengat- of Spuikomwater. Hierna werden zij overgeënt in nieuwe agarplaten. Met deze methode werd de pre-adulte mortaliteit in de meeste experimenten beperkt tot 10%. Culturen waarbij in normale omstandigheden een mortaliteit van meer dan 30% werd waargenomen, werden in de verwerking niet opgenomen.

4.b. TEMPERATUURSCONTROLE

De temperatuursproeven in het temperatuursinterval van 0 tot 15°C werden uitgevoerd in omgebouwde koelkastincubatoren type IR 10 (Analis) met een nauwkeurigheid van ± 0.5°C bij kamertemperatuur. Voor de experimenten waarbij de temperatuur gecontroleerd werd in de omgeving van kamertemperatuur (17-25°C) werden drie verschillende incubatoren gebruikt : een Gallenkamp INF-781C gekoelde incubator (nauwkeurigheid : ± 1°C), een Heraeus BK500 lage temperatuur incubator (nauwkeurigheid ± 1°C) en een gekoelde incubator Heraeus KKB500 (nauwkeurigheid ± 0.5°C). Deze drie gekoelde incubatoren zijn geschikt om de temperatuur constant te houden bij kamertemperatuur. Voor temperaturen hoger dan 30°C werden niet-gekoelde Heraeus incubatoren van het type B5042 gebruikt. Voor de bacteriëneters *Monhystera microphthalma*, *M. disjuncta*, *Monhystrella parelegantula* en *Rhabditis marina* werden de experimenten uitgevoerd in het donker. De 'epigrowth-feeders' (diatomeeën, groenwieren en bacteriëneters) *Chromadora nudicapitata* (20°/$_{oo}$ en 30°/$_{oo}$ saliniteit), *Monhystera parva* (30°/$_{oo}$ en 20°/$_{oo}$ saliniteit), *Neochromadora poecilosomoides* en *Paracanthonchus caecus* werden in incubatoren geplaatst met constante belichting.

5. VERGELIJKING VAN VERSCHILLENDE TEMPERATUURSFUNCTIES

Meerdere vergelijkingen werden in de literatuur voorgesteld om het verband tussen de ontwikkelingsduur van eieren (E) of van juvenielen of de ontwikkelingssnelheid ($1/T_{min}$ of $1/D$) enerzijds en de temperatuur (0°C) anderzijds te beschrijven. Ik wil mij beperken tot het introduceren en bespreken van enkele van de meest gebruikte vergelijkingen. Voor een meer volledige analyse verwijzen we naar het werk van Andrewartha & Birch (1954), MacLaren (1963), Bernard (1971), Winberg (1971), Bottrell(1975a), Hoar (1975) en Sarvala (1979a). Een theoretisch-fysiologische benadering van de invloed van de

temperatuur op ectotherme organismen vinden we bij Addink & Zandee (1978). Winberg (1971) verkiest het gebruikt van een hyperbolisch verband tussen de ontwikkelingstijd (D) en de temperatuur, T(°C) :

$$D = S\ (T - T_o)^{-1} \qquad (V.1)$$

Hierin is de constante S (uitgedrukt in dag graden), het product van de ontwikkelingstijd (D, in dagen) en de effectieve temperatuur ($T-T_o$), waarbij T_o het "biologisch nulpunt" of de lagere "thermische limiet" wordt genoemd. De waarde van S is soortspecifiek : hoe groter deze waarde, des te langer duurt de ontwikkelingstijd bij een gegeven effectieve temperatuur. De reciproke waarde van S : $1/S = k$, wordt de "coëfficiënt van thermische labiliteit" genoemd. k is de helling van de regressie van de ontwikkelingssnelheid ($1/T_{min}$ of 1/D) tegen de temperatuur :

$$1/D = a + kT \qquad (V.2)$$

waarin a het y-intercept is. Bottrell(1975a) heeft het gebruik van vergelijking (2) grondig bekritiseerd. Hij stelt namelijk dat :
(1) door een reciproke transformatie (1/D) niet voldaan is aan de basisassumpties voor het gebruikt van de lineaire regressie (geen additiviteit, normaliteit en homogeniteit van varianties ; voor verklaring van de termen zie Sokal & Rohlf, 1981) ;
(2) de reciproke transformatie geen lineariteit geeft en
(3) indien T wordt gemeten vanaf het biologisch nulpunt (T_o), m.a.w. als $a = 0$, dan reduceert vergelijking (V.2) tot

$$1/D = k\ (T - T_o) \qquad (V.3)$$

of $$D = [k\ (T - T_o)]^{-1} \qquad (V.4)$$

wat analoog is aan vergelijking (V.1). Bijgevolg veronderstelt vergelijking (2) dat de exponent van het temperatuursafhankelijk ontwikkelingspatroon gelijk is aan -1. Deze belangrijke assumptie dient natuurlijk eerst getest, voordat vergelijking (V.2) correct kan gebruikt worden. Als blijkt dat vergelijking (V.2) wel geschikt is om de relatie temperatuur-ontwikkelingssnelheid te beschrijven, dan kan vervolgens vergelijking (V.1) (met k en T_o bepaald uit vergelijking (V.2)) dienen om de ontwikkelingstijd te schatten bij een niet-experimentele temperatuur. Indien vergelijking (V.2) niet voldoet, enerzijds omdat er een significante curvilineariteit is of anderzijds omdat de data niet conform zijn met de assumpties van de regressieanalyse, dan kan de volgende vergelijking een mogelijk alternatief vormen :

$$\ln D = \ln a + b \ln (T - T_o) \qquad (V.5)$$

anders geschreven geeft dit

$$D = a\ (T - T_o)^b \qquad (V.6)$$

Indien b in vergelijking (V.6) significant verschilt van -1, dan gaat de assumptie waarop vergelijking (V.1) gebaseerd is (b = -1) niet op. Bijgevolg kan vergelijking (V.2) dan niet gebruikt worden.

In dit laatste geval lijkt een eenvoudig allometrisch verband (vergelijking V.6) meer geschikt om temperatuursafhankelijke processen te beschrijven. Indien vergelijking (V.6), wanneer de temperatuur gemeten wordt van het biologisch nulpunt, T_o, voldoet aan de statistische criteria, dan blijft deze functie ook geldig wanneer de temperatuur wordt gemeten vanaf 0°C (vriespunt). Hierbij reduceert vergelijking (V.6) tot

$$D = aT^b \qquad (V.7)$$

$$\text{of} \quad \ln D = \ln a + b \ln T \qquad (V.8)$$

Dit eenvoudig machtsverband (V.7) werd verkozen door Heip (1974b), Grootaert (1976), Heip & Smol(1976a), Heip *et al.* (1978), Zaika & Makarova (1979) en Warwick (1981a). b, de helling in de regressie van ln D tegen ln T, is een maat voor de temperatuursafhankelijkheid van een soort en a is de ontwikkelingstijd (dagen) bij 1°C. Deze vergelijking kan echter niet gebruikt worden voor soorten die ontwikkelen en reproduceren bij 0°C of bij lagere temperaturen. De restricties verbonden aan deze laatste vergelijking werden reeds duidelijk gesteld door Heip (1974b). Verder kan vergelijking (V.7) beschouwd worden als een speciaal geval ($\alpha = 0$) van de vergelijking van Bèlehràdek (1935) :

$$D = a\ (T - \alpha)^b \qquad (V.9)$$

waarbij a, α en b constanten zijn. Deze vergelijking wordt door meerdere auteurs (MacLaren, 1963, 1965, 1966, 1974, 1978 ; MacLaren *et al.*, 1969 ; Corkett & MacLaren, 1970 ; Corkett, 1972 ; Smyly, 1974 ; Steele & Steele, 1975 ; Landry, 1975 ; Cooley, 1978 ; Cooley & Minns, 1978 ; Kamps, 1978 ; Sarvala, 1979a; Palmer & Coull, 1980 ; MacLaren & Corkett, 1981 ; Clarke, 1982) aanvaard om temperatuursafhankelijke processen zoals eiontwikkeling, ontwikkeling tot adult, groei (lichaamsgrootte) en fecunditeit te beschrijven. MacLaren (1963), Heip(1974b) en Sarvala(1979a) hebben duidelijk de empirische superioriteit van Bèlehràdek's functie, om monotoon afnemende temperatuursresponsen te beschrijven, aangetoond. MacLaren (l.c.) stelde dat deze functie zo accuraat is, dat haar verloop de nauwkeurigheid benadert van op het zicht best passende krommen.

De constanten in vergelijking (V.9) geven aan op welke drie mogelijke manieren monotoon veranderende temperatuursfenomen van elkaar kunnen verschillen: conceptueel, karakteriseert a verschuivingen langs de ontwikkelingsas, die verschillen in helling weergeven, α beschrijft translaties langsheen de temperatuursas en b is een maat voor curvilineariteit van het patroon. Deze conceptuele betekenis trachtte MacLaren (1966) uit te breiden door aan de drie constanten een biologische interpretatie te geven. Wanneer hij aannam dat b (de regressiecoëfficiënt van ln D tegen ln (T-α)) voor nauwverwante taxonomische groepen (in dit geval mariene copepoden) dezelfde waarde heeft, m.a.w. dat de schattingen van b voor de verschillende fenotypes slechts benaderingen zijn van een "echte, parametrische b", dan vond hij dat a proportioneel was met de eidiameter en dat α gecorreleerd is met de geografische verspreiding van een soort en met de gemiddelde omgevingstemperatuur. Bijgevolg beschouwde MacLaren (l.c.) α als een mogelijke maat voor temperatuursadaptatie. Als we dus aanvaarden dat α een indicatie is voor de soortspecifieke temperatuursadaptatie, dan kunnen we bij perfecte temperatuurscompensatie verwachten dan de regressiecoëfficiënt van de plot van α tegen de gemiddelde omgevingstemperatuur gelijk is aan 1 (m.a.w. een temperatuursverandering van 1°C geeft een verschuiving van de temperatuursafhankelijke curve van 1°C). In het andere uiterste, wanneer er zich geen temperatuursadaptatie voordoet, is deze helling gelijk aan nul. Analyses in deze zin zijn belangrijk, enerzijds om na te gaan of organismen inderdaad de capaciteit bezitten om hun metabolisme en hun ontwikkelingssnelheid te adapteren aan het temperatuurseffect (Clarke, 1982) en anderzijds om te controleren of MacLaren's (1966) bedenkingen, biologisch significant zijn en of de resultaten van MacLaren *et al.* (1969) consistent en reproduceerbaar zijn, en bijgevolg van toepassing voor andere taxonomische groepen.

Conceptueel is α de temperatuur waarbij de ontwikkelingstijd ∞ wordt, dit is echter geen biologisch relevante definitie. Enkele auteurs (Bottrell, 1975a; Sarvala,1979a) beschouwen α als de temperatuur waarbij D = 0, numeriek is dit echter niet hetzelfde. De eerste definitie is de juiste, en daarom is het niet triviaal om α te beschouwen als de 'biological zero' (MacLaren, 1966 ; Heip, 1974b; Cooley & Minns, 1978 ; Sarvala, 1979a). Bottrell (1975a) beschouwt α enkel als een statistische transformatie, zodanig dat de temperatuursterm (T-α) altijd positief is. Dit is noodzakelijk voor regressie van ln D tegen ln (T-α) omdat de logaritmen van 0 en van negatieve getallen niet bestaan. Bottrell(1975a) stelt dat α een schaalcorrectie is om de plot van ln D tegen ln (T-α) te linealiseren. De grootte van α is bijgevolg volledig bepaald door de positie van de curve op de temperatuursas en door de graad

van curvilineariteit, die in belangrijke mate wordt gedetermineerd door het bestudeerde temperatuursinterval.

De meeste auteurs (bv. Palmer & Coull, 1980) bepalen α door successieve iteratie waarbij de residuele som van kwadraten geminimaliseerd wordt. Deze procedure is niet echt noodzakelijk wanneer de organismen enkel ontwikkelen bij temperaturen hoger dan 0°C. Temeer omdat de theoretische α's (bepaald door iteratie) sterk kunnen verschillen van de werkelijke minima (zie verder). In dit opzicht is de interpretatie van α als biologische nul erg dubieus (Heip, 1974b). Heip (l.c.) twijfelde namelijk aan de significantie van de zeer lage waarden (dikwijls <-5°C). Het is inderdaad weinig waarschijnlijk, zelfs fysiologisch irrelevant, dat eieren van calanoide en cyclopoide Copepoda kunnen ontwikkelen bij temperaturen gevoelig lager dan het vriespunt.

In verband met b argumenteren (Heip (l.c.) en Bottrell (l.c.) dat het aannemen van een "gefixeerde (reële) b", statistisch niet correct is. Inderdaad, de statistische logica vereist dat men eerst moet aantonen (d.m.v. covariantieanalyse) dat een gegroepeerde b mag gebruikt worden, vooraleer men dit aanvaardt op louter intiutieve gronden (nl. het verkleinen van de spreiding van de geschatte waarden van α en a). Cooley & Minns (1978), repliceren hierop door te stellen dat : "een procedure, waardoor constanten bekomen worden die enkel een empirische waarde hebben, theoretisch niet hoeft verantwoord te worden". Tegelijkertijd, aanvaarden zij dat de geïtereerde waarden van α, na fixatie van b, een maat vormen voor thermische adaptie van de door hen bestudeerde soorten. Zij beschouwen dit criterium bruikbaar en biologisch significant, onafhankelijk van het feit of α wel of niet aanvaard wordt als "biologisch nulpunt" (biological zero). Kamps (1978) verkiest, na vergelijking van de Bèlehrâdek-functie met de allometrische functie, de eerste uitdrukking omdat die in alle gevallen een hogere coëfficiënt van determinatie (R^2) geeft. Hieruit blijkt dat, niettegenstaande de kritiek van Heip (1974b) betreffende de biologische waarde van de constanten(α, a en b),de Bèlehrâdek-functie zonder vooroordelen kan gebruikt worden om ontwikkelingssnelheden te voorspellen. Kamps (l.c.) beschouwt α, a en b dus louter als mathematische constanten met een zuivere descriptieve waarde. Nochtans is de redenering van Kamps slechts gedeeltelijk correct, omdat de coëfficiënt van determinatie (R^2) geen rekening houdt met het aantal constanten in de gebruikte vergelijking, m.a.w. met het aantal vrijheidsgraden van de regressie. Indien we verder redeneren op deze basis, dan zal ieder polynoom met (x-1) coëfficiënten en bijgevolg van de (x-2)de macht, indien er x temperaturen werden bestudeerd, de grootste R^2 geven. Hoe dan ook, deze procedure wordt

weinig gebruikt in de literatuur, omdat geen enkele betekenis aan deze constanten kan gegeven worden. Dit maakt hogere graadspolynomen bijzonder onaantrekkelijk voor vergelijkend onderzoek en voor soortspecifieke karakterisaties.

Het zeer frequent gebruik van Bèlehrâdek's vergelijking en de bevestiging van MacLaren's (1966) interpretaties in verband met de temperatuurscompensatie (MacLaren *et al.*, 1969 ; Colley & Minns, 1978 ; Sarvala, 1979a en Taylor, 1981) wijzen enerzijds op de aantrekkelijkheid en anderzijds op de waarde die meerdere auteurs toekennen aan deze vergelijking. Daarom beschouw ik het ook als een te grote breuk met het traditionele denken om deze vergelijking niet te behandelen. Ik zal daarom alle vooropgestelde hypothesen nagaan en bekritiseren indien dit noodzakelijk blijkt.

Een andere veel gebruikte vergelijking om temperatuursafhankelijke processen te beschrijven is de Arrhenius-functie (Heller, 1968 ; Hoar, 1975 ; Ivleva, 1980 ; Herman & Heip, 1982 ; Herman, 1982) :

$$\ln v = \ln v_o - \mu\,(RTabs.)^{-1} \qquad (V.10)$$

waarbij Tabs. de temperatuur in °Klevin, R de gasconstante (≈ 8.310 Joule.mol^{-1} $graad^{-1}$), μ de temperatuurskarakteristiek (Joule.mol^{-1}) ; v de ontwikkelingssnelheid (1/D of $1/T_{min}$ in dag^{-1}) en v_o een constante is. Indien de semilogaritmische plot van de ontwikkelingssnelheid t.o.v. de reciproke absolute temperatuur een rechte geeft dan kan vergelijking (V.10) gebruikt worden. De richtingscoëfficiënt van deze rechte is dan gelijk aan μ/R ($\approx\mu/2$ bij het gebruik van natuurlijke logaritmen en met μ in cal.mol^{-1}). Hoar (1975) geeft aan μ de volgende betekenis :

> "This constant represents the energy which molecules in their initial state must acquire before they can participate in a chemical reaction. It is the energy of activation for the particular chemical reaction or biological process and remains constant at least over a limited temperature range".

Vergelijking (V.10), die samen met de van 't Hoff-vergelijking (zie verder) beschouwd wordt als een theoretische vergelijking (Andrewartha & Birch, 1954), werd oorspronkelijk ontwikkeld om reactiesnelheden van eenvoudige scheikundige reacties te beschrijven. Per definitie is μ dan ook een constante. In tegenstelling tot enkelvoudige scheikundige reacties is de morfogenese van organismen een immens netwerk en een aaneenschakeling van ingewikkelde reactiecycli. A priori kan men dus verwachten dat een eenvoudig lineair model dit ingewikkeld proces niet adequaat kan beschrijven. Voor biologische processen is μ constant voor een zeer beperkt gedeelte van het totale temperatuursinterval en de Arrhenius-vergelijking werd hiervoor sterk

bekritiseerd en afgeraden door een aantal auteurs (Andrewartha & Birch, 1954 ; MacLaren, 1963 ; Bottrell, 1975a en Hoar, 1975). Winberg (1971) stelt echter dat de Arrhenius-functie een significante betekenis heeft voor zover de temperatuursinvloed op het metabolisme of de ontwikkelingssnelheid de relatie tussen eiwitsynthese en temperatuur weerspiegelt. Meestal echter kan vergelijking (V.10) op basis van een onvoldoende fit verworpen worden. De vergelijking van Arrhenius wordt veelal (Andrewartha & Birch, l.c. ; Winberg l.c. ; Bottrell, l.c.) samen met de vergelijking van Van 't Hoff besproken :

$$\log Q_{10} / {}_{10} = (\log v_2 - \log v_1)/(T_2 - T_1) \qquad (V.11)$$

waarbij Q_{10} (per veronderstelling) een constante waarde heeft, en een maat is voor de toename van de reactiesnelheid resulterend uit een temperatuursstijging van 10°C. Een constante Q_{10} impliceert een lineair verband tussen de logaritmen van de ontwikkelingssnelheid en de temperatuur (°C) :

$$\ln v = \ln v_o + bT \qquad (V.12)$$

waarbij

$$Q_{10} = e^{(10b)} \qquad (V.13)$$

Voor vergelijking (V.11) geldt dezelfde opmerking als voor de Arrheniusfunctie : namelijk bij een significante curvilineariteit is aan de assumptie van het model niet voldaan, namelijk Q_{10} is dan niet constant. Bottrell (1975) toonde aan dat deze curvilineariteit reëel is. Hij verkoos het gebruik van de volgende logaritmische (V.14 en V.15) en semi-logaritmische (V.16) vergelijkingen :

$$\ln D = \ln a + b \ln T + c (\ln T)^2 \qquad (V.14)$$

$$\ln D = \ln a' + c' (\ln T)^2 \qquad (V.15)$$

$$\ln D = \ln a + T \ln b + T^2 \ln c \qquad (V.16)$$

Sarvala(1979a) prefereert vergelijking (V.16), hij specifieert echter dat deze functie de minst slechte is van al de door hem geteste modellen. Aan de hand van een statistische analyse, waarbij hij de residuele fout na regressie opsplitste in een echte foutenterm en een fout rond de regressiecurve (zie ook Sokal & Rohlf, 1981), besloot hij dat geen enkele vergelijking tegelijkertijd voldeed voor al de bestudeerde soorten. Vergelijking (V.14) gaf de meest bevredigende fit en beschreef bovendien vrij behoorlijk de verlenging van de ontwikkelingsduur (afname van de ontwikkelingssnelheid) bij hogere temperaturen.

In een vrij recente publicatie (Taylor, 1981) werd de vergelijking van de normale probabiliteitsdistributie gebruikt om het temperatuursafhankelijke

ontwikkelingsproces bij insecten te fitten :

$$R(T) = R_m . \exp\left[-\frac{1}{2}\left(\frac{T-T_m}{T_\sigma}\right)^2\right] \qquad (V.17)$$

waarbij R(T) de ontwikkelingssnelheid is (dag^{-1}) ; R_m is de maximale ontwikkelingssnelheid die gerealiseerd wordt bij de optimale temperatuur, T_m ; T_σ is een maat voor de grootte van het temperatuursinterval waarin een soort zich kan ontwikkelen. De optimale temperatuur, T_m en de temperatuursdeviatieparameter T_σ, bepalen respectievelijk de positie en de spreiding van de R-T curve, dit naar analogie met het gemiddelde en de standaarddeviatie van de normale probabiliteitsdistributie (zie Sokal & Rohlf, 1981). Rechts van het temperatuursoptimum is de curve afgebroken (zie Fig. V.50), dit tengevolge aan lethale effecten te wijten aan te hoge temperaturen (= fysiologische barrière, zie o.a. Schlieper, 1958 en Wieser, 1975). De gerealiseerde oppervlakte onder deze curve beperkt zich bijgevolg tot het deel voor de fysiologische barrière. Uit deze analyse bekomt men een objectieve schatting van T_m en T_σ en dit is het wat deze fitting zo interessant maakt. De optimale temperatuur is hierbij gedefinieerd als die temperatuur waarbij de ontwikkelingsduur het kortst is. T_m en T_σ kan men ook laten variëren binnen aanvaardbare fysiologische limieten en zo kan men theoretisch nagaan welke hun respectievelijke invloed is op de dagelijkse ontwikkelingssnelheid en bijgevolg op het aantal generaties per jaar.

In deze studie zijn we er vanuit gegaan dat geen enkele van de hierboven besproken functies a priori kan verkozen worden. Een aantal functies werd aan een grafische analyse onderworpen, om na te gaan of ze de experimentele data goed beschrijven. Die functies die op het zicht een goede fit geven, werden daarna getest naar hun bruikbaarheid en van elk van deze functies werden de meest attractieve eigenschappen getoetst in verband met hun relevantie : vergelijking (V.2) werd gebruikt om een schatting van de temperatuur te bekomen waarbij de ontwikkelingssnelheid nul wordt, namelijk T_o, uit vergelijking (V.2) volgt namelijk dat $T_o = -a/k$ (V.18) ; vergelijking (V.7) werd gebruikt om de temperatuursafhankelijkheid van de meeste van de tot op heden bestudeerde soorten onderling te vergelijken, en dit naar analogie met vorige studies (Heip & Smol, 1976a; Sarvala, 1979a; Warwick, 1981a ; Heip *et al.*, 1982b) ; vergelijking (V.5) werd gebruikt om de door MacLaren (1966), MacLaren *et al.* (1969) en Cooley & Minns (1978) geïntroduceerde hypothese in verband met de temperatuursadaptatie, toe te passen ; de Arrhenius' en de van 't Hoff plots werden uitgezet om na te gaan of de temperatuursafhankelijkheid kan uitgedrukt worden in Q_{10} coëfficiënten ; vergelijking (V.17) werd gebruikt om

de meest gunstige combinatie van T_m en T_σ te bepalen voor de nematoden uit het Dievengat en de Spuikom. Beide biotopen hebben ongeveer gelijkaardige temperatuursregimes (vergelijk hiervoor de temperatuursfunctie van Heip & Smol, 1976a en die van Podamo, 1975e). Bijgevolg leek het mij voldoende om enkel het temperatuursregime van het Dievengat te beschouwen. Het selectiecriterium (zie verder voor een meer algemene discussie) dat we in deze analyse gebruikten is het aantal gerealiseerde juveniele perioden (≈ maximum aantal generaties) binnen een gefixeerde tijdsduur. Hierbij werden bepaalde seizoenen (lente en zomer) en een totaal jaar als referentieduur genomen. Eén juveniele periode komt overeen met een tijdsinterval waarin de ontwikkelingsaccumulatie of de som van de gerealiseerde ontwikkeling, D(t)=1. Als de dagelijkse ontwikkelingsrealisatie procentueel wordt uitgedrukt, is D(t) gelijk aan 100% voor dit tijdsinterval. Ter verduidelijking, een nematode die een dagelijkse ontwikkeling realiseert van 0.125 (12.5% dag^{-1}) heeft een ontwikkelingstijd van (1/0.125) = 8 dagen. Bijgevolg duurt voor deze hypothetische nematode, één juveniele periode, waarbij per definitie D(t) = 1 (of 0.125 x 8 = 1), 8 dagen.

6. BEREKENINGEN

Voor het fitten van de temperatuursafhankelijke ontwikkelingscurven werden standaardregressietechnieken gebruikt, namelijk linear least squares en curvilinear regression methods, zie Sokal & Rohlf, 1981 en Snedecor & Cochran, 1967). Om de bruikbaarheid van deze modellen na te gaan werd de onverklaarde som van kwadraten na regressie (residual sums of squares ook residu genoemd) opgesplitst in een echte foutenterm (sums of squares within groups) en een som van kwadraten te wijten aan afwijkingen rond de regressie (deviations from regression sums of squares). De laatste som van kwadraten werd getest t.o.v. de foutenterm om na te gaan of er een significante fout aanwezig is rond de regressiecurve. In beide gevallen, namelijk zowel met een niet-significante fout als met een significante fout rond de regressiecurve, werd de significantie van de regressie getest t.o.v. de fout rond de regressiecurve, en niet t.o.v. de totale residuele fout. Deze procedure is krachtiger dan de traditionele benadering, waarbij de verklaarde variantie gedeeld werd door de residuele variantie. Deze benaderingswijze werd reeds gebruikt door Sarvala(1979a) voor dezelfde problematiek (fittingsanalyses van D-T curves). Voor de formules en berekeningswijze wordt verwezen naar

box 14.4 (p. 479), box 16.1 (p. 624) en tabel 16.6 (p. 673) in Sokal & Rohlf (1981).

De fitting van Bèlehràdek's functie (vergelijking V.8) gebeurde volgens de methode van MacLaren (1963) waarbij α wordt gefixeerd. Hierdoor reduceert vergelijking (V.8) tot een gewone lineaire regressie $\ln D = \ln a + b \ln (T-\alpha)$ waarbij α door iteratie (na fixatie) bepaald wordt, zodanig dat de hoogste coëfficiënt van determinatie (R^2) bekomen wordt (R^2 is een maat voor de hoeveelheid variantie die verklaard wordt door regressie van de afhankelijke variabele t.o.v. de onafhankelijke variabele). De fouten op a en b werden niet geschat omdat a en b bij deze methode bepaald worden in functie van α. Voor een voorbeeld wordt verwezen naar de publicatie van Heip (1974b).

Voor het bepalen van de coëfficiënten, T_m en T_σ, van de normale vergelijking (vgl. V.15) werd een niet-lineaire fittingsprocedure gebruikt, die gebaseerd is op Taylor's theorema (Snedecor & Cochran, 1967).

Een intiële schatting van T_m, R_m en de oppervlakte onder de R-T curve, waarbij R de ontwikkelingssnelheid dag^{-1} is en T de temperatuur in °C is, werd bekomen door te veronderstellen dat (a) het verband tussen R en T lineair is (analoog met vergelijking V.2), (b) de R-T curve symmetrisch is t.o.v. de optimale temperatuur, T_m waarbij de laatste deeloppervlakte fysiologisch niet realiseerbaar is (bij T > lethale limiet). Als we deze assumpties aannemen dan kunnen we voorspellen dat de ontwikkelingssnelheid.dag^{-1}, R, bij temperaturen lager dan T_m, lineair toeneemt van nul bij T_o, tot R_m bij T_m. Dit stijgend gedeelte van de R-T curve kan dan voorgesteld worden door : $R = a_1 + b_1 T$ (V.19), waarbij a_1 het intercept en b_1 ($b_1 > 0$), de richtingscoëfficiënt is. Analoog kunnen we stellen dat voor temperaturen hoger dan T_m, waarbij de ontwikkelingssnelheid lineair afneemt van R_m bij T_m tot nul bij T_n ($T_n > T_m$), het temperatuursafhankelijk ontwikkelingsproces wordt beschreven door $R = a_2 + b_2 T$ (V.20), met a_2 het intercept en b_2 de richtingscoëfficiënt ($b_2 < 0$). Het snijpunt van vergelijking (V.19) en vergelijking (V.20) heeft als ordinaat en abcis, respectievelijk R_m en T_m. T_m kunnen we berekenen met : $T_m = (a_1 - a_2)/(b_2 - b_1)$ (V.21), en R_m kunnen we bepalen, als T_m gekend is, met vergelijking (V.19) of vergelijking (V.20).

De totale oppervlakte (niet realiseerbaar gedeelte inbegrepen) onder de R-T curve is gelijk aan :

$$\int_{T_o}^{T_n} R(T)\,dT = \left(\frac{T_n - T_o}{2} \right) \times R_m \qquad (V.22) \qquad (T_n > T_m > T_o)$$

Voor iedere willekeurige temperatuur, T_i, met $T_i < T_m$ kan de oppervlakte onder de R-T-curve bepaald worden met :

$$\int_{T_o}^{T_i} R(T)\,dT = \left(\frac{T_i - T_o}{2} \right) . R_i \qquad (V.23)$$

als $T_i > T_m$, dan wordt de oppervlakte berekend met

$$\int_{T_o}^{T_i} R(T)\,dT = \left(\frac{T_m - T_o}{2}\right) . R_m + \left[\left(\frac{R_m + R_i}{2} \right) T_i - T_m \right] \qquad (V.24)$$

Vermits de totale oppervlakte onder de R-T-curve gekend is, kunnen we de procentuele cumulatieve oppervlakte voor iedere T_i berekenen als :

$$\% \; \Sigma \; opp = \int_{T_o}^{T_i} R(T)\,dT \Big/ \int_{T_o}^{T_n} R(T)\,dT \qquad (V.25)$$

Met behulp van deze eenvoudige goniometrische benadering, krijgen we preliminaire (ruwe) schattingen van T_m, R_m, de totale oppervlakte onder de R-T-curve en van de procentuele cumulatieve oppervlakte voor iedere experimentele T_i.

Een meer accurate schatting van T_σ werd bekomen door regressie van de cumulatieve oppervlakte onder de R-T-curve, gerealiseerd bij iedere experimentele T_i (ET_i) en uitgedrukt als percentages van de totale (theoretische) oppervlakte onder de R-T-curve, tegen diezelfde ET_i's. De percentages (eenheid van de cumulatieve deeloppervlakte onder de R-T-curve) werden hierbij getransformeerd naar een probabiliteitsschaal. Met de richtingscoëfficiënt van de berekende rechte worden dan T_m en T_σ bekomen door middel van inverse predictie (= interpolatie, zie Sokal & Rohlf, 1981). T_m, is namelijk de abcis die overeenkomt met een cumulatief percentage van 50%, en T_σ kan geschat worden aan de hand van de cumulatieve percentages 15.9 en 84.1. De abcis die overeenkomt met 15.9 geeft $T_m - T_\sigma$ en de abcis van 84.1% is gelijk aan $T_m + T_\sigma$. De op deze manier bekomen waarden van T_m en T_σ en de met vergelijking (V.24) berekende totale oppervlakte onder de R-T-curve, werden daarna gebruikt als initiële schattingen om de normale vergelijking (vgl. V.17) te fitten met Taylor's theorema. De fitting van de lineaire regressie werd uitgevoerd met een Texas Instruments PPX-59 programma (n° 208036).

7. RESULTATEN EN DISCUSSIE

In dit hoofdstuk worden de resultaten van 224 temperatuursexperimenten besproken. Tijdens deze proeven werd de ontwikkelingsduur (minimale generatietijd of T_{min}) en de distributie van het maturatieproces van 11,020 wormen (♀♀ en ♂♂) bestudeerd. Voor het bepalen van de gemiddelde duur van de embryonale fase werd het uitsluipingsproces van 9,510 juvenielen geregistreerd. Voor het schatten van de mortaliteit in het preadulte stadium werden in totaal 15,331 eieren gevolgd. De resultaten van deze proeven zullen in het volgende hoofdstuk voorgesteld en besproken worden.

7.a. MORTALITEIT BIJ VERSCHILLENDE TEMPERATUREN

Tabel V.1 geeft voor iedere soort de globale mortaliteit (%) met het 95% betrouwbaarheidsinterval. Deze cijfers groeperen de mortaliteiten die bij de verschillende temperaturen werden genoteerd : zij variëren tussen 4% voor *M. parelegantula* en 46% voor *M. microphthalma* bij 11°/$_{oo}$ saliniteit. Voor al de soorten tesamen werd in onze culturen een globale mortaliteit van 13% waargenomen (1843/14091). In dit cijfer werden de data van de hatchingsproeven van *C. nudicapitata* en *M. parva* niet opgenomen.

7.a.1. *Monhystera microphthalma*

Bij een zoutgehalte van 20°/$_{oo}$ werd in de immature stadia een globale mortaliteit (voor al de temperaturen tesamen) van 13% genoteerd. Bij deze saliniteit is de mortaliteit significant kleiner dan bij de twee andere, voor deze soort, bestudeerde saliniteiten, namelijk 30°/$_{oo}$ en 11°/$_{oo}$ waarbij een globale sterfte van respectievelijk 32 en 64% werd waargenomen. Aan de hand van deze data blijkt duidelijk dat de grootste preadulte mortaliteit optreedt bij de laagste experimentele saliniteit, namelijk 11 g/l. Verder heeft bij elk zoutgehalte de temperatuur een hoog significante invloed ($P < 0.001$) op de immature sterfte (mortaliteit van de eieren en de juvenielen tesamen). Bij 20°/$_{oo}$ varieerde deze tussen 4% bij 15°C en 24% bij 30°C (Tabel V.2). De laagste mortaliteiten werden genoteerd bij 15°C en 25°C, namelijk respectievelijk 4 en 6%. Deze twee percentages zijn niet significant verschillend van elkaar (vergelijking door middel van de 95% betrouwbaarheidsintervallen voor percentages, berekend met de binomiale distributie ; zie Sokal & Rohlf, 1973, p. 334). Bij deze saliniteit van 20°/$_{oo}$ S, geeft T = 20°C een significant grotere mortaliteit dan 15 en 25°C (Tabel V.3), en

T = 30°C induceert een significant hogere preadulte sterfte dan 20°C. De eisterfte vertoont bij 20°/$_{oo}$ S een analoog patroon als de globale immature mortaliteit. Het verschil met de globale preadulte sterfte bestaat hierin dat bij T = 15°C voor de eieren een significant beter uitsluippercentage werd genoteerd dan bij 25°C, dit terwijl voor de globale immature mortaliteit de respons op deze temperaturen (15 en 25°C) niet verschilt. Voor de juveniele mortaliteit vormen de temperaturen 15 en 20°C een homogene groep, T = 25°C geeft een kleinere mortaliteit dan beide voorgaande temperaturen en T = 30°C veroorzaakt t.o.v. 15 en 20°C een significant grotere mortaliteitsrespons (9%, Tabel V.2). Ook noteren we dat de variatie voor dit laatste stadium (1 tot 9%) beduidend kleiner is, dan de variabiliteit in de vorige twee stadia.

Bij een saliniteit van 30°/$_{oo}$, resulteert de temperatuursvariatie eveneens in een hoog significant effect ($P < 0.001$) op de immature mortaliteit. Hierbij observeren we bij T = 30°C de kleinste (9%) en bij T = 20°C de hoogste mortaliteit (51%). De intermediaire mortaliteitspercentages, namelijk 26% bij T = 25°C en 27% bij T=15°C,zijn onderling niet verschillend,zij verschillen wel beduidend van de minimale en maximale sterftes bij deze saliniteit. De grote discrepantie tussen de uitersten wordt voornamelijk geïnduceerd door het verschil in leefbaarheid van de eieren, die varieert van 3% bij T = 30°C tot 48% bij T = 20°C. Voor de postembryonale fase wordt er in vergelijking met de eimortaliteit een opmerkelijk kleinere variabiliteit waargenomen : minimaal 5% en maximaal 14%. Voor deze juveniele fase is de mortaliteit bij 25°C verschillend van die van 20 en 30°C. De eerste temperatuur induceert een sterfte van 14%, voor de twee overige noteren we respectievelijk 5 en 7%. Approximatief kunnen de experimentele temperaturen voor dit levensstadium ingedeeld worden in twee groepen, namelijk 15, 20 en 30°C enerzijds en 15 en 25°C anderzijds, die een homogene respons induceren (Tabel V.2).

Bij een zoutgehalte van 11 g/l wordt, in vergelijking met de andere twee zoutconcentraties, de grootste numerieke mortaliteit en het grootste verschil in mortaliteit genoteerd. De sterfte varieert namelijk tussen 11% bij 25°C en 65% bij 20°C (deze cijfers betreffen de globale preadulte mortaliteit). De op één na kleinste mortaliteit, die reeds vrij aanzienlijk is, namelijk 42% bij 15°C, is enerzijds significant groter dan de globale sterfte bij 25°C en anderzijds significant kleiner dan de mortaliteiten bij 30 en 20°C. De mortaliteit bij 20°C (65%) valt buiten het 95% CI van de mortaliteitsrespons bij 30°C (50.4-62.5%) en is bijgevolg groter dan deze laatste respons. Zoals bij de hoger besproken zoutconcentraties (20°/$_{oo}$ en 30°/$_{oo}$ S)

interfereert ook bij deze saliniteit de eimortaliteit met de preadulte sterfte. Enkel bij 30°C maakt de eimortaliteit in vergelijking tot de juveniele mortaliteit een beduidend kleinere fractie uit van de de globale premature mortaliteitsrespons (Tabel V.2). Terwijl bij T = 30°C, de juveniele sterfte bij de twee andere saliniteiten relatief klein is, wordt bij 11°/$_{oo}$ een vrij aanzienlijke juveniele mortaliteit genoteerd van 50%. De twee andere temperaturen, namelijk 25 en 20°C induceren daarentegen een zeer kleine juveniele sterfte, respectievelijk 0 en 5% (Tabel V.2). De laagste experimentele temperatuur, 15°C, geeft een intermediaire mortaliteit van 14%.

In Tabel V.4. worden per temperatuur de mortaliteitsresponsen in de drie experimentele saliniteiten met elkaar vergeleken. Uit deze vergelijking blijkt dat er voor de vier temperaturen een hoog significante invloed van de saliniteit op de preadulte mortaliteit ($P < 0.001$) kon aangetoond worden. Meer specifiek kunnen we stellen dat voor 20°/$_{oo}$ de kleinste mortaliteit wordt genoteerd bij drie van de vier temperaturen namelijk 15, 20 en 25°C. De laagste experimentele saliniteit (11 g/l) geeft daarentegen bij drie van de vier temperaturen (15, 20 en 30°C) de hoogste mortaliteit. Bij de overblijvende temperatuur (25°C) geeft hetzelfde zoutgehalte (11 g/l) een intermediair mortaliteitspercentage, namelijk 11%. Deze mortaliteit is niet verschillend van de kleinste mortaliteit, namelijk 6% bij 20°/$_{oo}$ saliniteit, maar wel significant kleiner dan de mortaliteit bij een zoutconcentratie van 30 g/l (26% ; $P < 0.05$). Bij de hoogste temperatuur, 30°C, wordt de kleinste mortaliteit (9%) geobserveerd bij de hoogste saliniteit (30°/$_{oo}$). Een zoutgehalte van 20°/$_{oo}$ geeft bij deze temperatuur (30°C) de intermediaire mortaliteit, terwijl, 11°/$_{oo}$ saliniteit, zoals reeds hoger vermeld, de hoogste mortaliteit induceert. Tenslotte kunnen we uit deze analyses concluderen dat enkel bij T = 25°C, namelijk voor de zoutgehaltes 11 en 20°/$_{oo}$, niet significant verschillende mortaliteitsresponsen werden genoteerd. De overige percentages verschillen significant van elkaar.

7.a.2. *Monhystrella parelegantula*

M. parelegantula werd geïsoleerd uit de Spuikom, bijgevolg werd de levenscyclus van de soort bestudeerd bij een saliniteit van 30 g/l. Voor deze soort werd bij de vijf experimentele temperaturen een lage mortaliteit waargenomen. De grootste mortaliteit, namelijk 6% werd genoteerd bij 20°C. Dit lage mortaliteitscijfer wijst enerzijds op een zeer succesvolle kweek, en anderzijds op het feit dat vrij hoge temperaturen, zoals 35°C (5% mortaliteit), volledig binnen het leefbereik van deze soort vallen.

Statistisch kunnen we de temperaturen, qua globale preadulte mortaliteit, in twee groepen indelen : 15°C en 25°C enerzijds en 35, 30 en 20°C anderzijds. In hoeverre dit echter biologisch relevant is blijft voor mij een open vraag. Bij deze soort kan het globale preadulte mortaliteitspatroon niet afgeleid worden uit de rangschikking van de eimortaliteit, en mogen we stellen dat de mortaliteit bij alle temperaturen laag is.

7.a.3. *Monhystera parva*

De Spuikom-populatie van *M. parva* werd gekweekt bij een zoutconcentratie van 30 g/l, terwijl de Dievengat-populatie werd gekweekt bij een zoutgehalte van 20 g/l.

Voor deze soort werd experimenteel vastgesteld dat toevoeging van wieren (diatomeeën en groenwieren) noodzakelijk is om continu reproducerende populaties, met kleine mortaliteit in de juveniele stadia te onderhouden. In de agarbodems met een diatomeeënbegroeiing werd het aantal afgezette nematodeneieren echter sterk onderschat, doordat de tellingen sterk bemoeilijkt werden door de donkerbruine spots van de sedentaire diatomeeënsoorten (zie hoofdstuk Materiaal en Methoden, voor samenstelling van het wiermengsel). Hierdoor werden de mortaliteitsproeven opgesplitst in twee afzonderlijke reeksen. In culturen met diatomeeën werd enkel de juveniele mortaliteit bepaald. Voor de schattingen in verband met de leefbaarheid van de eieren werden adulte wijfjes met eieren (afkomstig uit stockculturen met wierbegroeiing) overgeënt naar agarplaten met een lichte bacteriële begroeiing. Deze wijfjes lieten we gedurende enkele uren eieren produceren, zodanig dat zij slechts gedurende een relatief korte periode in voedsel gelimiteerde omstandigheden verbleven. In agarbodems zonder wierbegroeiing kon het aantal afgelegde eieren nauwkeurig bepaald en bestudeerd worden.

Voor deze soort werd bij de drie experimentele temperaturen geen eimortaliteit waargenomen. De juveniele mortaliteit was bij 17 en 22°C iets hoger (statistisch niet verschillend, zie Tabel 3) dan bij 8°C. Bij deze laatste temperatuur werd een juveniele sterfte van 5% genoteerd. De intermediaire temperatuur, 12°C, geeft duidelijk de kleinste sterfte, namelijk 1% (zowel significant verschillend van 8°C, als van 17 en 22°C).

De ontwikkelingsbiologie van de Dievengat-populatie van *M. parva* (gekweekt bij 20°/$_{oo}$ saliniteit) werd met een lichtjes gemodifieerde methode bestudeerd. In plaats van de experimenten op te splitsen in twee deelreeksen (zie hoger), werd het experiment voor deze populatie uitgevoerd in hetzelfde

recipiënt (petriplaat), waarbij we de voedingssamenstelling veranderden in functie van het levenscyclusstadium. De ♀♀me van de oudergeneratie lieten we namelijk reproduceren in agarbodems met een lichte bacteriële begroeiing. Na verwijdering van de ouderindividuen, vanaf het moment dat de juvenielen uit de eieren kwamen, werd een mengsel van diatomeeën en het groenwier *Dunaliella salina* (initieel in kleine concentraties, en ongeveer halverwege de postembryonale ontwikkeling in grotere hoeveelheden), toegevoegd. Deze wieren werden afzonderlijk opgekweekt in erlenmeyers en baxters (zie Materiaal en Methoden). Door middel van deze methodiek kon heel wat tijd gespaard worden.

In het relatief klein temperatuursinterval van 7°C, namelijk van 18 tot en met 25°C, is er reeds een duidelijk temperatuurseffect merkbaar ($0.001 < P < 0.01$). Hierbij induceert de hoogste experimentele temperatuur (25°C) en significant hogere mortaliteit dan bij 18 en 20°C. De mortaliteit bij deze laatste twee temperaturen is nagenoeg identisch, namelijk 15 en 14%. Voor de juveniele mortaliteit verschilt de respons bij 25°C ook van de overige twee temperaturen. De mortaliteit bij 25°C is volledig gelocaliseerd in het juveniele stadium, wat duidelijk op temperatuurstress wijst. Bij 18°C is de mortaliteit ook volledig te wijten aan juveniele sterfte, terwijl bij 20°C, eimortaliteit en juveniele mortaliteit ongeveer even groot zijn.

Bij 25°C werd een vrij aanzienlijke juveniele mortaliteit van 28% genoteerd. Dit wijst duidelijk op temperatuurstress.

7.a.4. *Monhystera disjuncta*

Voor *M. disjuncta* kan voor de globale mortaliteit in het preadulte stadium het volgende beeld worden gereconstrueerd : de hogere temperaturen (17 en 20°C) geven de kleinste mortaliteitsrespons, de tussenliggende temperaturen 12 en 8°C induceren intermediaire mortaliteitspercentages en de laagst uitgeteste temperatuur, 3°C, veroorzaakt de grootste mortaliteit (23%). De hoge mortaliteit bij 8°C, is voornamelijk te wijten aan grote eimortaliteit (15%). Het mortaliteitspercentage bij 15°C kan in dit globaal beeld moeilijk geïnterpreteerd worden.

Voor de eimortaliteit wordt enkel bij 3°C een grote niet-hatching genoteerd (15%). Dit percentage is significant groter dan de mortaliteitscijfers genoteerd bij de overige temperaturen, welke onderling slechts weinig van elkaar verschillen. Voor al de ET's, behalve 3°C, blijft de eimortaliteit onder 10%. Dit is echter niet het geval voor de juveniele mortaliteit. Voor dit criterium kunnen twee temperatuursgroepen onderscheiden worden, enerzijds de

temperaturen 17, 12 en 3°C met een laag mortaliteitspercentage (< 10%), respectievelijk 5, 7 en 9% en anderzijds de temperaturen 8 en 15°C, met een hogere mortaliteitsrespons, van namelijk 15 en 17%. Naast deze twee groepen vinden we bij 20°C, een intermediaire mortaliteit van 10%. Deze laatste mortaliteit is niet verschillend van 8°C en overlapt gedeeltelijk met de temperatuursset met de kleinste mortaliteit. Van deze laatste set zijn twee temperaturen, namelijk 12 en 17°C significant verschillend van 20°C.

Voor deze soort werden, in vergelijking met de andere soorten de grootste preadulte mortaliteiten waargenomen. Niettegenstaande dit, konden nakomelingen van de eerste wilde types gedurende meer dan vier jaar in continue kweek gehouden worden.

7.a.5. *Chromadora nudicapitata*

Voor *C. nudicapitata* kon er geen temperatuursafhankelijkheid binnen het juveniele stadium worden aangetoond. De sterfte in deze levenscyclusfasen (4 juveniele stadia) werd eveneens omwille van de observatiemoeilijkheden (zie Spuikom-populatie van *M. parva*) afzonderlijk bestudeerd. Tijdens deze proeven gaf de laagste temperatuur, namelijk 3°C de hoogste mortaliteit : 8% (zie TabelV.2). Voor de eieren noteerden we voor de intermediaire temperaturen, 12 en 17°C, de grootste mortaliteit (TabelV.2), dit terwijl het ons logischer lijkt dat meer extreme temperaturen, zowel hoge als lage, hogere mortaliteiten induceren (Hopper *et al.*, 1973 ; Wieser, 1975).

7.a.6. *Neochromadora poecilosomoides*

Voor *N. poecilosomoides* werd enkel een grote juveniele mortaliteit waargenomen bij 13.5°C, namelijk 22%. Deze hoge mortaliteit is uitsluitend te wijten aan sterfte in het juveniele stadium. Bij de andere twee experimentele temperaturen, 20 en 22.5°C, werd geen mortaliteit waargenomen. Voor nog een andere temperatuur, 25°C, werden geen mortaliteitsdata opgenomen in de Tabellen 2 en 3. Bij deze temperatuur gaf slechts één proef op vier een gunstig resultaat, namelijk 73 adulten werden hierin bekomen op een totaal van 74 afgezette eieren. In de overige drie replicaten tesamen, werden 97 eieren geteld. Van deze eieren kwam er slechts één niet uit. Niettegenstaande het zeer hoge hatchingspercentage, bereikte in deze drie replicaten geen enkel van de 96 juvenielen het adulte stadium. Aangezien voor deze soort geen uitgebreide observaties in verband met voedselpreferenties werden uitgevoerd, leek het mij niet opportuun om de data in de verwerking op te nemen.

7.a.7. Discussie : mortaliteit

De mortaliteitsgegevens die hoger uitvoerig werden besproken, zijn het resultaat van een eenvoudige agnotobiotische kweekmethodiek, waarmee zowel nematoden als voedingsorganismen (bacteriën, groenwieren en diatomeeën) konden worden opgekweekt. Met deze simpele technieken werden voor de mortaliteit, in vergelijking met de data uit de literatuur, vrij gunstige resultaten bekomen. Voor de preadulte mortaliteit werd, als we enkel de data bij de optimale saliniteiten beschouwen (20°/$_{oo}$ en 30°/$_{oo}$), een maximale sterfte genoteerd van 28%, voor de Dievengat-populatie van *Monhystera parva* bij 25°C. Voor drie soorten : *Chromadora nudicapitata* (30 pm) ; *Monhystera parva* (30 pm) en *Monhystrella parelegantula* bleef de preadulte mortaliteit onder 10%. In onze studie werden slechts voor twee soorten, *Monhystera microphthalma* en *Monhystrella parelegantula*, temperaturen van 30°C en hoger (35°C) uitgetest. Voor *Monhystera microphthalma* (20 pm) veroorzaakte een temperatuurstoename tot 30°C een significant hogere mortaliteit, bij 35°C liep de sterfte zelfs op tot ongeveer 50%. *Monhystrella parelegantula* daarentegen is ongevoelig voor temperatuursstijgingen tot 35°C, wat volledig overeenkomt met haar verspreidingsgebied (De Coninck, 1943 ; Caspers, 1952 ; Meyl, 1954a; Paetzold, 1955, 1958 ; Timm, 1963 en Gerlach, 1964). Voor twee andere soorten, *Monhystera parva* (voornamelijk de Dievengat-populatie) en *Neochromadora poecilosomoides*,werd eveneens bij de hogere temperaturen een duidelijk grotere mortaliteit waargenomen. Voor *Neochromadora poecilosomoides* werd bij 25°C een mortaliteit van 57.3% (95% CI : 49.3-66.4%) genoteerd.

Deze data kunnen evenwel niet met gegevens uit de literatuur vergeleken worden omdat analoge data voor brakwater en mariene nematoden niet voorhanden zijn. Quantitatieve mortaliteitsgegevens zijn dus erg fragmentair en momenteel bestaat er voor geen enkele mariene nematodensoort een complete dataset met mortaliteitsresponsen in functie van de ET (experimentele temperatuur). Nochtans zijn, mijns inziens, de mortaliteitsresponsen even belangrijk als het bepalen van de ontwikkelingsduur (T_{min}), waartoe mariene nematologen zich meestal beperken. Mortaliteitsresponsen bevatten o.a. belangrijke informatie over de temperatuurstolerantie (Wieser, 1975 ; Wieser *et al.*, 1974 en Wieser & Schiemer, 1977) en over de optimale temperatuurs- en/of saliniteitsrange (Vernberg & Vernberg, 1972 ; Kinne, 1970, 1971 ; Newell , 1976 ; e.a.). Verder kunnen deze cijfers gehanteerd worden in screeningtesten om de bruikbaarheid van voedingsbodems en/of voedingssamenstellingen, of om ontwikkelde kweekmethodieken te beoordelen (zie o.a. Vranken *et al.*, 1984a). In ecotoxicologische studies met nematoden als modelorganismen (o.a. bioassays met

Tabel V.5. : Mortaliteit of gelijkaardige informatie over brakwaternematoden in laboratoriumomstandigheden.

Soort	Hatching (%)	Preadulte mortaliteit (%)	Andere criteria	Bron
Rhabditis marina	?	50 na overenting 80-90 zonder overenting	-	Tietjen *et al.*, 1970
Monhystera denticulata	90 in optimale condities 70 (25°C, 39°/oo S)	± 30 in gunstige omstandigheden 65 (25°C, 39°/oo S)	- -	Tietjen & Lee, 1972
Chromadora macrolaimoides	90 (25°C, 39°/oo S)	?	-	Tietjen & Lee, 1973
Atrochromadora denticulata	} 77-84	?	-	Garcia, 1982
Monhystera parva		?	-	Garcia, 1982
Monhystera disjuncta	?	?	embryonale en postembryonale groei-inhibitie bij 26°C	Gerlach & Schrage, 1971
Theristus pertenuis	?	?	gedeeltelijke embryonale ontwikkeling bij 28°C ; juvenielen sterven na 5-7 dagen bij 28°C	Gerlach & Schrage, 1971
Rhabditis marina	?	?	35°C (3+, 1-)★ 12°C (3+, 1-)	Hopper *et al.*, 1973
Diplolaimelloides sp.	?	?	37°C (3+, 1-) 35°C (5+, 4-) 33°C (2+, 1-) 12°C (4+, 3-)	Hopper *et al.*, 1973
Diplolaimella ocellata	?	?	35°C (4+, 8-) 33°C (6+, 2-) 18°C (3+, 3-)	Hopper *et al.*, 1973
Enoplus paralittoralis	?	?	31°C (1+, 8-) 28°C (3+, 2-) 21°C (3+, 1-)	Hopper *et al.*, 1973
Oncholaimus sp.	?	?	33°C (5+, 3-) 18°C (2+, 2-)	Hopper *et al.*, 1973
Haliplectus dorsalis			35°C (3+, 1-) 18°C (1+, 1-)	Hopper *et al.*, 1973

★ + : replicaten met een volledige levenscyclus ; - : replicaten met onvolledige levenscyclus.

zware metalen) waarbij 'non-toxic levels' worden bepaald vanuit het oogpunt van milieubeheer, worden mortaliteitsdata wel intensief gebruikt (Popham & Webster, 1979 ; Samoiloff *et al.*, 1980 ; Samoiloff, 1980a; Haight *et al.*, 1982 ; Vranken *et al.*, 1984a ; Vranken *et al.*, 1984b). De in de ecologische literatuur aanwezige informatie over de mortaliteit wordt in Tabel V.5. samengevat (p. 67).

De data uit Tabel V.5. zijn, zoals reeds eerder gesteld, weinig informatief. Vooral Hopper *et al.* (1973) maken slechts een vaag onderscheid tussen replicaten met een volledige en een onvolledige levenscyclus, zonder hierbij de term levenscyclus te definiëren (meer dan waarschijnlijk wordt hier de ontwikkeling tot het adulte stadium bedoeld). Deze auteurs (Hopper *et al.*, 1973) bestudeerden wel de responsen van hun soorten bij de hogere temperatuurslimiet. Zij vonden dat de temperatuursrange van 33 tot 35°C kritisch is en resulteert in groei-inhibitie, terwijl temperaturen hoger dan 37°C lethaal zijn. Analoge experimenten werden uitgevoerd door Wieser *et al.* (1974) en Wieser & Schiemer (1977) met mariene nematoden uit Bermuda. Uit de eerste studie bleek dat nematoden die dichter bij de oppervlakte leven hogere temperaturen kunnen tolereren dan soorten die dieper in het sediment voorkomen. *Theristus erectus* bijvoorbeeld, die voornamelijk leeft in de bovenste centimeters van het sediment, heeft een LT50 (1 h) (= lethale temperatuur die 50% mortaliteit induceert in één uur) van 41.7°C, terwijl *Paramonhystera* sp. met een distributiemaximum van 1 tot 5 cm, een LT50 (1 h) heeft van 38.1°C. Wieser & Schiemer (1977) kwamen tot analoge conclusies. Zij vonden namelijk dat de hogere lethale temperatuur van de soorten sterk gecorreleerd is met hun vindplaats, zodanig dat soorten die hoger op het strand voorkomen meer hitteresistent zijn. Verder konden zij aan de hand van hun experimentele data de seizoenale fluctuaties in populatiedensiteit van hun soorten verklaren : soorten met een hoge temperatuursresistentie realiseren hun maximum in de zomer, terwijl meer temperatuursgevoelige soorten hun grootste abondantie bereiken in de winter.

De data van Wieser *et al.* (1974) en Wieser & Schiemer (1977) tonen ook aan dat de hoogste lethale temperaturen van poikilotherme organismen gesitueerd zijn in de nabijheid van de maximale habitaatstemperaturen (Heinle, 1969 ; Kinne, 1970). Een andere studie (Garcia, 1982) bevestigde eveneens dit principe. Zij vond dat temperaturen van 33 tot 35°C in minder dan $1\frac{1}{2}$ dag tijd 100% mortaliteit veroorzaakte bij de nematoden *Monhystera* sp. en *Atrochromadora denticulata*. Ter vergelijking : de maximale watertemperaturen in het habitaat waarin beide nematoden leven (lagune de Brusc, Var, Frankrijk), kunnen in juni boven 30°C stijgen.

In het Dievengat liggen de maximale watertemperaturen rond 30°C, en voor de Spuikom (Oostende) stijgen de maximale temperaturen tot iets boven 20°C (Bergmans, 1983 ; fig. 2.1, p. 54). Indien nu hetzelfde "temperatuurs-tolerantie"-principe geldt voor de soorten uit deze habitaten, dan moet voor de Dievengat-soorten de bovenste lethale temperatuur normaliter rond 30°C liggen. Voor de Spuikom-soorten moet dit dan ongeveer 20°C zijn. Voor een aantal soorten, M. *microphthalma* en M. *parelegantula* gaat deze stelling in het geheel niet op. Bij een aantal soorten, M. *microphthalma* inbegrepen, veroorzaken hoger "niet-extreme temperaturen" wel een grotere mortaliteit maar voor zowel M. *microphthalma* als voor M. *parelegantula* ligt de lethale grens boven 35°C. Voor M. *parva*, N. *poecilosomoides* en C. *nudicapitata* bevindt deze temperatuur zich boven 25°C. Voor andere soorten gaat dit principe wel op : M. *disjuncta* sterft bij temperaturen onder de 30°C. Gerlach & Schrage (1971) observeerden voor deze soort een blokkering van zowel de embryonale als de postembryonale ontwikkeling bij 26°C, terwijl de adulten bij deze temperatuur stierven na 2-3 weken. *Theristus pertenuis* vertoont ontaardingsverschijnselen, meer bepaald een hoge juveniele mortaliteit en een slechts gedeeltelijke embryonale ontwikkeling bij 28°C.

In onze studie werd enkel voor *Monhystera microphthalma* de mortaliteit bij drie verschillende saliniteiten bestudeerd. Bij 20°/oo geven drie van de vier bestudeerde temperaturen (15, 20 en 25°C) de kleinste mortaliteit ; bij 11°/oo en 30°C treedt een zeer hoge preadulte mortaliteit op, voornamelijk tijdens het juveniele stadium (50%). Bij 11°/oo en de intermediaire (20°C) en optimale temperatuur (25°C) is de juveniele mortaliteit laag en bij 30°/oo induceert de hoogste temperatuur (30°C) de kleinste mortaliteit.

Deze resultaten zijn in overeenstemming met de gunstige hoog-hoog combinatie van de temperatuur en saliniteit, waargenomen bij de amphipode *Gammarus duebeni*, de decapode *Rhitropanopeus harrisii* en de hydroid *Cordylophora caspia* (in Kinne, 1970). Onze data zijn anderzijds contradictorisch met de resultaten van Tietjen & Lee (1972) voor de monhysteride *Monhystera denticulata* (de enige bestaande saliniteitsstudie bij nematoden die de mortaliteit in overweging neemt), waar de grootste mortaliteit (65% met 30% eimortaliteit en 35% juveniele mortaliteit) voorkomt in de combinatie hoogste temperatuur/hoogste saliniteit. Ietwat contradictorisch met hun data, stellen Tietjen & Lee(1977b) dan ook dat zowel *Monhystera denticulata* als *Chromadorina germanica* beter geadapteerd zijn aan de mediane en hogere regio's van hun saliniteitsinterval (voor deze uitspraak baseerden de auteurs zich enkel op de ontwikkelingstijd en de populatietoename). Dergelijke adaptaties, voornamelijk deze om hoge saliniteiten en hoge temperaturen te overleven, zijn consistent

met de natuurlijke vereisten om gedurende de zomer relatief lange perioden van hoge temperaturen gekoppeld aan hoge saliniteiten door te maken. Dit is vooral belangrijk voor soorten van ondiepe inlandse salina's en van brakwaterhabitaten, zoals het Dievengat, waar de watertemperatuur boven 30°C kan stijgen en de saliniteit simultaan kan oplopen tot 40°/₀₀. Toch gaat dit hoog/hoog en gemiddeld/hoog principe betreffende temperatuur en saliniteit maar gedeeltelijk op voor *M. microphthalma*. Bij de optimale temperatuur, ± 25°C bij 20°/₀₀ S en 11°/₀₀ en ± 30°C bij 30°/₀₀ S, noteren we voor deze soort voor iedere saliniteit ongeveer 90% overleving tot het adulte stadium. Hieruit kunnen we enkel besluiten dat *M. microphthalma* aangepast is aan de drie experimentele saliniteiten, temeer omdat bij 11°/₀₀ enkel de hoogste temperatuur (30°C) hoge juveniele mortaliteit induceert. Als maat voor de grootte van de saliniteitsstress wordt hier de juveniele mortaliteit genomen. Eigen observaties toonden namelijk aan dat de eimortaliteit meer een weerspiegeling is van de fysiologische conditie van de wijfjes die mogelijks kan interfereren met de saliniteitseffecten. Voor *M. disjuncta* werden namelijk eimortaliteiten tot 80% genoteerd wanneer de soort te lang monoxenisch wordt gekweekt met *Alteromonas holoplanktis* (ISC_2) als voedingsorganisme. Bij een andere nematode, namelijk *Caenorhabditis elegans*, werd bovendien aangetoond (Kimble & Sharrock, 1983) dat de dooierproteïnen gesynthetiseerd worden in de darm. Bijgevolg is het niet irreëel dat slechte voedingscondities of stresssituaties veroorzaakt door abrupte saliniteitsveranderingen kunnen resulteren in hoge eimortaliteiten. Dit kan meteen de hogere dan normale eimortaliteiten bij 11 en 30°/₀₀ S verklaren, dit terwijl de juveniele mortaliteit bij deze saliniteiten niet substantieel verschilt van 20°/₀₀ S. Waarschijnlijk is het zo dat de eieren die worden afgezet gedurende, of juist na de periode van osmoregulatie (4-tal uren in Croll & Viglierchio (1969), Viglierchio(1974)) een kleinere leefbaarheid bezitten. Als we de eimortaliteiten bij 11°/₀₀ en 30°/₀₀ S onderling met elkaar vergelijken,dan is het opvallend dat deze bij 11°/₀₀ S beduidend hoger zijn dan die bij 30°/₀₀ S. Twee studies, nl. die van Croll & Viglierchio(1969) en die van Viglierchio(1974) zijn in dit opzicht interessant. Deze auteurs vonden namelijk dat de nematoden *Deontostoma californicum*, *D. timmerchioi* en *D. antarcticum*,die isotonisch zijn met 0.6-0.7M NaCl, osmoreguleren in hypertonische NaCl-oplossingen,terwijl zij dit niet kunnen in hypoosmotische NaCl-oplossingen. *Monhystera disjuncta* daarentegen vertoonde geen adaptieve responsen en de tijdsresponscurve van deze soort was van het niet-regulerende hypotonisch type (Viglierchio,1974). Croll & Viglierchio(1969) stelden het volgende osmoregulatorische mechanisme voor: "een nematode in een hypertonische omgeving,verliest in de initiële fase lichaamsvocht door exosmose, daarna zal er door de opname van zouten en/of door toename van de niet-ionische actieve component (o.a. toename van vrije a.z. Precht & Plett,1979) terug water binnenkomen in de gedehydrateerde nematode. Hierbij is de herstelsnelheid af-

hankelijk van de cuticulaire permeabiliteit voor externe kationen en anionen. Een beperktere osmoregulatorische capaciteit in hypotonische oplossingen is dan een mogelijke verklaring voor de grotere eimortaliteit bij 11 dan bij 30°/$_{oo}$ saliniteit.

Indien het door Croll & Viglierchio (1969) gesuggereerde osmoregulatorische mechanisme, dat bovendien werd bevestigd door Viglierchio (1974), inderdaad overeenstemt met de werkelijkheid, dan is de hoge juveniele overleving bij de lage saliniteit minder goed begrijpbaar. Waarschijnlijk is 11°/$_{oo}$ als saliniteit niet extreem genoeg. Dit zoutgehalte valt namelijk binnen de seizoenale variabiliteit. *M. microphthalma* moet bovendien als een typische brakwater, bijna euryhaliene soort worden beschouwd (Bilio,1966;Gerlach's(1954a) groep 4 = 1ste graads brakwatersoorten, zie ook Brenning, 1973). Typische brakwaterorganismen en euryhaliene soorten in het algemeen bezitten namelijk een grote capaciteit om te overleven bij sterk uiteenlopende saliniteiten. Bijvoorbeeld, *Monhystrella parelegantula* komt in natuurlijke omstandigheden zowel voor bij 4°/$_{oo}$ saliniteit als bij 36°/$_{oo}$ saliniteit (Paetzold, 1955 1958). De brakwaterharpacticoide *Nitocra spinipes* kan osmoreguleren in saliniteiten variërend tussen 1 en 20°/$_{oo}$ en in een nog groter interval (van 0.5 tot 30°/$_{oo}$ S) werd normale hatching, vervelling en reproductie geobserveerd (Wulff,1972). Het metabolisme van de brakwaternematode, *Diplolaimelloides bruciei* wordt niet beïnvloed bij saliniteiten gelegen tussen ± 2 en 35°/$_{oo}$. Volgens Schlieper (1958) kunnen euryhaliene organismen het watergehalte van hun weefsels onafhankelijk van het uitwendig zoutgehalte controleren, wat de structuratie van de plasmaproteïnen en het metabolisme in het algemeen in gunstige zin bevordert.

Op de experimentele procedure van Croll & Viglierchio (1969) en Viglierchio (1974) werd terecht kritiek geuit door Lee & Atkinson (1976) en Wright & Newall (1976, 1980). De laatste auteurs bestudeerden de osmoregulatie van de enopliden *Enoplus brevis* en *E. communis* in verdund en geconcentreerd natuurlijk zeewater. De eerste enoplide, die eerder een brakwatersoort is, osmoreguleert zowel in hypo- als hypertonisch zeewater, terwijl *Enoplus communis* zich meer als een typische mariene soort gedraagt, met een aanzienlijk gereduceerd vermogen om te osmoreguleren in hypotonische condities. Dezelfde auteurs gebruikten, naast natuurlijk zeewater, ook NaCl-oplossingen zonder en met Ca^{++} en K^{+}-ionen. In het niet met ionen aangerijkte NaCl-artificieel zeewater, werd een sterke volumetoename vastgesteld in een 550 mM NaCl-oplossing (≈ isoosmotisch met 100% zeewater). De volumetoenames van beide enopliden konden evenwel significant gereduceerd worden door het toedienen van Ca^{++} en K^{+}-ionen. Dit belang van Ca^{++} werd reeds vroeger aangetoond door

Pantin (1931, in Kinne, 1970) en Ellis (1933) respectievelijk voor de platworm *Gunda ulvae* en de polychaet *Nereis diversicolor* en meer recent door Hummon (1975) bij de mariene gastrotrich *Turbanella ocellata*. Het is namelijk zo dat door verlies aan intern Ca of door externe Ca deficiencies, de cuticulaire permeabiliteit toeneemt (Wright & Newell, 19766). Dit resulteert in een influx van Na of andere kationen, wat een verhoging van de inwendige osmotische concentratie veroorzaakt. Dit laatste resulteert in H_2O-opname, wat de goede osmoregulatorische capaciteit van de *Deontostoma*-soorten in hypertonische, niet gebalanceerde NaCl-oplossingen verklaart. Het onvermogen van *M. disjuncta* om te osmoreguleren, wat gezien het cosmopolitisch karakter van de soort en haar vermogen om door te dringen in estuaria en brakwater habitaten niet verklaarbaar is, kan dus ook te wijten zijn aan de experimentele procedure. Viglierchio (1974) verklaart de responscurve van *M. disjuncta* door aan te nemen dat de soort in vergelijking met de *Deontostoma*-soorten een hogere cuticulaire permeabiliteit heeft en aan de hand van het Donnau-effect. Anderzijds kan de niet osmoregulerende respons van de individuen van de Zuidpool-populatie erop wijzen dat er belangrijke verschillen bestaan tussen de verschillende geografische rassen van *M. disjuncta*. Verschillen van die aard, werden reeds aangetoond voor de harpacticoide copepode *Euterpina acutifrons* ; Vernberg & Moreira, 1974 en Moreira *et al.*, 1982).

7.b. INVLOED VAN DE TEMPERATUUR OP DE EIONTWIKKELING EN DE ONTWIKKELING TOT ADULT INDIVIDU

In dit hoofdstuk wordt de invloed bestudeerd van de temperatuur op de eiontwikkeling en de minimale generatietijd (≈ ontwikkelingstijdduur, nl. vanaf het ogenblik van afleggen van een ei tot het ontstaan van een reproducerend individu uit dit ei). Deze periode wordt in de literatuur weergegeven als T_{min} (Bergmanns, 1981 ; Vranken & Heip, 1983) en/of D wordt door veel auteurs gedefinieerd als : de tijd tussen identieke stadia van twee opeenvolgende generaties (o.a. Tietjen & Lee, 1973 ; Warwick, 1981a; Vranken *et al.*, 1981). In deze studie is T_{min} de tijdsduur tussen het midden van het interval waarin de eieren werden geproduceerd en het moment waarop een gemiddeld wijfje (mannetje) geslachtsrijp wordt (dit laatste moment is het gemiddelde van de frequentiedistributie van de minimale leeftijd bij geslachtsrijpheid).

Tabel V.6. geeft de beschrijvende statistieken voor de gemiddelde embryonale ontwikkelingsduur (E) en de minimale generatietijd (T_{min} of D). T_{min} wordt afzonderlijk weergegeven voor de ♂♂ en de ♀♀. Voor formules en uitleg in verband met deze opgenomen statistieken wordt verwezen naar de introductie

bij TabelV6. De kleine deeltabellen achter iedere temperatuursset (achter de statistieken die de hoofding E, WME en MANN. dragen) zijn "a posteriori testen" volgens de methode van Games & Howell (zie Sokal & Rohlf, 1981, box 13.2, p. 409, 410). Deze testen zijn conform voor multipele vergelijkingen tussen gemiddelden met heterogene varianties. De getallen boven de diagonaal in de deeltabellen zijn de verschillen (in dagen) tussen de gemiddelde ontwikkelingsduren bij verschillende temperaturen (hoofding van iedere kolom (rij)). De getallen onder de diagonaal geven de kleinste significante verschillen (in dagen) voor een "P = 0.01 experimentwise" (Sokal & Rohlf, 1981, p.241) significantieniveau (bijv. de juveniele ontwikkeling van *M. microphthalma* bij 15° en 20°C (20°/$_{oo}$ saliniteit) duurt respectievelijk 8.79 en 3.61 dagen ; het verschil tussen deze twee ontwikkelingstijden bedraagt 5.18 dagen (het meest linkse getal boven de diagonaal) ; het kleinste significant verschil (P = 0.01) is 1.01 dag (hoogste getal onder de diagonaal). Hieruit kunnen we besluiten, vermits 5.18 > 1.01 dat bij deze twee temperaturen hoog significant (P ⩽ 0.01) verschillende ontwikkelingstijden werden waargenomen).

7.b.1. *M. microphthalma* 20°/$_{oo}$ saliniteit

De frequentiedistributies van het uitsluipen van de juvenielen (J_1-stadium) uit de eieren (* --- *) en het ontstaan van ♂♂ (+ — — +) en ♀♀ (0—0) t.o.v. het totaal aantal van ieder stadium en dit voor de verschillende temperaturen, wordt per temperatuur weergegeven in Fig. V.1.-4. Uit deze grafieken en uit de berekeningen (Tabel V.6.) kunnen we afleiden dat qua scheefheid (g_1) slechts twee van de 12 frequentiedistributies (nl. de ♀♀ en ♂♂ bij 15°C) niet significant verschillend zijn van de normale (Gaussiaanse) distributie, en dat voor drie van de 12 verdelingen (juvenielen bij 25°C en ♀♀ en ♂♂ bij 20°C) de kurtosis (g_2) niet verschillend is van de normale distributie. Voor drie van de vier bestudeerde temperaturen geven de grafieken van het maturatieproces één duidelijke piek (unimodale curve). Dit wijst erop dat het grootste gedeelte van de wormen adult wordt binnen een relatief korte periode. Zo wordt bij 25°C de grootste fractie (90%) van de vrouwelijke organismen adult in een tijdsinterval van vier dagen (vanaf dag 6 tot en met dag 9 na eiafzet). Analoog stellen we vast dat 92% van de mannetjes adult wordt tussen dag 5 en dag 10. De overblijvende nematoden, namelijk 10% van de ♀♀ en 8% van de ♂♂, worden geslachtsrijp, verspreid over een tijdsinterval van 10 dagen. Hierdoor ontstaat er een groot tijdsverschil tussen het moment waarop het eerste individu reproductief wordt en het ogenblik waarop de traagst ontwikkelde nematode dit stadium bereikt, namelijk 15 dagen bij

de ♀♀ en 16 dagen bij de ♂♂. Dit verklaart de grote standaarddeviatie namelijk 2.45 en 2.14 dagen voor respectievelijk ♀♀ en ♂♂, en de hoge coëfficiënt van variatie (Y*) (Tabel V.6.). Bij 30°C is een vergelijkbare ontwikkelingsdistributie merkbaar : 95% van de ♂♂ wordt adult tussen dag 4 en dag 8 en 93% van de ♀♀ bereikt het mature stadium tussen dag 4 en dag 9. De rest zijn nakomers.

Bij 15°C kan de frequentiedistributie voor de beide sexen opgesplitst worden in twee afzonderlijke curves. Het eerste gedeelte (vanaf 18 t.e.m. 26 dagen voor de ♀♀ en vanaf 19 t.e.m. 27 dagen voor de ♂♂) bestaat volledig uit nakomelingen van wilde types, die gedurende de zomer verzameld en in kweek werden gebracht (begin augustus ; $\bar{x}$ = 25.13 (SD = ± 5.20) dagen ; g_1 = 0.84*** ; g_2 = -0.38, ns). De tweede deelcurve bestaat enerzijds uit nakomelingen (traagst ontwikkelde wormen) van de zomercohorte, en anderzijds (grootste gedeelte) uit kweek, afkomstig van wilde types die werden verzameld in het najaar (begin november ; $\bar{x}$ = 32.4 (SD = ± 2.63) dagen ; g_1 = 0.56** ; g_2 = -0.82 ns). De twee gemiddelde zijn hoog significant verschillend (t_s = 8.81** ; df = 121) en hebben enkel betrekking tot de vrouwelijke populatie.

Verder kunnen we uit Tabel V.7. afleiden dat de replicaten (deelproeven) bij één zelfde temperatuur en voor ieder stadium afzonderlijk, onderling significant verschillend zijn ($P < 0.001$ voor 10 van de 12 sets en $0.001 < P < 0.01$ voor 2 reeksen), dat de coëfficiënten van intraclass-correlatie (r_I) (Sokal & Rohlf, 1981 ; p. 215 en box 9.2, p. 216) vrij groot zijn en schommelen tussen (14% en 91%). Dit laatste betekent dat de variantie tussen de replicaten varieert tussen 14% en 91%. Aanvullend hierbij, geeft Tabel V.8. de resultaten van een twee wegs-variantie-analyse (Steel & Torrie, 1960 ; p. 265-276). Hieruit kunnen we afleiden dat er een significante interactie aanwezig is tussen de replicaten en de sexen bij 20° en 25°C ($P < 0.001$) en dat bij deze temperaturen de ontwikkelingstijd van de wijfjes kleiner is dan die van de mannetjes ($P < 0.001$ bij 20°C en $0.001 < P < 0.01$ bij 25°C). Bij de andere temperaturen werd er geen significante interactie (bv. verschillende respons voor de sexen in eenzelfde replica) waargenomen en bestaat er geen verschil in ontwikkelingsduur tussen ♀♀ en ♂♂. Boven de significante heterogeniteit tussen de replicaten, kan er voor deze soort, voor de drie bestudeerde stadia (juv., ♀♀ en ♂♂) een significante afname van de ontwikkelingstijd bij stijging van de temperatuur (Kruskall-Wallis-test ; $P < 0.001$ in Tabel V.9) worden waargenomen. In het bestudeerde temperatuursinterval is de gemiddelde ontwikkelingstijd bij elke experimentele temperatuur langer (Games & Howell-test, $P < 0.01$) dan de ontwikkelingsduur bij de daarop volgende hogere experimentele temperatuur (ET) (bv. de generatietijd bij 15°C is significant

groter, dan die bij 20°C en deze laatste is significant langer dan die bij 25°C, enz. ...). Bijgevolg bestaat er geen interval waarin temperatuursonafhankelijke ontwikkeling voorkomt.

7.b.2. *Monhystera microphthalma* 30°/oo saliniteit

Bij deze zoutconcentratie en bij 15° en 20°C, vertoont de relatieve frequentiedistributie van het ontwikkelingspatroon van de drie stadia (Fig. V.5.-6) een multimodale curve. Hierbij duurt (tijdsverschil tussen het snelste en traagste juveniel) het uitsluipen uit het ei van de totale cohorte 18 dagen (vanaf dag 6.5 t.e.m. dag 23.5) bij 15°C en 15 dagen (vanaf dag 3.5 t.e.m. dag 17.5 na eiafzet) bij 20°C. Bij dezelfde temperaturen duurt het maturatieproces van de totale cohorte (verschil tussen minimum en maximum) 16 en 18 dagen, voor ♀♀ en ♂♂ bij 15°C en 14 en 13 dagen, respectievelijk voor ♀♀ en ♂♂ bij 20°C. Bij deze laatste temperatuur is er een duidelijke overlapping tussen de embryonale periode (traagste eieren) en de maturatie (eerste ♀♀ en ♂♂).

Bij de twee hogere temperaturen (25 en 30°C, Fig.V.7-8) komen de juveniele wormen (j_1) in een korte tijdsspanne uit het ei (3 dagen). Deze juvenielen worden vervolgens in vier (♀♀ bij 25°C) en vijf (♂♂ bij 25°C ; ♀♀ en ♂♂ bij 30°C) dagen geslachtsrijp, wat resulteert in een enkelvoudige unimodale curve.

Voor de totale experimentele set, zien we dat drie van de 12 verdelingen (juvenielen bij 15°C en 30°C, ♀♀ bij 20°C) significant scheef zijn met $g_1 > 0$ (rechts). Bij twee temperaturen (juvenielen bij 20° en 25°C) is de curve significant plat ($g_2 < 0$). Verder blijkt uit Tabel V.6. dat van de 12 reeksen (ieder stadium wordt als een afzonderlijke reeks beschouwd) er vijf zijn met significante verschillen tussen de replicaten (zie H en D statistieken in Tabel V.7.). Deze significante heterogeniteit wordt bevestigd met een 'two way analysis of variance' (Tabel V.8.). Als bijkomende informatie bekomen we uit deze analyse dat er bij 20°C een significante interactie bestaat tussen de replica's en sex ($0.001 < P < 0.01$) en een licht significant verschil (in ontwikkelingsduur) tussen de sexen ($0.01 < P < 0.05$). Bij de andere temperaturen is de ontwikkelingstijd van ♀♀ en ♂♂ niet verschillend.

Samenvattend kunnen we stellen, dat er (zoals bij 20°/$_{oo}$) een significante éénduidige afname is van de gemiddelde embryonale ontwikkelingsduur, en van de gemiddelde ontwikkelingsduur tot adult geslachtsrijp individu bij een stijgende temperatuur (zie Tabel V.9. : $0.01 < P < 0.025$ voor de juvenielen ;

0.005 < P < 0.01 voor de wijfjes en 0.01 < P < 0.025 voor de mannetjes) wat betekent dat er in het uitgeteste temperatuursgebied (10-30°C) geen interval bestaat waarin temperatuurscompensatie (temperatuursonafhankelijkheid) voorkomt.

7.b.3. *Monhystera microphthalma* 11°/$_{oo}$ saliniteit

In overeenstemming met vorige resultaten (vgl. met 30°/$_{oo}$) vinden we bij de lagere temperaturen (15 en 20°C) een multimodaal ontwikkelingspatroon voor de embryonale ontwikkeling. Deze embryonale fase duurt (verschil tussen begin en einde) 15 dagen bij 15°C en 10 dagen bij 20°C. Bij deze laatste temperatuur is er een duidelijke overlapping waar te nemen tussen de eindfase van de embryonale ontwikkeling en het initiële maturatieproces. Het maturatieproces van de totale cohorte bij 15°C duurt 11 en 12 dagen, respectievelijk voor de ♀♀ en de ♂♂. Hetzelfde proces duurt bij 20°C, 14 en 16 dagen voor de ♀♀ en de ♂♂. Bij de hogere test-temperaturen verkleint de variabiliteit op het groeiproces van de drie bestudeerde ontwikkelingsstadia (Fig. V.11. en 12.). Hierdoor evolueert de distributie terug naar een enkelvoudige unimodale grafiek (zie 30°C).

Bij dit zoutgehalte hebben 6 van de 12 frequentiedistributies een significant rechtse scheefheid ($g_1 > 0$), terwijl bij 25°C de curve van de ♂♂ een significant linkse scheefheid ($g_1 < 0$; $P < 0.001$) vertoont (zie Tabel V.6.). Dit betekent dat de distributie in kwestie een beduidend langere aanloopperiode heeft, dan de normale klokcurve (curve van Gauss). Bij de hoogste temperatuur (30°C) is de distributie van het uitkomen van de juvenielen, significant scherp ($P < 0.001$), terwijl de verdelingen van de maturatie van wijfjes ($0.001 < P < 0.01$) en mannetjes ($0.01 < P < 0.05$) significant plat zijn. Bij 25°C is de verdeling van het maturatieproces van wijfjes eveneens plat ($P < 0.001$). In tegenstelling met deze bevindingen vertoont het patroon van het ontstaan van adulte geslachtsrijpe wormen bij 20°C een significante scheefheid naar rechts ($g_1 > 0$; $P < 0.001$) en een significante scherpte ($g_2 > 0$; $P < 0.001$) voor beide sexen.

Uit bovenstaande resultaten kunnen we besluiten dat bij deze saliniteit (11 g/l) het maturatie en hatchingspatroon erg onduidelijk is, en vrij moeilijk te interpreteren. Dit kan er eventueel op wijzen dat bij deze zoutconcentratie de soort fysiologisch onder stress staat (zie discussie). In normale omstandigheden, bv. bij de optimale saliniteit, veronderstellen we dat een nematode-ontwikkelingsdistributiecurve de volgende karakteristieken bezit :

1) dat ze significant scheef is met $g_1 > 0$.
2) dat ze significant scherp is met $g_2 > 0$.
3) dat voor het grootste gedeelte van een zich ontwikkelende cohorte het verschil tussen het snelst en het traagst ontwikkelende individu klein is en dat de curve unimodaal is.
4) dat de curve een significante staart van nakomers heeft (±10%).

Uit de variantieanalyse (Tabel V.7. en 8.) blijkt verder dat 4 van de 12 temperatuursreeksen onderling significant van elkaar verschillende replicaten hebben, dat voor 3 van de 4 temperaturen de sexen een verschillende ontwikkelingsduur hebben, waarbij bij 15 en 25°C T_{min} (♀♀) < T_{min} (♂♂), terwijl bij 20°C het omgekeerde geldt. Bij één temperatuursreeks, namelijk die van 20°C bestaat er een significante interactie tussen de replicaten en de sexen.

Bij deze zoutconcentratie verkleint de gemiddelde embryonale ontwikkelingsduur als de temperatuur verhoogt en dit in het totale experimentele temperatuursinterval (van 15 tot 30°C). De minimale generatietijd, T_{min}, verkleint daarentegen enkel in het interval van 15 tot 25°C. Van 25 tot 30°C, verlengt T_{min} beduidend ($P < 0.05$). Uit Tabel V.6. blijkt namelijk dat het MSD (0.58 dagen voor de ♀♀) kleiner is dan het verschil tussen de T_{min}'s, dat 1.98 dagen bedraagt.

7.b.4. Vergelijking van de ontwikkelingsbiologie van *M. microphthalma* bij 11, 20 en 30°/₀₀ saliniteit

In Tabel V.10. worden voor de drie bestudeerde zoutgehaltes de gemiddelde embryonale ontwikkelingsduur en de minimale generatietijd (T_{min}) van de ♀♀ en de ♂♂ met elkaar vergeleken. Uit deze data kunnen we op het zicht afleiden dat bij een zoutgehalte van 20 pro mille (behalve bij 11°/₀₀ sal. en 25°C) de grootste ontwikkelingssnelheid wordt gerealiseerd en dat bij 30°/₀₀, de traagste embryonale ontwikkeling en langste generatietijden worden waargenomen (behalve bij 30°C). Bij een zoutgehalte van 11 g/l, werden intermediaire ontwikkelingstijden genoteerd, behalve bij 30°C, waar T_{min} duidelijk groter is dan T_{min} bij 30°/₀₀ (dit geldt zowel voor de mannetjes als voor de wijfjes).

Om de significantie van deze besluiten te bepalen, werden de data geanalyseerd met een covariantieanalyse (m.a.w. door regressie van de logaritmen van de ontwikkelingsdata tegen de logaritmen van de tijd, zie vgl. V.8., en dit simultaan voor iedere saliniteit).

Uit de analyse van de embryonale ontwikkelingsdata blijkt dat (1) de richtingscoëfficiënten (b in vgl. ln E = ln a + b ln T, zie inleiding voor verklaring coëfficiënten) van de drie rechten : -1.92 (11°/$_{oo}$) ; -2.25 (20°/$_{oo}$) en -2.15 (30°/$_{oo}$) onderling niet verschillend zijn (F_s = 0.40 ; df = 2 ; 50), wat betekent dat de temperatuursafhankelijkheid bij de drie saliniteiten gelijk is en dat (2) de drie afzonderlijke regressies hoog significant zijn (F_s = 42.4*** bij 11°/$_{oo}$; F_s = 83.8*** bij 20°/$_{oo}$ en F_s = 54.9*** bij 30°/$_{oo}$). Vermits de regressiecoëfficiënten niet verschillend zijn kan een gegroepeerde globale regressie (zonder de saliniteitsverschillen te beschouwen) uitgerekend worden. De globale vergelijking voor de embryonale ontwikkeling is :

$$\ln E = 7.94 - 2.12 \ln T \qquad (F_s = 183.8^{***} ; df = 1 ; 52)$$

waarbij E de embryonale ontwikkelingsduur is in dagen en T de temperatuur in °C. Met deze gemeenschappelijke regressielijn kunnen we nu de intercepten van de verschillende zoutgehaltes (a_i) uitrekenen met : $a_i = \bar{Y}_i - b$ (globaal) $\bar{X}_i$, waarbij $\bar{Y}_i$ en $\bar{X}_i$ respectievelijk de gemiddelde embryonale ontwikkelingsduur en gemiddelde temperatuur zijn voor de drie saliniteiten. Dit geeft : a (20°/$_{oo}$) = 7.74 ; a (11°/$_{oo}$) = 8.06 en a (30°/$_{oo}$) = 8.28 dagen voor de drie verschillende zoutgehaltes. Aan de hand van de hieronder gegeven ANCOVA-tabel kunnen we besluiten dat de intercepten hoog significant verschillend zijn ($P < 0.001$), met andere woorden dat de embryonale ontwikkelingstijden bij de verschillende saliniteiten hoog significant van elkaar verschillen.

Tabel V.11. : ANCOVA-tabel voor de gemiddelde embryonale ontwikkelingsduur bij drie saliniteiten (11, 20 en 30°/$_{oo}$).

Bron van variabiliteit	Vrijheids-graden	Som van kwadraten	Gemiddeld kwadraat	F_s
aangepaste gemiddelde embryonale ontwikkelingsduur (tussen a_i's)	2	2.57	1.29	15.46***
fout (afwijking van een gemeenschappelijke regressielijn)	52	4.32	0.08	

Sal. (°/$_{oo}$)	$\log_e \bar{T}_i$	$\log_e \bar{E}_i$	$\log_e \bar{E}_{i(adj.)}$	l_i	u_i	antilog$_e$ $\bar{E}_{i(adj.)}$	l_i	u_i
11	3.0301	1.6334	1.5087	1.37	1.65	4.52	3.93	5.20
20	3.1630	1.0363	1.1934	1.10	1.29	3.30	3.00	3.63
30	2.9768	1.9677	1.7301	1.59	1.87	5.64	4.90	6.51

In het tweede gedeelte van Tabel V.11. worden de logaritmen van de gemiddelde temperatuur ($\log_e T_i$), de gemiddelde embryonale ontwikkelingsduur ($\log_e \bar{E}_i$), de aangepaste (aan de gemeenschappelijke b en gemeenschappelijke temperatuur ($\bar{\bar{T}}$)), ontwikkelingsduur [$\log_e \bar{E}_i$(adj.)] samen met de 95% confidentie-intervallen (methode van Gabriel, Sokal & Rohlf, 1981 ; p. 526), de antilogaritmen van $\log_e \bar{E}_i$(adj.) en de 95% confidentie-intervallen weergegeven.

Voor de embryonale ontwikkeling kunnen we besluiten dat :

1) de temperatuursafhankelijkheid bij de drie saliniteiten identiek is ;
2) dat de gemiddelde ontwikkelingsduur bij 20°/$_{oo}$ kleiner is ($P < 0.05$), dan die bij 11°/$_{oo}$ en 30°/$_{oo}$;
3) dat 11 en 30°/$_{oo}$ onderling niet verschillen.

Voor de adulte stadia werd een analoge analyse uitgevoerd. Voor de ♀♀ is de regressie van ln T_{min} tegen ln T (vgl. V.8.) hoog significant voor de drie saliniteiten ($P < 0.001$; voor regressiecoëfficiënten zie Tabel V.21). Deze richtingscoëfficiënten zijn niet verschillend van elkaar ($F_s = 0.73$; df = 2,64). Voor de globale regressie vonden we de volgende vergelijking(♀♀)

$$\log_e T_{min} = 8.39-1.9 \log_e T \quad (F_s = 311\star \; ; \; df = 1,66)$$

Uit de ANCOVA kunnen we voor de ♀♀besluiten dat de gemiddelde ontwikkelingstijden tij de drie zoutgehaltes hoog significant verschillen ($P<0.001$; F_s = 14.85 ; $df = 2.6$). In de onderstaande Tabel V.12. worden de aangepaste gemiddelden,samen met de 95% confidentie-intervallen(C.I.) opgenomen (methode van Gabriel).

Tabel V.12. : a posteriori-analyse bij de ANCOVA van de gemiddelde T_{min}'s van de ♀♀.

Sal. (°/$_{oo}$)	$\log_e T_{min}$(adj.)	l_i	u_i	antilog$_e T_{min}$(adj.)	antilog$_e$ l_i	antilog$_e$ u_i
11	2.6574	2.5471	2.7677	14.26	12.77	15.92
20	2.3988	2.3379	2.4597	11.01	10.36	11.70
30	2.7500	2.6432	2.8568	15.64	14.06	17.41

Voor het ontwikkelingsproces van de ♀♀ kunnen we dus identieke besluiten trekken als voor de embryonale ontwikkeling, namelijk dat 20°/$_{oo}$ de kortste ontwikkelingsduur geeft en dat de ontwikkeling tot het adulte stadium bij de andere twee saliniteiten niet verschillend is.

Voor de ♂♂ kunnen we terug hetzelfde besluiten :

1) dat er geen verschil bestaat in temperatuursafhankelijkheid bij de verschillende saliniteiten (F_s = 1.00 (ns) ; df = 2,63) ;
2) dat de aan de gemeenschappelijke regressielijn en de gemiddelde temperatuur, aangepaste T_{min}'s bij de verschillende saliniteiten hoog significant zijn (F_s = 18.7*** ; df = 2,65) ;
3) dat de gemiddelde T_{min} bij 20°/$_{oo}$ (T_{min}(adj.) 20°/$_{oo}$ = 11.03 dagen ; 95% C.I. = 10.45-11.65 dagen) significant kleiner is dan de ontwikkelingstijd bij 11 en 30°/$_{oo}$ (T_{min}(adj.) 11°/$_{oo}$ = 14.78 dagen ; 95% C.I. = 13.39-16.32

dagen en T_{min} (adj.) 30°/$_{oo}$ = 15.46 d ; 95% C.I. = 14.00-17.07 dagen) en dat de T_{min}'s bij deze laatste twee saliniteiten niet verschillend zijn.

Uiteindelijk wordt door middel van een driewegsvariantie-analyse de invloed van de temperatuur, de saliniteit, het geslacht (♀ en ♂) en hun onderlinge interacties bepaald. Deze analyse wordt samengevat in Tabel V.13. :

Tabel V.13. : Driewegsvariantie-analyse waarbij de invloed van de temperatuur, de saliniteit en het geslacht op de ontwikkelingstijd wordt nagegaan.

Variabiliteit	Vrijheidsgraden (df)	Som van kwadraten	Gemiddeld kwadraat	F_s
Temperatuur	3	6.1050	2.0350	1565.4***
Saliniteit	2	0.4922	0.2461	189.3***
Sex	1	0.0042	0.0042	3.2ns
Temperatuur x saliniteit	6	0.2695	0.0499	34.6***
Temperatuur x sex	3	0.0026	0.0009	< 1 ns
Saliniteit x sex	2	0.0004	0.0002	< 1 ns
Temperatuur x saliniteit x sex	6	0.0077	0.0013	
Totaal	23	6.8816		

Vermits voor beide sexen bij de verschillende saliniteiten dezelfde temperatuursrespons wordt waargenomen (Fig. V.13.4.-5) wat duidelijk blijkt uit het identisch patroon van deze grafieken, kunnen we veronderstellen dat de tweede graadsinteractieterm (nl. de temperatuur x sex x saliniteit-interactie) niet significant is. Bijgevolg kunnen we al de hogere niveau's testen t.o.v. deze tweegraadsinteractieterm.

Dit procédé geeft een niet significante interactie tussen de saliniteit en het geslacht enerzijds en de temperatuur en het geslacht anderzijds (zie Fig. V.13.2. en V.13.3.), wat betekent dat er een analoge respons bestaat van de ♀♀ en de ♂♂ t.o.v. de temperatuur en de saliniteit. De andere interactieterm, namelijk tussen de temperatuur en saliniteit (Fig. V.13.1.) is wel significant ($P < 0.001$). Dit komt doordat de temperatuursrespons verschilt naargelang de saliniteit (zie Fig. V.13.1.) : bv. bij de laagste temperatuur (15°C) constateren we een vrij gering verschil tussen de ontwikkelingstijden bij de drie saliniteiten ; bij stijging van de temperatuur van 15 tot 20°C is de verkorting van T_{min} bij 20°/$_{oo}$ groter dan bij de extreme zoutconcentraties ; bij overgang van 20 naar 25°C daarentegen bestaat er een grotere toename van de ontwikkelingssnelheid bij de extreme zoutgehaltes en bij 30°C constateren we enerzijds een verdere verkleining van T_{min} bij 20 en 30°/$_{oo}$ saliniteit en anderzijds een verlenging van de ontwikkelingsduur (t.o.v. 25°C) bij een zoutgehalte van 11°/$_{oo}$.

Uit de ANOVA-tabel kunnen we verder afleiden dat er geen verschil bestaat tussen wijfjes en mannetjes en dat de saliniteit en de temperatuur hoog significante veranderingen induceren ($P \ll 0.001$). Dit laatste is triviaal gezien de significante temperatuur x saliniteit's interactie. De alteraties van de temperatuur blijken ook éénduidig (som van kwadraten verklaard door de temperatuur = 6.1050 ; totale variabiliteit = 6.8816) de grootste invloed te hebben op de ontwikkelingssnelheid van deze soort.

7.b.5. *Monhystrella parelegantula*

Voor deze soort vertoont het uitsluipingsproces (Fig. V.14.-18.) één enkelvoudige piek, voor de vijf temperaturen. Bij 3 van de 5 temperaturen (25, 30 en 35°C) zijn de distributies significant scheef ($g_1>0$; $P<0.01$). De hatching van de door mij bestudeerde cohorten duurt 4 (vanaf 5 t.e.m. 8), 5 (vanaf 2 t.e.m. 6),4(vanaf 2 t.e.m. 5),2(vanaf 1 t.e.m. 2) en 4(vanaf 1 t.e.m. 4) dagen voor achtereenvolgens 15, 20, 25, 30 en 35°C. Bij de hoogste temperatuur, nl. 35°C, is de gemiddelde embryonale ontwikkelingsduur (1.8 dagen) significant groter ($P<0.01$) dan die bij 30°C (1.4 dagen)(zie Games & Howell-test, Tabel V.6.). De coëfficiënt van variatie V* (maat van de variabiliteit van populaties met verschillende gemiddelden) toont een duidelijke tendens om te vergroten bij hogere temperaturen. Bij overgang van 30 naar 35°C noteren we een verlaging van V*. Een aantal factoren, namelijk de verkleining van de ontwikkelingsvariabiliteit, de kleine embryonale ontwikkelingsduur ($\bar{x}$ = 1.8 d ; SD = ± 0.50 d) en de kleine preadulte mortaliteit (5%), benadrukken éénduidig dat deze soort hoge temperaturen tolereert. Dit komt ook tot uiting in de geografische verspreiding van de soort (zie verder).

De frequentiedistributies van het maturatieproces vertonen voor de vijf bestudeerde temperaturen patronen die significant afwijken van de normale (Gauss)distributie. Bij 15°C bestaat er een zeer lange aanloopperiode (bv. in de periode van 28 t.e.m. 48 dagen vanaf eiafzet wordt slechts 18% (7 ♀♀ me) van de wormen matuur). De overige 82% bereikt het geslachtsrijpe (graviede) stadium in een tijdsspanne van acht dagen (vanaf 54 t.e.m. 61 dagen). Hierdoor heeft de frequentieverdeling die dit proces beschrijft een significant hoge g_2 ($P < 0.001$). Bij 20°C is de curve die het ontwikkelingsproces tot het adulte geslachtsrijpe stadium beschrijft significant scheef ($g_1 > 0$) en significant plat ($g_2 < 0$). Het platte karakter van deze curve ($0.001 < P < 0.01$) is te wijten aan discrepanties in de T_{min}'s van ♀♀ die op verschillende momenten werden opgekweekt. In experimenten begonnen op 20/04/78 werd een gemiddelde ontwikkelingstijd (tot ♀♀ me) van 16.6 (SD =

± 1.28) dagen genoteerd, terwijl in proeven gestart op 11/07/78, een T_{min} van 20.9 (SD = ± 2.11) dagen werd geobserveerd. Deze beide reeksen werden bestudeerd met dezelfde methode en met ouderindividuen afkomstig uit dezelfde laboratoriumpopulatie. Naast deze duidelijke verlenging van de generatietijd, wijst ook de globale immature mortaliteit (geen sterfte in de eerst opgestarte reeks en 15% in de tweede reeks) een mogelijke deterioratie van de laboratoriumpopulatie van deze soort. Bij de overige temperaturen werden drie unimodale curven waargenomen, die zowel significant scherp ($P < 0.01$) als scheef zijn ($g_1 > 0$; $P < 0.001$). Voor het maturatieproces zien we dat de variabiliteit (V*) afneemt van de lage (15°C) naar de intermediaire temperaturen (20 en 25°C) en dat deze coëfficiënt vanaf deze intermediaire temperaturen terug stijgt met het toenemen van de temperatuur. Voor 20°C werd een V* van 7.71 gebruikt in plaats van de getabelleerde 15.89 (zie Tabel V.6.). De laatste waarde meet de variabiliteit van al de data, terwijl de eerste waarde alleen de variabiliteit bepaalt van de set gestart op 20/04/78.

Uit H en D (Tabel V.7.) kunnen we afleiden dat bij 6 van de 8 reeksen, de replicaten ongelijk zijn. Hierbij konden we, vermits we bij 35°C enkel over de gegroepeerde data beschikten, slechts 4 van de 5 temperatuursreeksen analyseren. De coëfficiënt van intraclass correlatie (r_I) die de variantie tussen de replicaten inschat, varieert tussen 0.6 en 77%.

Boven de heterogeniteit van de replicaten, toonden we een hoog significante invloed van de temperatuur aan [($P < 0.001$) voor de juvenielen en ($0.005 > P > 0.001$) voor het maturatieproces]. Verder kunnen we uit de Games & Howell a posteriori test afleiden dat de gemiddelde ontwikkelingsduur (tot wijfje met ei) en de gemiddelde embryonale ontwikkelingsduur significant verkleinen bij iedere temperatuursverhoging, behalve bij overgang van 30 naar 35°C, waar de gemiddelde embryonale ontwikkelingsduur ($P < 0.01$) verlengt.

7.b.6. *Monhystera parva* : Spuikom-populatie

Voor deze soort kon bij 8°C (Fig. V.19.) geen distributiecurve van de hatching worden uitgeplot, omdat bij deze temperatuur het uitsluipingsproces van de juvenielen niet voor de volledige cohorte werd gevolgd. Hierdoor kon enkel de mediaan (zie Sokal & Rohlf, p. 43) worden uitgerekend. Voor de andere temperaturen vinden we een enkelvoudige unimodale curve bij 12°C en 17°C, bij 22°C (Fig. V.20.-22.) noteren we een bimodale curve. De hatchingduur (verschil tussen minimum en maximum) bedraagt vier dagen bij 12°C (vanaf 4.5 t.e.m. 7.5 dagen vanaf eiafzet), zes dagen bij 17°C (vanaf 2.5 tot en

met 7.5 dagen vanaf eiafzet) en vijf dagen (vanaf 2.5 tot en met 6.5 dagen) bij 22°C. Bij 17°C heeft de verdeling een significante scheefheid naar rechts ($g_1 > 0$; $0.001 < P < 0.01$) en een significante platheid ($g_2 < 0$; $0.001 < P < 0.01$). V^* is bij deze temperatuur beduidend groter dan bij de overige temperaturen.

De distributiecurven van het maturatieproces (Fig. V.19.-22), voor zowel de mannetjes als de wijfjes, zijn voor de vier temperaturen significant scheef naar rechts en significant scherp ($P < 0.001$). Dit betekent dat ook voor deze soort het grootste percentage van de individuen adult wordt in een relatief korte tijdsspanne, terwijl er telkens een beduidende staart van trager ontwikkelende nematoden te noteren valt. Bv. bij 8°C wordt 15% van de ♀♀ adult vanaf 56 tot en met 78 dagen na eiafzet en van de ♂♂ wordt 13% adult tussen dag 56 en dag 81 (beide data berekend vanaf eiafzet), dit terwijl de andere 85% van de ♀♀ en de overblijvende 86% van de ♂♂ geslachtsrijp worden in een tijdsspanne van respectievelijk 11 en 14 dagen. Bij 12°C wordt dit patroon nog meer geaccentueerd, hier wordt 94% en 96% van respectievelijk ♀♀ en ♂♂ adult in 10 dagen tijd. De overige 6% van de wijfjes (15 individuen) wordt geslachtsrijp in een periode verspreid over 13 dagen (van 27.5 tot en met 39.5 dagen na eiafzet), de achterblijvers onder de ♂♂ worden adult in een tijdsperiode van 10 dagen. Analoge curven, zij het iets minder uitgesproken, treffen we aan voor de beide sexen bij de twee andere temperaturen, namelijk 17 en 22°C.

Tabel V.7 (H en D) toont dat de meeste (2 van de 11 niet) distributies opgebouwd zijn uit significant van elkaar verschillende deeldistributies (1 deeldistributie per replicaat) en dat hun onderlinge variatie 3 tot 76% van de totale variantie uitmaakt. Verder is de ontwikkelingssnelheid van de ♂♂ bij de vier bestudeerde temperaturen iets groter dan die van de ♀♀ (zie Tabel V.8.). Bij twee temperaturen is dit verschil significant ($0.001 < P < 0.01$).

In het door ons bestudeerde temperatuursinterval induceert een stijging van de temperatuur een significante verkorting van de gemiddelde ontwikkelingsduur (tot adult ♂ en gravied ♀). Uit de Games & Howell test kunnen we meer specifiek afleiden dat de verkleining significant is in ieder afzonderlijk temperatuursinterval. Enkel voor de embryonale ontwikkeling bestaat er geen significante verkorting van de gemiddelde ontwikkelingsduur bij overgang van $T = 17°C$ naar $T = 22°C$.

7.b.7. *Monhystera parva* : Dievengat-populatie

De populatie die bij deze saliniteit werd bestudeerd is afkomstig uit het Dievengat. De kweekmethodiek was minder succesvol voor deze populatie, wat duidelijk te zien is aan de relatief hoge mortaliteit in het juveniele stadium (Tabel V.2.) en aan het grillig patroon van de relatieve frequentie-distributies. Enkel bij 25°C verkregen we een duidelijk interpreteerbare curve. Bij 18°C vertoont de distributie van het maturatieproces een erg onduidelijk patroon en bij 20°C verschillen de statistieken van scheefheid (g_1) en scherpte (g_2) niet van de gaussiaanse g_1 en g_2. Dit laatste moet echter eerder als uitzondering dan als regel beschouwd worden. Bij 25°C vinden we het typische patroon terug, namelijk een significant scherpe en scheve verdeling (voor de ♀♀). Voor de ♂♂ is bij deze temperatuur de curve significant scherp. In tegenstelling met de populatie van de Spuikom bereiken de wijfjes vlugger het adulte reproductieve stadium dan de mannetjes.

Verder blijkt uit de statistische analyses dat in 4 van de 9 reeksen de replicaten niet significant van elkaar verschillen en dat de gemiddelde ontwikkelingstijden significant verkleinen bij iedere temperatuursstijging ($P < 0.01$). In vergelijking met de Spuikompopulatie is de generatietijd van deze soort bij 18°C beduidend langer (zie Tabel V.6.).

7.b.8. *Monhystera disjuncta*

Voor deze soort werd de meest uitgebreide temperatuursreeks bestudeerd. Uit de ontwikkelingsdistributies van de drie verschillende stadia (uitkomen van J_1 uit de eieren, ontstaan van adulte ♀♀ en ♂♂) blijkt dat de curven scheef zijn naar de rechterkant (Tabel V.6.) en dat er slechts drie grafieken niet scherp zijn (Tabel V.6.), namelijk de ontwikkeling tot J_1 bij T = 8°C en T = 12°C en de maturatie van de ♂♂ bij T = 20°C. Voor het uitkomen van de eieren vertoont de coëfficiënt van variatie (V*) een tendens om te vergroten bij de hoge temperaturen. De significantie van dit patroon kon statistisch echter niet aangetoond worden (Spearman's rank correlation coëfficiënt $r_s = 0.71$ (+15°C) ns en $r_s = 0.8$ (-15°C) ns ; hierbij verwijst (+15°C) naar de opname van V* bij T = 15°C in de correlatie-analyse, terwijl (-15°C) duidt op een eliminatie van deze waarde). Voor het maturatieproces wordt een kleine waarde van V* waargenomen bij T = 15°C (Tabel V.6.), nochtans induceert deze temperatuur de hoogste juveniele mortaliteit, namelijk 17% (95% C.I. = 13.4-21.1%). Dit lijkt op het eerste zicht contradictorisch. Als we echter aanvaarden dat de zwakste organismen, ook die wormen zijn met de klein-

ste ontwikkelingssnelheid per tijdseenheid en dat enkel de zwakste individuen gestorven zijn bij deze ontwikkelingsproef, dan kan hierdoor de variabiliteit van het ontwikkelingsproces gevoelig gereduceerd worden. Bijgevolg lijkt het mij niet onlogisch om de kleine variabiliteit (V*) bij T = 15°C eerder als een artefact van de hoge mortaliteit te beschouwen dan als een significante eigenschap van het temperatuursafhankelijke ontwikkelingspatroon van deze soort. Tussen haakjes, deze hoge mortaliteit kan zowel veroorzaakt zijn door quantitatieve voedingsstress (zie discussie) als door een ongekende stress-toestand die ondermeer kan veroorzaakt zijn door (een)niet-optimale abiotische conditie(s) zoals niet optimale pH en/of saliniteit. Ter staving van de hierboven geponeerde gedachtengang verwijzen we naar het hatchingsproces. Hierbij werd bij T = 15°C, de grootste V* waargenomen en dit is in contradictie met de waargenomen variabiliteit bij het maturatieproces.

Wegens de hierboven vernoemde speculatieve overwegingen werd de coëfficiënt van variatie bij T = 15°C niet opgenomen in de analyse en werd voor 17°C, de volgende waarde, V* = 21.7 gebruikt. Deze statistiek werd bekomen na eliminatie van een replicaat, waarin een T_{min} van 16.2 (SD = ± 5.8) dagen werd genoteerd, wat beduidend hoger is dan het gepoolde gemiddelde gerealiseerd in de overige replicaten, namelijk T_{min} = 10.9 (SD = ± 2.4) dagen. Deze verlenging konden we toeschrijven aan densiteitsafhankelijke vertraging van het ontwikkelingsproces. In het replicaat met de grootste gemiddelde ontwikkelingstijd werd het maturatieproces van 888 nematoden (♀♀ en ♂♂, tesamen) bestudeerd, terwijl er in de overige vijf replicaten samen slechts 316 nematoden werden opgekweekt tot adulte organismen.

Als het effect van de hogergenoemde aberraties wordt geëlimineerd, bekomen we een significante verhoging (Spearman's r_s = 0.9 ; P = 0.05) van de variabiliteit op het ontwikkelingsproces van de ♀♀, bij een stijging van de temperatuur, dit terwijl de ontwikkelingsduur tot het adulte stadium, significant kleiner wordt (P < 0.001) bij een stijgende temperatuur. Uit de Games & Howell a posteriori test kunnen we verder afleiden : 1) dat de embryonale ontwikkelingsduur bij 15°C en 17°C onderling niet significant verschillen ; 2) dat voor de ♀♀, T_{min} niet significant verkleint bij een verhoging van de temperatuur van T = 8°C tot T = 12°C en 3) dat voor de ♂♂ de ontwikkelingstijden (T_{min}) bij 8 en 12°C, bij 15 en 17°C en bij 17 en 20°C niet significant verschillend zijn. Verder wordt voor deze soort de kleinste temperatuursafhankelijkheid genoteerd (zie verder), nochtans vergroot de ontwikkelingssnelheid van de ♀♀ (gemeten tot het adulte stadium) van 2% dag^{-1} bij T = 3°C tot 11% dag^{-1} bij T = 20°C.

7.b.9. *Chromadora nudicapitata*

Voor deze soort, die theoretisch als epigrowth feeder (Wieser's groep 2A) wordt geklasseerd, kunnen we het typisch patroon enkel herkennen in het hatchingsproces bij 12, 17 en 22°C. Bij 8°C geeft het uitsluipen van de J_1 uit de eieren een trimodale curve. Bij dezelfde temperatuur (8°C), verschilt de verdeling van het ontstaan van adulte ♂♂ en ♀♀ niet significant van γ_1 en γ_2. Bij 12°C vertoont de curve van hetzelfde proces twee pieken (bimodaal), dit zowel voor de ♂♂ als de ♀♀. De proportioneel kleinere (eerste) piek voor de grafiek van de ♀♀ is te wijten aan één replicaat waarin een beduidend kleinere T_{min} = 22.6 d werd gerealiseerd dan in de overige drie replicaten waarin T_{min} = 26.4 d. Bij de ♂♂ wordt de kleinere (laatste) piek veroorzaakt door één replicaat met een duidelijk langere T_{min} =25.2 d dan in de overige simultane proeven (T_{min} = 22.1 d). Beide curven (zowel voor ♀♀ als ♂♂) zijn significant scheef ($P < 0.001$) en scherp ($P < 0.001$). Bij T = 17°C wordt het zigzag-patroon veroorzaakt door verschillen in de replica. Zowel voor de ♀♀ als de ♂♂ kan de gepoolde curve opgesplitst worden in drie groepen. Voor de ♀♀ geeft dit : twee replicaten met als gezamelijk gemiddelde T_{min} = 14.9 d, twee replicaten met als gepoold gemiddelde T_{min} = 17.8 d en één replicaat met een T_{min} van 19.8 dagen. Voor de ♂♂ kan de distributie onderverdeeld worden in analoge deelgroepen : twee replicaten met een globale gemiddelde T_{min} = 14.1 dagen, twee replicaten met een gepoold gemiddelde van 19.1 dag en één replicaat met een intermediair gemiddelde van 16.9 dagen.

Bij de hoogste temperatuur (22°C), vertoont de verdeling van "het adult worden" terug een enkelvoudig unimodaal patroon.

Uit de statistische analyse kunnen we afleiden : 1) dat bij 3°C de ontwikkeling tot ♂♂ en ♀♀ in de verschillende replicaten niet verschillend is, 2) dat bij T = 8°C en T = 12°C het uitkomen van de juvenielen uit de eieren in de verschillende replicaten niet verschillend is, 3) dat al de andere experimenten een significant verschillende respons geven in de verschillende replicaten ($P < 0.001$).

De T_{min} van de ♂♂ is bij deze soort bij de vijf temperaturen hoger dan 3°C beduidend korter dan de T_{min} van de ♀♀. Enkel bij 3°C kon er geen significantie worden aangetoond. Bij deze laatste temperatuur, bedraagt het "unbiased" verschil tussen de twee sexen 4.5 dagen. Behalve bij 3°C is de variabiliteit op het ontwikkelingsproces bij de ♂♂ groter dan bij de ♀♀ (zie V*). Wel moeten we hierbij opmerken dat de V* bij 3°C minder krachtig is dan de andere waarden van V*, omdat bij 3°C beduidend minder organismen werden bestudeerd (N = 23 ♂♂ en 22 ♀♀).

Door middel van de Kruskall-Wallis analyse (Tabel V.9.) werd er aangetoond dat er een hoog significant verschil bestaat tussen de gemiddelde ontwikkelingsduur bij de verschillende temperaturen ($0.001 < P < 0.005$) en uit de Games & Howell test kunnen we afleiden dat er voor deze soort binnen de geteste temperaturen geen temperatuursinterval bestaat waarin een temperatuursonafhankelijke ontwikkeling plaatsvindt.

7.b.10. *Neochromadora poecilosomoides*

De distributiecurven van deze soort worden gegeven in Figs V.36, V.37 en V.38. Bij 14°C en 23°C vertoont het uitsluipingsproces een enkelvoudige piek. Bij 20°C geeft het uitsluipingsproces van de J_1 uit de eieren een trimodale curve. Bij 14°C is de curve significant scherp (Tabel V.6.) en bij 20 en 23°C is de curve significant plat. Bij twee temperaturen (14 en 23°C) zijn de curves significant scheef en bij 20°C verschilt g_1 niet van γ_1. De variabiliteit van het uitsluipingsproces bij 20°C is duidelijk groter dan bij de overige twee temperaturen. De variabiliteit op het maturatieproces van zowel ♂♂ als ♀♀ verkleint bij overgang van 14 naar 23°C. Voor de ♂♂ neemt de variabiliteit verder af bij een verhoging van de temperatuur tot 25°C. Voor de ♀♀ daarentegen neemt de variabiliteit bij 25°C in vergelijking met 23°C toe. De distributiecurves van het maturatieproces zijn, behalve voor de ♀♀ bij 25°C en de ♂♂ bij 23°C, significant scherp en scheef (Tabel V.6.). Zowel de embryonale ontwikkeling als de ontwikkeling tot het adulte stadium zijn afhankelijk van de temperatuur. Hierbij verkleinen de gemiddelde ontwikkelingsduren significant bij iedere temperatuursstijging (Games & Howell test, Tabel V.6.).

7.b.11. Discussie

7.b.11.1. Situering

Levenscyclusstudies met vrijlevende mariene nematoden in laboratoriumomstandigheden behandelen voornamelijk de invloed van de experimentele temperatuur (ET) op de ontwikkelingsduur of de minimale generatietijd. Deze periode wordt, zoals reeds eerder werd vermeld, meestal gemeten als de tijd tussen de eerste eiafzettingen van opeenvolgende generaties. Warwick (1981a) beschouwt hierbij het beginpunt (tijd nul), als het gemiddelde van het interval waarin de ♀♀ hun eieren afleggen. De minimale generatietijd werd ook bepaald als de tijdsduur tussen het moment waarbij de graviede wijfjes van de parentale generatie hun eieren afleggen en het moment waarop 50% van de vrou-

welijke nakomelingen het graviede stadium bereikt, met tijd nul het begin van het experiment (Vranken *et al.*, 1981) of het gemiddelde van het interval waarin de wijfjes hun eieren afleggen (Vranken *et al.*, 1984a). Vanuit de demografische theorie kunnen we deze definities van de generatietijd slechts als benaderingen van de gemiddelde generatietijd beschouwen. Voor snel groeiende iteropare soorten (Bell, 1976) benaderen deze tijdsduren de ontwikkelingstijd of minimale generatietijd. In deze tekst worden de begrippen generatietijd, ontwikkelingstijd en duur van de levenscyclus gebruikt als synoniem voor de minimale generatietijd, T_{min}.

De ontwikkeling van zes vrijlevende brakwater (mariene) nematoden werd bestudeerd in functie van de temperatuur en dit bij constante pH en saliniteit. Gedurende deze ontwikkelingsproeven werd de preadulte periode opgesplitst in twee stadia : (1) de extra-uteriene embryonale fase, die loopt vanaf de eiafzetting tot aan het hatchingsproces, wat overeenkomt met de ontwikkelingsduur tot het 1ste juveniele stadium (J_1) ; (2) de postembryonale fase, die de periode insluit vanaf het vrijkomen van het J_1 uit het ei tot het ontstaan van reproductieve ♀♀ of ♂♂. De laatste periode omvat het maturatieproces (van niet-reproducerend adult individu tot reproductief organisme). De exacte duur van het maturatieproces werd niet opgetekend, omdat bij de meeste temperaturen deze periode kleiner was dan de tijd tussen twee observaties. Verdere opsplitsing van de preadulte fase (zie Grootaert & Maertens, 1976 ; Grootaert & Small, 1982 voor terrestrische nematoden en Tietjen & Lee, 1972 en 1973 en Garcia, 1982 voor mariene nematoden) werd niet doorgevoerd, omdat een levenscyclusanalyse opgesplitst volgens (1) en (2) voldoende informatie geeft om het aantal jaarlijkse generaties te berekenen. Omtrent het hogergenoemde maturatieproces bestaat er geen eenvormigheid qua nomenclatuur. Gerlach & Schrage (1971) en Heip *et al.* (1978) definiëren de maturatieduur als de tijd gedurende dewelke een adult individu zich, na de juveniele periode, niet reproduceert. Volgens Tietjen & Lee (1972) situeert deze periode zich tussen de sexuele maturiteit en het moment waarop de grootste lengte wordt bereikt. In deze studie wordt de eerste definitie aangenomen.

7.b.11.2. Distributiepatroon van het ontwikkelingsproces en variabiliteit tussen de replicaten

Dit is de eerste studie waarin distributiecurven van het uitsluipen van de J_1 uit de eieren en van het maturatieproces van zowel ♀♀ als ♂♂ worden opgesteld. Aan de hand van onze data kan de volgende veralgemeende ontwikkelingscurve voor nematoden worden vooropgesteld : de curve is niet-

normaal verdeeld en is zowel scheef als scherp. In de omgeving van de optimale temperatuur (T_m) is de curve unimodaal, waarbij voor 90% van de gevolgde cohorte het verschil tussen het snelst- en traagst-ontwikkeld individu vrij klein is. De overige 10% ontwikkelen zich beduidend trager en hierdoor ontstaat een typische staart aan de curve. Dit patroon is evenwel minder duidelijk bij lage temperaturen, waar de distributiecurve een duidelijke tendens naar platheid en multimodaliteit vertoont. Uit de statistische analyse bleek overigens dat in de meeste gevallen de globale curve is samengesteld uit significant van elkaar verschillende deeldistributies (zie Tab.V.6). Een verklaring voor dit fenomeen moeten we ongetwijfeld zoeken in de gebruikte kweekmethodiek.

Voornamelijk de toediening van een niet-geïdentificeerd bacteriënmengsel, waarvan de samenstelling zowel quantitatief als qualitatief door het toeval kan variëren, ligt aan de basis van de verschillen tussen de simultane replica. Dit argument werd bevestigd in een recente studie (Vranken *et al.*, in 1984a), waarin preliminair onderzoek naar de voedingswaarde van verschillende zuivere bacteriënstammen werd uitgevoerd. Een gedeelte van de stammen werd rechtstreeks geïsoleerd uit het Dievengat en de Spuikom, en een ander gedeelte werd aangekocht in het Torry Research Station (Aberdeen, Schotland). Van de aangekochte stammen (*Pseudomonas marina* NCMB 1966 ; *Pseudomonas fluorescens* NCMB 119, *Alteromonas haloplanktis* NCMB 1964 ; *Micrococcus* sp. NCMB 13 en *E. coli*) gaf enkel *P. marina* een gunstig resultaat voor *M. disjuncta*. Nog betere resultaten (maturatiepercentages) werden bekomen met ISC_2 (een *Alteromonas haloplanktis*-stam, determinatie B.Pot) waarvoor maturatiepercentages van ongeveer 100% werden genoteerd als er voldoende cellen werden toegevoegd.

Uit analoge proeven bleek dat cholesterol eveneens een essentieel nutritief bestanddeel is in de voeding van *M. microphthalma*. Deze soort werd niet adult in monoxenische culturen met de stammen KB_1a_3, ISC_2 en DR_6, zonder toediening van cholesterolen. Dit resultaat is een bevestiging van de thesis dat sterolen essentiële metabolieten zijn, die niet door de nematoden kunnen gesynthetiseerd worden (Hieb & Rothstein, 1968 ; Bolla, 1979 en Vanfleteren, 1980). Met DR_6 als voeding, zelfs na toediening van sterolen, verlengde de generatietijd (T_{min}) met meer dan vijf dagen en werd er een mortaliteit van 89% genoteerd. Hierdoor wordt er opnieuw aangetoond dat de bacteriënstammen een differentiële voedingswaarde bezitten, m.a.w. dat bepaalde bacteriën een goede voedingswaarde bezitten, terwijl andere een onvoldoende voedsel vormen.

Een andere factor, die meer dan waarschijnlijk, een gedeelte van de variabiliteit induceert, is de seizoenaal fluctuerende samenstelling van het natuurlijke zeewater waarmee de agar wordt verdund. Recent werd door Vranken *et al.*

(1984a) een chemisch gedefinieerd medium, met de volgende samenstelling : 0.5% bacto-agar (DIFCO) opgelost in artificieel zeewater (Dietrich & Kalle, 1957), aangerijkt met een 1% aminozuurmengsel (gemodifieerd naar Lee *et al.*, 1970), 1% gemodifieerd Walne-Provasoli-medium (ratio 5:1) en 50 $\mu g.ml^{-1}$ sterolen (Vanfleteren, 1980), gepubliceerd. Dit medium is beduidend complexer dan het medium dat in de agnobiotische kweek wordt gebruikt. De resultaten zijn evenwel beduidend beter : zo bereikt *M. disjuncta*, synxenisch gekweekt met ISC_2 (*Alteromonas haloplanktis*, toegediend in overmaat), bij 17°C en 30°/$_{oo}$ S het adulte stadium na 9 dagen. Met de agnotospecifieke culturen werd bij 17°C en 30°/$_{oo}$ S een T_{min}=11 d (95% CI : ±0.31 d) genoteerd. In de literatuur vinden we T_{min}'s van 13 dagen (1.5°C, 32°/$_{oo}$ S) bij Gerlach & Schrage (1971),van 23 dagen (20-22°C, 5°/$_{oo}$ S) bij von Thun(1968) en van ±30 dagen (20-24°C) bij Chitwood & Murphy(1964). Bovendien is de reproduceerbaarheid van de bekomen resultaten gevoelig verbeterd en is het verschil tussen de maximale en minimale T_{min} (snelste en traagste individuen) significant verkleind. Toch verkiezen bepaalde auteurs (zie Ukeles,1976) agnotobiotische procedures, omdat de organismen met deze technieken meer in natuurlijke omstandigheden bestudeerd worden. Met deze techniek werden theoretisch evolutionaire problemen, zoals competitieve interacties, predator-prooi-relaties tussen sympatrische soorten en diversiteits-determinerende factoren bestudeerd (Levandowsky,1977). Klassieke voorbeelden vinden we o.a. bij Frank(1952), Park(1962), Pimentel(1968), Gill (1972), Ayala *et al.*(1973) en Anderson(1978). In deze studie werd de techniek gebruikt om de levenscyclus van brakwaternematoden te bestuderen.

7.b.11.3. Gebruikte media en het gunstig effect van glycine

De media in de hier toegepaste agnotobiotische kweekprocedure hebben als basisbestanddeel bacto-agar (DIFCO), die wordt opgemaakt met natuurlijk water en dat naast het Vlasblom-medium aangerijkt is met het aminozuur glycine en met natriumsilikaat. Voor *M. parva*, *C. nudicapitata* en *N. poecilosomoides* wordt de agar aangerijkt met gemodifieerd Killian-medium. Het toegevoegde natriumsilikaat heeft een pH-stabiliserende functie en is essentieel voor de groei van diatomeeën. Het glycine doet voornamelijk dienst als C-bron voor de bacteriën en kan eventueel rechtstreeks geassimileerd worden door de nematoden (zie o.a. Bouwman, 1983). De toevoeging van glycine heeft een gunstig effect op de groei van de bestudeerde nematoden. Glycine behoort nochtans niet tot de essentiële nutriënten van de nematoden *Caenorhabditis briggsae* en *Caenorhabditis elegans* (Vanfleteren, 1973). Wel noteerde Vanfleteren (1980) een significante verlenging van de ontwikkelingstijd in een holidisch medium zonder glycine in vergelijking met de controle. Analoge observaties, namelijk

een verlaging van de toenamesnelheid per dag (r) in culturen zonder glycine, werden bekomen in onze studie (zie hoger).

Meldingen van rechtstreekse opname van organische stoffen vinden we bij Chia & Warwick (1969). Deze auteurs toonden de opname van D-glucose-6-^{3}H aan bij de nematoden *Pontonema vulgare* en *Dorylaimopsis punctatus*. Lopez *et al.* (1979) stelden bij de brakwaternematode *Adoncholaimus thallassophygas* opname van ^{14}C-glucose vast, waarbij het voornamelijk de pas uitgekomen juvenielen zijn die zich voeden met opgelost organisch materiaal. Dit laatste is, door de intense microbiële activiteit, in hoge concentraties aanwezig in de door de nematode geproduceerde mucoproteïnen (Riemann & Schrage, 1978). Vervolgens stellen Lopez *et al.* (1979) dat opname doorheen de cuticula wel belangrijk is. Tietjen & Lee (1975) konden bij de nematode *Rhabditis marina* evenwel geen rechtstreekse opname van opgeloste organische stoffen, noch via de darm, noch doorheen de cuticula detecteren. Zij stellen daarom, dat opgeloste organische stof enkel wordt opgenomen als het geassocieerd is met particulate stof. Hierbij is de grootte van de partikels belangrijk.

Momenteel blijft de vraag of de assimilatie van opgeloste organische stof gebeurt via de darm of doorheen de cuticula, onopgelost. De cuticula van nematoden wordt tegenwoordig niet meer als een barrière beschouwd. Samoiloff (1973) toonde aan dat deze structuur hoog-metabolisch actief is. Verder heeft de cuticula meerdere eigenschappen gemeen met celmembranen, zoals selectieve permeabiliteit, transport van aminozuren en een concentratie van zure mucopolysacchariden aan zijn oppervlakte (Bird, 1976, 1980). Recent onderzoek van Howell (1983) toonde bovendien aan dat een belangrijk gedeelte van de opname en afgave van contaminanten zoals zware metalen (Cu en Zn) gebeurt doorheen de cuticula.

Samenvattend kunnen we stellen dat de opname van glycine ofwel onrechtstreeks samen met partikels en via bacteriën, ofwel rechtstreeks via de darm of doorheen de cuticula kan gebeuren. Ondanks het feit dat het opnamemechanisme niet exact gekend is, is het duidelijk dat de toevoeging van glycine, een gunstig effect heeft op de groei van de bacteriënetende nematoden in onze culturen.

7.b.11.4. Vergelijking tussen de T_{min}'s bekomen in deze studie en de literatuurgegevens

Er is reeds eerder vermeld dat we met de agnotobiotische media geen homogene responsen (significant verschillende ontwikkelingsduren) verkregen in de verschillende replicaten. Om dit te illustreren geven we hier, enkel

voor *M. disjuncta*, de data per replica voor de volledige temperatuursreeks (Tab. V.14). Analoge tabellen werden opgemaakt voor al de andere soorten (deze gegevens kunnen, indien gewenst, bij de auteur van deze thesis geraadpleegd worden). Niettegenstaande de significant verschillende replicaten mogen we stellen dat de ontwikkelingsdata (T_{min}) en de mortaliteitsgegevens die bekomen werden in onze experimenten, behoren tot de kleinste momenteeel aanwezig in de literatuur (zie ook Vranken *et al.*, 1981 ; Vranken *et al.*, 1984a ; Vranken *et al.*, 1984b; een overzicht van de ontwikkelingsdata (T_{min}-waarden) van vrijlevende mariene nematoden vinden we bij Kinne, 1977 ; Zaika & Makarova, 1979 en Garcia, 1982). In Tabel V.16. worden deze gegevens aangevuld met de meest recente data. Eerst wens ik de door ons bekomen resultaten voor *Monhystrella parelegantula* (syn. *Monhystera parelegantula*, zie Andrássy, 1981), *Monhystera parva* en *Monhystera disjuncta* te vergelijken met de bestaande literatuurgegevens van deze soorten. Deze vergelijking wordt gemaakt in Tabel V.15. Hierbij worden onze ontwikkelingsdata, dit om een betere vergelijking met de literatuurdata mogelijk te maken, gecorrigeerd naar de experimentele temperatuur (ET), die in de gepubliceerde studies werd gebruikt. Hiervoor gebruikten we de allometrische vergelijking ($T_{min} = aT^b$).

Uit deze summiere vergelijking blijkt duidelijk dat de ontwikkelingssnelheid van de door mij gekweekte soorten beduidend hoger ligt dan voor de andere conspecifieke populaties. Enkel de data voor *M. disjuncta*, bekomen door Gerlach & Schrage, 1971, komen goed overeen met mijn resultaten. Om verschillen in ontwikkelingstijden te verklaren, wordt het klassieke argument van de geografische distributie ingeroepen (Gerlach & Schrage, 1971) maar dit principe kan moeilijk gehanteerd worden om de verschillen in T_{min} bij *M. disjuncta* tussen de populaties van von Thun en Gerlach & Schrage te verklaren. Beide populaties zijn afkomstig uit West-Duitsland, respectievelijk uit Bremerhaven en Helgoland. Bovendien werd dezelfde kweekmethodiek gebruikt. Toch is de ontwikkelingssnelheid bekomen door Gerlach & Schrage (1971) ongeveer tweemaal groter dan die van de exemplaren van von Thun (1968). Deze discrepantie werd door Gerlach & Schrage (1971) toegeschreven aan saliniteitsverschillen (5 versus 30°/$_{oo}$ S, zie Tabel V.15.) en aan seizoenale verschillen. De wormen van von Thun werden verzameld en gekweekt in de winter, terwijl de individuen van de andere auteurs verzameld en gekweekt werden in september, de maand met de hoogste watertemperaturen.

Vergelijkbare resultaten werden bekomen voor *M. microphthalma*. Nakomelingen van wilde types verzameld en gekweekt in de zomer hebben een significant kleinere ontwikkelinngsduur (T_{min}) dan nakomelingen van organismen verzameld en

gekweekt in november-december. Meldingen van soortgelijke seizoenaliteits-invloeden vinden we bij Landry (1975a) voor de planktonische calanoïde copepode *Acartia clausii*. Winter geacclimatiseerde eieren (ACCLIMATIZATION is the sum of the adjustments which follow repeated and prolonged exposure to natural environmental change (Hoar, 1975)) ontwikkelen zich sneller bij zomertemperaturen (20°C) dan de zomer geacclimatiseerde eieren. Langere acclimatatie° (ACCLIMATATION is the descriptive term applied to compensatory changes which occur in the laboratory (Hoar, 1975)) induceerde hierbij slechts kleine veranderingen. Uit deze gegevens besloot Landry (1975a) dat het acclimatatieproces bij deze soort meerdere generaties kon duren. Landry (1975b) bekwam dezelfde resultaten voor de nauplii en de copepodieten. Een dergelijke respons, namelijk een verhoogd metabolisme van de aan koude geacclimatiseerde organismen, bij hogere temperaturen, t.o.v. de zomer geacclimatiseerde organismen is één van de mogelijke capaciteitsadaptaties ("capacity adaptation" zie Vernberg & Vernberg (1972), voor een overzicht van de verschillende responstypes). Varianten hierop vinden we bij Precht (1958) en Prosser (1958). Voor de soort *Pseudocalanus* sp. vinden we bij Hart & MacLaren (1978) een andere respons. Winter geacclimatiseerde eieren van deze soort ontwikkelen zich minder snel dan zomer geacclimatiseerde eieren. Volgens Hart & MacLaren (1978) komt dit door de grotere omvang van de wintereieren. Nog een andere respons werd genoteerd door Palmer & Coull (1980) bij de harpacticoïde copepode *Microarthridion littorale*. De winter- en zomereieren van dit organisme ontwikkelden zich even snel. Palmer & COull (1980) verklaren deze niet-adaptieve respons (Prosser's type I, zie ook Vernberg & Vernberg, 1972) doordat : (1) de soort acclimateert binnen een periode van ± 2 dagen ; (2) doordat de grotere ontwikkelingssnelheid van aan koude geacclimatiseerde eieren (organismen) gecompenseerd wordt door de productie van grotere zich trager ontwikkelende eieren in de winter.

Een verschil in eigrootte kan bijgevolg een mogelijke verklaring zijn voor de verschillen in ontwikkelingsduur van de winter- en zomerpopulaties van *M. microphthalma* en *M. disjuncta*. Voor *M. disjuncta* blijft dit mijns inziens slechts een partiële verklaring, omdat het verschil in ontwikkelingsduur tussen de twee populaties te groot is (vergelijking met de discrepanties genoteerd in de literatuur (Landry, 1975a & b, Hart & MacLaren, 1978)) om enkel door adaptaties zoals zomer en winteracclimatisatie te worden geïnduceerd. De saliniteit speelt ongetwijfeld een belangrijke rol. Hierbij mogen we veronderstellen dat de laag-hoog saliniteits-temperatuurscombinatie voor *M. disjuncta* minder geschikt is, wat rechtstreeks volgt uit de lange T_{min} van von Thun's populatie.

° de term acclimatie wordt ook gebruikt.

Opvallend is ook het grote verschil in T_{min}, tussen de populatie van *M. parva* uit de "Lagune du Brusc" (Var Frankrijk, Garcia, 1982) enerzijds en de Dievengat- en Spuikompopulaties anderzijds. Deze verschillen kunnen worden veroorzaakt door (1) genetische variabiliteit tussen de populaties (allopatrische evolutie), (2) verschillen in temperatuursadaptie respons en (3) door verschillen in de kweekmethodiek, resulterend in suboptimale kweekcondities. Fig. V.39 geeft de verandering in ontwikkelingsrespons t.o.v. de ET voor de drie populaties. Hierbij is de Lagune du Brusc-populatie de warmwaterpopulatie (gemiddelde jaarlijkse temperatuur is ± 17°C, Garcia, 1982) en kunnen we de twee andere stammen, als koud-water geacclimatiseerde populaties beschouwen (gemiddelde jaartemperatuur : ± 11.5°C). Bijgevolg komt het responstype (Fig. V.39) volgens Prosser's schema overeen met een type II respons, m.a.w. met een translatie naar links (of naar boven). Dit is echter een overgesimplifieerde voorstelling, omdat de translatie zowel bepaald wordt door allopatrische evolutie als door suboptimale kweekomstandigheden. Het eerste argument wordt gestaafd doordat er belangrijke verschillen bestaan in de ontwikkelingsrespons tussen de beide populaties van de Belgische kust. Zo noteren we voor de Dievengat-populatie een tragere ontwikkelingssnelheid bij vergelijkbare ET's. De Dievengat-populatie heeft waarschijnlijk ook een hogere T_m, dit niettegenstaande beide populaties aan ongeveer dezelfde weersomstandigheden zijn geacclimatiseerd. De tweede argumentatie volgde uit de volgende bedenkingen : Garcia (1982) gebruikte een dieet zonder diatomeeën, terwijl wij *M. parva* kweekten met een dieet bestaande uit een niet gekend bacteriënmengsel aangevuld met een zestal diatomeeënsoorten en het groenwier *Dunaliella salina*. Uit preliminaire populatiegroei-experimenten (Coppieters, 1980) bleek inderdaad dat *M. parva* ook zonder diatomeeën grote densiteiten in cultuuromstandigheden kan bereiken. Zo noteerden we bij 17°C (30°/$_{oo}$ S), vertrekkend van 20 ♀♀ me en 10 ♂♂, na <u>één</u> maand een populatiegrootte van ± 180 (SE : 34.5) ind.cm^{-2}. Bij 20°C (30°/$_{oo}$ S) bekwamen we na dezelfde periode 270 ind.cm^{-2} (beide experimenten werden uitgevoerd in petriplaten van 3.5 cm diameter, en in beide tellingen zijn de eieren niet inbegrepen). Met het bacteriëndieet stelden we na 2-3 maand vast dat de culturen als maar slechter werden, zelfs in zo'n mate dat we slechts in 30% van de opgestarte culturen, goed reproducerende populaties verkregen (Coppieters, 1980). Dit kon evenwel verholpen worden door toediening van diatomeeën. Er werd echter nooit waargenomen dat de kleine juvenielen de diatomeeën opnamen. Alleen bij een klein aantal J_4's en enkele adulten werden diatomeeën in de darm geobserveerd. De darminhoud van het grootste gedeelte van de organismen bevatte geen particulate structuren. Dit kan natuurlijk rechtstreeks het gevolg zijn van de voe-

dingswijze. Het is namelijk zo dat diatomeeëneters ingedeeld worden naargelang de voedingsopname, in 'diatom-ingesting', 'diatom-piercing' en 'diatom-cracking' soorten (Romeyn & Bouwman,1983). De laatste twee types nemen enkel de celinhoud van de diatomee op. Meestal hebben deze soorten duidelijk ontwikkelde tanden. De mondholte van *M. parva* is evenwel niet voorzien van dergelijke tanden (zie o.a. de Man, 1922 ; Hopper & Meyers, 1967 ; Wieser, 1956 en Wieser & Hopper, 1967). Bij deze soort heeft het vestibulum enkel een lichte cuticularisatie (De Coninck & Schuurmans Stekhoven, 1933). Het is dus weinig waarschijnlijk dat *M. parva* tot de twee laatste voedingstypes behoort, maar eerder bij de 'diatom-ingesting' soorten moet gerekend worden. Inderdaad,de Man (1922), Bouwman(1983) en Smol (pers.med.) meldden diatomeeën in de darm van deze soort. Toch kan hierdoor niet gesteld worden dat diatomeeën het voornaamste deel van het voedsel uitmaken. Uit eigen observaties bleek bovendien dat de vroegste juveniele stadia overwegend bacterivoor zijn. Vergelijkbare resultaten werden bekomen door Overgaard Nielsen (1949). Deze auteur kweekte *Monhystera vulgaris* monoxenisch met een *micrococcus*-stam. Met dit voedsel bekwam hij hoge reproductiesnelheden, niettegenstaande de darm van wilde types steeds gevuld was met diatomeeën. Als besluit mogen we niettemin stellen dat diatomeeën essentiële nutriënten voor *M. parva* produceren. Hierbij kunnen, in het licht van de ongelijke voedingswaarde van de uitgeteste bacteriënstammen (zie hoger), interacties zoals differentiële groeipromotie en/of inhibitie van de bacteriën door de diatomeeën (Muller & Lee, 1975 ; Kogure *et al.*, 1979) een mogelijke rol spelen. Bijgevolg is het meer dan waarschijnlijk zo dat de trage groei van de "Lagune du Brusc"-populatie wordt veroorzaakt door suboptimale voedingscondities.

Uit dit kort literatuuroverzicht (Tabel V.15.) kunnen we besluiten dat de door ons gebruikte technieken en voedingssamenstellingen resulteren in beduidend hogere ontwikkelingssnelheden in vergelijking met de gegevens beschikbaar in de literatuur.

7.c. INVLOED VAN DE TEMPERATUUR OP DE SEX-RATIO

7.c.1. Resultaten

Zes van de door mij bestudeerde soorten reproduceren in laboratoriumomstandigheden door middel van amphimixis, enkel *Monhystrella parelegantula* vertoonde een parthenogenetische voortplantingswijze. Om na te gaan of de geobserveerde sex-ratio (uitgedrukt als % ♀♀ in de adulte populatie) van de door middel van amphimixis reproducerende soorten : 1) al dan niet afhanke-

lijk is van de temperatuur en 2) al dan niet afwijkt van de (1:1) ratio, werden de door mij bekomen ratio's (zie Tabel V.18.) geanalyseerd met de G-test (replicated test of goodness of fit, zie Sokal & Rohlf, p. 271). Uit deze analyses (Tabel V.19.1 en 3) blijkt dat voor *M. microphthalma* (bij 20°/$_{oo}$ saliniteit) de ratio bij drie van de vier temperaturen niet significant afwijkt van de (1:1) verhouding (nulhypothese). Bij 15°C is het percentage ♀♀ me (56.2%) wel verdacht hoog maar statistisch niet significant. Bij 30°C noteren we een duidelijke en significante dominantie van wijfjes (61.4%). Dit resulteert voor het totaal (al de temperaturen opgeteld) in een significante dominantie van de ♀♀ me ($0.001 < P < 0.005$, dat de nulhypothese juist is). De heterogeniteitsterm (Tabel V.19.3) is niet significant wat betekent dat de sex-ratio niet afhankelijk is van de temperatuur.

Bij 30°/$_{oo}$ saliniteit vinden we voor dezelfde soort bij geen enkele temperatuur een significant van de (1:1) verhouding verschillende ratio. De gegroepeerde test wijst op een lichte dominantie van de ♀♀ ($0.1 > P > 0.05$) en uit de resterende niet significante heterogeniteit kunnen we concluderen dat ook bij deze saliniteit de verhouding ♀♀/♂♂ niet afhankelijk is van de temperatuur. Bij 11°/$_{oo}$ wordt hetzelfde waargenomen als bij 20 en 30 pm, namelijk een licht numeriek overwicht van de ♀♀ ($0.01 < P < 0.025$) en geen temperatuursafhankelijke ratio.

Uit deze bevindingen kunnen we, aangezien bij de drie saliniteiten ± dezelfde proporties voor de beide sexen in het adulte stadium worden geobserveerd, besluiten dat de twee meer extreme saliniteiten (11 en 30°/$_{oo}$) geen invloed uitoefenen op de sex-ratio en dat de saliniteit bijgevolg geen differentiële mortaliteit induceert in de juveniele stadia.

Voor *Monhystera parva* is de sex-ratio bij alle temperaturen conform met de (1:1) verhouding. In de populatie van dezelfde soort afkomstig uit het Dievengat observeerden we bij 18°C een beduidend (en significant van 1:1 verschillend) lager percentage ♀♀ me dan bij 25°C, namelijk 34% versus 59%. Hierdoor noteren we voor deze soort een significante temperatuursafhankelijkheid ($0.005 < P < 0.01$). De reden hiervoor is echter onduidelijk, dit omdat het hier om een éénmalige observatie gaat (zie Tabel V.19.1) en omdat dit niet voorkomt bij de Spuikom-populatie. Bovendien werd er slechts een gering aantal individuen ($n = 82$) bestudeerd, zodanig dat het toeval niet kan worden uitgesloten.

Voor *C. nudicapitata* geeft enkel 17°C een lichte van de nulhypothese (1:1) afwijkende verhouding ($0.01 < P < 0.025$). Voor al de temperaturen samen kunnen we stellen dat de sex-ratio in het voordeel van de ♀♀ is (52% = statis-

tisch niet significant) en dat er geen temperatuursafhankelijkheid bestaat (Tabel V.19.3).

Voor *M. disjuncta* vinden we voor alle temperaturen hoog significant van de nulhypothese (1:1) afwijkende ratio's. Daarom testte ik een andere extrinsieke nulhypothese, namelijk de (2:1) verhouding. Dit gaf voor drie temperaturen (12, 15 en 20°C) significante afwijkingen. Bij de andere temperaturen was de ratio wel conform met de (2:1) nulhypothese, namelijk een (0.7/0.3) verhouding (intrinsieke nulhypothese, zie Tab. V.19.2). Beide laatste analyses resulteerden voor deze soort in een hoog-significante temperatuursinvloed.

Bij *N. poecilosomoides* is de bekomen sex-ratio wel conform met de vooropgestelde (1:1) ratio. Weer bestaat er een lichte tendens tot dominantie van de ♀♀ (zie Tabellen V.18. en 19.1).

Voor *R. marina* noteerden we bij 25°C (20°/$_{oo}$ S), ±62% (95% CI = 47.2-75.3%) ♀♀ me in de adulte populatie (n=47). Dit percentage is niet significant verschillend van 50%, wat te wijten is aan de geringe grootte van de bestudeerde steekproef.

Globaal gezien kunnen we uit deze resultaten besluiten dat er bij al de geteste soorten, *M. parva* bij 20°/$_{oo}$ S uitgezonderd, een klein (*C. nudicapitata*) tot duidelijk (*M. parva*) numeriek overwicht bestaat van vrouwelijke individuen.

7.c.2. Discussie

7.c.2.1. Situering

Nematoden reproduceren uitsluitend door middel van eieren. De meeste tot op heden bestudeerde mariene (brakwater) vrijlevende soorten zijn bisexueel en planten zich voort door middel van amphimixis (menging van mannelijke en vrouwelijke eigenschappen door versmelting van de mannelijke en vrouwelijke pronuclei tijdens de fertilisatie, Kenneth, 1975). Bij deze soorten varieert het percentage vrouwtjes in de adulte populatie tussen 34% voor *D. bruciei* en 95% bij de hoog thelygene soort *M. filicaudata*. Hierbij is er bij een 15-tal soorten (Tabel V.17.) een duidelijke numerieke meerderheid (meer dan 55%) aanwezig van de ♀♀, terwijl bij twee andere soorten : de omnivoor/predator *O. oxyuris* en de bacterivoor *D. bruciei* sex-ratio's in het voordeel van de ♂♂ voorkomen (Tabel V.17.).

Naast de amphimictische bisexuele voortplantingswijze komen er bij de nematoden, de plant- en dierparasitaire vormen inbegrepen, nog vier andere courante reproductietypes voor : (1) de bisexuele pseudogame parthenogenese (= gynogenese = spermatozoon heeft enkel een activatierol, er volgt geen versmelting van de nuclei van de gameten) ; (2) de hermaphrodiete wijze : meestal automictisch (zelfbevruchting) en occasioneel amphimictisch ; (3) de pseudogame par-

thenogenetische hermaphrodieten en (4) de thelytoke parthenogenese (zowel mitotisch als meiotisch (zie Nicolas (1975, 1984) voor een grondige bespreking van deze types). Hiervan wordt enkel de thelytoke parthenogenese, naast amphimixis, regelmatig aangetroffen bij vrijlevende mariene (brakwater) vormen. *Monhystrella parelegantula*, bijvoorbeeld reproduceert op deze manier. In verband met de reproductie van deze soort kwamen andere onderzoekers (Hopper & Meyers, 1966b en von Thun, 1968) tot dezelfde conclusies.

7.c.2.2. Observaties bij *Monhystrella parelegantula*

Door ons kon een parthenogenetische populatie gedurende ± 2 jaar (meer dan 20 opeenvolgende generaties) in laboratoriumomstandigheden onderhouden worden. Gedurende deze periode werd slechts één ♂ aangetroffen in een oude cultuur in voedsel gelimiteerde omstandigheden (zeer lichte bacteriëngroei) en in suboptimale kweekomstandigheden veroorzaakt door enerzijds contaminatie met schimmels en gisten en anderzijds door de vloeibare toestand van het medium zelf. In de natuur blijken de mannetjes ook zeldzaam te zijn. Enkel Timm (1963) en Paetzold (1955, 1958) maken meldingen van mannetjes. Wij (Vranken *et al.*, 1981) vonden onmiddellijk na initiatie, 10 ♂♂ in een slibplaat geïnoculeerd met Spuikom-sediment (staalnamedatum 24/01/1980 ; watertemperatuur T = 1.5°C). Deze ♂♂ werden verzameld door de staalname en werden niet gekweekt. Van deze ♂♂ werden er acht in preparaat gebracht, hiervan bleken er vijf goed gefixeerd, en deze werden gebruikt in een morfologische studie (Vranken *et al.*, 1982).

Voor *M. parelegantula* wijzen onze observaties op een afwisseling van de reproductiewijze, namelijk tussen thelytoke parthenogenese en bisexuele amphimixis, waarbij de sex-ratio hoog spanandrisch is. Deze uitgesproken thelygene situatie (overwegend ♀♀ als nakomelingen) blijkt in de natuur, meer bepaald gedurende de winter, minder uitgesproken. Wel is het niet duidelijk of de zeldzame ♂♂ al dan niet functioneel zijn ; het is immers moeilijk te begrijpen waarom de ♂♂ juist gedurende de winter voorkomen (T = 1.5°C bij staalname, terwijl $T_o \approx 13°C$) wanneer de kans op een succesvolle copulatie beduidend kleiner is, tenzij de ♂♂ actief de ♀♀ opzoeken, dan op het einde van het groeiseizoen (op het einde van de reproductieve periode, Muenchov, 1978). Tegenover dit densiteitsafhankelijk argument staat wel de grotere activiteit van het gekweekte mannetje dat juist door zijn grotere beweeglijkheid gevonden werd in een oude cultuur met ongeveer 20.000 wormen. Bijgevolg is het niet onmogelijk dat de ♂♂, de ♀♀ actief opzoeken om te copuleren. Yeates (1969) noteerde voor een duinzand nematode *Diplenteron potohikus* dat de ♂♂

duidelijk actiever waren dan de ♀♀, wat hem deed veronderstellen dat de ♀♀ niet zoeken achter de ♂♂, en dat zij onafhankelijk kunnen reproduceren (Yeates, 1970). Hij vermeldt verder dat zowel de sex-ratio bij de nakomelingen, de fecunditeit en de fertiliteit van parthenogenetische ♀♀ en van amphimictisch reproducerende individuen niet van elkaar verschillen. Hieruit concludeerde hij dat het spermatozoon geen rol speelt bij de bevruchting.

Hopper & Meyers(1966b) melden een min of meer gelijkaardige reproductieve afwisseling voor de soorten *Chromadorina epidemos* en *Viscosia macramphida*. De eerste soort reproduceert in laboratoriumomstandigheden enkel door middel van parthenogenese (thelytoky), terwijl in de natuur mannetjes voorkomen. Bij *Viscosia macramphida* komen beide sexen (adulte populatie) in natuurlijke omstandigheden ongeveer in dezelfde densiteiten voor, terwijl in cultuuromstandigheden (na 10 dagen) enkel volwassen ♀♀ werden waargenomen. Volgens deze auteurs wijst dit erop dat beide soorten zowel sexueel als asexueel zijn. Zij aanvaarden dus duidelijk de functionaliteit van de ♂♂.

7.c.2.3. Sex-ratio gecontroleerd door de omgeving (environmental sex determination)

Indien we inderdaad veronderstellen dat de zeldzame ♂♂ functioneel zijn, dan moeten we ons de volgende vraag stellen : welke omstandighe(i)d(en) of mechanisme(n) induce(e)r(t)(en) het plotselinge ontstaan van de zeldzame ♂♂, m.a.w. waarom veranderen deze soorten van parthenogenese (asexueel) naar amphimixis (sexueel) en vice-versa.

Bij zowel plantparasitaire nematoden, voornamelijk behorend tot de genera *Heterodera* en *Meloidogyne*, als bij soorten die parasiteren op insecten, voornamelijk behorend tot de familie Mermithidae werd, de nu controversieel geachte stelling (zie o.a. Bridgeman & Kerry, 1980), aanvaard dat de sexe gedetermineerd wordt door milieufactoren (Charnov, 1982). Charnov & Bull (1977) aanvaarden het principe van ESD (environmental sex determination) voor beide nematodengroepen. Zij stellen verder dat ESD bevoordeligd wordt wanneer (1) de individuele fitness sterk omgevingsafhankelijk is en (2) als het individu weinig of geen controle heeft over het milieu waarin het terecht komt. De volgende voorbeelden illustreren het ESD-principe. Christie (1929) toonde aan dat de sex-ratio (proportie ♂♂) bij de nematode *Mermis subnigrescens* (parasiet van de sprinkhaan) en de grootte van de adulten afhankelijk is van de infectiegraad van het gastorganisme. Parenti (1965) beschreef dat de infectiegraad en de grootte van het gastorganisme (*Chironomus tentans* larve) de sex-ratio beïnvloedde. Deze auteur toonde ook aan dat het geslacht van de

adulte nematode, die het eerst de *Chironomus*-larve infecteert, de sex-ratio van de nematode *Paramermis contorta* significant beïnvloedt. Andere voorbeelden omtrent de fenotypische plasticiteit van het geslacht bij soorten die parasiteren op insecten worden gegeven door Petersen (1972, 1977). Petersen (1972) toonde ondermeer aan dat de voedingsomstandigheden van het gastorganisme een geslachtsdeterminerende invloed hadden. Bij plantenparasieten werden dezelfde labiele sex-ratio's vastgesteld. Den Ouden (1960) vond slechts 1 ♂ en 270 ♀♀ bij op tomaten geïnoculeerde aardappelcystenaaldjes (*Heterodera rostochiensis*). Ellenby (1954) werkte met dezelfde soort en vond dat het aantal ♂♂ steeg naargelang de plantenwortels een hogere infectiegraad vertoonden. Trudgill (1967) telde bij gedecapiteerde tomatenzaailingen (voedselgelimiteerde condities voor de nematoden) 88% ♂♂, terwijl de blanco's slechts 59% ♂♂ opleverden. Bird (1970) suggereerde dat stress (limiterende invloed veroorzaakt door gebrek aan voedsel, aanwezigheid van bepaalde chemicaliën of door een andere oorzaak) leidde tot een groeivertraging van de populatie van *Meloidogyne javanica* en tot de productie van ♂♂. Triantaphyllou & Hirschmann (1973) vonden dat 96% van de larven van *Meloidodera floridensis* na succesvolle penetratie in dennewortels (pine root) zich ontwikkelden tot ♀♀, terwijl in kraantjeswater (voedselarme situatie) 50% van de nematoden zich ontwikkelden tot ♂♂. Tenslotte vond Trudgill (1974) dat de sex-ratio van *Heterodera rostochiensis* veranderde in het voordeel van de ♂♂ na behandeling met DL-tyrosine, terwijl L-tyrosine geen veranderingen induceerde. Deze laatste auteur merkte terecht op dat bij voorgaande onderzoekingen de primaire of secundaire geslachtsratio (de primaire sex-ratio is de ratio bij conceptie en de secundaire ratio is de proportie bij het ontstaan van de juvenielen, Elseth & Baumgardner, 1981) van de bevruchte eieren of van de aaltjes die uiteindelijk de wortels infecteerden niet op voorhand werd bepaald. Strikt genomen kan dan ook niet gesteld worden dat het geslacht beïnvloed wordt door omgevingsfactoren. Bijgevolg mag men eraan twijfelen of de proportie larven die zich ontwikkelden tot mannelijke individuen ook daadwerkelijk steeg. Clark (1978) formuleerde dit probleem op de volgende manier :

> "at the present time there is no clear understanding of the factors affecting sexual differentiation in plant parasitic nematodes, but it seems that nutrition is involved to some degree in some circumstances".

7.c.2.4. Clark's metaboliet en de alternatie tussen sexuele en asexuele reproductie. Een evolutieve benadering

Clark (1978) vond dat de ontwikkeling van zeldzame mannetjes bij de vrijlevende terrestrische nematode *Diplenteron potohikus* geïnduceerd werd door een feromoonachtige substantie met de volgende werking : wanneer het aantal afgezette eieren in agarculturen een intermediaire waarde heeft (11 tot 29 eieren) dan ontwikkelt er zich een lager percentage mannetjes. Dit mechanisme heeft enkele voor de hand liggende voordelen : bij lage populatiedensiteit is de metaboliet afwezig en ontwikkelen alle individuen zich tot wijfjes. Deze wijfjes zijn parthenogenetisch en kunnen dan snel de omgeving exploiteren. Inderdaad, de netto reproductiviteit (R_o ; zie verder) van parthenogenetische soorten is tweemaal groter dan die van sexuele soorten (Maynard Smith, 1978 ; Cuellar, 1977 ; Gerritsen, 1980 ; Sarvala, 1979b en anderen), wat resulteert in een grotere natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid (r_m) en een grotere populatieacceleratie. Dit verhoogt de probabiliteit om succesvol te dispergeren uitermate.

Bij een asexuele/sexuele soort is de parthenogenetische generatie bijgevolg bevoordeligd bij de aanvang van de reproductieve fase. Het dispersieargument wordt ook gestaafd door de geografische distributie van parthenogenetische variëteiten (rassen). Deze vormen worden namelijk frequent aangetroffen in biotopen van recente oorsprong (recently created habitats, Cuellar, 1977). Zij komen t.o.v. hun conspecifieke sexuele vormen meestal noorderlijk (hogere breedtegraden) voor (Suomalaimen *et al.*, 1976 en Glesener & Tilman, 1978). Dit wordt verklaard doordat bij de laatste glaciale regressie de eerst vrijgekomen biotopen het snelst gekoloniseerd werden door de asexuele rassen.

Bij parthenogenese bestaat er geen "kritische reproductieve densiteit" (Suomalaimen *et al.*, 1976 ; Sarvala, 1979b en Gerritsen, 1980) wat ondermeer betekent dat deze populaties kunnen persisteren in temporele en marginale habitaten en dit bij zeer lage densiteiten. Eén individu kan namelijk volstaan om een biotoop succesvol te koloniseren (Tomlinson, 1966). Te lage densiteiten hebben geen repercussies op de populatiegroei, omdat de toename niet kan geïnhibeerd worden door te geringe sexuele activiteit (Milne, 1950). Tomlinson (1966) noemde parthenogenese dan ook terecht een adaptatie om te overleven in lage densiteiten, in relatief geïsoleerde omstandigheden en in tijdelijke biotopen.

Momenteel wordt aanvaard dat parthenogenese voordelig is in marginale situaties (e.g. ariede gebieden, disclamix situaties en ecologische onstabiele of

ecotonische gebieden (Cuellar, 1977)), m.a.w. in biotopen die fysisch-klimatologisch (in de zin van Sanders, 1968) onvoorspelbaar en streng zijn (o.a. Allan, 1976).

Zoals hoger vermeld, induceert Clark's metaboliet de ontwikkeling van ♂♂ bij hogere densiteiten. Bij een grotere densiteit is namelijk de probabiliteit om een partner te ontmoeten en om tot copulatie te komen, sterk toegenomen. Hierdoor valt één van de voornaamste voordelen van parthenogenese, de afwezigheid van een kritische reproductieve densiteit, weg (Tomlinson, 1966). Bovendien heeft sexualiteit andere belangrijke voordelen. Sexuele reproductie vergroot de genetische variatie van de nakomelingen (Maynard Smith, 1958), verhoogt de evolutionaire snelheid en verhindert de accumulatie van schadelijke mutaties (Muller's ratchet hypothese) door middel van overkruising (Fisher, 1930 ; Crow & Kimura, 1965 en Maynard Smith, 1978). Een combinatie van dergelijke voordelen, moet er uiteindelijk toe leiden dat de sexuele populaties numeriek belangrijker zijn dan asexuele (Wilson, 1978). Deze argumentatie kadert duidelijk binnen het concept van groepsselectie (Maynard Smith, 1978). In verband hiermee stellen Crow & Kimura (1965) dat bisexualiteit geen rechtstreeks voordeel oplevert voor het individu, maar dat het eerder voordelig is voor de nakomelingen en de totale populatie. Fisher (1930) stelde zelfs dat het de enige karakteristiek is die zich evolutief gezien, ontwikkeld heeft voor de soort en niet voor het individu. Toch leidt de groepsselectietheorie tot een "contradictio explicita". Maynard Smith (1978) illustreerde dit op de volgende manier : "telkens wanneer een parthenogenetische variëteit ontstaat zal deze de oorspronkelijke sexuele conspecifieke vorm vervangen (R_o asexueel = 2 x R_o sexueel) ; nadien zal diezelfde parthenogenetische vorm, door competitie met de sneller evoluerende sexuele soorten uitsterven ; bijgevolg wordt het ontstaan van iedere parthenogenetische variëteit gebalanceerd door het uitsterven van de soort (Maynard Smith, 1978, p. 162-163).

Naast de hierboven vernoemde voordelen bezitten nakomelingen van sexuele parentalen een grotere kans om enerzijds aan intraspecifieke (sib) competitie te weerstaan (Gerritsen, 1980) en anderzijds om in regio's met intense biologische interacties te overleven. Deze interacties, namelijk competitie met en predatie door andere zich sexueel reproducerende soorten, veranderen op een onvoorspelbare manier door continue genotypische veranderingen, veroorzaakt door het meiotisch proces (Glesener & Tilman, 1978). Omdat er bij deze interacties onzekerheid bestaat over o.a. de genotypes van de betrokken individuen stellen Glesener & Tilman (1978) dat sexualiteit o.a. de biologische onzekerheid van de interacties bevordert. Hierdoor wordt sexualiteit terug bevoordeligd.

Uit de paleontologie blijkt eveneens dat overwegend sexueel reproducerende organismen de natuurlijke selectie hebben overleefd, niettegenstaande de fitness van een individueel zich parthenogenetisch reproducerend vrouwtje 2x groter is dan die van een zich sexueel reproducerend vrouwtje (Maynard Smith, 1971). We mogen dus wel concluderen dat parthenogenese voordelig is in biotopen (omstandigheden) met een uitgesproken streng abiotisch karakter en dat sexualiteit voordelig is in biotopen met een sterk onvoorspelbare biologische component. Dit komt overeen met de stelling van Poinar & Hansen (1983). Volgens hen wijst parthenogenese op stabiliteit van de omgeving zodanig dat een hoge graad van genetische variabiliteit niet noodzakelijk is.

Bij *Monhystrella parelegantula* zou het ontstaan van de zeldzame mannetjes kunnen verklaard worden doordat hierdoor de genetische variabiliteit wordt verhoogd. Dit lijkt echter erg twijfelachtig, tenzij bij het begin van de populatietoename enkel bevruchte vrouwtjes zouden reproductief zijn. Dit vereist bovendien dat de densiteit in de beginfase van de reproductieve periode klein is. *M. parelegantula* blijkt inderdaad één van de meest erratisch voorkomende monhysteriden te zijn, alhoewel de mogelijkheid reëel is dat zowel het verspreidingsgebied als de densiteit van deze soort in natuurlijke sedimenten sterk zijn onderschat (Vranken *et al.*, 1981, 1982). Meyl (1954) bestudeerde salina's in het Duitse binnenland en in deze biotopen vertegenwoordigt *M. parelegantula* tot 60% van de totale nematodengemeenschap. Paetzold (1955, 1958) kwam in verband met de densiteit van deze soort, in de door hem bestudeerde biotopen, tot dezelfde bevindingen. Hij beschouwde *M. parelegantula* als een dominante en representatieve brakwatersoort met een zeer grote saliniteitstolerantie (variatie : 4°/$_{oo}$ tot 36°/$_{oo}$ saliniteit). Het voorkomen van de soort, in geïsoleerde entiteiten (zie Gerlach & Riemann, 1973) past volledig in het kader van de hierboven beschreven theorie, namelijk dat parthenogenetische soorten een grotere geografische distributie bezitten dan sexuele vormen (Suomalaimen *et al.*, 1976).

Een ander onopgelost probleem is de timing van de sexuele reproductie. Waarom werden de mannetjes verzameld in de winter en niet in de herfst of in het begin van de lente? Uit de ontwikkelingsproeven blijkt bovendien dat de ♀♀ van deze soort een T_o van ±13°C hebben, en de watertemperatuur bij collectie van de ♂♂ was maar 1.5°C. De ♂♂ zijn dus in staat om lage temperaturen te overleven. Hieruit besluiten dat ♂♂ beter geadapteerd zijn om perioden van fysiologische stress te doorstaan is echter voorbarig. Aan de hand van de experimentele temperatuur, kunnen we voorspellen dat vanaf de tweede helft van april de ♀♀ terug reproductief worden. Als de copulatie (sexuele activiteit) gesitueerd is in deze initiële periode van de populatiegroei impliceert dit

dat de ♂♂ in leven moeten blijven tot eind april/begin mei. Dit lijkt op het eerste zich uitzonderlijk lang voor een zo klein organisme (lengte bij maturiteit = ± 380 µm), maar deze lange overleving is niet onmogelijk in het licht van de door mij bekomen resultaten voor andere monhysteriden (zie verder). Na copulatie en bevruchting van de eieren kan dan een nieuwe generatie thelytoke parthenogenetische ♀♀ ontstaan, die beter geadapteerd is aan de stress geïnduceerd door interactie met andere biotische componenten uit het biotoop (o.a. sexueel reproducerende competitoren, predatoren en eventueel parasieten).

Deze hypothese omtrent de timing van de sexuele activiteit bij *M. parelegantula* is evenwel niet conform met de thesis van Muenchov (1978). Zij stelt dat er een optimaal moment bestaat voor de sexuele activiteit van een asexueel/sexueel organisme : namelijk het moment dat o.a. de variantie op het aantal nakomelingen minimaliseert. Dit wordt bekomen door de sexuele reproductie uit te stellen tot het einde van het groeiseizoen of van de reproductieve periode, wanneer de populatie haar hoogste densiteit heeft. Indien dit juist is, is de overleving van de ♂♂ van *M. parelegantula*, tot begin mei onverklaarbaar en is de vondst in de winter problematisch te noemen. Muenchov's stelling kan voor nematoden wel gerelativeerd worden, omdat bij deze organismen soort-specifieke feromoonachtige sex-attractantia, werden aangetoond,die o.a. worden geproduceerd door maagdelijke ♀♀ en waardoor de ♂♂, deze laatste nauwkeurig kunnen localiseren (Jensen, 1982b; Greet, 1964 ; Green, 1980 en Green & Greet, 1972). Hierdoor zijn bij lage densiteiten succesrijke copulaties verzekerd en hoeft de sexuele activiteit niet beperkt te blijven tot periodes met hoge populatiedensiteiten. Momenteel mogen we enkel stellen dat beide hypothesen omtrent de sexuele activiteit plausibel zijn. Uitsluitsel kunnen we slechts krijgen door middel van experimenteel onderzoek, o.a. door het induceren van biotische en abiotische stress-situaties. Hier ligt nog een zeer interessant onderzoeksveld.

7.c.2.5. Mannelijke dominantie bij *Oncholaimus oxyuris* en *Diplolaimelloides bruciei*

Opmerkelijk naast de intrigerende parthenogenese/amphimixis alternatie bij *M. parelegantula*, is de mannelijke numerieke dominantie bij de soorten *Oncholaimus oxyuris* en *Diplolaimelloides bruciei*. Voor de eerste soort werd dit verklaard door differentiële mortaliteit in het adulte stadium (Heip *et al.*, 1978). Deze uiterst plausibele uitleg wordt hier uitgediept aan de hand van de zeer gedetailleerde levenscyclusdata verzameld door Smol *et al.* (1980)

en geïntegreerd in een alternatieve verklaring : namelijk dat de selectie seizoenale verschuivingen in de Fisheriaanse* sex-ratio (1:1) bevoordeligd, wanneer enerzijds de ♀♀ en ♂♂ differentiële levenscycluskarakteristieken bezitten die seizoenaal variëren en wanneer anderzijds organismen die op verschillende tijdstippen geboren zijn met elkaar in "reproductieve" competitie treden (Werren & Charnov, 1978). Eén van de voornaamste oorzaken van deze afwijkende sex-ratio, naast de vroeger vooropgestelde differentiële mortaliteit van de sexen, is het feit dat de populatie van *Oncholaimus oxyuris* in het Dievengat nooit een stabiele leeftijdsverdeling bereikt (grafisch bewijs in Fig. 3 van Smol *et al.*, 1980). Gesimplifieerd en kort samengevat kan de levenscyclus van *O. oxyuris* in de natuur als volgt beschreven worden : de soort heeft twee reproductieve perioden gedurende één kalenderjaar, de eerste en belangrijkste in de lente en een tweede in de herfst. De mannetjes en wijfjes die geboren worden in de lente overleven tot in de herst, reproduceren en sterven. De vrouwelijke juvenielen, geboren in de herfst, overleven de winter, reproduceren in de lente om onmiddellijk hierna te sterven (zowel uit de natuur als uit experimenten (Heip *et al.*, 1978) blijkt dat de ♀♀ van deze soort een trage ontwikkelingssnelheid realiseren, en achter de lange ontwikkelingsfase volgt er een korte reproductieve periode waarin drie eipakketjes worden afgezet). De ♂♂ geboren in de herfst, copuleren in de lente van het daarop volgende kalenderjaar en overleven, in tegenstelling tot de ♀♀, tot de herfst van datzelfde jaar. Bijgevolg bestaat de mannelijke herfstpo-

---

* Fisher's argument (1930) : elk diploïd organisme ontvangt van ieder ouderindividu de helft van zijn genoom. Dit betekent dat de totale genetische contributie van de ♀♀, gelijk is aan die van de ♂♂. Wanneer nu de adulte ♀♀ een numeriek overwicht hebben in de populatie, dan zal een gemiddeld ♀ minder genetisch materiaal doorgeven aan de volgende generatie dan een gemiddeld ♂. Vanaf dit moment zal de selectie de productie van ♂♂ bevoordeligen tot de ratio terug de 1:1 ratio benadert. Maynard Smith (1978) verklaart Fisher's argument waarom de stabiele ratio in een at random-copulerende populatie 1:1 is op de volgende wijze : veronderstel dat een vrouwelijk juveniel in energetische termen 2x meer "kost" dan een mannelijk en dat een ouder individu 1 ♀ en 2 ♂♂ kan voortbrengen. Dan zal in een populatie met een 1:1 sex-ratio, waarin een gemiddeld mannetje en wijfje van de parentale generatie een gelijk aantal nakomelingen produceert, een parentaal die 2 ♂♂ produceert meer "F_2-nakomelingen" (kleinkinderen) hebben dan een ouderindividu met 1 "dochter" (F_1-nakomeling). Dit brengt met zich mee dat deze populatie in disequilibrium is. Bij een 2:1 sex-ratio in het voordeel van de ♂♂ daarentegen, produceert een gemiddeld ♂ maar half zoveel nakomelingen (F_1-generatie). Bijgevolg produceert een parentaal met twee mannelijke "F_1-nakomelingen" evenveel "F_2-nakomelingen" als een parentaal met één dochter. Deze populatie is wel evolutionair stabiel en hierin worden tweemaal zoveel mannelijke als vrouwelijke nakomelingen geproduceerd. Dit impliceert een gelijke investering van de parentalen in de twee sexen.

pulatie uit twee verschillende generaties : één generatie geboren in de lente en één generatie afkomstig uit de herfst van het voorgaande jaar. Dit resulteert, in de herfst, in reproductieve competitieve interacties tussen de ♂♂ afkomstig uit twee generaties (zie Fig. V.40).

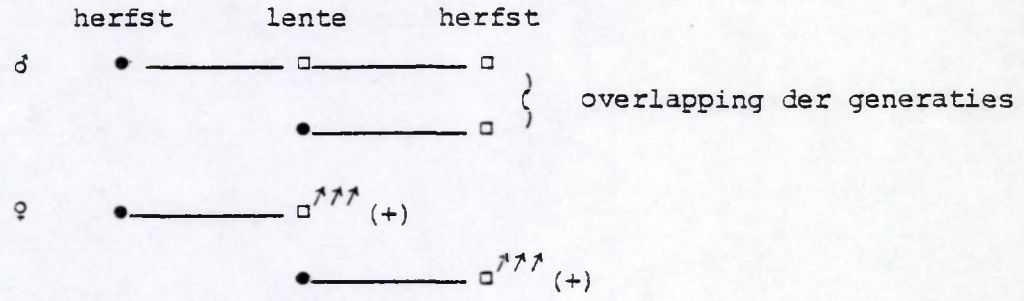


Fig. V.40. Vereenvoudigde voorstelling van de levenscyclus van *O. oxyuris* in het Dievengat (data uit Smol *et al.*, 1980 ; figuur gemodifieerd naar Werren & Charnov, 1978). • = geboren ; □ = copulatie ; ↗ = reproductieve periode (♀) ; (+) = sterven.

Werren & Charnov (1978) analyseerden een bijna identieke hypothetische situatie en kwamen hierbij tot de vaststelling (computersimulatie) dat, wanneer r_h en r_l, de proporties mannetjes voorstellen die respectievelijk geboren worden in de herfst en in de lente, de evolutionaire stabiele strategie (ESS)* betreffende de sex-ratio's, de volgende waarden voorspelt : $r_h > 1/2$ en $r_l < 1/2$. Dit model verklaart enerzijds een sterke toename van het aantal mannetjes in de herfst, en anderzijds dat door het inhiberend karakter van de reproductieve competitie op de "lentegeneratie" ($r_l < 1/2$) de sex-ratio niet escaleert in het voordeel van de ♂♂. Het model van Werren & Charnov (1978) wordt volledig bevestigd door de sex-ratio-fluctuaties van *O. oxyuris* in het natuurlijke habitat : gedurende de eerste reproductieve periode bedraagt de sex-ratio 60:40 in het voordeel van de mannetjes en gedurende de tweede reproductieve fase overtreft de ratio nooit 80:20 in het voordeel van de mannetjes. Zoals Heip *et al.* (1978) reeds stelden, heeft dit voor de populatie belangrijke gevolgen. Hierdoor kan de soort een hoge densiteit handhaven en tegelijkertijd haar reproductieve potentiaal (r_m) aanzienlijk verlagen (bv. in de herfst bij T = 16.5°C realiseert de populatie een reproductieve capaciteit, r_c (zie verder), van 0.0128^{-1} dag (sex-ratio = 20:80) in plaats van $r_c = 0.0195$ dag^{-1} (sex-ratio 50:50)).

De andere soort *D. bruciei* (Warwick, 1981) vertoont een 2:1 sex-ratio in het voordeel van de ♂♂. Deze soort heeft een totaal andere levenscyclus dan *Oncholaimus oxyuris* : terwijl *O. oxyuris* slechts 1.5-2 generaties per jaar doormaakt, bedraagt het aantal generaties per jaar dat *D. bruciei* kan reali-

seren 16.7 ; dit als we voor het Lynher-estuarium een zelfde jaarlijkse temperatuurscyclus als in de Spuikom en een T_o van ±10°C (T_{min} > 64 d bij T = 10°C ; Warwick(1981a)) aanvaarden. *D. bruciei* werd in het Lynher-estuarium gevonden op rottende *Spartina*. In het algemeen worden vertegenwoordigers van het genus *Diplolaimelloides* aangetroffen als "Aufwuchs" op rottende thalli van macrophyten (Hopper, 1970 ; Hopper *et al.*, 1973 ; Bouwman, 1983). Dit biotoop met de geassocieerde Aufwuchs (epifauna en epiflora) werd door Warwick (1981a) gekarakteriseerd als tijdelijke eilanden met een hoge voedselabd ndantie, die enkel kunnen geëxploiteerd worden door opportunistische soorten (r strategisten in de r-K theorie, Pianka (1970)). *D. bruciei* heeft inderdaad een hoge intrinsieke toenamesnelheid (zie verder), r_m = 0.201 dag^{-1} bij T = 20°C. Als we verder aanvaarden dat *D. bruciei* diploid is en dat de habitaten tijdelijk zijn en als geïsoleerde entiteiten kunnen beschouwd worden, dan voorspellen theoretische modellen een sex-ratio in het voordeel van de ♀♀★ (Bulmer & Taylor's hooiberg-theorie, 1980), dit onafhankelijk van de verblijftijd in de entiteit en zowel wanneer de copulaties van de ♀♀ binnen als buiten deze zogenaamde "hooibergen" gebeuren (zie Charnov, 1982, fig. 5.2, p. 74)♦. De waargenomen sex-ratio bij *D. bruciei* is echter contradictorisch met de vooropgestelde modellen van Bulmer & Taylor (1980) en Hamilton (1967). Warwick(1981a) verklaart dit fenomeen doordat de mannetjes in energetische termen "voor de populatie" minder kosten dan de wijfjes. Hij staaft dit met de volgende argumentatie :

> "In highly aggregated situations, migration of males between aggregations might promote outcrossing, with the females tending to remain within the aggregates".

★ Als de ♀♀ één generatie in de geïsoleerde entiteit blijven dan is de ESS : $r^★ = (n-1)/2n$ waarbij n het aantal stichtende ♀♀ is. Deze $r^★$ (proportie ♂♂) is bovendien erg ongevoelig t.o.v. het aantal generaties dat in de aggregatie wordt doorgebracht.

♦ - Wanneer zowel onbevruchte ♀♀ als ♂♂, eerst migreren en pas hierna 'at random copuleren' met individuen uit andere entiteiten, dan is $r^★$ meer afhankelijk van de verblijftijd in de entiteit. Als het aantal generaties dat in de entiteit verbleven wordt toeneemt, verlengt de periode van LMC t.o.v. de periode met 'at random copulaties'. Dit geeft een grotere vrouwelijke dominantie (Bulmer & Taylor, 1980). Het met dit model bekomen resultaat is volkomen voorspelbaar, namelijk hoe meer ♀♀ in een bepaalde entiteit, hoe groter de populatietoename in deze entiteit, wat resulteert in een proportioneel groter aandeel in de totale populatie (totaal van alle hooibergen).
- De heterogeniteit (niet at random verdeelde thalli) van het biotoop kan ook aanleiding geven tot 'Locale Mate Competition' (LMC) (Hamilton, 1967 ; zie verder), en dit voorspelt dan weer vrouwelijke dominantie in de populatie.

Warwick geeft ook een andere mogelijke verklaring en hiervoor refereert hij naar Jennings & Deutsh (1975) die arylamidase (leucine aminopeptidase) activiteit in het receptaculum seminis van de nematoden *Monhystera denticulata* en *Chromadorina germanica* in relatie brengen met absorptie en vertering van oud sperma. Volgens dezelfde auteurs verhoogt dit de hoeveelheid beschikbare eiwitten voor de eiproductie van de ♀♀. Deze hypothese wordt door Jensen (1982b) in twijfel getrokken. Jensen(1982b) sluit namelijk de mogelijkheid niet uit dat de door Jennings & Deutsch (1975) geobserveerde spermateca in feite een onbevrucht ei is. Daarenboven kan ik moeilijk begrijpen, dat in een groep waarin anisogamie de regel is (De Coninck, 1965 ; Chitwood & Chitwood, 1950) met de eieren beduidend groter dan de spermatozoa, het sperma van slechts 1-3 copulaties (o.a. Tietjen & Lee, 1972, 1973) een significante bijdrage vormt tot de eiwitten die nodig zijn voor de eiproductie. Verder moeten we erop wijzen dat in tegenstelling tot wat algemeen aanvaard wordt, namelijk dat vrijlevende mariene nematoden slechts een 20-tal eieren produceren (Zaika & Makarova, 1979), deze organismen een veel grotere reproductieve capaciteit bezitten (deze studie ; Vranken & Heip, 1983 ; Herman *et al.*, 1984b).

Warwick's eerste argument, namelijk dat de ♂♂ minder zouden kosten dan de ♀♀, moet volgens mij eerder gesitueerd worden op het niveau van een individueel wijfje. Dan wordt zijn hypothese eenvoudig herleid tot Fisher's argument : namelijk als een mannelijk ei (C_1) in energetische termen minder kost dan een vrouwelijk ei (C_2), dan is de primaire sex-ratio : $r/1-r = C_2/C_1$ (Charnov, 1982, p. 29), waarbij r de proportie ♂♂ en 1-r de proportie ♀♀ is in de populatie (bv. als een mannelijk ei 10 caloriën kost aan een wijfje en een vrouwelijk ei 20 caloriën, dan zouden 2 ♂♂ voor 1 ♀ moeten worden geproduceerd). In het distributiepatroon van berekende eigewichten van *M. disjuncta* (N ♀♀ > N ♂♂) konden geen twee subgroepen worden onderscheiden (WW = 23 ng ± 0.8 ng (SE) ; range = 18-30 ng ; n = 23). Bijgevolg bestaan er, voor *M. disjuncta* althans, geen aanwijzingen dat vrouwelijke eieren lichter zijn dan mannelijke. Ik durf deze redenering doortrekken naar *D. bruciei* en stellen dat de waargenomen ratio niet in Fisher's theorie past.

Indien we de spanogamy (weinig wijfjes) toch op het niveau van de populatie willen situeren (naar analogie met Warwick's argumentatie), dan moet de mannelijke numerieke meerderheid volgens mij eerder als een vorm van 'Local Resource Competition' (LRC) (Clark, 1978 ; Taylor, 1981) beschouwd worden. Bij *D. bruciei* bestaat er inderdaad locale competitie tussen de ♀♀ (hier in het opzicht van voedselcompetitie) en niet tussen de ♂♂ (♂♂ migreren tussen de aggregaties en patchen). In zo'n geval bevoordeligd de selectie de sex waarbinnen het minste competitie voorkomt (Clark, 1978) en is de evenwicht-

waarde (Evolutionaire Stabiele Strategie) : 1 - r* = (n-1) / (2n-1), waarbij r* de evolutionaire stabiele proportie ♂♂ is en n het aantal vrouwtjes dat de geïsoleerde entiteit (hier vlekken op *Spartina* thalli) kan dragen (Charnov, 1982).

7.c.2.6. Vrouwelijke dominantie in de populatie

Bij een aantal soorten (*M. disjuncta*, *M. filicaudata*, *R. marina*, *M. microphthalma* en *Ptycholaimellus pontichus*) wordt een significante vrouwelijke meerderheid aangetroffen.

In een theoretische studie toonde Hamilton (1967) aan dat sex-ratio's in het voordeel van ♀♀ kunnen ontstaan door Local Mate Competition (LMC). Zijn model veronderstelde de volgende populatiestructuur : de populatie bestaat uit toevallig verdeelde groepen, elk gesticht door (n) bevruchte ♀♀. De voortplanting vindt plaats binnen elke groep en pas daarna migreren de ♀♀ om nieuwe groepen te stichten (de ♂♂ sterven voor migratie). De ESS, door Hamilton de 'unbeatable ratio' genoemd, is r* = (n-1) / 2n. Dit model veronderstelde (1) diploïdie, (2) sex-ratio determinatie door de autosomale chromosomen en (3) equivalente parentale investering in de juvenielen. Hamilton (1979 in Charnov, 1982) paste dit toe op meerdere genetische constituties (zie Fig. 5.1. in Charnov, 1982, p. 69).

Colwell (1981) toonde aan, voor diploïde organismen als n > 1 (n = aantal stichtende ♀♀), dat het concept van LMC (en inteelt als gevolg van LMC) alleen, niet voldoende is om sex-ratio's in het voordeel van ♀♀ te voorspellen. Volgens deze auteur kan het fenomeen zich enkel ontwikkelen door groepsselectie (zie ook hoger). Hij bewees namelijk dat r* (ESS) bepaald wordt door selectie binnen een groep (waarin een sex-ratio van 1:1 wordt bevoordeligd (Fisheriaanse situatie)) en door selectie tussen groepen (waarbij vrouwelijke dominantie wordt bevoordeligd).

Van de hierboven opgenoemde soorten vertonen *M. filicaudata* en *M. disjuncta* de meest uitgesproken dominantie van ♀♀ in de adulte populatie. Enkel voor *M. disjuncta* beschikken we over voldoende observaties omtrent de leefgewoonten. Bijgevolg bespreken we enkel deze soort.

M. disjuncta komt in de Spuikom voor op thalli van *Ulva lactuca*. Trotter & Webster (1983) melden *M. disjuncta* als de dominante soort op het bruinwier *Macrocystis integrifolia*. Romeyn & Bouwman (1983) vonden *M. disjuncta* op *Fucus* sp. De soort wordt geklasseerd als een non-selective depositfeeder (Wieser's groep 1B). Romeyn & Bouwman (1983) verklaren dit niet-selectief

voedingsgedrag doordat de soort leeft op substraten met hoge voedselabundanties, waarbij niet-nutritieve partikels met dezelfde grootte als de voedselpartikels in geringe mate voorkomen. Dit veronderstelt dus dat de voedingswijze gecorreleerd is met de homogeniteit van het substraat. Uit onze voedingsproeven blijkt evenwel dat *M. disjuncta* een bacteriëneter is met een eerder selectief voedingsgedrag (Vranken *et al.*, 1984a). Uit persoonlijke observaties konden we vaststellen dat in tegenstelling tot wat Romeyn & Bouwman (1983) suggereren, de begroeiing van de *Ulva* thalli een uitgesproken heterogeen karakter vertoont. Bijgevolg is het niet onlogisch om te veronderstellen dat de soort sterk geaggregeerd voorkomt op de thalli. Waarnemingen van Trotter & Webster (1983) bevestigen deze hypothese.

Toch kunnen we moeilijk veronderstellen dat de soort in strikt geïsoleerde entiteiten leeft. De periode waarin *M. disjuncta* de grootste populatietoename en hoogste densiteiten realiseert valt samen met het moment waarop het *Ulva*-weefsel wordt afgebroken. Dit decompositieproces situeert zich voornamelijk in het najaar (vanaf september) en het begint pas nadat het *Ulva*-bed bijna volledig de bodem van de Spuikom heeft bedekt. Hierdoor lijkt het mij onvoorzichtig om door middel van LMC of inteelt de sex-ratio bij deze soort te willen verklaren. LRC acht ik ook weinig waarschijnlijk (numerieke meerderheid van de ♀♀ impliceert dat de ♀♀ migreren), omdat (1) een supplementaire energenetische inspanning om te migreren naast de grote reproductieve kost irreëel is (deze studie), (2) de productie van sexferomonen meer plausibel is (Green, 1980) en (3) omdat *M. disjuncta* opvallend minder actief is dan de overige bestudeerde monhysteriden.

Momenteel kunnen we dus geen duidelijke verklaring geven aan dit spanandrisch (weinig ♂♂) fenomeen. Het gevolg hiervan is echter wel duidelijk. Meer ♀♀ laten de populatie toe een hogere r_m te realiseren. Dit is vooral nodig in biotopen met een grote predatiedruk. In het Dievengat, bijvoorbeeld, is de predator/omnivoor *O. oxyuris*, dominant zowel in densiteit als in biomassa. Om de populatie van deze nematode te onderhouden moeten de overige nematoden tesamen een jaarlijkse P/B = ± 18.5 realiseren (Heip *et al.*, 1982a), wat hoog is vergeleken met een gemiddelde P/B van 9, voorgesteld door Gerlach (1971). In de Spuikom, wordt de nematodengemeenschap door een analoge nematodensoort, namelijk *Metoncholaimus pristiuris* gedomineerd, en in dit opzicht (hoge predatiedruk) is de grote abundantie van de ♀♀ wel te begrijpen.

8. ALGEMENE BESPREKING

8.a. REGRESSIEMODELLEN DIE DE RELATIE TUSSEN DE ONTWIKKELINGSDUUR EN DE TEMPERATUUR BESCHRIJVEN

In het algemeen kunnen we stellen dat de ontwikkelingsduur van de door ons bestudeerde soorten, en dit voor de drie levenscyclusstadia (juvenielen, ♀♀ me en ♂♂) sterk wordt beïnvloed door de temperatuur. In dit hoofdstuk wordt naar een passende vergelijking gezocht die deze temperatuursafhankelijkheid goed beschrijft. Met de berekende constanten kunnen we dan accuraat voorspellingen maken van de ontwikkelingsduur bij niet experimentele temperaturen. Over deze problematiek bestaat er een vrij aanzienlijke literatuur (zie introductie voor referenties,voor een overzicht bij een andere belangrijke meiobenthosgroep, namelijk de harpacticoide copepoden, wordt verwezen naar Hicks & Coull, 1983).

Hier worden een zestal vergelijkingen, namelijk vgl. V.2., vgl. V.7., vgl. V.9., vgl. V.16. en vgl. V.17. en de ongetransformeerde quadratische vergelijking $D(E) = a + bT + cT^2$ (V.26.) uitvoerig besproken. Een preliminaire analyse naar de homogeniteit van de varianties in de verschillende datasets (1 dataset is één totale temperatuursreeks van 1 stadium, ofwel de juveniele ontwikkeling ofwel die van de ♀♀ of de ♂♂) toont dat deze varianties beduidend heterogeen zijn (Tabel V.20.). Deze heteroscedasticiteit blijft bestaan na logaritmische transformatie van de data en na het gebruik van drie andere courante transformaties ($1/x$, $\sqrt{x}$, arc sin $\sqrt{x}$). De in deze studie waargenomen niet-normaliteit van de ontwikkelingsdistributies, met een positieve scheefheid en een toenemende variantie bij een grotere gemiddelde ontwikkelingstijd, blijkt vrij algemeen te zijn bij ontwikkelingsdata (Bergmans, 1981, 1983 ; Bottrell, 1975a en b ; Sarvala, 1979a; Sharp *et al.*, 1977 ; Heinle & Flemer, 1975). Daarom besloot ik om de regressieanalyses uit te voeren op de gemiddelden van de replicaten. Dit heeft een aantal voordelen namelijk dat de gemiddelden eerder normaal gedistribueerd zijn dan de ruwe data en dat na logaritmische transformatie van de gemiddelden in de meeste gevallen de heteroscedasticiteit verdwijnt(zie Tabel V.22., Bartlett χ^2_1). Bovendien beschikken we in de literatuur enkel over de grote gemiddelden (= eindresultaat per temperatuur), bijgevolg zijn de op deze manier bekomen regressiecoëfficiënten beter vergelijkbaar met de coëfficiënten die uit de literatuurdata werden berekend. De methode heeft wel één nadeel, de schattingen van de varianties zijn vooringenomen.

Tabel V.21. geeft de waarde van de coëfficiënten van de allometrische functie (vgl.V.7), de semilogaritmische quadratische vergelijking (vgl.V.16) en de niet getransformeerde quadratische vergelijking (vgl.V.26). Deze tabel bevat ook een aantal statistieken (F_p, F en r^2 ; voor verklaring zie hoofding Tabel V.22.) die de significantie van de verschillende regressies bepalen. In Tabel V.22. wordt voor de allometrische vergelijking (vgl. V.7) de volledige statistische analyse weergegeven, waarbij de niet door de regressie verklaarde variantie opgesplitst wordt in een echte foutenterm (SKf D(E) : Som van Kwadraten van de fout op de ontwikkelingstijd (D) of de embryonale ontwikkelingsduur (E)) en een fout rond de regressiecurve (SKf r : Som van Kwadraten van de fout rond de regressiecurve).

Voor de formules en de berekeningswijze wordt verwezen naar Sokal & Rohlf, 1981, p. 480, box 14.4. Tabel V.23. toont de significantie van de fout rond de regressiecurve voor de vergelijkingen (V.16. en V.26.). Uit deze berekeningen blijkt dat geen enkele van de gebruikte vergelijkingen volledig aan de statistische normen voldoet. Nochtans vinden we voor ieder regressiemodel een hoge significantie ($P < 0.001$) als we F_p (ratio van de door de regressie verklaarde variantie t.o.v. de gepoolde niet verklaarde variantie) beschouwen. Nemen we echter F (variantie-ratio van de door regressie verklaarde variantie t.o.v. de fout rond de regressie) dan constateren we dat 13 van de 20 fittingen voor vgl. V.7. of V.8. niet significant zijn. Dit komt doordat er rond de meeste regressiecurves (Tabel V.22. voor vgl. V.7. en Tabel V.23. voor vgl. V.16. en V.26.) een significante fout bestaat en omdat er voor de vgl. (en) V.16. en V.26., die een hogere coëfficiënt van determinatie (r^2) geven, één vrijheidsgraad (vg) meer moet worden afgetrokken (3 constanten) dan voor vergelijking V.7. (2 constanten). Uit de statistische analyse blijkt éénduidig dat vgl. V.7., de meest geschikte of beter gezegd "de minst slechte" functie is. De richtingscoëfficiënt van deze vergelijking (nl. b in $D = aT^b$) wordt in de literatuur beschouwd als een maat voor de temperatuursafhankelijkheid van een soort (zie introductie en Heip, 1974b; Heip & Smol, 1976a; Heip *et al.*, 1978; Warwick,1981a; Laurence & Hunting Howell,1981). De allometrische relatie tussen de ontwikkelingsduur van de verschillende stadia en de temperatuur wordt weergegeven in Figs V.41 tot V.47 (volle lijn). De waarde van de b's varieert voor de embryonale ontwikkelingsduur (van de door ons bestudeerde soorten) tussen b = -0.76 voor *M. disjuncta* en b = -2.25 voor *M. microphthalma* (20°/$_{oo}$). De gemiddelde temperatuursafhankelijkheid bedraagt b = - 1.77 (SD = 0.51 ; n : 7). Voor de volwassen ♀♀ varieert b tussen -0.84 voor *M. disjuncta* en -3.11 voor *M. parelegantula*, met een gemiddelde b = -1.83 (SD = 0.69 ; n = 7). Voor de mannetjes noteren we voor *M. disjuncta* opnieuw de kleinste temperatuursafhankelijkheid, b = -0.82. De grootste b = -2.10

vinden we bij *M. microphthalma* (20°/$_{oo}$). De gemiddelde b van de ♂♂ bedraagt b = -1.65 (SD = 0.46 ; n = 6). Deze data tonen ook dat in de meeste gevallen, behalve bij *M. parelegantula* waar b(juv) = -2.07 (SE : 0.13) en b(♀♀me)= -3.11 (SE : 0.20), de temperatuursafhankelijkheid van de drie bestudeerde stadia ongeveer even groot is.

In Fig. V.48, worden de b's (berekend met vgl. V.7.), van de door ons gekweekte monhysteriden met elkaar vergeleken. In deze figuur worden ook de beide sexen onderling vergeleken. Hieruit blijkt dat er verschillen bestaan ($P < 0.001$; $F = 9.23$; $df = 10,26$) in de temperatuursafhankelijkheid van deze soorten, die tot 1981 als congenerische species werden beschouwd (Andrassy (1981) veranderde *Monhystera parelegantula* in *Monhystrella parelegantula*). De intervallen rond de b's zijn vergelijkingsconfidentie-intervallen (methode Tinhey-Kramer in Sokal & Rohlf, 1981 ; p. 509, box 14.9), waarbij niet overlappende intervallen significant verschillende b's omsluiten. Samengevat blijkt dat de b van *M. disjuncta* kleiner is dan die van de overige soorten en dat *M. parelegantula* de grootste b heeft. Uit deze grafiek blijkt ook dat de temperatuursafhankelijkheid van de sexen gelijkaardig is en dat de saliniteit geen invloed heeft op de grootte van b (zie ook hoger bij de covariantie-analyse).

Globaal gezien kunnen we stellen dat de gemiddelde temperatuursrespons van de gekweekte soorten groot is. Volgens de berekeningen (weergegeven in Tabel V.24.) is b in de meeste gevallen significant verschillend van -1 (zie Bottrell,1975a en Woolf, 1968 voor de berekeningswijze). Verwerken we deze gegevens met een methode die door Sokal & Rohlf (1969, 1981) in box 14.5, p.485 (2de editie) wordt voorgesteld en die reeds eerder werd toegepast door Sarvala (1979a)en Palmer & Coull (1980),dan zien we dat slechts zeven van de 22 coëfficiënten significant verschillend zijn van -1 (Tabel V.25.). Bijgevolg is het niet triviaal om de toepassing van vergelijking (V.1. en V.2.) zondermeer te verwerpen. Bovendien geeft de fitting van vergelijking (V.2.) slechts bij zeven van de 18 regressies een significante fout rond de regressiecurve (Tabel V.23. en V.26.). Toch blijven de regressies significant als we diezelfde fout, die een maat is van de heterogeniteit rond de curve, als testvariantie gebruiken. Wel bestaat er bij acht van de 18 datasets een significante heterogeniteit tussen de varianties.

Met de coëfficiënten van vgl. V.2. kunnen we nu voor iedere soort de basale temperatuur (T_o) berekenen, namelijk die temperatuur waarbij en waaronder de ontwikkeling stopt (zie Tabel V.27.). Voor de ♀♀ variëren deze waarden tussen T_o = -1.4°C (90% C.I. : -4.3 tot 1.0°C) voor *M. disjuncta* en T_o = 13.7°C

(90% C.I. : 11.7-15.5°C) voor *M. parelegantula*. Uit de embryonale proefreeks werden ongeveer dezelfde T_o's bekomen. De embryonale T_o's variëren tussen T_o = -2.2°C (90% C.I. : -5.9 tot 0.6°C) en T_o = 12.6°C (90% C.I. : 7.4-16.5°C) voor respectievelijk *M. disjuncta* en *M. microphthalma* (20 pm). In het algemeen zijn de T_o's berekend uit de eiproeven kleiner dan die berekend met de minimale generatietijd, behalve bij *M. microphthalma* bij 20 pm. Uit de confidentielimieten blijkt nochtans dat deze waarden niet verschillend zijn van elkaar.

Tabel V.27. toont ook de waarde van de constante S, die gelijk is aan het product van de effectieve temperatuur ($T-T_o$) met de ontwikkelingstijd (D of E). S wordt uitgedrukt in dagengraden. Formeel is deze soortspecifieke constante de ontwikkelingsduur bij een effectieve temperatuur van 1°C. Hoe groter deze waarde, hoe groter de ontwikkelingstijd van de beschouwde soort is. Naast S wordt ook k, "de ontwikkelingssnelheid per tijdseenheid bij 1°C effectieve temperatuur", weergegeven.

Met de coëfficiënten van vgl. V.2., namelijk a en k, kan nu voor iedere temperatuur de ontwikkelingssnelheid per tijdseenheid (v) worden uitgerekend. Het verband tussen de ontwikkeling van de ♀♀ en de temperatuur (T) in °C, wordt weergegeven in Fig. V.49. Met de berekende waarden van v, kunnen we nu per temperatuursinterval, voor de verschillende soorten, de Q_{10}-waarde berekenen met de formule $Q_{10} = (v_2/v_1)^{10/(T_2-T_1)}$, met $T_2 > T_1$, v de ontwikkeling dag^{-1} bij T_2, v_1 de ontwikkeling dag^{-1} bij T_1 en Q_{10} = toename in reactiesnelheid bij een temperatuursstijging van 10°C. Uit Tabel V.28. (Q_{10}-waarden) kunnen we afleiden dat de acceleratie van de ontwikkelingssnelheid sterk afneemt naarmate de temperatuur toeneemt en dat de temperatuursafhankelijke ontwikkelingsacceleratie overeenkomt met de regel van de som der temperaturen (feitelijk de regel van de som der daggraden, zie Winberg, 1971). Dit betekent concreet dat de ontwikkelingssnelheid meer afhankelijk is van de temperatuur bij lagere dan bij hogere temperaturen (bv. de ontwikkelingstijd van *M. microphthalma* (20°/$_{oo}$) verkleint van 27.9 d bij 15°C tot 10.2 d bij 20°C, terwijl in het temperatuursinterval van 20 tot 25°C de ontwikkelingstijd verkleint van 10.2 tot 7.2 dagen ; voor de meest temperatuurafhankelijke soort (*M. parelegantula*) constateren we bij overgang van 15 naar 20°C een verkorting van T_{min} met 36 dagen (een drievoudige ontwikkelingsversnelling), in het temperatuursinterval van 20°C tot 25°C wordt een acceleratie van ± 2.3 x waargenomen (reductie van T_{min} van 18 tot 7.9 dagen) en bij overgang van 25 naar 30°C wordt er een acceleratie van 1.3 genoteerd ; voor de soort met de kleinste temperatuursafhankelijkheid, *M. disjuncta*, verkleint

T_{min} (♀♀) van 52.3 d bij 3°C tot 18.6 d bij 8°C, terwijl in het daaropvolgende hogere temperatuursinterval (8-12°C) een versnelling van slechts 1.1x wordt waargenomen (T_{min} verkleint van 18.6 tot 17.2 dagen).

Voor data die conform zijn aan deze regel (som der temperaturen) wordt, voor T_o tussen 5 en 10°C, verwacht dat er bij intermediaire temperaturen (15-20°C) een analoge ontwikkelingsversnelling wordt gerealiseerd als in Krogh's normale curve. Voor dit intermediaire temperatuursinterval (15-20°C) vinden we een gemiddelde Q_{10} (alle soorten + literatuurdata) van 2.3 (SD = 0.68 ; 95% C.I. : 1.9-2.6), wat volledig overeenkomt met de door middel van Krogh's empirische "normale curve" (Krogh, 1914 in Winberg, 1971) voorspelde waarde van 2.5 voor het temperatuursinterval van 15 tot 20°C★. Bij deze berekening werden de waarden gevolgd door een vraagteken, Tabel V.28. niet opgenomen omdat de curve die het verband weergeeft tussen de temperatuur en de ontwikkelingssnelheid (v) bij lage (<5°C) en bij hoge (in de nabijheid van de hogere thermische limiet) effectieve temperaturen een significante curvilineariteit vertoont (zie Taylor, 1979). Hierdoor kunnen we een significante onderschatting van de ontwikkelingssnelheid verwachten in dit temperatuursinterval (0 tot 5°C effectieve temperatuur), wat resulteert in een aanzienlijke overschatting van Q_{10} in dit temperatuursgebied.

Om de curvilineariteit van de R-T (ontwikkelingssnelheid-temperatuur)curve bij lagere en hogere temperaturen te beschrijven stelde Taylor (1981) vgl. V.17. voor. Hij beschreef deze relatie tussen R en T met de normale probabiliteitscurve, waardoor deze curve symmetrisch rond een gemiddelde waarde, namelijk de optimale temperatuur (T_m), is gesitueerd. Dit is echter een assumptie waaraan niet altijd voldaan is (Logan *et al.*, 1976 ; Jones, 1977 en onze data voor *M. microphthalma* bij 20 pm en *C. nudicapitata* bij 20 en 30 pm). In Fig. V.50 (1-7) worden de resultaten van de fittingen van vijf soorten (enkel ♀♀ me) samengevat. Tabel V.29. geeft de waarden van de optimale temperatuur (T_m), de spreidingsparameter (T_σ) en de maximale ontwikkelingssnelheid (R_m), uitgedrukt in percentages. Zoals te voorspellen valt, is de variatie op T_σ (T_σ = 7.6°C voor *M. microphthalma* (20 pm) en T_σ = 10.6°C voor *C. nudicapitata* (20 pm)) beduidend kleiner dan het verschil tussen de minimale en de maximale T_m, waarden die variëren tussen T_m = 21.2°C voor *M. disjuncta* en T_m = 31.1°C voor *M. microphthalma* (30 pm). Zoals voor T_m (Nicolas, 1975) kunnen we stellen dat de grootte van T_σ soortspecifiek is, deze parameter is volledig metabolisch (fysiologisch) bepaald en is een indicatie voor

---

★ Q_{10}'s per temperatuursintervallen van 5°C werden enkel berekend om de analogie met Krogh's normale curve uit te laten komen. Per definitie, en dit is triviaal, is Q_{10} enkel representatief voor een temperatuursverhoging van 10°C.

de temperatuurstolerantie van de beschouwde soort. Hierbij is een te kleine spreiding (T_σ) ongunstig omdat hierdoor het ontwikkelingsproces beperkt wordt tot een te klein temperatuursgebied. In verband met deze T_σ moet wel een reële boven- en ondergrens (temperatuur) worden ingevoerd, namelijk rechts van de optimale temperatuur wordt de spreiding gelimiteerd door temperaturen die na enkele uren resulteren in een honderd percentige mortaliteit. De ondergrens die links van de optimale temperatuur (T_m) wordt ingevoerd is het biologisch nulpunt (T_0). Verder bestaat er geen correlatie tussen T_m en T_σ ($r = 0.11$; ns ; $df = 11$). Taylor (1981) vond wel een lichte correlatie tussen T_m en T_σ bij insecten.

Theoretisch voorspelt de normale distributie bij 3 T_σ's onder T_m een R(=v) met een grootte van 1% t.o.v. R_m. Dit geeft voor *M. disjuncta* bij T = -9.4°C een $R = 0.00104$ dag^{-1}, wat erop neerkomt dat in een diepgevroren sediment *M. disjuncta* een ontwikkelingstijd realiseert van 960 dagen. Dit is natuurlijk irreëel.

De fitting van deze curve op onze ontwikkelingsdata geeft op het zicht goede resultaten. In de Tabel V.30. worden voor de verschillende soorten de berekende T_{min}'s (met vgl. V.17.) en de experimentele T_{min}'s met elkaar vergeleken. Hieruit blijkt vrij duidelijk dat de normale distributie een even goede, zelfs iets betere fit geeft dan de allometrische vergelijking (vgl. V.7.). Dit kunnen we afleiden uit de som van kwadraten van de deviatie tussen de berekende en de experimentele data, namelijk de getallen tussen haakjes. De χ^2 goodness of fit is wel significant voor al de soorten en dit wil zeggen dat er tussen de voorspellingen en de experimentele data significante discrepanties bestaan, ondanks de op het zicht zeer goede fit. In verband met deze statistiek kwamen Browning (1952) en Andrewartha & Birch (1954) tot dezelfde bevindingen. Niettegenstaande deze statistiek, kunnen we stellen dat de normale distributie in vergelijking met de allometrische functie, goed bruikbaar is om schattingen van T_{min} te bekomen.

De vergelijking van Bělehrádek geeft veruit de beste fit. In vergelijking met vgl. V.7. vinden we voor deze functie een consistent betere fit (kleinere som van kwadraten van deviaties). Toch is ook voor deze functie de χ^2 goodness of fit significant voor al de soorten die werden opgenomen in Tabel V.30. In dit werk wordt deze functie enkel gebruikt om het aantal generaties per jaar te voorspellen (zie volgend hoofdstuk). Komen we echter terug op de theoretische betekenis van de constanten (zie o.a. MacLaren, 1963), waarbij α het biologische nulpunt wordt genoemd, dan zien we dat in een aantal gevallen deze α vrij laag is(Tab.V.31). Voornamelijk de waarden voor *C. nudicapitata*

(30°/$_{oo}$), waarbij α = -13°C, en voor *D. bruciei* waarbij α = -2°C zijn erg onwaarschijnlijk. De waarde α = 1°C voor *M. microphthalma* bij 30 pm is in vergelijking met de experimentele aanwijzingen veel te laag en de waarde α = 8°C voor *P. caecus* is te groot. Dit laat ons enigszins twijfelen aan de waarde van deze constante. Dit doet echter geen afbraak aan de beschrijvende waarde van de functie, omdat de fit uitzonderlijk goed is.

8.b. BEREKENING VAN HET AANTAL JUVENIELE PERIODEN (MAXIMAAL AANTAL GENERATIES) PER JAAR EN TIMING VAN DE ONTWIKKELING GEDURENDE HET JAAR

De functies die in de vorige hoofdstukken werden besproken, zullen in dit hoofdstuk gebruikt worden om een schatting te bekomen van het aantal jaarlijkse juveniele perioden (wat ongeveer overeenkomt met het maximaal aantal generaties) die een soort kan realiseren in de natuur. Eén juveniele periode is hierbij gelijk aan een tijdsinterval waarin de ontwikkelingsaccumulatie D(t) = 1 (ongeveer gelijk aan de tijd nodig om te ontwikkelen van ei tot een reproducerend adult). De totale cumulatieve ontwikkeling gedurende een periode (t) of de totale hoeveelheid juveniele ontwikkelingsaccumulatie wordt dan berekend als $D(t) = \int_o^t R\,(T(t))dt$, met R de ontwikkelingssnelheid (dag^{-1}), T de temperatuur (°C) en t de tijd (dagen). In Fig. V.51, onderaan, wordt o.a. voor *M. microphthalma* het begrip juveniele periode voorgesteld, het is namelijk de tijdsduur tussen twee opeenvolgende zwarte punten (•——•).

Om D(t) te kunnen berekenen moeten we het temperatuursverloop in het natuurlijk habitaat kennen. Voor het Dievengat en de Spuikom kon de verandering van de watertemperatuur in functie van de tijd T(t) beschreven worden door een eenvoudige sinusoïde. Heip & Smol(1976a) geven voor het Dievengat de volgende vergelijking T(t) = 11.2 + 8.3 sin (t-117) ; Podamo(1975e) geven voor de Spuikom een bijna analoge functie : T(t) = 11.5 + 8.5 sin (t-120). Vermits we met deze twee functies op ieder moment de watertemperatuur, en bijgevolg ook de totale jaarlijkse temperatuursregimes in beide biotopen kunnen beschrijven, kunnen we ook de dagelijkse ontwikkelingssnelheid (R of v ; R is de notatie gebruikt door Taylor (1981) en v wordt in de meeste andere handboeken als notatie gebruikt en R(v) = 1/D of $1/T_{min}$) berekenen als functie van de temperatuur.

Voor *M. microphthalma* (20 pm) bijvoorbeeld kunnen we schattingen van de ontwikkelingstijd (R) op ieder ogenblik (t) bekomen met de volgende vergelijkingen : $R(T(t)) = 1/4679\ (11.2 + 8.3 \sin (t-117)^{-1.96}$ (V.27) voor de allometrische functie (vgl. V.27.) ; voor de vergelijking van Bèlehrâdek (vgl. V.9.)

geeft dit $R(T(t)) = 1/27.4\,[(11.2 + 8.3 \sin(t-117)) - 14]^{-0.53}$ (V.28.) en met $R(T(t)) = 1/\exp[7.751 - 0.403(11.2+8.3\sin(t-117)) + 0.007(11.2+8.3\sin(t-117))^2]$ (V.29.) voor de semi-logaritmische kwadratische vergelijking. De ontwikkelingssnelheden van de andere gekweekte soorten kunnen op analoge wijze bekomen worden (voor de coëfficiënten van de vergelijkingen zie Tabellen V.21., 27., 29. en 31.).

Voor *M. microphthalma* kan de cumulatieve jaarlijkse ontwikkeling D(365) berekend worden door de dagelijkse ontwikkeling bekomen met vgl. V.27., V.28., V.29. of door middel van de coëfficiënten van de andere besproken vergelijkingen te integreren over een periode van één jaar : $\int_0^{365} R(T(t))dt = D(365)$. Het bovenste gedeelte van Fig. V.51 toont de dagelijkse ontwikkelingssnelheid (dag^{-1}) gedurende één kalenderjaar voor *M. microphthalma*, *C. nudicapitata* ($20°/_{oo}$) en *P. caecus* ($20°/_{oo}$) in het Dievengat. De onderste grafiek (V.51) geeft de cumulatieve ontwikkeling D(t), eveneens voor één jaar. Uit Fig.V.51 kunnen we afleiden dat voor de drie soorten de ontwikkelingsaccumulatie gedurende de zomer beduidend groter is dan in de winter. Zo realiseert *M. microphthalma* ± 6 juveniele perioden in de zomer, terwijl de soort gedurende een gans jaar (na correctie voor de basale temperatuur), ongeveer tien juveniele perioden kan ontwikkelen. *C. nudicapitata* ontwikkelt ook ongeveer tien juveniele perioden in het Dievengat, terwijl de derde soort *P. caecus* slechts drie juveniele perioden doormaakt. De tijd tussen twee opeenvolgende •——• ; □- - □ en △-·-·-△ is de tijd nodig om één juveniele periode te realiseren door respectievelijk *M. microphthalma*, *C. nudicapitata* en *P. caecus* (zie Fig. V.51). De tijdsverdeling of de verdeling van de ontwikkeling over één jaar voor beide eerst genoemde soorten, die ongeveer evenveel generaties per jaar realiseren, vertoont een aantal duidelijke verschilpunten : theoretisch kan *M. microphthalma* ontwikkelen vanaf de tweede helft van april tot en met eind oktober (ongeveer een 200-tal dagen). Gedurende deze periode realiseert zij een hoge ontwikkelingssnelheid per dag. In de zomer haalt deze soort een maximale ontwikkelingssnelheid van ± 0.07 per dag, wat ongeveer overeenkomt met een generatietijd van een 14-tal dagen. *C. nudicapitata* kan zich wel gedurende gans het jaar ontwikkelen (T_o < 3°C). In vergelijking met *M. microphthalma* realiseert deze soort een beduidend kleinere ontwikkelingssnelheid per dag en een beduidend lagere ontwikkelingsacceleratie, namelijk van 0.006 per dag in het begin van februari tot iets meer dan 0.05 per dag in de zomermaanden (juli en augustus). De derde soort, *P. caecus*, heeft een groeiperiode die bijna een geheel jaar omvat, namelijk van de eerste helft van maart tot begin december (T_o = ±5°C). In deze periode heeft de soort slechts drie generaties. Deze eerste resultaten wijzen duidelijk op grote verschillen in

tijdsverdeling en levenscyclusstrategie van de door ons bestudeerde soorten.

Een analoge theoretische analyse wordt voorgesteld in Fig. V.52 (boven en onder) voor de soorten uit de Spuikom. Hierbij noteren we opnieuw grote verschillen tussen de soorten. De groeiperiode van *M. parelegantula* blijft beperkt tot ongeveer 1/2 jaar, namelijk van eind april tot begin november. In de warmste maanden van deze periode bereikt de soort een R van 0.054 per dag (ongeveer gelijk aan een T_{min} van 18.5 dagen), terwijl een maximale R van 0.190 per dag werd geobserveerd in cultuuromstandigheden bij 35°C. De soort kan in de Spuikom slechts 28% van haar maximale groeicapaciteit ontplooien en haalt hierdoor slechts zes generaties per jaar. *M. parva* ontwikkelt zich van half maart tot half december, deze soort kent de grootste ontwikkelingsacceleratie en bereikt de grootste R, namelijk R = 0.106 per dag. *M. parva* heeft ongeveer 16 juveniele perioden per jaar. De twee andere soorten *M. disjuncta* en *C. nudicapitata* ontwikkelen zich gans het jaar door. De ontwikkelingssnelheid van de eerste soort is beduidend groter dan die van *C. nudicapitata* en beide soorten realiseren meer dan tien generaties per jaar, namelijk 23 voor *M. disjuncta* en 13 voor *C. nudicapitata*.

In de vorige paragrafen (Fig. V.51 en 52) wordt de allometrische functie gebruikt om het aantal juveniele perioden te bepalen, en dit komt neer op het berekenen van de integraal D(365). Voor de berekeningen werd de regel van Simpson gebruikt. De andere temperatuursfuncties, die in vorige hoofdstukken werden besproken, namelijk vgl. V.7 ; V.9.; V.16. ; V.17. en V.26. kunnen ook gebruikt worden om de integraal $D(365) = \int_0^{365} R(T(t))dt$ uit te rekenen. Tabel V.32. compileert de resultaten van deze berekeningen. Hieruit blijkt dat de verschillende vergelijkingen vrij analoge schattingen geven, vooral voor vgl. V.9. (Bèlehràdek's functie) en vgl. V.7.* (machtsverband, met correctie voor de basale temperatuur) noteren we een goede overeenkomst.

Wel moet er rekening mee gehouden worden dat vgl. V.7., V.16. en V.26. geen correcties bevatten voor de basale temperatuur (T_o). Deze temperatuur kan berekend worden met vgl. V.2. en hiermee werden de volgende schattingen bekomen : T_o = 8.4°C voor *M. microphthalma* ; T_o = -1.4°C voor *M. disjuncta* ; T_o = 4.7°C voor *M. parva* ; T_o = 13.7°C voor *M. parelegantula* en T_o = 4.5°C voor *C. nudicapitata*. Proefondervindelijk werd vastgesteld dat *M. microphthalma* en *M. parelegantula* zich niet meer ontwikkelen en reproduceren bij 10°C, de laagste temperatuur waarbij groei werd waargenomen is 15°C. Voor *C. nudicapitata* werd zowel eiproductie als ontwikkeling genoteerd bij 3°C (zie Tabel T_{min}'s) en bijgevolg is de berekende T_o voor deze soort iets te hoog. De T_o van 3°C valt wel binnen het berekende 90% C.I. : 2.6-6.1. Volgens Gerlach & Schrage (1971) is *M. disjuncta* nog actief bij 0°C. Deze au-

teurs konden juvenielen van *M. disjuncta* opkweken tot het adulte stadium, bij temperaturen rond T = 0°C. Ik noteerde voor deze soort een gemiddelde ontwikkelingsduur van ± 53 dagen en een gemiddelde fecunditeit m_x = 180 (SE = 18.5) eieren per ♀ in leven bij 3°C, wat er duidelijk op wijst dat *M. disjuncta* bij lage temperaturen een hoge metabolische activiteit kan handhaven. *M. parva* ontwikkelde zich bij 8°C tot het volwassen stadium, terwijl bij 3°C geen groei werd bekomen. Daarom lijkt de berekende T_o van 4.7°C (90% C.I. : 3.7-5.6°C) een plausibele schatting, en kunnen we ze niet verwerpen op grond van onze observaties. De berekeningen na correctie voor T_o worden in Tabel V.32. aangegeven met een ★. Hierbij noteren we enkel voor vgl. V.26. relatief grote discrepanties : bv. we berekenden met deze functie zonder correctie voor T_o voor *M. microphthalma* 11.6 juveniele perioden. Na correctie reduceerden we dit aantal met 2.2 perioden, wat toch niet onbelangrijk is.

Bij de bovenstaande benadering werd een constante saliniteit van 20°/$_{oo}$ voor het Dievengat en 30°/$_{oo}$ voor de Spuikom gebruikt en werd er geen rekening gehouden met de seizoenale saliniteitsvariatie. Voor één soort, namelijk *M. micropthalma* kunnen we wel de invloed van de saliniteit in rekening brengen. De resultaten van deze correctie worden voor vier jaren 1977-1980, weergegeven in Tabel V.33. Bij deze berekeningen werden de werkelijke watertemperaturen en saliniteiten gebruikt in plaats van een gefitte functie. Hieruit blijkt dat t.o.v. de correcte waarde (D(t) met corr.sal.) de ongecorrigeerde waarde een afwijking geeft, variërend tussen 15% (1977) en 2% (1980) en dat de afwijking kleiner is naargelang de saliniteit gedurende de groeiperiode dichter bij de optimale saliniteit (± 20°/$_{oo}$) ligt. Uit deze gegevens kunnen we eveneens afleiden dat niet het jaarlijks temperatuurs- en saliniteitsgemiddelde als referentiedata moeten genomen worden, maar wel de gemiddelde waarden van de groeiperiode. Tenslotte moet ik opmerken dat het aantal generaties per jaar berekend met de werkelijke temperatuurs- en saliniteitswaarden hoger ligt dan de resultaten bekomen met de temperatuursfunctie. Dit was te verwachten omdat de temperatuurssinusoide de hogere temperaturen beduidend afzwakt (zie Heip, 1973).

8.c. INTERPRETATIE VAN TAYLOR'S (1981) BENADERING

Wanneer we de ontwikkelingssnelheden fitten door de normale probabiliteitscurve, bekomen we informatie over de optimale temperatuur, T_m, de maximale ontwikkelingssnelheid R_m en over de afname van de ontwikkelingssnelheid R t.o.v. T_m, wat wordt gemeten door T_σ, de spreidingsparameter. Taylor (1981) toonde aan dat er tussen R_m en de jaarlijkse ontwikkelingsaccumulatie D(t=365)

een rechtstreeks verband bestaat, m.a.w. als R_m bij een bepaalde combinatie van T_m en T_σ 2x groter wordt, dan zal het aantal juveniele perioden ook 2x groter worden. Het verband tussen T_m en D(t) en T_σ en D(t) is niet zo duidelijk. Taylor (1981) liet T_m en T_σ variëren binnen reële fysiologische limieten en zocht hierbij achter de meest gunstige combinatie van T_m en T_σ en dit bij verschillende klimatologische omstandigheden. Hij gebruikte voor deze analyse levenscyclusobservaties bij insecten.

Hier werd een analoge analyse uitgevoerd. De temperatuurscycli in de Spuikom en het Dievengat werden hier gebruikt. Voor iedere combinatie van T_m en T_σ werd de volgende integraal berekend :

$$D(t) = \int_{t_o}^{tx} R_m \, e^{\{-1/2\,[(11.5+8.5 \sin (t-120)-T_m)/T_\sigma]^2\}} dt$$

waarbij D(t) het aantal generaties is, t_o het beginpunt en tx het eindpunt van het beschouwde tijdsinterval. R_m werd gefixeerd op 10% dag^{-1}, m.a.w. de hypothetische nematode heeft een T_{min} van 10 dagen bij T_m. De resultaten worden weergegeven in Fig. V.53 voor de Spuikom en in Fig. V.54 voor het Dievengat. In het Dievengat werd de analyse opgesplitst voor de lente en de zomer (Figs V.55.1 & 55.2). Uit al deze figuren blijkt dat een soort met een T_m van meer dan 30°C een zeer hoge T_σ met hebben om een paar generaties per jaar te realiseren. In het Dievengat bv. moet een soort met een T_m = 34°C een T_σ = 10°C realiseren om vier juveniele periodes te ontwikkelen op één jaar. Een soort met een T_m=20°C realiseert met een lage T_σ van 5°C al 5 juveniele periodes per jaar. Binnen de grenzen T_m = 20°C tot en met T_m = 34°C en T_σ van 5 tot en met 12°C bestaat er wel geen echt optimum in het ontwikkelingsoppervlak. De combinatie hoogste T_σ en laagste T_m, geeft wel het hoogste punt op het ontwikkelingsoppervlak, zowel in de Spuikom als in het Dievengat en in het laatste biotoop zowel voor de lente als voor de zomer. De soort die het dichtst bij deze combinatie ligt is *M. disjuncta* met een T_m = 21°C en een T_σ = 10°C. De andere soorten hebben hogere T_m's. Voor de twee seizoenanalyses lieten we vervolgens T_m iets meer variëren, namelijk tussen 8 en 32°C voor de lente en tussen 16 en 34°C voor de zomer. T_σ werd hierbij uitgebreid tot 0°C. Toch vinden we weer geen echt optimum voor T_m en T_σ. Wel zien we dat in de zomer bij T_m = 18°C en in de lente bij T_m = 12°C, als we binnen één enkele T_σ blijven, de grootste D(t) wordt gerealiseerd. Omdat D(t) bij iedere T_m = 18°C en T_σ = x°C kleiner is dan D(t) bij 18°C en T_σ = x + 1°C, kunnen we geen enkele van de combinaties bij 18°C als een optimum beschouwen van het ontwikkelingsoppervlak. Hetzelfde geldt voor de lentetemperatuur T_m = 12°C.

Daarom werd, voor een tijdsinterval van één kalenderjaar, T_m verder verlaagd tot 4°C en T_σ tot 0°C. Een deel van deze combinaties, zoals o.a. T_{min} = 4°C en T_σ = 12°C, zijn wel weinig reëel. Dit betekent namelijk dat een organisme met deze levenscycluskarakteristieken zich nog ontwikkelt bij -32°C. De resultaten blijven echter onveranderd, zelfs na deze laatste uitbreiding (zie Fig. V.56). Uit deze figuur blijkt dat D(t) toeneemt naargelang T_σ stijgt.

Taylor (1981) trachtte aan deze analyse een evolutionaire betekenis te geven. Hij noemde namelijk een soort fitter dan een andere, naarmate ze dichter bij de gunstigste combinatie van T_m en T_σ voorkwam. Dit gaat echter niet op, omdat met dit model geen piek (echt optimum) in het ontwikkelingsoppervlak kan bekomen worden. De uitkomst van dit model is namelijk voorspelbaar. Zo zal een maximale waarde van D(t) bekomen worden als T_σ kan toenemen tot ∞. De ontwikkelingsaccumulatie gedurende één kalenderjaar zal dan gelijk zijn aan 365 x R_m, wat voor onze hypothetische nematode 36.5 generaties per jaar geeft, ongeacht de positie van T_m. Dit stelt duidelijk dat Taylor's model te eenvoudig is en dat er meer biologische parameters naast de temperatuursafhankelijke ontwikkelingskarakteristieken nodig zijn om evolutionaire voorspellingen te maken. Een dergelijke mathematische analyse valt buiten het opzet van deze thesis.

8.d. VERBAND TUSSEN ONTWIKKELINGSSNELHEID EN GEWICHT

In de eerste artikels met kweekgegevens meldden Chitwood & Murphy (1964), Hopper & Meyers (1966b), Tietjen (1967) en von Thun (1968) generatietijden van ongeveer één maand voor verscheidene monhysteriden en chromadoriden. Momenteel is het experimenteel aangetoond dat sommige van deze soorten, zoals o.a. *Monhystera disjuncta* (Chitwood & Murphy, 1964 ; von Thun, 1968) ; *Monhystrella parelegantula* (Hopper & Meyers, 1966b) en *Diplolaimella ocellata* (von Thun, 1968) suboptimaal werden gekweekt, wat resulteerde in te lange generatietijden (bv. Chitwood & Murphy, 1964, vonden voor *M. disjuncta* een T_{min} = 30 d bij 22°C, terwijl Gerlach & Schrage, 1971 voor dezelfde soort een T_{min} = 12 d bij 17-22°C publiceerden).

Verder is nu bekend dat de ontwikkelingstijd van vrijlevende mariene nematoden kan variëren van enkele dagen voor de rhabditiden (voor *R. marina* T_{min} = 2.5 d bij 21°C en 15°/$_{oo}$ S ; Hopper *et al.*, 1973) en monhysteriden (voor *M. parelegantula* en *M. microphthalma* werd een T_{min} ≈ één week genoteerd bij hoge temperaturen ; deze studie) enerzijds tot meerdere maanden voor de grote on-

cholaimiden (Heip *et al.*, 1978 meldden een T_{min} = 114 d voor *O. oxyuris* bij 20°C en 18-23°/$_{oo}$ S). Bij lage temperaturen (7°C) kan bij sommige soorten, o.a. *Desmodora scaldensis* (Gerlach & Schrage, 1972) de ontwikkelingsduur tot het adulte stadium zelfs uitlopen tot ongeveer T_{min} = 600 d. Ferris & Ferris (1979) stellen dan ook dat kleine soorten zich sneller ontwikkelen en een kortere levenscyclus hebben dan grotere soorten. Een dergelijk verband tussen het gewicht en de ontwikkelingsduur werd reeds aangetoond bij insecten (Fenchel, 1974), crustaceeën (Steele & Steele, 1975) en calanoïde copepoden (MacLaren, 1966). Voor nematoden en harpacticoide copepoden stelden Heip *et al.* (1982a) een omgekeerd verband vast tussen de P/B-ratio's en het gewicht. Deze auteurs aanvaardden voor de meiobenthossoorten een levenscyclus turnover (P/B) gelijk aan 3 (Waters, 1969 en Gerlach, 1971). Gerlach (1971) berekende inderdaad, wanneer hij een stationaire populatie met een hypothetische mortaliteit van 10% per dag aannam, een levenscyclus turnover van 3 voor *Chromadorita tenuis* en 2.2 voor *Monhystera disjuncta*. Heip *et al.*'s (1982a) figuur beschrijft dus eigenlijk het verband tussen het aantal jaarlijkse generaties en het gewicht. Bijgevolg kunnen we, zoals Ferris & Ferris (1979) deden, verwachten dat kleine soorten, met een groot aantal generaties per jaar, snel ontwikkelen, terwijl voor grote soorten het omgekeerde geldt.

Deze vereenvoudiging is echter niet volledig correct. Het aantal generaties dat een soort realiseert wordt natuurlijk ook bepaald door haar omgevingstolerantie, namelijk door de waarde van haar optimale temperatuur (T_m), haar biologische nul (T_o) en haar bovenste thermische limiet (T^+, Wieser, 1975). T_o, T_m en T^+ bepalen namelijk de duur en de snelheid waarmee een soort zich kan ontwikkelen gedurende één jaar, en bijgevolg het aantal generaties. Om na te gaan of deze bedenkingen bevestigd worden door de experimentele gegevens, werd de volgende analyse uitgevoerd, waarbij gebruik werd gemaakt van alle gepubliceerde generatietijden (Tabel V.16.), aangevuld met de data bekomen in deze studie. De generatietijden werden gecorrigeerd naar 20°C met Krogh's normale curve (Edmondson & Winberg, 1971), wanneer 1 of 2 experimentele temperaturen (ET's) werden bestudeerd, en met de coëfficiënten van de allometrische functie, wanneer een complete temperatuursset werd bestudeerd. De gewichten op het moment dat het graviede stadium wordt bereikt, werden berekend met Andrássy's formule (1956) met een combinatie van de kleinste adulte lengte en breedte. Deze berekende gewichten werden vervolgens omgerekend naar drooggewichten met een conversiefactor van 15% (Schiemer, 1982a). De morfometrische data werden meestal vermeld in de experimentele publicaties. De andere data werden bekomen van : De Coninck & Schuurmans Stekhoven (1933) voor *O. oxyuris*, *M. parva* en *P. caecus* ; Schuurmans Stekhoven (1935) voor *M. fili-*

caudata ; Chitwood (1951) voor de Amerikaanse stam van *Diplolaimella ocellata*; Gerlach (1951) voor *Prochromadora orleji* ; Timm (1952) voor de breedte van *Monhystera denticulata* ; Hopper & Meyers (1967) voor *Chromadorina germanica* en de breedte van *Chromadora macrolaimoides* ; Lorenzen (1969) voor *Haliplectus dorsalis* ; Boucher (1976) voor *Neochromadora poecilosomoides* ; Platt & Warwick (1983) voor *Enoplus paralittoralis* ; Herman *et al.*(1984b) voor *Monhystera disjuncta* en van groeicurven (deze studie) voor *Monhystera microphthalma, Monhystrella parelegantula, Chromadora nudicapitata* en *Rhabditis marina*. De codenummers van de soorten tot n° 29 worden gegeven in Tabellen V.16. en V.34. ;. 30 = *Chromadorina germanica* ; 31, 32, 33 en 34 zijn achtereenvolgens *Monhystera* sp., *Atrochromadora denticulata, Monhystera parva* en *Monhystera multisetosa* (Garcia, 1982). De data van deze studie, die worden gebruikt in de analyse, worden samengevat in Tabel V.34 (zie p. 125).

Het verband tussen T_{min} bij 20°C en de biomassa (drooggewicht) wordt gegeven in Fig. V.57. Er bestaat een lichte, maar significante correlatie ($r = 0.34$; $0.05 > P > 0.01$; $n = 40$) tussen T_{min} en het lichaamsgewicht. Dit is logisch, omdat het eenvoudigweg meer tijd vraagt om een groter lichaam te ontwikkelen. Er bestaat evenwel aanzienlijke variabiliteit rond de berekende regressielijn (geometrisch gemiddelde regressie = model II, zie Sokal & Rohlf, 1981 ; p. 552, box 14.12) : $\log_e T_{min}$ (d) = 0.430 + 0.651 $\log_e$ dwt (10^{-3} µg) (95% C.I. slope : 0.450-0.853). Deze variabiliteit wordt gedeeltelijk geïnduceerd door suboptimale kweekomstandigheden, waardoor de ontwikkelingssnelheid werd onderschat (soorten 1, 2, 3, 9 en 33) ; door verschillen in temperatuursacceleratie en T_o, tussen de soorten van verschillende klimaatzones (18, 19 en 20 versus de andere soorten) en door het patroon van de temperatuursresponscurve van uitgesproken opportunistische soorten (soorten 23, 10, 17 en 27). *Monhystrella parelegantula* bv. (soort 23) heeft een uitgesproken hoge basale temperatuur ($T_o \approx 14$°C), hierdoor bedraagt de effectieve temperatuur bij 20°C voor deze soort slechts 6°C. Een temperatuursverhoging van 6°C is duidelijk niet voldoende om een $T_{min} = 5.5$ d te realiseren zoals voorspeld wordt door de vergelijking, dit niettegenstaande de soort een zeer hoge b coëfficiënt heeft (b = -3.11, zie verder). De warmwatersoorten (bijna "tropische soorten" zoals ze werden genoemd door Vernberg & Coull, 1981) die werden gekweekt door Hopper *et al.* (1973) hebben ook zeer hoge basale temperaturen : $T_o = 15.2$°C voor *Diplolaimella ocellata* ; $T_o = 12.0$°C (?) voor *Enoplus paralittoralis* (in tegenstelling met deze berekening observeerden Hopper *et al.* (1973) een $T_o = 18$°C) en $T_o = 12.7$°C voor *Haliplectus dorsalis*. De effectieve temperatuur van deze soorten is daarom te klein, zodanig dat de soorten boven de lijn liggen, dit ondanks de hoge b waarden ($-b > 2$, Warwick, 1981a). *E. paralittoralis* ligt on-

Tabel V.34. : Embryonale ontwikkelingsduur (E_{min}) en minimale generatietijd (T_{min}) van vrijlevende brakwaternematoden in laboratoriumomstandigheden opgenomen in Fig. V.57.

Soort	Code-nummer	Sal. (°/$_{oo}$)	T(°C)	E_{min} (dagen)	T_{min} (dagen)	Auteurs
M. parelegantula	(23)	30	20	3.8(SD=0.75;N_e=181)	18.1(SD=2.87;N=275)	deze studie
M. parva	(37)	20	20	2.7(SD=0.76;N_e=163)	11.5(SD=1.41;N= 75)	deze studie
M. parva	(35)	30	22	3.7(SD=1.09;N_e= 53)	8.8(SD=1.64;N=229)	deze studie
C. nudicapitata	(38)$^+$	30	22	3.3(SD=1.17;N_e=313)	9.7(SD=0.96;N=148)	deze studie
C. nudicapitata	(39)	20	20	-	14.0(SD=1.40;N=108)	Van brussel, niet gepubl.
N. poecilosomoides	(36)$^+$	30	20	5.3(SD=1.57;N_e=204)	21.7(SD=4.10;N=115)	deze studie
P. caecus	(40)	20	20	-	51.1(SD=4.8 ;N= 66)	Van Brussel, niet gepubl.

SD = standaarddeviatie ; N = aantal vrouwtjes ; N_e =aantal bestudeerde eieren.

+ : medium = bacto-agar (DIFCO) aangerijkt met fosfor gemodifieerd medium van Walne (5 delen) en ES medium van Provasoli (1 deel) en 0.5-1% $Na_2SiO_3.9H_2O$ (15 g.l^{-1} stockoplossing).

der de curve en dit lijkt contradictorisch met de voorgaande argumentatie, vooral omdat Hopper *et al.*, 1973 een T_o = 18°C geven. Ik denk dat de volgende verklaring kan gegeven worden voor de positie van de laatst genoemde soort : voor de soorten *D. ocellata* (von Thun, 1968 en Hopper *et al.*, 1973) en *R. marina*, werden zowel warm- als koudwaterpopulaties gekweekt ; in beide gevallen ontwikkelde de warmwaterstam zich sneller dan de koudwaterstam. Daarom lijkt het mij logisch dat bij vergelijkbare effectieve temperaturen warmwatersoorten zich sneller ontwikkelen dan koudwatersoorten. Dit argument kan gebruikt worden om de positie van *E. paralittoralis* te verklaren. Dit vraagt vanzelfsprekend om experimentele bevestiging.

Rhabditis marina ligt ook onder de curve en dit valt volledig binnen de verwachtingen omdat het algemeen gekend is dat rhabditiden zich uitzonderlijk snel ontwikkelen (Schiemer, 1982b; Grootaert, 1976 en Tomlinson & Rothstein, 1962). Bovendien bezitten deze soorten de capaciteit om hoge ontwikkelingssnelheden aan te houden binnen een groot temperatuursinterval (Grootaert, 1976 en Hopper *et al.*, 1973). *R. marina* wordt beschreven als een typische terrestrische saprofage soort, die de capaciteit bezit om te overleven bij uitzonderlijk hoge saliniteiten (Tietjen *et al.*, 1970). Inglis & Coles, 1961 beschouwen de aanwezigheid van deze soort in plasjes langs de kust als louter accidenteel. Sudhaus(1974a) echter beschouwt de soort als een typische strandsoort die voornamelijk voorkomt op aangespoelde zeewieren en deze biotopen worden door dezelfde auteur getypeerd als ephemere saprogene substraten. *R. marina*'s distributie is daarom enkel beperkt tot deze specifieke substraten in de kustzone en bijgevolg kan de soort moeilijk als een echte mariene of brakwatersoort bestempeld worden. We kunnen bijgevolg de soort elimineren uit onze berekeningen (zie ook Zaika & Makarova, 1979).

Na eliminatie van de volgende soorten (1, 2, 3, 9, 10, 17, 18, 19, 20, 23, 27 en 33) bekomen we een correlatiecoëfficiënt $r = 0.68$ ($P < 0.01$; $n = 28$) en dit toont duidelijk dat T_{min} positief gecorreleerd is met de biomassa.

Een identieke analyse werd uitgevoerd voor de embryonale ontwikkeling bij 20°C (Fig. V.58). Hierbij werd dezelfde conversiefactor drooggewicht= 0.15x versgewicht, gebruikt. Het gewicht van de cilindervormige eieren werd bepaald met Andrássy's (1956) formule ; dat van bolvormige eieren werd bekomen door het volume van een bol te vermenigvuldigen met 1.08 (= densiteit voorgesteld door Andrássy, 1956). De meeste morfometrische data zijn aanwezig in de experimentele publicaties. De andere zijn van Ditlevsen (1911) voor *O. oxyuris* ; Meyl (1954b) voor *Theristus pertenuis* ; de Man (1889), Rachor (1969) en Belugorova (1977) voor *Oncholaimus brachycercus* ; Luc & De Coninck (1959) voor *Desmodora*

scaldensis ; Smol (mond.med.) voor *Halichoanolaimus robustus* ; Vincx (mond. med.) voor *Anticoma pellucida* (C) en deze studie voor *Monhystrella parelegantula, Monhystera disjuncta, M. microphthalma, Monhystera parva, Neochromadora poecilosomoides* en *Chromadroa nudicapitata*. Dit resulteerde in een $r = 0.52$ ($P < 0.01$; $n = 28$) na eliminatie van *R. marina*. Een analoge correlatie tussen de eigrootte en de embryonale ontwikkelingsduur werd gevonden bij een groot aantal groepen zoals amphipoden (Steele & Steele, 1973), copepoden (MacLaren, 1966), decapoden (Wear, 1974), crustaceeën in het algemeen (Steele & Steele, 1975), tunicaten (Berrill, 1935 in Steele, 1977) en kikkers (MacLaren & Cooley, 1972). Voor andere groepen zoals de Prosobranchia, holometabole insecten en de Thysanura werd geen correlatie waargenomen. Steele (1977) schreef dit toe aan het feit dat voor deze groepen onverwante soorten met elkaar werden vergeleken en doordat er diapause voorkomt in hun ontwikkeling. De correlaties tussen E_{min} en gewicht enerzijds en T_{min} en gewicht anderzijds zijn niet significant verschillend ($t_s = 0.995$; ns) van elkaar. Bijgevolg kan de vooropgestelde ontwikkelingsinhibitie gedurende de postembryonale fase, te wijten aan suboptimale kweekomstandigheden, momenteel niet aangetoond worden. Niettemin, kunnen we éénduidig stellen dat een gedeelte van de variabiliteit van T_{min} en E_{min} te wijten is aan grootteverschillen.

8.e. ONTWIKKELINGSSNELHEID VAN ♂♂ EN ♀♀

Met de resultaten bekomen in deze studie kunnen we niet altijd éénduidig stellen, zelfs niet binnen één soort, welke sex zich het snelst ontwikkelt. Een aantal significante verschillen tussen de sexen worden namelijk veroorzaakt door significante interactie met de replicata, m.a.w. door een niet homogene ontwikkelingsrespons in de verschillende replicaten. De hier gemaakte veralgemeningen zijn daarom niet altijd statistisch beduidend. Bij *M. parva* (Spuikom-populatie), *Chromadora nudicapitata* en *Neochromadora poecilosomoides* ontwikkelen de ♂♂ sneller dan de ♀♀. De ♂♂ van *Monhystera disjuncta* ontwikkelen, behalve bij 20°C, sneller dan de ♀♀. Tegengestelde resultaten vinden we bij de Dievengat-populatie van *Monhystera parva* (20°/$_{oo}$ S), waar de ontwikkelingssnelheid van de ♀♀ het grootst is. De ♀♀ van *M. microphthalma* ontwikkelen bij 20°/$_{oo}$ S bij 3 van de 4 temperaturen sneller dan de ♂♂. Bij de twee andere saliniteiten bestaat er geen éénduidige respons. Onze resultaten kunnen niet vergeleken worden met kweekresultaten van andere vrijlevende mariene nematoden, omdat analoge data niet bestaan. Wel bestaan er aanwijzingen dat de ♂♂ van *Pontonema vulgare* (Malakhov, 1974a) sneller ontwikkelen dan de ♀♀ in natuurlijke omstandigheden. Voor het azijnaaltje, *Turbatrix aceti*,

vinden we bij Pai (1928) dat de ♀♀ zich het snelst ontwikkelen. Chuang (1962), die werkte met *Rhabditis teres*, bekwam hetzelfde resultaat. Bij *Panagrellus redivivus* (Hansen & Cryan, 1966) en *Rhabditis terricola* (Sohlenius, 1968) bereiken de ♂♂ eerst het volwassen stadium, terwijl bij *Diplogaster nudicapitatus* (Sohlenius, 1968) beide sexen zich ongeveer even snel ontwikkelen. Bij harpacticoide copepoden ontwikkelen ♂♂ over het algemeen sneller dan de ♀♀ (Barnett, 1970 ; Haq, 1972; Zurlini *et al.*, 1978 en Bergmans, 1981). Ook voor deze groep bestaan er uitzonderingen (Rao, 1967). Volgens Bergmans (1981) kan de kortere en minder synchrone ontwikkeling van de mannetjes 1) een evolutionaire respons zijn ten gevolge van paringscompetitie, 2) ontstaan zijn om 'outbreeding' te stimuleren en 3) om tijdige bevruchtingen te verzekeren. Onze ontwikkelingsdata tonen echter geen kleinere synchronie voor de ♂♂. Bijgevolg is voornamelijk argument 2 minder toepasbaar voor onze gegevens.

8.f. VERBAND TUSSEN DE ONTWIKKELING EN DE TEMPERATUUR

Meerdere auteurs (Chitwood & Murphy, 1964 ; Hopper & Meyers, 1966b; Tietjen, 1967 ; von Thun, 1968 ; Gerlach & Schrage, 1972 ; Tietjen & Lee, 1973 ; Vranken *et al.*, 1981) beperken hun levenscyclusobservaties tot één enkele temperatuur (ET). In deze gevallen is het onmogelijk - en zelfs wanneer er bij drie ET's ontwikkelingsexperimenten werden uitgevoerd (Tietjen & Lee, 1972) blijft het zeer moeilijk - om voorspellingen te maken tussen de ET en T_{min} of E_{min}. Uit de meer uitgebreide experimentele sets (zie Tabel V.16.) kunnen we gemakkelijk afleiden dat de temperatuur een zeer diepgaande invloed heeft op het ontwikkelingsproces. Uit onze data blijkt namelijk dat bij hoge temperaturen T_{min} ongeveer een week duurt (T_{min} = 10 d voor *C. nudicapitata* bij 22°C en 30°/$_{oo}$ S), terwijl bij lage temperaturen T_{min} kan uitlopen tot meer dan 100 dagen (T_{min} = 150 d voor *C. nudicapitata* bij 3°C en 30°/$_{oo}$ S). Een andere soort (*R. marina*) houdt binnen een groot temperatuursinterval (12 tot 35°C) zeer korte T_{min}'s aan, variërend tussen 8 en 1.5 dagen. De grote predator/omnivoor *O. oxyuris*' kortste T_{min} duurt 100 dagen (Heip *et al.*,1978) en bij 5°C voorspelden deze auteurs een $T_{min} \approx 570$ d. Uit onze data (*C. nudicapitata* en *M. disjuncta*) en uit de literatuur (*M. denticulata, M. disjuncta, O. oxyuris*), blijkt dat de ontwikkelingssnelheid aanzienlijk vertraagt bij lage temperaturen en het kan gemakkelijk meer dan 100 dagen duren voordat de wormen reproductief worden bij deze temperaturen. *M. disjuncta* bezit zelfs de capaciteit om te ontwikkelen bij temperaturen lager dan 0°C (Gerlach & Schrage, 1971), namelijk -1°C, en om een grote reproductiviteit te realiseren bij 3°C (deze studie). Uitzonderlijk lange generatietijden werden gemeld door

Gerlach & Schrage (1972) voor *Desmodora scaldensis* en *Oncholaimus brachycercus*. De eerste soort heeft bij 7°C meer dan 566 dagen nodig om tot sexuele maturiteit te komen en voor de laatste soort werd een ontwikkelingstijd van ongeveer 300 d waargenomen. Nog een andere soort, namelijk *Halichoanolaimus robustus* (Gerlach & Schrage, 1972), kan haar ontwikkeling niet voltooien binnen een periode van 20 maanden. De resultaten van Gerlach & Schrage (1972) kunnen echter artefacten zijn, omdat er gedurende de experimenten geen voeding werd waargenomen. De auteurs wisten ook niet of het aangeboden dieet, bestaande uit fungi, bacteriën, diatomeeën en ciliaten, voldeed aan de nutritieve vereisten van de soorten, en dit zowel kwantitatief als kwalitatief. Dit vermoeden wordt nog versterkt door het door mij geconstateerde voedingsgedrag bij *Oncholaimus oxyuris* (zie hoofdstuk Materiaal en Methoden).

In het algemeen kunnen we stellen dat, de embryonale en postembryonale ontwikkeling minder lang duurt naarmate de temperatuur stijgt en dit tot een bepaalde temperatuur, T_m. Boven deze temperatuur, T_m = 30-33°C, voor de warmwatersoorten gekweekt doot Hopper *et al.*, 1973 (zie Tabel V.29.) en T_m = 20-27°C, voor soorten uit streken met meer gematigde temperaturen (Tabel V.29., deze studie), vertraagt de ontwikkelingssnelheid. T_m, is dus groter voor warmwaterdan voor koudwatersoorten. In verband met de temperatuurstolerantie kwam Sudhaus (1980) tot dezelfde resultaten. Hij stelde namelijk vast dat tropische *Rhabditis*-soorten (of subsoorten) hogere temperaturen tolereren dan soorten uit gematigde klimaten. Voor *Monhystrella parelegantula*, een soort die voorkomt in warmwaterbronnen (De Coninck, 1943) ligt T_m zelfs boven 35°C. De meeste soorten uit warmwaterbronnen zijn cosmopolieten, die frequent voorkomen in minder extreme condities (Meyl, 1953a, b, 1954b). Dit geldt ook voor *M. parelegantula*.

Verlenging van T_{min} bij hogere temperaturen vinden we voor andere nematoden o.a. bij Yeates (1970) voor de duinzandnematoden *Mesorhabditis littoralis* *Acrobeloides syrtisus*, bij Grootaert & Maertens (1976) voor de predator *Mononchus aquaticus* ; bij Maertens (1975) voor de predator *Prionchulus punctatus*. Voor andere meercelligen vinden we een zelfde respons bij Landry (1975b)voor de embryonale ontwikkeling van de mariene copepode *Acartia clausi* ; bij Cognard (1973) voor de embryonale ontwikkeling van de copepode *Eudiaptonus gracilis* ; bij Munro (1974) voor de nauplii van de copepode *Cyclops vicinus*, bij Sarvala (1979a) voor de ontwikkeling van de copepode *Moraria brevipes* en bij Feller (1980) voor de interstitiële harpacticoide copepode *Huntemannia jadensis*. Volgens Vernberg & Coull (1981) is dit de typische ontwikkelingsrespons van de meeste meiobenthische taxa. Dit houdt ook in dat de ontwikkeling meer afhankelijk is van de temperatuur bij lage temperaturen, dan bij temperaturen

rond T_m. Dit wordt geïllustreerd in Tabel V.35., waarin Q_{10}-waarden werden berekend voor verschillende temperatuursintervallen. Bv. *M. disjuncta* (Gerlach & Schrage, 1971) heeft een Q_{10} = 7 in het interval 0-10.5°C en een Q_{10} = 1.5 in het temperatuursinterval (10.5-19.5°C). Deze hogere temperatuursafhankelijkheid bij lagere temperaturen geldt voor de meeste soorten. Enkel *Theristus pertenuis* (Q_{10} = 2.39 ; Gerlach & Schrage, 1971), *Rhabditis marina* (Q_{10} = 2.08 ; Hopper *et al.*, 1973), *Rhabditis marina* (Q_{10} = 1.71, Bergholz & Brenning, 1978) en *Prochromadora orleji* (Q_{10} = 1.57, Bergholz & Brenning, 1978) ontwikkelen zich met een min of meer constante acceleratie. Voor *Monhystera* sp. (Garcia, 1982) werd een hogere Q_{10} gevonden bij de hogere temperaturen. Wieser (1973) geeft voor de hogere Q_{10}-waarden bij lage temperaturen de volgende verklaring : "ectotherme organismen moeten bekwaam zijn om enerzijds hun metabolisme te accelereren na een periode van inactiviteit, meestal door winterkoude, en anderzijds in staat zijn om deze metabolische versnelling onmiddellijk ongedaan te maken en te doen afnemen in periodes van hernieuwde temperatuursafname.

Uit de data van onze ontwikkelingsproeven bleek dat, een paar temperatuursovergangen uitgezonderd, zowel E_{min} als T_{min} bij iedere hogere ET, significant kleiner worden. De volgende uitzonderingen werden hierop genoteerd : er werd geen verkleining vastgesteld voor de embryonale ontwikkeling van *M. parva* (30°/$_{oo}$ S) bij overgang van 17 naar 22°C ; voor *M. disjuncta* is E_{min} bij 17°C iets groter (statistisch niet significant) dan E_{min} bij 15°C, voor de ♀♀ van *M. disjuncta* verkleint T_{min} niet significant bij overgang van 8 naar 12°C en voor de ♂♂ geldt hetzelfde bij overgang van 8 naar 12°C, 15 naar 17°C en 17 naar 20°C. Toch kunnen we stellen dat voor de meeste soorten bij temperaturen lager dan T_m geen experimentele intervallen bestaan met temperatuursonafhankelijkheid, zoals bij de copepode *Diaptomus pallidus* (Geiling & Campbell, 1972). De conclusies van Geiling & Campbell (1972) werden later weerlegd door Kamps (1978). Bijgevolg kan het ontwikkelingsproces (T_{min} versus T(°C)) voor $T < T_m$, beschreven worden door een monotoon dalende functie. Twee modellen die hiervoor gebruikt worden, namelijk de Arrhenius en de Van 't Hoff plots (Fig. V.59, 60, 61 & 62) vertonen een duidelijke knik bij de hogere temperaturen, wat erop wijst dat deze functies niet geschikt zijn. Deze discontinuiteit is volkomen logisch, omdat het groeiproces een aaneenschakeling is van enzymgekatalyseerde reactiecycli (zie Lee & Atkinson, 1976 voor nematoden). Bij de hogere temperaturen neemt de probabiliteit dat deze enzymen blijvend beschadigd worden toe. Gedenatureerde enzymen verliezen hun katalytische eigenschappen en het resulteert in een vertraging van het groeiproces (zie ook Addink & Zandee, 1978). Garcia (1982) stelt nochtans dat de ont-

wikkeling van nematoden zowel door de Van 't Hoff als de Arrhenius-functie kan beschreven worden. Uit Fig. V.63 blijkt dat 3 van de 4 soorten die door haar werden gekweekt, dit model nochtans niet volgen.

Uit onze analyses bleek dat het machtsverband $T_{min} = aT^b$, het meest geschikt is om het temperatuursafhankelijke ontwikkelingsproces te beschrijven. Deze functie werd door Heip *et al.* (1978) gebruikt voor *O. oxyuris*, door Warwick (1981a) voor *D. bruciei* en door Heip *et al.* (1982b) om een idee te krijgen van de temperatuursafhankelijkheid van mariene nematoden. De laatste auteurs vonden een gemiddelde b = -1.8, wat beduidend hoger is dan de b-waarden van harpacticoide copepoden (b = -1.29), respectievelijk calanoide copepoden (b = -1.04) (Heip & Smol, 1976a). Ik vond, voor de door mij gekweekte soorten, een gemiddelde b = -1.77 voor de eiontwikkeling, een b = -1.83 voor de ♀♀, een b = -1.65 voor de ♂♂, en een gepoolde b (globale regressie door alle data) voor de monhysteriden van -1.32 (beide sexen). De discrepantie tussen de ♀♀ en ♂♂ enerzijds en de gepoolde waarde is te wijten aan de hoge b van de parthenogenetische *M. parelegantula*. Voor de soorten, bestudeerd door Garcia (1982) en Bergholz & Brenning (1978) bekomen we in vergelijking met onze en met de literatuurdata (gecompileerd door Warwick, 1982a en Heip *et al.*, in druk) relatief lage b-waarden, namelijk b = -0.66 (SE = 0.10) voor *R. marina* en b = -0.58 (SE = 0.06) voor *P. orleji* ; b = -1.00 (SE = 0.06) voor *M. multisetosa* ; b = -0.62 (SE = 0.14) voor *A. denticulata* en b = -1.37 (SE = 0.24) voor *Monhystera* sp. De b van *M. parva* (populatie Lagune du Brusc) is beduidend kleiner dan de b van de Spuikom-populatie (F_s = 3.9 ; 0.1 < P < 0.05 ; df = 1,12), maar niet voldoende om significant te zijn. Het verschil tussen de b's van de *R. marina*-populaties uit de Barther Bodden (Bergholz & Brenning, 1978) en uit mangrove-wouden in Florida (Hopper *et al.*, 1973) is hoog significant (F_s = 22.7** ; df = 1,6). Dit is o.a. te wijten aan suboptimale kweekomstandigheden.

Uit dit werk blijkt duidelijk dat er verschillen bestaan tussen de b's van congenerische soorten (zie Fig. V.48). Kort samengevat, voor *M. parelegantula* vinden we een hoge b, *M. disjuncta* heeft een kleine temperatuursafhankelijkheid en *M. microphthalma* en *M. parva* hebben intermediaire b's. In Fig. V.64 worden de b-waarden van alle gekweekte soorten gecompileerd. De data van Garcia (1982) en Bergholz & Brenning werden niet opgenomen in de analyse. De b-waarden van de soorten zijn zeer heterogeen (F = 7.27 ; df = 18,48 ; P < 0.001), bijgevolg is het gebruik van een modale (gepoolde) b, zoals Zaika & Makarova (1979) voorstellen, weinig verdedigbaar. Zaika & Makarova (1979) geven voor nematoden de volgende vergelijking $T_{min} = 287\ T^{-0.96}$, b is dus -0.96, wat beduidend kleiner is dan de door ons berekende b = -1.31 (gepool-

de b). De fouten rond de b's in Fig. V.64 zijn 95% "vergelijkingsintervallen" (Gabriel's T-methode ; Sokal & Rohlf, 1981), b's waarvan de intervallen niet overlappen zijn significant verschillend van elkaar. De vergelijking moet echter met de nodige voorzichtigheid beschouwd worden, omdat de grootte van de b's sterk afhankelijk is van de grootte van T_o (zie verder) en omdat de vergelijkingslimieten rond de b's moeilijk interpreteerbaar zijn, omdat in de literatuur enkel de grote gemiddelden gegeven worden. Bv. *M. disjuncta*, die door Schütz (1966) als een mariene euryhaliene soort wordt beschouwd, heeft een lagere b dan de andere soorten en dit zijn voornamelijk estuariene of brakwatervormen (zie Tabel V.36., gemodifieerd uit Heip *et al.*, in druk). Aan het andere uiteinde vinden we de tropische soorten : *H. dorsalis*, *Onchocolaimus* sp., *D. ocellata*, *Diplolaimelloides* sp. en *R. marina* (Hopper *et al.*, 1973). De b-waarden van deze soorten zijn groter (Mann-Witney-U_s = 57 ; $0.01 > P > 0.005$) dan de b's van soorten uit meer gematigde klimaatszones. Dit is logisch omdat de verschillen tussen de jaarlijkse temperatuursextremen in deze streken (mangroven-wouden in Florida) veel kleiner zijn dan in de gematigde regio's. Voor copepoden kwam Landry(1975a) tot de vaststelling dat koudwatersoorten trager ontwikkelen bij hogere temperaturen dan warmwatersoorten en dat deze laatste een grotere T_{min} hebben bij lagere temperaturen dan de koudwatervormen. Dit komt overeen met een type III kloksgewijze rotatie (Prosser, 1958) wat betekent dat de warmwatersoorten, tenminste bij de copepoden, een grotere temperatuursacceleratie bezitten. Dit blijkt, gezien de hoge b's van de tropische soorten, ook te gelden voor de mariene nematoden.

R. marina heeft de kleinste b van de warmwatersoorten. Deze soort heeft bij lage temperaturen een kleine T_{min} (nl. 8 d bij 12°C ; Hopper *et al.*, 1973), bijgevolg is de acceleratie van deze soort beperkt, wat zich vertaalt in een intermediaire b. De monhysteriden, *Monhystrella parelegantula* niet inbegrepen, hebben intermediaire b-waarden, variërend tussen b = -2.01 voor *M. microphthalma* bij 30°/$_{oo}$ S en b = -1.67 voor dezelfde soort bij 11°/$_{oo}$ S. Bij *M. microphthalma* zijn de b's bij de drie bestudeerde saliniteiten niet verschillend van elkaar en dit geldt voor zowel ♀♀ als ♂♂. De lengte van E_{min} en T_{min} daarentegen verschil hoog significant naargelang de saliniteit (zie verder). *Monhystrella parelegantula* heeft een hoge b-waarde, zodanig zelfs dat de temperatuursinvloed op de generatietijd ongeveer even groot is als bij de warmwatersoorten. *M. parelegantula* is een typische brakke soort (Tabel V.36.), die zeer grote saliniteitsschommelingen tolereert (Meyl,1954a, 1955), en die zowel voorkomt in warmwaterbronnen (De Coninck, 1943) en meer zuidelijke zeeën met hoge temperaturen (o.a. de Arabische Zee en de Rode Zee ; Timm (1963) en Gerlach (1964)) als in meer gematigde streken. Hierdoor ligt het in de

lijn der verwachtingen dat *M. parelegantula* is aangepast aan hoge temperaturen (Kinne, 1963) en dat de b-waarde van de soort overeenkomt met die van de warmwatersoorten. De soort heeft een extreem hoge T_o (14°C) en dit impliceert dat de soort in gematigde streken een hoge temperatuursacceleratie moet hebben om voldoende juveniele perioden te realiseren en haar voortbestaan te verzekeren.

De overige soorten namelijk de chromadoriden hebben kleinere b's dan de monhysteriden en de warmwaterstoorten.

Als besluit mogen we stellen dat er een verband bestaat tussen de temperatuursafhankelijkheid en de geografische distributie, waarbij de warmwatersoorten de grootste b's hebben. Bij de gematigde soorten hebben de monhysteriden grotere b's dan de chromadoriden. De verschillen zijn wel niet significant. De euryhaliene soort *M. disjuncta* heeft een lage b. Deze soort is fysiologisch in staat om zich te ontwikkelen in een groot temperatuursinterval en bijgevolg is het niet nodig om een hoge b te ontwikkelen.

Het vergelijken van b's van verschillende soorten, moet echter met de nodige voorzichtigheid gebeuren. De functie $T_{min} = aT^b$ is namelijk een vereenvoudiging van Bèlehràdek's temperatuursfunctie : $T_{min} = \underline{a}\ (T-T_o)^{\underline{b}}$. Als deze laatste functie het basismodel is, dan is het voorspelbaar dat T_o (basale temperatuur) en b (uit de allometrische functie) sterk gecorreleerd zijn, m.a.w. soorten met een hoge T_o zullen ook een hoge absolute b hebben en omgekeerd. Het verband tussen T_o (berekend uit vgl. 2) en b (allometrische functie) wordt weergegeven in Fig. V.65. Daarom kan men de absolute waarde van de b's (allometrische functie) zonder kennis van T_o moeilijk met elkaar vergelijken. In Tabel V.37. worden de coëfficiënten van $\underline{a}$ en $\underline{b}$ gegeven na regressie van T_{min} tegen de effectieve temperatuur. T_o is hierbij experimenteel bepaald. De definitie van T_o is evenwel niet duidelijk : ofwel is het de temperatuur waarbij de wormen volledig inactief worden (Jones, 1975), ofwel is het de temperatuur waarbij geen eieren meer opgestapeld worden in de uterus.

Onze observaties leverden de volgende ruwe schattingen van T_o op.

Tabel V.37. : Regressiecoëfficiënten van de allometrische functie $T_{min} = aT_{eff}^{b}$, waarbij de T_{min} de ontwikkelingstijd is en $T_{eff} = T-T_o$, waarbij T de experimentele temperatuur en T_o de basale temperatuur is.

Soort	Sal. (‰)	b	a	R^2	T_o (°C)
Monhystera disjuncta	30	-0.89	135	0.98	0
Monhystera parelegantula	30	-1.50	568	0.98	10
Monhystera microphthalma	20	-1.05	137	0.96	10
Monhystera parva	30	-1.29	380	0.99	3
Chromadora nudicapitata	30	-1.04	299	0.90	1.5
Chromadora nudicapitata	20	-0.97	318	0.92	1.5
Paracanthonchus caecus	20	-0.83	479	0.99	5
Diplolaimelloides bruciei	26	-1.10	154	0.98	≈7.5 (5-10)

Uit deze berekeningen blijkt dat de verschillen tussen de b's, na regressie van T_{min} tegen T_{eff}, beduidend kleiner worden. Toch blijven de b's van de monhysteriden groter dan die van de chromadoriden en blijft de b van *M. parelegantula* het grootst. Vergelijking van deze b's met de b's van andere soorten is echter problematisch. Voor *O. oxyuris* is T_o < 5°C, bijgevolg zal voor deze soort de b-waarde niet veel veranderen. Hetzelfde geldt voor *M. denticulata*. Voor *D. bruciei* ligt T_o tussen 5 en 10°C. Nemen we $T_o \approx 7.5$°C, dan bekomen we een nieuwe b = -1.10. Concrete data in verband met T_o van de warmwatersoorten zijn niet beschikbaar. Wel bestaan er aanwijzingen dat verschillende geografische rassen van *M. disjuncta*, uit Europa (Schütz, 1966 ; deze studie) ; Antarctica (Viglierchio, 1974), Japan (Kito, 1982) en Vancouver-Canada (Trotter & Webster, 1983) vrij lage temperaturen tolereren. Al deze populaties komen namelijk gedurende gans het jaar voor, en tolereren temperaturen lager dan 5°C. De hogere lethale temperaturen van Europese rassen (N.-Duitsland en Joegoslavië) van *R. marina* en van een stam uit Hawaii zijn significant verschillend, toch is de discrepantie vrij gering : 2-2.5°C (Sudhaus, 1980). Bij een andere *Rhabditis*-soort, *R. blumi*, zijn de hogere temperatuurslimieten van een Spaanse en een Tanzaniaanse stam bijna identiek (Sudhaus, 1980). Uit deze aanwijzingen mogen we aannemen dat de verschillen in temperatuursextremen (hogere en lagere limieten) tussen verschillende geografische rassen enigszins beperkt blijven.

Voor de warmwatersoorten hebben we enkel voor *D. ocellata* aanwijzingen omtrent T_o. De Europese stam van deze soort komt gans het jaar voor in het NO-kanaal (Kiel, N.-Duitsland, Schütz, 1966). Als we volgens de aanwijzin-

gen van Hopper *et al.* (1973) T_o = 12°C aanvaarden voor de warmwaterstam, dan reduceert b van -3.52 tot $\underline{b}$ = -1.69, een waarde die ook beduidend boven de $\underline{b}$'s van de koudwatervormen blijft. *R. marina* uit de Barther Bodden (O.-Duitsland) reproduceert zich nog bij 5°C. Bijgevolg ligt T_o tussen 0 en 5°C. Nemen we $T_o \approx 2.5$ en een T_{min} = 57 d bij 5°C (Bergholz & Brenning, 1978) dan vinden we $\underline{b}$ = -1.45 voor de warmwaterstam, een waarde die beduidend hoger ligt dan b = -0.66, gevonden door Bergholz & Brenning, 1972 voor de Europese stam. Deze overwegingen weerleggen geenszins de hypothese dat de temperatuursacceleratie bij warmwatersoorten groter is dan bij andere soorten. Voor *Enoplus paralittoralis* wordt door Hopper *et al.* (1973) een $T_o \approx$ 18°C gegeven, een waarde die mij weinig realistisch lijkt. Enopliden zijn namelijk echte predatoren. Het hoofdbestanddeel van het dieet in Hopper's culturen bestond uit bacteriën. Daarom is deze hoge T_o meer dan waarschijnlijk een artefact van de suboptimale voedingscondities.

In tegenstelling met deze overwegingen vond MacLaren (1966) dat bij verschillende rassen van *Pseudocalanus minutus* de T_o, door deze auteur α genoemd, van eieren uit gematigde streken 3 tot 4°C, hoger lag dan die van koudwatersoorten. De waarden van α werden hierbij berekend na fixatie van b. De waarden van α zijn biologisch weinig waarschijnlijk en variëren tussen -16.6°C en -5°C. Experimenteel bleek wel dat de zes bestudeerde *Pseudocalanus*-rassen zich ontwikkelen bij 0°C. In een later artikel vonden MacLaren *et al.* (1969) een lineair verband tussen α en de gemiddelde jaarlijkse temperatuur in het biotoop, wat erop wijst dat de biologische nul van warmwatersoorten hoger ligt dan bij de andere. Opnieuw werden echter weinig realistische waarden van α bekomen. Voor de wenkkrab, *Uca rapax*, die een transequatoriale distributie heeft langs de oostkust van beide Amerika's en die voornamelijk voorkomt in subtropische en tropische gebieden, vonden Vernberg & Vernberg (1967) eveneens dat de lagere thermische limiet gecorreleerd is met de gemiddelde habitaatstemperatuur, met andere woorden subtropische populaties resisteerden aan significant lagere temperaturen dan de tropische populaties. Uit dezelfde studie bleek ook dat deze temperatuursrespons genetisch bepaald is. Volgens Wieser (1975) bestaat er bij nematoden weinig overeenkomst tussen de lagere temperatuurslimiet T_o, en de laagste temperaturen in het habitaat. Wieser (1975) vond namelijk dat de meeste nematodensoorten uit Bermuda vrij goed in leven bleven in een koelkast, terwijl de wintertemperaturen nooit onder ±17°C lagen. We kunnen dus besluiten dat onderzoek in verband met de lagere temperatuursresistentie van verschillende geografische nematodenrassen dringend noodzakelijk is om een aantal in dit werk naar voor geschoven hypothesen te verifiëren.

8.g. INVLOED VAN DE TEMPERATUUR-SALINITEIT OP DE ONTWIKKELINGSDUUR (E_{min} & T_{min})

Bij *Monhystera microphthalma* werd de ontwikkeling bestudeerd bij drie zoutgehaltes, namelijk 11, 20 en 30°/$_{oo}$ S. Voor zowel E_{min} als T_{min} geldt hierbij dat t.o.v. de optimale saliniteit van 20°/$_{oo}$ S de ontwikkelingsduur bij de twee extreme saliniteiten significant verlengt (Fig. V.66). Dit komt overeen met Kinne's type 4 respons (Vernberg & Vernberg, 1972). De embryonale ontwikkeling verkort bij iedere experimentele temperatuursverhoging bij de drie zoutgehaltes. De combinatie lage temperatuur/hoge saliniteit geeft hierbij de langste embryonale ontwikkelingsduur. T_{min} daarentegen, en dit voor beide sexen, verlengt bij overgang van 25 naar 30°C, bij een saliniteit van 11°/$_{oo}$ S. Hierdoor is de optimale temperatuur bij 11°/$_{oo}$ S lager dan bij de overige twee saliniteiten. Bij 15, 20 en 25°C is de ontwikkelingssnelheid bij 11°/$_{oo}$ S groter dan bij 30°/$_{oo}$ S (statistisch niet significant). Bijgevolg geeft de combinatie lage temperatuur/hoge saliniteit, voor zowel E_{min} als T_{min} (♀♀ en ♂♂), de langste ontwikkelingsduur. Bij de laagst uitgeteste temperatuur zijn de door de saliniteit geïnduceerde verschillen in ontwikkelingsduur, wel beduidend kleiner dan bij de andere temperaturen. Een analoge geringe invloed van de saliniteit bij lage temperaturen werd reeds aangetoond doot Tietjen & Lee (1972) en Garcia (1982).

Uit onze studie blijkt ook dat de temperatuursafhankelijkheid (b-waarde) van de stadia (ei, ♀♀ *en* ♂♂) even groot is en onafhankelijk is van de saliniteit. Anders gezegd, de saliniteit heeft geen invloed op de ontwikkelingsacceleratie, maar wel op de ontwikkelingsduur. Doordat er geen verschillen in b worden waargenomen voor de drie stadia, en doordat de b niet gemodifieerd wordt door de saliniteit, mogen we stellen dat de temperatuursafhankelijkheid bij iedere soort genetisch bepaald is.

Slechts een paar andere studies (Tietjen & Lee, 1872,1977b), Warwick (1981a) en Garcia (1982) rapporteren over het gecombineerd effect van de saliniteit en de temperatuur. Bij 15 en 25°C observeerden Tietjen & Lee (1972) voor *Monhystera denticulata* bijna een verdubbeling van de generatietijd, wanneer de optimale saliniteit van 26°/$_{oo}$ verhoogd of verlaagd wordt met 13°/$_{oo}$ S. Bij 5°C is het verschil tussen 13 en 26°/$_{oo}$ S beduidend kleiner. Bij deze lage temperatuur bestaat er geen verschil in reproductiviteit en levensduur tussen de twee saliniteiten. In een latere publicatie berekenden Tietjen & Lee (1977b) T_{min}'s voor *Chromadorina germanica*, uit 'r'-waarden bekomen uit populatiegroeiexperimenten. De experimenten werden uitgevoerd bij drie saliniteiten (13°/$_{oo}$, 26°/$_{oo}$ en 39°/$_{oo}$). De optimale saliniteit is opnieuw 26°/$_{oo}$ en binnen het op-

timale temperatuursinterval (20-30°C) resulteert een verlaging van de optimale saliniteit met 13°/$_{oo}$ in een verdubbeling van de generatietijd. De ontwikkelingssnelheden bij 26°/$_{oo}$ en 39°/$_{oo}$ S bleven binnen ditzelfde temperatuursinterval ongeveer gelijk. Buiten het optimale temperatuursinterval werden de verschillen tussen 26°/$_{oo}$ en 39°/$_{oo}$ aanzienlijk groter, met T_{min}'s die bij 26°/$_{oo}$ 3 tot 4 maal korter zijn dan de overeenkomstige T_{min}'s bij 39°/$_{oo}$ S. Hieruit besloten Tietjen & Lee(1977b) dat *Monhystera denticulata* en *Chromadorina germanica* beter aangepast zijn aan het mediane en hogere gedeelte van het saliniteitsinterval dan aan het lagere gedeelte. Dit lijkt mij echter slechts gedeeltelijk correct omdat zowel de lage als de hoge zoutconcentraties in vergelijking met het optimum verlengingen induceren. Bovendien is de mortaliteit van *M. denticulata* beduidend hoger bij 39°/$_{oo}$ (hoogste temperatuur). Daarom induceert de combinatie hoge saliniteit/hoge temperatuur metabolische stress bij *M. denticulata*. Het is namelijk zo dat bij vele mariene organismen de bovenste thermische limiet afhankelijk is van de saliniteit en dat een daling van de saliniteit een daling van de bovenste thermische limiet induceert (Kinne, 1964). Bv. bij de eurytherme, euryhaliene crustacee *Derocheilocaris typica* wordt o.a. een dergelijke respons geconstateerd (Kraus & Found, 1975). Bij deze soort komt de hoogste mortaliteit voor bij de hoogste temperatuur en laagste saliniteit. Een analoge respons vinden we bij *M. microphthalma*. Toch kunnen we stellen dat *M. microphthalma* aangepast is aan de drie saliniteiten. In natuurlijke omstandigheden komt *M. microphthalma* voor bij zoutgehaltes tussen 25 en 11°/$_{oo}$ S (Bilio,1966 en Smol, pers.med.). In warme zomers komen in het Dievengat saliniteiten van meer dan 30°/$_{oo}$ voor. De combinatie hoge temperatuur/lage saliniteit is in natuurlijke omstandigheden minder waarschijnlijk. Bijgevolg is de hoge juveniele mortaliteit bij de laatste combinatie volkomen begrijpelijk.

Als verklaring van de verlenging van T_{min} bij extreme saliniteiten stelde Lasserre (1976) dat door periodes van osmotische stress de synthese van cation en anion geactiveerde enzymen geïnduceerd wordt. Dit vereist energie, die anders voor het groeiproces kan gebruikt worden. Dit resulteert uiteindelijk in groeivertraging. Aangezien *M. microphthalma* een typische estuariene soort is (Timm, 1952), is het normaliter te verwachten dat zij is aangepast aan de natuurlijke saliniteitsfluctuaties van de omgeving (Gray, 1966). Gray's hypothese werd genuanceerd door Wieser (1975) die stelde dat soorten van beschutte stranden of soorten die onder de laagwaterlijn of diep in het sediment voorkomen, als stenohalien kunnen beschouwd worden.

Naast het estuarien voorkomen van *Monhystera microphthalma* wijst de vertikale distributie van de soort er op dat we te maken hebben met een brakke euryha-

liene vorm. *M. microphthalma* komt voor in de bovenste 3-4 cm van het sediment (Bouwman,1983). Wieser (1975) toonde aan dat diep in het sediment voorkomende soorten een lagere saliniteitstolerantie hebben dan oppervlaktesoorten. Dit is logisch omdat saliniteitsfluctuaties in ondiepe substraten beperkt blijven tot de bovenste centimeters van het sediment (Sanders *et al.*, 1965 ; Johnson, 1967 en Barnett, 1968).

Uit onze variantieanalyse bleek ook eenduidig dat de saliniteit een kleinere invloed heeft dan de temperatuur. De determinerende invloed van de temperatuur bleek ook uit de berekening van het aantal generaties dat *M. microphthalma* in het Dievengat jaarlijks produceert. Voor de periode 1977-1980 varieert dit zonder saliniteitscorrectie tussen 9.8 en 13.1 per jaar. Rekening houdend met de ontwikkelingsvertraging geïnduceerd door de saliniteit bekomen we aantallen variërend tussen 8.5 en 12.8 per jaar. De fout varieert tussen 2 en 14%. Het laatste percentage is wel niet verwaarloosbaar, maar toch ben ik van oordeel dat de winst in nauwkeurigheid niet voldoende is om de geleverde bijkomende inspanning te verrechtvaardigen. Bijgevolg beperkten we onze saliniteitsanalyses tot één enkele soort. Ook MacLaren *et al.* (1968) vonden dat binnen het natuurlijke temperatuursregime het effect van de saliniteit op de ontwikkelingssnelheid van de eieren van *Pseudocalanus minutus* verwaarloosbaar is.

Garcia (1982) bestudeerde de invloed van de temperatuur en saliniteit bij twee soorten, *Atrochromadora denticulata* en *Monhystera* sp. Zij kwam tot dezelfde resultaten als deze studie, namelijk dat t.o.v. de optimale saliniteit van 38°/$_{oo}$ bij de andere zoutgehaltes verlengingen werden waargenomen. *Monhystera* sp. vertoonde hierbij een beduidend grotere saliniteitstolerantie dan de andere soort en dit voornamelijk bij de lage temperaturen (10°C). Bij deze temperatuur ontwikkelde *Monhystera* sp. zich in een interval van 20 tot en met 44°/$_{oo}$ S, met T_{min}'s variërend tussen 44 en 34 dagen. *A. denticulata* groeide bij 10°C slechts in het interval van 30 tot en met 38°/$_{oo}$ S. In vergelijking met de brakwatersoorten tolereren de soorten *A. denticulata* en *Monhystera* sp., die door Garcia als typische mariene vormen worden beschouwd, een beduidend kleinere saliniteitsvariatie.

Warwick (1981a), bestudeerde bij 20°C de invloed van de saliniteit op de duur van T_{min} bij de soort *Diplolaimelloides bruciei*. Opnieuw werden verlengingen van T_{min} geconstateerd in vergelijking met het optimum van 26°/$_{oo}$ S.

8.h. AANTAL GENERATIES PER JAAR (LABORATORIUM- EN VELDGEGEVENS)

Veldstudies waaruit het aantal generaties per jaar kan worden afgeleid zijn nog altijd erg schaars. Gerlach (1971) vatte de studies samen die voor 1971 werden uitgevoerd en bij Heip *et al.* (1982b) en Heip *et al.* (in druk) vinden we een overzicht van de meer recente literatuur van de seizoenale cycli en levenscycli in het algemeen. In dit hoofdstuk worden enkel de soorten besproken waarvan het aantal generaties per jaar (= D(t)) werd bepaald, hetzij uit laboratoriumstudies, hetzij uit veldgegevens.

De veldgegevens betreffen een aantal trager ontwikkelende grote soorten (vnl. enopliden). Zo ontwikkelt *Enoplus communis* (Wieser & Kanwisher, 1960) in Nobska beach (Woods Hole, Massachusetts) één generatie per jaar. *E. communis* is dominant op de wieren *Fucus* en *Ascophyllum*. Op dit substraat begint de reproductie in april bij T ≈ 5°C. Het adulte stadium wordt bereikt in de herfst of in het begin van de winter en dit seizoen wordt door de ♀♀ doorgemaakt in het graviede stadium. Tietjen (1969) en McCloskey (1970) observeerden een analoge afwisseling met voornamelijk adulten in de winter en juvenielen in de zomer. De enoplide *Pontonema vulgare*, een algemene soort uit het bovenste sublittoraal van de Witte Zee, heeft één generatie op twee jaar (Malakhov, 1974a). De soort is dominant op de rhizoiden van *Laminaria*. De eieren worden afgezet in december en de eerste twee juveniele stadia ontwikkelen zich bij temperaturen onder het vriespunt. Bij de aanvang van de zomer wordt het J_3-stadium bereikt. In september bereiken de ♂♂ het adulte stadium, zonder volledig geslachtsrijp te worden. De ♀♀ daarentegen ontwikkelen zich niet verder dan het J_4-stadium. Gedurende de hierop volgende winter evolueert de ontwikkeling zeer traag en hierdoor copuleren de adulten pas in de zomer van het daarop volgende jaar. In december, na een lange diapause, worden de eieren afgezet en wordt de cyclus gesloten. In de Duitse Bocht van de Noordzee komen geslachtsrijpe ♀♀ van de enoplide *Mesacanthion diplechna* enkel in juni en in de eerste helft van juli voor. In het overige jaargedeelte komen enkel juvenielen en onrijpe ♀♀ voor, de juvenielen voornamelijk van augustus tot en met maart en de onrijpe ♀♀, vanaf april tot mei. Deze soort realiseert dus ook één generatie per jaar (Lorenzen, 1974). *Enoploides spiculohamatus*, heeft in het Weser-estuarium (Duitse Bocht Noordzee) 2 tot 3 generaties per jaar. Een eerste in de periode tussen december-januari en juni, en 1 tot 2 cycli in de andere helft van het jaar (Skoolmun & Gerlach, 1971). De predator *Viscosia viscosa* produceert in hetzelfde biotoop twee generaties met reproductiepieken in december/januari en juni. *Oncholaimus brachycercus* realiseert twee generaties, een eerste van mei-juni tot oktober-november en een tweede tussen deze laatste pe-

riode en april-mei. Een andere oncholaimide, *Oncholaimus oxyuris*, heeft in het Dievengat, 1 of 2 generaties per jaar. De oncholaimide, *Adoncholaimus thallassophygas*, ontwikkelt 2 tot 3 generaties in het NO-kanaal (Kiel, W.-Duitsland). De reproductieve fase begint bij T > 15°C, simultaan met de diatomeeënbloei. De reproductie duurt tot aan de winter en na dit seizoen is de populatiedensiteit zeer gering.

Voor de andere families, zijn er beduidend minder data voorhanden. De selectieve deposit-feeder, *Anticoma limalis*, ontwikkeld in het NO-kanaal (Kiel, W.-Duitsland) twee generaties per jaar (Schütz, 1966). De soort reproduceert zich in het α-mesohalinikum een eerste maal in het voorjaar, gedurende de algenbloei, en een tweede maal in het najaar (begin herfst), tijdens de *Peridinium*-bloei en de groeifase van de roodwieren *Ceranium* en *Calithamnion*. In de winter reproduceert *A. limalis* zich niet.

De twee andere soorten, waarvan de levenscyclus samen met het aantal generaties werd bepaald, zijn de niet-selectieve deposit-feeder, *Axonolaimus demani* en *Theristus setosus*. De eerste soort ontwikkelt in het NO-kanaal 2 tot 3 generaties (Schütz, 1966). In de zomer op het moment van de diatomeeënbloei en bij T > 15°C, begint de eiafzetting. In de nazomer wordt de eerste generatie adult en in de herfst ontwikkelt er zich een tweede. In jaren met hoge temperaturen wordt er in de late herfst nog een derde generatie adult. *Theristus setosus* realiseert in een zandplaat in het Weser-estuarium, drie generaties (Skoolmun & Gerlach, 1971). Tussen juni en oktober ontwikkelt de eerste generatie, de tweede wordt geslachtsrijp in februari en de nakomelingen van deze generatie, bereiken het adulte stadium op het einde van de lente.

Al deze soorten behoren tot Juario's (1975) groep I. Dit zijn organismen waarbij de reproductie beperkt is tot bepaalde seizoenen, waardoor hun levenscyclus hetzij perioden met duidelijke reproductiepieken, hetzij perioden met alleen adulten of juvenielen vertoont. Toch moet hier gesteld worden dat univoltinisme (1 piek per jaar) noch multivoltinisme (meer pieken per jaar) uitsluitsel geven omtrent het aantal generaties (zie Bergmans, 1983, 1984). Dezelfde auteur illustreerde ook (Fig. 3.1, p. 99) dat noch iteroparitеit, noch semelpariteit aanwijzingen geven omtrent het aantal generaties per jaar. De meeste auteurs beperken zich waarschijnlijk hierdoor tot een descriptieve werkwijze, waarbij enkel verklaringen worden gezocht voor de densiteitsfluctuaties. Meer recent tracht men ook het effect van antropogene contaminanten (zoals titaniumlozingen en zware metalen) na te gaan op de bodemfauna (Lorenzen, 1974 ; Heip *et al.*, 1984).

De fenologie van nematodenpopulaties in natuurlijke omstandigheden leert ons wel dat de seizoenaliteitsverschillen voornamelijk uitgesproken zijn bij populaties uit het intergetijdegebied en uit het ondiep sublittoraal (Heip *et al.*, in druk), terwijl de fluctuaties in de open zee veel minder uitgesproken zijn (Lorenzen, 1974 ; Juario, 1975 ; Faubel *et al.*, 1983). Deze densiteitsfluctuaties worden voornamelijk veroorzaakt door de jaarlijkse temperatuurscyclus, de beschikbaarheid en bloei van het voedsel (Tietjen, 1969 en Möller *et al.*, 1976), de abondantie van predatoren (Tietjen, 1969) en door competitie met andere groepen, zoals de harpacticoide copepoden (Heip, 1974a). De volgende voorbeelden illustreren dit. Faubel *et al.* (1983) vonden op 134 m diepte in de Noordzee een winterpiek in december, die te wijten is aan opwarming door binnenstroming van Atlantisch water (T = 8°C). Stripp (1969) vond 1.6x meer meiobenthosorganismen in de warme periode dan in de koude periode. Arlt (1973) vond in de Baltische Zee op 6.5 m diepte een densiteitspiek in juni-juli en Arlt & Holtfreter (1975) vinden in de Barther Bodden op 0.8 tot 3.5 m diepte maxima in juni en november wat enerzijds gecorreleerd is met de hoge watertemperaturen en anderzijds met de input van detritus in het benthos. Hopper & Meyers (1967a, b) en Meyers *et al.* (1970) vonden in een subtropische zeegrasgemeenschap (60 cm diepte bij laag tij) een omgekeerde correlatie tussen de watertemperaturen en de densiteit, met maximale aantallen in de periode oktober-maart. In deze studies werd enkel de bovenste 2 centimeters bemonsterd, bijgevolg is het niet duidelijk op deze densiteitsverschillen reëel zijn.

Tietjen (1969) bestudeerde de meiofauna in twee ondiepe estuaria in New-England (Oostkust USA). Hij noteerde twee duidelijke pieken voor de totale nematodengemeenschap : één in de lente en één in de zomer. Het zomer-maximum wordt veroorzaakt door een toename van epistratum-feeders, voornamelijk *Monoposthia*, *Spirinia*, *Tripyloides* en *Nudora* soorten en door verschillende vertegenwoordigers van de Chromadoridae. In de winter wordt het sediment aangerijkt met detritus en hierdoor worden deposit-feeders, zoals *Paralinhomoeus*, *Theristus*, *Axonolaimus* en *Sabatieria* dominant. Möller *et al.* (1976) splitsten de dominante soorten in de Barther Bodden (Baltische Zee) op in vier groepen naargelang het seizoen dat zij voorkomen : groep I = soorten die dominant zijn in de lente ; groep III = soorten die dominant zijn in lente en herfst ; groep II = soorten die dominant zijn in de herfst en groep IV = soorten die nooit een uitgesproken maximum bezitten. Groep I en III bestaan uit epistratum-feeders en groep II en IV bestaan uit deposit-feeders. Uit al deze studies kon voor geen enkele soort, zelfs niet voor die uit groepen I en II (Möller *et al.*, 1976), het aantal generaties per jaar bepaald worden. Voor andere soorten zoals *Eudiplogaster pararmatus*, *Leptolaimus papilliger* en *Sabatieria pulchra* (Bouwman *et*

al., 1983), die een continue reproductie kennen gedurende het gehele jaar, is het volstrekt onmogelijk om D(t) te bepalen uit maandelijkse of twee wekelijkse staalnames.

Dit probleem kan opgelost worden door de soorten in kweek te brengen. De soorten waarvan het aantal generaties werd bepaald aan de hand van kweekresultaten werden weergegeven in Tabel V.38., gemerkt met een (C). Uit deze tabel, die ook D(t)'s uit veldgegevens compileert blijkt dat er voornamelijk chromadoriden, enopliden en monhysteriden werden bestudeerd. Bovendien zijn de meeste van deze soorten typische Aufwuchs-soorten, die door bepaalde auteurs als onkruidsoorten worden beschreven (Warwick & Gee, 1984 en Jensen, 1984a).

Ik schatte in deze studie voor zes soorten, D(t). Voor *Monhystera disjuncta*, werden 23 generaties berekend in de Spuikom. Gerlach & Schrage (1971) schatten voor deze soort in de Noordzee het aantal cycli op maximaal 17. Gezien de temperatuursverschillen in deze biotopen, zijn beide resultaten goed vergelijkbaar. Om 23 generaties te ontwikkelen is het nodig dat de soort zich continu ontwikkelt en reproduceert. Volgens Schütz (1966) beperkt de reproductie bij *M. disjuncta* zich tot drie periodes : in het α-mesohalinikum van het NO-kanaal vindt de eerste reproductie plaats op het einde van de lente, een tweede reproductieve fase valt in de midzomer en een derde eiafzettingsperiode valt in de overgang van herfst naar winter bij temperaturen van 2°C. In het β-mesohalinikum reproduceert de soort enkel in het voorjaar. Dit impliceert echter niet dat *M. disjuncta* slechts drie generaties ontwikkelt. Eén piek kan namelijk meerdere generaties omvatten (Bergmans, 1984). Bovendien bestudeerde Schütz slechts een gering aantal stalen. Trotter & Webster (1983) meldden *M. disjuncta* als de dominante soort op het wier *Macrocystis integrifolia*. De maximale abondantie valt in de winter (80% van de nematodengemeenschap) en juvenielen komen gedurende het gehele jaar voor. In Japan vindt Kito (1982) de soort gedurende het gehele jaar op het bruinwier *Sargassum confusum*. Hieruit mogen we concluderen dat 1) *M. disjuncta* gedurende een gans jaar reproduceert en 2) dat de ontwikkeling wel geremd maar niet geblokkeerd wordt door lage temperaturen.

Voor de epistratum-eter *Chromadora nudicapitata* berekende ik 13 generaties in het Dievengat en tien generaties in de Spuikom. Dit is vergelijkbaar met het aantal van *Chromadorina germanica* in de North Sea Harbour van New-York (Tietjen & Lee,1977b) en met de 14 generaties van *Atrochromadora denticulata* in de Middellandse Zee (Garcia, 1982). In de berekeningen veronderstelde ik dat *C. nudicapitata*, net als alle andere soorten, zich continu ontwikkelt bij

$T > T_o$. Voor C. *nudicapitata* vinden we aanwijzingen dat de soort zich continu reproduceert bij Kito (1982). De populatie heeft wel twee uitgesproken pieken, één in september en één in mei/juni. Deze pieken komen overeen met periodes van maximale voedselabondantie en hoge temperatuur. In het algemeen geldt, dat voor Aufwuchs-soorten, en voornamelijk de epistratum-eters zoals C. *nudicapitata*, naast de vorige twee factoren, de soortensamenstelling van de epiflora en het decompositieproces van het substraat belangrijk is voor hun ontwikkelingssnelheid (Mukai, 1971 ; Kito, 1982 ; Trotter & Webster, 1984 en Jensen, 1984a). Synergetische interacties bij een simultane reductie van de temperatuur en het voedselaanbod (kwantitatief of kwalitatief) kunnen bij deze soorten ook discrepanties induceren tussen de theoretische en de gerealiseerde ontwikkelingssnelheid. Voor C. *nudicapitata* gaat dit niet volledig op. De soort kan tot het adulte stadium worden opgekweekt, enkel met een bacteriëndieet. Bouwman *et al.* (1983) stelden in tegenstelling hiermee vast dat C. *nudicapitata* enkel groeide wanneer algen als voedsel werden toegediend. Aanvulling van het dieet met diatomeeën is wel nodig om een hoge fecunditeit te ontwikkelen. Om tot groei en tot reproductie te komen is een bacteriëndieet voldoende (eigen observaties). Dit geldt ook voor een andere chromadoride, *Chromadorina germanica*. Deze soort realiseert in monoxenische condities met *Pseudomonas* sp. 1, als voedsel, een $r = 0.064\ dag^{-1}$. Op de diatomee *Cylindrotheca closterium* bedraagt r wel $0.118\ dag^{-1}$. Het al of niet bezitten van bacterivore voedingscapacieiten, sluit echter niet uit dat seizoenaal wisselende voedingscondities, voornamelijk bij epistratum-vreters, discrepanties veroorzaken tussen D(t) berekend uit laboratoriumproeven en de werkelijke D(t).

Voor *Paracanthonchus caecus* en *Monhystera parva* bestaan er aanwijzingen dat beide soorten gedurende het ganse jaar voorkomen (Brenning, 1973 ; Lorenzen, 1974 en Warwick & Price, 1979). M. *parva* reproduceert zich voornamelijk in de zomer. In de winter verdwijnt de soort bijna volledig (Schütz, 1966). De voornaamste reproductieperiode van *Paracanthonchus caecus* valt van april tot en met juni. In de andere maanden komen er van deze soort beduidend minder juvenielen voor (Lorenzen, 1974). Andere fenologische observaties zijn voor beide soorten niet beschikbaar. Wel blijkt uit onze berekeningen dat *Paracanthonchus caecus* een beduidend kleiner aantal generaties per jaar realiseert dan de andere chromadoriden. Deze soort vertoonde in onze culturen geen duidelijk herbivoor gedrag en kon niet opgekweekt worden met de eenvoudige media. Voor *Monhystera parva* uit de Spuikom berekenden we 16 generaties per jaar. De Middellandse Zee-vorm van deze soort ontwikkelt iets minder generaties dan de noordelijke vorm.

Voor de soorten *Monhystrella parelegantula* en *Monhystera microphthalma* zijn de fenologische gegevens te beperkt om het aantal berekende generaties te kunnen beoordelen.

Rhabditis marina ontwikkelt tien generaties in de Barther Bodden. Weer vinden we enkel bij Kito (1982) een volledige jaarcyclus. In de winter en het begin van de lente verdwijnt *R. marina* volledig als "Aufwuchs-soort". Dit is te wijten aan het lage detritusgehalte in deze periode. Rhabditiden hebben namelijk grote hoeveelheden voedsel nodig (Schiemer, 1982b; Tietjen *et al.*, 1970), zo consumeert een ♀ van *R. marina* per dag ongeveer 10x haar eigen lichaamsgewicht aan bacteriën (Tietjen, 1980). In gunstige omstandigheden ontwikkelt de soort massale abondanties (Sudhaus, 1974a; Inglis & Coles, 1961) op aangespoelde rottende wieren. *R. marina* wordt voornamelijk op stranden gevonden en de soort heeft een temporeel voorkomen dat waarschijnlijk te erratrisch en te afhankelijk van de aanwezigheid van wieren is, om zich continu te kunnen ontwikkelen. Wel is het zo dat *R. marina* de meest opportunistische vrijlevende mariene nematode is. De soort bezit de capaciteit om extreem snel geschikte substraten te koloniseren. In populatiegroei-experimenten werden groeisnelheden geobserveerd tussen r = 0.65 dag^{-1} bij 20°C en r = 0.90 dag^{-1} bij 25°C. Dit komt neer op een verdubbelingstijd (t_2) van 1.1, respectievelijk 0.8 dagen. De soort ontwikkelde ook een aantal gedragingen om ongunstige omstandigheden te overbruggen : zo worden in water hevige zoekbewegingen (Sudhaus,1974a) waargenomen, die ongetwijfeld de probabiliteit om terug in contact te komen met wierthalli en zo om aangespoeld te worden, beduidend verhogen ; bovendien kan *R. marina* als dauer-larve ($Juveniel_3$ in de cuticula van het $Juveniel_2$-stadium) periodes van voedselschaarste doormaken. Dit laatste is een adaptatie aan het efemere karakter van strandaanspoelsel. Dauer-larven wachten als het ware in het strandzand tot gunstige saprobe substraten zich aanbieden (Sudhaus, 1974a). Adulte wormen bezitten ook deze capaciteit (Gerlach,1953a, 1956 ; Osche, 1954). Een andere rhabditide, *Rhabditis ocypodis*, gebruikt de krab *Ocypode albicans* (Chitwood, 1935 ; Riemann, 1970), die een amfibische levenswijze heeft, als transport om vlugger saprobe substraten te koloniseren. Voor *R. marina* zijn hieromtrent geen gegevens bekend. Wel mogen we veronderstellen dat deze soort zich niet continu ontwikkelt en reproduceert. In de winter werden namelijk enkel dauer-larven aangetroffen op een strand zonder wieraanspoelsel (Sudhaus, 1974a). De tien generaties die Bergholz & Brenning (1978) geven, lijken mij echter een onderschatting. Bij T = 20°C heeft *R. marina* een T_{min} = 5 d, bijgevolg kan de soort alleen al gedurende de drie zomermaanden ongeveer 18 generaties realiseren. Als we veronderstellen dat de soort 50% van haar tijd moet spenderen om substraten op te

sporen en te koloniseren, dan nog realiseert de soort in de zomer negen generaties. Wegens haar vrij specifieke levenscyclus, werd *R. marina* niet opgenomen in de berekeningen (zie verder).

Hoopgevend in deze analyses is de goede overeenkomst tussen het aantal generaties van *Oncholaimus oxyuris* uit de kweek- en de veldgegevens. Voor drie andere soorten kon mits een aantal assumpties een analoge vergelijking gemaakt worden. *Adoncholaimus thallassophygas* heeft bij 21°C een T_{min} = 63 d (von Thun, 1968). Deze ontwikkelingstijd kan gecorrigeerd worden naar andere temperaturen met Krogh's normale curve (Edmondson & Winberg, 1971). Gecorrigeerde T_{min}'s gecombineerd met de natuurlijke temperatuursvariatie in de Noordzee (Gerlach & Schrage, 1971) geven voor deze soort een D(t) = 2.1, wat goed overeenkomt met de door Schütz gevonden 2 tot 3 generaties in het NO-kanaal (Kiel). Voor *Oncholaimus brachycercus* berekenden we in de Noordzee, met Gerlach & Schrage's T_{min} = 399 d bij 7°C, een ontwikkelingsaccumulatie van 1.4 juveniele perioden, terwijl Skoolmun & Gerlach (1971) voor deze soort 1 of 2 generaties voorspellen in het Weser-estuarium. Voor *Anticoma limalis*, werd de volgende redenering gebruikt : de E_{min} van de nauwverwante *Anticoma pellucida* is bij 7°C gelijk aan 43 dagen, de E_{min} van *O. brachycercus* is bij dezelfde temperatuur 44 dagen ; veronderstellen we 1) dezelfde verhouding tussen de postembryonale ontwikkelingssnelheid voor beide laatstgenoemde soorten en 2) dat de T_{min} van *A. pellucida*, gelijk is aan die van *A. limalis*, omdat beide soorten ongeveer hetzelfde gewicht hebben (*A. limalis* = 20 µg en *A. pellucida* = 23 µg WW, Bastian (1865)), dan vinden we D(t) ≈ 1.5 generaties $jaar^{-1}$ voor *A. limalis*, wat iets minder is dan D(t) = 2 in Kiel (Schütz, 1966).

Bij een aantal soorten, voorzien van het label (°), werd de ontwikkelingsvertraging geïnduceerd door de saliniteit niet in rekening gebracht. Aan de hand van onze berekeningen bij *M. microphthalma*, mogen we veronderstellen dat de fout op D(t) hierdoor tot maximaal 15% oploopt. Nog een andere belangrijke opmerking moet hier ongetwijfeld gemaakt worden. Voornamelijk voor de snel groeiende soorten kunnen de discrepanties tussen de theoretische en de in het veld gerealiseerde generaties belangrijk worden. Bij de meeste gekweekte soorten begint de reproductie onmiddellijk nadat de soorten het adulte stadium hebben bereikt. Deze reproductiefase duurt relatief lang in vergelijking met het korte prereproductieve leven. Daarom is het tijdsinterval tussen twee identieke stadia van opeenvolgende generaties, namelijk van ei tot ei, of van ♀♀ me tot ♀♀ me, enkel gelijk aan de ontwikkelingstijd (≈ T_{min}). Om een goede schatting van de gemiddelde generatietijd te bekomen, moet de tijd nodig om een "mediaan ei" te produceren opgeteld worden bij T_{min} (Laughlin, 1965). De D(t)-berekeningen zijn wel juiste schattingen van het aantal jaarlijkse ju-

veniele perioden. Voor al de bestudeerde soorten tesamen geeft dit een gemiddelde van 8.1 generaties jaar^{-1} (95% C.I. = 5.62-10.62), wat beduidend boven Gerlach's modale waarde van 3 ligt. Toch is het nog altijd voorbarig om één globale D(t) voor vrijlevende mariene nematoden naar voor te schuiven, omdat enkel enopliden, chromadoriden en monhysteriden werden bestudeerd.

In Fig. V.67 wordt het verband tussen D(t) en het versgewicht (µg) voorgesteld. Tussen beide bestaat er een hoge significante correlatie ($r = -0.877$; $n = 29$; $P < 0.01$). De biomassa-afhankelijkheid van de jaarlijkse ontwikkelingsaccumulatie kan vrij goed met de volgende allometrische functie beschreven worden :

$$D(t) = 7.118\ WW^{-0.439} \quad (F_s = 89.5\ ;\ df = 1,27\ ;\ P < 0.001)$$

die ongeveer 77% van de variabiliteit van D(t) verklaart (Fig. V.67). De afwijkingen met de reële of experimenteel bepaalde D(t)'s variëren maximaal tussen onderschattingen van 76% (*M. disjuncta*, Spuikom-populatie) en overschattingen van ongeveer 200% (*Monhystrella parelegantula*, Spuikom). Bij een achttal soorten (*E. communis*, *Anticoma limalis*, *Theristus setosus*, *Pontonema vulgare*, *Chromadorina germanica*, *Paracanthonchus caecus*, *Atrochromadora denticulata* en *Monhystera parva* (Lagune du Brusc) zijn de schattingen vrij nauwkeurig. In ieder geval is het duidelijk dat deze regressie beter de biomassa-afhankelijkheid van de ontwikkelingssnelheid weergeeft dan Gerlach's D(t) = 3, die op nogal uiteenlopende taxa, met de trage ostracoden betrekkelijk dominant, is gebaseerd. Bovendien werden de nematoden enkel gewogen aan de hand van de zich traag ontwikkelende enopliden (Gerlach, 1971).

Het allometrisch verband tussen D(t) en het versgewicht, wijst erop dat bij de grotere soorten de afname van D(t) bij gewichtsverhoging, relatief kleiner is dan bij de kleinere soorten. D(t) = 1 is een barrière, erboven wordt het temporele levenscyclusverloop van meiobenthosorganismen geoptimaliseerd, eronder komen is ongunstig omdat dan de opeenvolging van de cycli uit fase kan raken met de afwisseling van de seizoenen. Belangrijke processen zoals somatische groei of reproductie, kunnen dan in ongunstige seizoenen vallen (Warwick, 1984). Uit de literatuur blijkt inderdaad dat vertegenwoordigers van het meiobenthos, uit zeer uiteenlopende taxa (Ostracoda, Acari, Turbellaria en Harpacticoide Copepoda) als minimum D(t) = 1 jaar^{-1} realiseren (referenties in Gerlach (1971)). De traag ontwikkelde ostracode, *Cyprideis torosa*, heeft één generatie per jaar (Theisen, 1966 ; Heip, 1976 ; Herman & Heip, 1982 en Herman *et al.*, 1983). Andere traag groeiende ostracoden realiseren ook minstens één generatie per jaar (Elofson, 1942). Dit geldt eveneens voor twee zich ook traag ontwikkelende interstitiële harpacticiden, namelijk *Asellopsis*

intermedia (Lasker *et al.*, 1970) en *Huntemannia jadensis* (Feller, 1980). Ook vertegenwoordigers van de Halacarida (Straarup, 1968 en Kirchner, 1969) realiseren minimaal 1 D(t) per jaar. Soorten met een $T_{min} \ll 1$ jaar kunnen wachten met zich te ontwikkelen en met reproduceren tot de omstandigheden gunstig zijn, om dan gedurende een korte periode het voortbestaan van de populatie te verzekeren. Ongunstige seizoenen worden dan meestal doorgemaakt als adult, groot juveniel of als ei. Nematoden hebben bovendien nog de mogelijkheid om als dauer-larve ongunstige periodes te overleven. Bij mariene soorten is de melding van dauers echter zeer beperkt, enkel voor *R. marina* en *Diplolaimella* sp. bestaan er aanwijzingen (Sudhaus, 1974a). Bij een $T_{min} = 1$ jaar daarentegen, moet de levenscyclus volledig in fase zijn met de seizoenafwisseling, of de kans wordt zeer groot dat de levensnoodzakelijke activiteiten verschoven worden naar ongunstige perioden. Twee voorbeelden illustreren dit. Uit een populatiestudie van vijf jaar van de ostracode *C. torosa* bleek dat de reproductieperiode ieder jaar opnieuw valt van april tot en met juli en dat de winter wordt doorgemaakt als groot juveniel of als adult. De borstelworm *Ampharete acutifrons* heeft een éénjaarlijkse cyclus met reproductie in de herfst, waarna de adulten sterven (Price & Warwick, 1980). De overwintering moet hierdoor, door de kwetsbare juvenielen gebeuren met als resultaat dat de populatiedensiteit op een onvoorspelbare manier schommelt van jaar tot jaar, ondanks de optimale groeicondities in de lente (Warwick, 1984).

De nematode, *Pontonema vulgare*, heeft een cyclus die langer is dan één jaar, namelijk exact twee jaar. Dit is enerzijds te wijten aan de lage temperatuur en is anderzijds een adaptatie aan de seizoenale temperatuurscyclus, zodanig dat de somatische groei van de stadia waarin de grootste somatische groei gebeurt in de zomer valt (Malakhov, 1974a). De gewichtstoename van *P. vulgare* is logistisch (Malakhov, 1974b) en de periode van bijna geometrische groei valt in de zomer. Bij deze soort mogen we bijna spreken van een strategie (zie echter Louw, 1979 voor een bondige maar krachtige discussie over de semantische betekenis van deze term) : de diapause valt tussen de 1ste en 2de rijpingsdeling van de eieren waardoor de embryonale ontwikkeling wordt uitgesteld tot juist vóór de winter. Hierdoor wordt mogelijke intraspecifieke competitie tussen de juvenielen in de winter vermeden. Bovendien wordt de winter dus doorgemaakt in het eistadium, waarvan het geweten is dat het tenminste bij bepaalde soorten een grotere stress-tolerantie bezit (Kahn & MacFadden, 1980 ; Vranken *et al.*, 1984b). Hierdoor ontluiken de juvenielen in een minder extreme omgeving, wat een gunstig effect heeft op de overleving en op de groei (Malakhov, 1974a). Door de verlenging van de uteriene embryonale fase verlengt T_{min} en vermindert r_m ; deze levenscycluskarakteristieken zijn dus rela-

tief K-geselecteerd (Pianka, 1970). Volgens Warwick (1984) bestaat er zowel voor het meio- als voor het macrobenthos een optimaal gewicht. Voor het meiobenthos is dit 0.64 µg drooggewicht of 2.56 µg versgewicht. Een nematode met dit gewicht realiseert 4.7 generaties $jaar^{-1}$. Dit is significant lager dan het gemiddelde van 8.1 dat in deze studie wordt voorgesteld. Het is wel ongeveer 60% groter dan Gerlach's waarde D(t) = 3.

VI. BEREKENING VAN DE INTRINSIEKE NATUURLIJKE TOENAMESNELHEID, r_m, VAN *RHABDITIS MARINA*, BASTIAN 1865, (NEMATODA)

1. SAMENVATTING

De levenscyclus van *Rhabditis marina* Bastian 1865, werd bestudeerd bij 25°C en 20°/$_{oo}$ saliniteit. De volgende demografische parameters werden berekend aan de hand van levenstabellen : de intrinsieke natuurlijke toenamesnelheid (r_m) = 0.914 dag^{-1}; netto reproductiviteit (R_o) = 400 ; minimum generatietijd (T_{min}) = 4.5 dagen ; cohort generatietijd (T_c) = 7.2 dagen ; de gemiddelde generatietijd (T) = 6.6 dagen en de ouderdom van een wijfje dat de helft van haar eieren heeft afgezet in een exponentieel groeiende populatie ($\overline{T}$) = 6.1 dagen. Verscheidene approximatieve berekeningsmethodes van r_m werden vergeleken met de exacte demografische formules. Bepaalde vergelijkingen zijn foutief en andere kunnen slechts gebruikt worden mits er voldaan is aan bepaalde restricties (zie Caughley & Birch, 1971). Voor organismen waarbij itero pariteit de regel is, en dit is voornamelijk de reproductieve wijze bij nematoden, geeft T_{min} enkel indicaties over de ontwikkelingstijd. T_{min} is daarom niet altijd bruikbaar als parameter om "de gemiddelde generatietijd" te beschrijven.

2. INLEIDING

Rhabditis marina Bastian 1865, is een cosmopoliete soort die zowel euryhalien als eurytherm is (Tietjen *et al.*, 1970 ; Hopper *et al.*, 1973). De soort komt in hoge densiteiten voor op aangespoeld zeewier in de bovenste littorale zone (Inglis & Coles, 1961 ; Sudhaus,1974a) en werd geïsoleerd van rottende bladeren van mangroven (Hopper *et al.*, 1973). Sudhaus(1974a) tekende het distributiepatroon in Europa en deze auteur maakte een duidelijk onderscheid tussen een noorderlijke en een zuiderlijke ondersoort. Het voedselgedrag van deze soort werd zowel in gnotobiotische (Tietjen *et al.*, 1970 ; Tietjen & Lee, 1977a) als in axenische (Tietjen & Lee, 1975) omstandigheden bestudeerd. Ondanks het feit dat deze soort vrij intensief werd bestudeerd, werd er tot op heden geen levenstabel geconstrueerd.

Dit hoofdstuk handelt voornamelijk over de intrinsieke natuurlijke groeisnelheid "r_m". Deze populatieparameter werd oorspronkelijk gedefinieerd door Lotka (zie Krebs, 1978) voor een populatie met een "stabiele leeftijdsverdeling" en voor groei in ongelimiteerde omstandigheden. De exacte formule voor de berekening van r is :

$$\sum_{x=0}^{x=\text{maximum}} e^{-r_m x} \, l_x \, m_x = 1 \qquad \text{(VI.1)}$$

waarbij de leeftijds-specifieke overleving (lx) en de leeftijds-specifieke fecunditeit (m_x) moeten gekend zijn. Gewoontegetrouw worden deze date gecompileerd in levenstabellen (zie Mertz, 1970 en Southwood, 1978) voor een grondige discussie). Omtrent r_m bestaat er in de literatuur enige verwarring, vele auteurs (Tietjen & Lee, 1977b ; Alongi & Tietjen, 1980 ; Romeyn *et al.*, 1983) gebruiken r_m als de gerealiseerde groeisnelheid in iedere omgeving, ongeacht het feit of de populatie een stabiele leeftijdsverdeling bezit :

$$dN/dt = r_m N \qquad \text{(VI.2)}$$

waarbij t de tijd is en N het aantal. In dit hoofdstuk wordt r_m gedefinieerd volgens vgl. (VI.1).

Verscheidene approximatieve methodes werden ontworpen voor de berekening van r_m :

a) de "toenamecapaciteit (vertaling van : capacity of increase ; Laughlin, 1965) :

$$r_c = (\ln R_o)/T_c \qquad \text{(VI.3)}$$

waar R_o de netto reproductiviteit is

$$R_o = \sum_{x=0}^{\text{max.leeftijd}} l_x \, m_x \qquad \text{(VI.4)}$$

en T_c de cohort generatietijd is

$$T_c = (1/R_o) \sum_{x=0}^{\text{max.leeftijd}} l_x \, m_x \qquad \text{(VI.5)}$$

b) de formule die gebruikt werd door Heip *et al.* (1978) voor de predator *Oncholaimus oxyuris* :

$$r_m = (1/T_{min}) \ln (pN_e) \qquad \text{(VI.6)}$$

waarbij T_{min} de minimum generatietijd is (= tijd tussen identische stadia van opeenvolgende generaties), p de proportie vrouwtjes in de adulte populatie en N_e het totaal aantal eieren dat geproduceerd wordt door een gemiddeld vrouwtje (fertiliteit) ;

c) de benaderingen gebruikt door Grootaert (1976) voor de saprofage nematode *Mesodiplogaster lheritieri*, Grootaert & Jacques (1979) voor de predator *Butlerius degrissei* en Grootaert & Small (1982) voor de predator *Labronema vulvapapillatum* :

$$r_m = \ln (pN_e^{\star})/T_{min} \qquad (VI.7)$$

waarbij $N_e^{\star}$ de dagelijkse eiproductie is.

d) Anderson & Coleman (1981) gebruikten de formule :

$$r_m = \ln R_o / T_{min} \qquad (VI.8)$$

voor de nematoden *Mesodiplogaster lheritieri* en *Acrobeloides* sp. De gelijkenis van vergelijking (VI.8) met de definitie van de toenamecapaciteit (VI.3) en met de definitie van de gemiddelde generatietijd : $T = \ln R_o/r_m$, ligt aan de basis van het gebruik van deze vergelijking. Volgens Bergmans (1983) geeft vgl. (VI.8) betere resultaten van r_m dan de populaire toenamecapaciteit.

3. OBSERVATIES EN RESULTATEN

Voor gegevens in verband met de kweekmethode wordt verwezen naar het hoofdstuk Materiaal en Methoden. De experimenten zelf werden uitgevoerd in het donker met organismen die geadapteerd waren aan kamertemperatuur. Hierbij werd de ontwikkeling van 47 eieren gevolgd bij 25°C en 20°/$_{oo}$ saliniteit.

Voor de observaties betreffende de levenscyclusparameters werden de culturen 1 tot 2x per dag gecontroleerd. Bij iedere telling werden de adulte ♀♀ me overgeënt naar een nieuwe petriplaat.

De leeftijdsspecifieke fecunditeit m_x werd berekend uit eitellingen met de volgende vergelijking : $m_x = N_e(x).p$, waarbij $N_e(x)$ het aantal afgezette eieren is op leeftijd x, en p het aantal wijfjes in de adulte populatie (0.65). Gegevens over de leeftijdsspecifieke overleving werden rechtstreeks bekomen, door de ♀♀ over te enten naar nieuwe culturen. De l_x-observaties werden onmiddellijk gestopt na het beëindigen van de eiproductie. Verder werd ervoor gezorgd dat er altijd jonge ♂♂ aanwezig waren in de culturen gedurende de reproductieve periode van de wijfjes.

De uitsluiping uit de eieren, situeerde zich tussen 0.5 en 1 dag na afzetting, de ♀♀ (n = 29) werden onmiddellijk adult en de reproductie begon tussen dag 4 en 5 na de eiafzetting. Gedurende de embryonale en postembryonale periodes werd geen mortaliteit genoteerd (i.e. de 47 individuen ontwikkelden tot het adulte stadium). De cumulatieve eiproductie per wijfje (n = 10) wordt gegeven in Fig. VI.1.

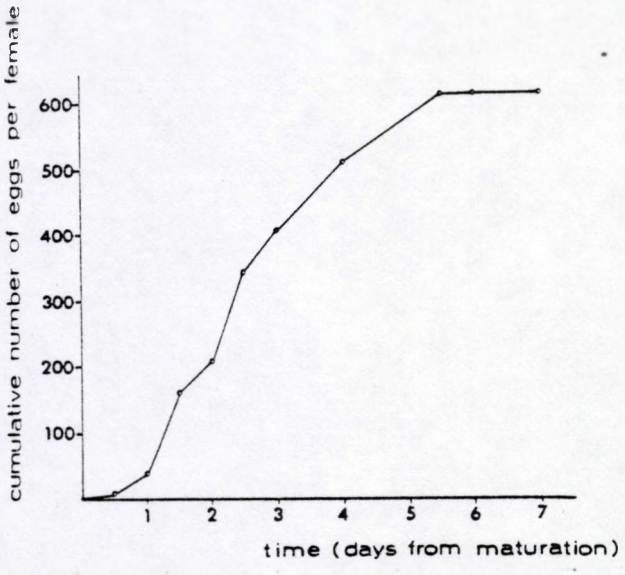


Fig. VI.1 : *R. marina* : cumulatieve eiproductie per wijfje (gemiddelde van 10) bij 25°C en 20°/$_{oo}$ saliniteit.

Na ongeveer 6 dagen stopte de eiproductie. Op dag zes stierf het eerste wijfje en op dag zeven stierven er nog twee. Als we veronderstellen dat 1) de eieren die op verschillende leeftijden worden geproduceerd dezelfde leefbaarheid hebben ; 2) er geen mortaliteit bestaat gedurende en voor de eiproductie (onze observaties) en 3) dat de adulte populatie voor 65% uit ♀♀ bestaat (Tietjen *et al.*, 1970), dan kunnen we voor ieder interval de $l_x m_x$ term berekenen (Tabel VI.1.), de producten die nodig zijn om vergelijking (VI.1) op te lossen. De resultaten van de berekeningen voor onze observaties (bij 25°C en 25°/$_{oo}$ saliniteit) worden weergegeven in (Tabel VI.2). In tabel VI.2 worden ook de resultaten opgenomen, wanneer een preadulte mortaliteit van 50% (Tietjen *et al.*, 1970) wordt ingerekend. Deze mortaliteit reduceert de netto productiviteit R_o, met 50% ($R_o = 0.5 \Sigma m_x$, zie Tabel VI.2) en r_m met 12% (van 0.914 dag^{-1} tot 0.801 dag^{-1}). De postreproductieve mortaliteit is irrelevant voor deze berekeningen.

Tabel VI.1. : *Rhabditis marina* : levenstabel en fertiliteitstabel, gecombineerd in $l_x m_x$ ($=U_x$) termen, waarbij er werd verondersteld dat er geen preadulte mortaliteit voorkomt en dat de adulte populatie voor 65% uit ♀♀ bestaat. De derde term, xU_x geeft het product van iedere leeftijdsklasse met het gerealiseerd aantal vrouwelijke nakomelingen, of de netto fecunditeit. Voor een stationaire populatie ($R_o=1$) is de som van de xU_x termen gelijk aan de cohort generatietijd. Voor een groeiende populatie moet ΣxU_x gedeeld worden door de netto productiviteit om T_c te bekomen.

x (gemiddelde leeftijd in dagen)	U_x	xU_x
5	26.0	130.0
6	108.6	651.6
7	130.0	910.0
8	69.6	556.8
9	43.6	392.4
10	22.1	221.0
	$R_o = \sum_0^{10} U_x = 399.9$	$\sum_0^{10} xU_x = 2861.8$

4. DISCUSSIE

De data die in deze studie werden gebruikt zijn afkomstig van een cohorte van 47 individuen en de observaties betreffende de reproducties werden gestopt achter een reproductieperiode van 7 dagen. Bijkomende eiproductie kan daarom voorkomen. Toch is het duidelijk in Fig. VI.1 dat het cumulatief aantal eieren een plateau bereikt. Tietjen *et al.* (1970) vonden voor dezelfde soort een reproductieve periode van maar drie dagen, en dit versterkt enigzins onze hypothese dat het grootste aantal eieren wordt afgezet binnen onze observatieperiode. Indien er toch reproductie voorkomt na dag 7, dan zal dit slechts weinig invloed hebben op r_m, berekend volgens vergelijking VI.1, omdat R_o hoog is (Lewontin, 1965 ; Snell, 1978) en omdat reproductie na de leeftijd T (zie verder) relatief weinig bijdraagt tot r_m (King, 1982). Een gemiddelde van 600 eieren per wijfje is de hoogste fecunditeit die tot nu toe werd gerapporteerd voor een vrijlevende mariene nematode. Tietjen *et al.* (1970) vonden voor dezelfde soort een reproductieve capaciteit van 70 tot 100 eieren per wijfje, en Sudhaus(1974a) meldt een maximum van 260 juvenielen, en gemiddelde van 128 juvenielen voor een ovovivipare populatie.

Omdat onze observaties gebaseerd zijn op een kleine cohorte, gebruikten we de sex-ratio die gegeven werd door Tietjen *et al.*, 1970. Deze auteurs meldden 65% ♀♀ in de adulte populatie. Van dezelfde auteurs gebruikten we ook een preadulte mortaliteitscorrectie van 50%. Hierdoor reduceert R_o (zie Tabel VI.2.) met de helft. Dit illustreert ook dat een halvering van R_o, als R_o hoog is, niet dezelfde reductie van r_m veroorzaakt. Uit Tabel VI.2. blijkt duidelijk dat r_c een onderschatting is van r_m. Bergmans (1981) illustreerde dit aan de hand van levenscyclusdata van de harpacticoide copepode *Tisbe furcata*. Bergmans (1981) stelde dat r_c enkel kan gebruikt worden als approximatie van r_m, als $R_o \approx 1$ of als het organisme semelpaar is (d.i. éénmaal reproduceren gedurende de levensduur). Voor organismen, waarbij iteropariteit de regel is (i.e. herhaalde reproductie gedurende de levensduur), zoals bij de meeste nematoden (*R. marina* reproduceert continu over een periode ongeveer 2x de ontwikkelingstijd), resulteert r_c in een onderschatting van 8% (berekend als $(r_m-r_c)/r_c$, May (1976)). Bergmans (1983) meldt dat bij verschillende *Tisbe*-soorten deze afwijking varieert tussen 8 en 29%.

Benaderde methodes gebruikt bij nematoden :

1. Voor *Oncholaimus oxyuris*, gebruikten Heip *et al.* (1978), vergelijking VI.6. Als $r_m < 0.1$, geeft deze formule relatief goede schattingen van r_m. [Om dit te illustreren zullen we hun data bij 25°C gebruiken. Bij deze temperatuur produceren de wijfjes ± 3 eizakjes, met 12.3 eieren per zakje, zijn er 40% wijfjes in de populatie en is er geen mortaliteit. Dit geeft met de levenstabelberekeningen een $r_m = 0.0250$ dag^{-1} en een $r_m = 0.0266$ dag^{-1} met vergelijking VI.6). Om de berekeningen te vereenvoudigen gebruikten we drie eizakjes met elk 12.3 eieren in plaats van de geobserveerde 2.71 eizakjes met elk 13.6 eieren, beiden geven ongeveer 36.9 eieren per wijfje.] Vergelijking VI.6 resulteert in deze situatie in een overschatting van 6.4%.

2. Waarden van r_m, bekomen met vergelijking VI.6 zijn hoger dan de levenstabelberekeningen omdat de juveniele mortaliteit niet in deze vergelijking is inbegrepen. Dit werd reeds opgemerkt door Heip *et al.* (1978). Daarom stelden deze auteurs de volgende vergelijking voor :

$$r_m = (1/T_{min}) \ln (pl^{\star}N_e) \qquad \text{(VI.9)}$$

waarbij $l^{\star}$ de proportie juvenielen is, die overleeft tot het adulte stadium. Vergelijking VI.9 blijft overschattingen geven (Tabel VI.3.) omdat $l^{\star}$ slechts een gedeeltelijke correctie is. De discrepantie met de werkelijke r_m wordt voornamelijk veroorzaakt door het gebruik van de minimale generatietijd en dit voornamelijk voor iteropare organismen met een lange reproductieve periode in vergelijking met hun groeiperiode. Voor organismen met een dergelijke levens-

cyclus is T_{min} geen goede wegingsfactor. T_{min} geeft enkel goede schattingen van de generatietijd voor semelpare organismen en voor organismen die zich vermenigvuldigen door deling (zie King (1982) voor gedetailleerde figuren). Voor iteropare organismen kan T_{min} enkel gebruikt worden als een goede schatting van de ontwikkelingstijd. Meer realistische parameters van de generatietijd worden gegeven door de volgende formules : 1) de gemiddelde generatietijd (Andrewartha & Birch, 1954) :

$$T = (\ln R_o) / r_m \qquad \text{(VI.10)}$$

2) de gemiddelde leeftijd van wijfjes in een cohorte bij de productie van vrouwelijke eieren of de cohortgeneratietijd (Dublin & Lotka, 1925 in Krebs, 1978) :

$$T_c = (1/R_o) \sum_{x=0}^{\text{max.leeftijd}} x \, l_x m_x \qquad \text{(VI.5)}$$

en 3) de ouderdom van het wijfje van een gemiddeld (mediaan) ei in een exponentieel groeiende populatie (Leslie, 1966) :

$$\bar{T} = \sum_{x=0}^{\text{max.leeftijd}} x \, e^{-r_m} \, x \, l_x \, m_x \qquad \text{(VI.11)}$$

Niettemin blijven er onduidelijkheden omtrent de definitie van de generatietijd bestaan en geen enkele van deze drie formules is algemeen bruikbaar. De gemiddelde generatietijd (T) definieert de periode die een populatie, die met een constante snelheid r_m groeit, nodig heeft om toe te nemen met een factor R_o (Mertz, 1970 ; Ricklefs, 1973) :

$$R_o = e^{r_m T} \qquad \text{(VI.12)}$$

Vergelijking VI.10 is niet gedefinieerd als $R_o = 1$ en $r_m = 0$, m.a.w. voor een stationaire populatie, dit is een populatie waarvan de densiteit constant blijft. De cohortgeneratietijd (T_c) is een maat voor het tijdsinterval tussen de reproducties (distributions of births) van opeenvolgende generaties (Laughlin, 1965 ; Leslie, 1966). Daar om heeft T_c een duidelijke biologische betekenis. Het verband tussen T_c en het gemiddelde tijdstip van reproductie van de nde generatie ($\bar{t}_n$) voor iedere $n > 1$, wordt gegeven door :

$$\bar{t}_n = \bar{t}_1 + (n-1) \, T_c \qquad \text{(VI.13)}$$

met $\bar{t}_1$, het gemiddelde tijdstip van reproductie van de eerste generatie (Leslie, 1966). T_c geeft goede benaderingen van T als 1) opeenvolgende generaties niet overlappen en 2) als de populatie voor het grootste gedeelte is samengesteld uit individuen van dezelfde ouderdom (Ricklefs, 1973). Als de ge-

neraties wel overlappen, dan geeft T_c overschattingen van T, omdat de tijdsduur om R_o te realiseren kleiner is : R_o $(= e^{r_m T})$ < R_c $(= e^{r_m T_c})$ (Laughlin, 1965).

Leslie (1966) verkoos vergelijking VI.10, die hijzelf de meest betekenisvolle definitie noemde :

> "this period of time $(\bar{T})$ is directly related to the rate $(1/\bar{T})$ at which, after a certain point (A), the mean generation number (n_t) increases per unit of time (t) in a population with a number of overlapping generations".

Leslie noteerde ook het zwak punt in zijn definitie, namelijk de onduidelijke ligging van het intercept (A), waarvan de volgende vergelijking opgaat :

$$\bar{n}_t = A + (1/\bar{T})\ t \qquad \text{(VI.14)}$$

Voor een stationaire populatie is $\bar{T} = T_c$.

Om te besluiten wil ik erop wijzen dat Pielou (1977) het betekenisvol vond om de drie generatieparameters te berekenen. Vanzelfsprekend is het dan belangrijk om duidelijk te stellen welke definitie men gebruikt.

3. Vergelijking VI.7 (Tabel VI.3.) is foutief. In deze formule die werd gebruikt door Grootaert (1976), Grootaert & Jacques (1979) en Grootaert & Small (1982), is r_m uitgedrukt in dag^{-1} ln dag^{-1}, een eenheid die niet interpreteerbaar is. Consistent gebruik van deze formule geeft ook negatieve reproductieve waarden (bv. een hypothetische nematode reproduceert voor het eerst op dag 20, beëindigt zijn reproductie op dag 40 en sterft of dag 45. Om de twee dagen worden drie eieren afgezet, de sex-ratio in deze hypothetische populatie is (1:1) en de juveniele mortaliteit bedraagt 5%. Volgens vergelijking VI.7 heeft een populatie met dergelijke levenscycluskarakteristieken een negatieve natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid :
r_m = 1/20 ln (0.5 x 1.5) = -0.014 dag^{-1} ln dag^{-1}, levenstabelcalculaties geven de volgende resultaten r_m = 0.0932 dag^{-1}, de geboortesnelheid b = 0.0976 dag^{-1} en de sterftesnelheid d = 0.0044 dag^{-1}). Een gelijkaardige situatie vinden we bij de nematode *Labronema vulvapapillatum* bij 15°C. Bij deze temperatuur produceert de soort 1.08 eieren dag^{-1} gedurende ongeveer 80 dagen, duurt de ontwikkelingstijd 126 dagen en is de sex-ratio (1:1). Substitueren we deze observaties in vergelijking VI.7 dan bekomen we een reproductieve waarde r_m = 1/126 ln (0.5 x 1.08) = -0.005 dag^{-1} ln dag^{-1} in plaats van de gegeven +0.005.

4. Een laatste punt waarop dient gewezen, is dat r_m enkel kan berekend worden als men over nauwkeurige schattingen van l_x en m_x beschikt, en dit over de gehele reproductieve periode. Het heeft geen betekenis om de reproductieve po-

tentiaal te berekenen met observaties die slechts gedeeltelijk de reproductieve periode dekken. De cumulatieve eiproductiecurves moeten op zijn minst een plateauwaarde bereiken voordat men r_m berekent.

Deze opmerkingen doen geenszins afbreuk aan de wetenschappelijke waarde van de literatuurdata die werden besproken. De levenscyclusstudies van Grootaert (1976), Grootaert & Jacques (1979) en Grootaert & Small (1982) behoren ongetwijfeld tot de meest gedetailleerde, momenteel beschikbaar in de experimentele helminthologie. Ik heb, aan de hand van hun "zeer nauwkeurige" observaties, daar waar er indicaties beschikbaar zijn over de juveniele mortaliteit en de nettoproductiviteit (l_x en m_x patronen), enkele levenscyclusparameters herrekend voor de soorten *Mesodiplogaster lheritieri* en *Labronema vulvapapillatum*. Deze berekeningen werden opgenomen in Tabel VI.2. en Tabel VI.3.

VII. POPULATIEGROEI

1. SAMENVATTING

De populatiegroei van vijf vrijlevende mariene nematoden werd bestudeerd in laboratoriumomstandigheden. Er werd vertrokken van typische cohortpopulaties (alleen adulten). Hierdoor is de populatiegroei niet constant, wat voor gevolg heeft dat er een significante fout rond het exponentieel regressiemodel bestaat. Enkel voor M. *parelegantula* werd met de exponentiële regressie goede resultaten bekomen. Het exponentieel model voorspelt in vergelijking met het logistisch model lagere r-waarden. Dit is te wijten aan densiteitsafhankelijke groei in de petriplaten. Het logistisch model geeft een betere fit, wat wordt geïllustreerd met een goodness of fit-analyse. Vier van de 7 regressies van r tegen de temperatuur zijn niet significant. Er bestaat namelijk een temperatuursoptimum waarboven de populatiegroei wordt geïnhibeert. De temperatuursacceleratie van r is niet constant. Bij M. *parelegantula*, *Monhystera parva*, *Rhabditis marina* (van 20° tot 25°C) en *Chromadora nudicapitata* worden bij temperatuursverhogingen boven 20°C, grote accelaraties van r waargenomen. Het saliniteitsoptimum werd enkel bepaald bij *Monhystera microphthalma*. Het is 20°/$_{oo}$, wat ongeveer overeenkomt met de gemiddelde jaarlijkse saliniteit in het habitat. De relatie tussen 'r' en het versgewicht van adulte wijfjes (µg) kan beschreven worden met de allometrische vergelijking : $'r' = 0.1410\ WW^{-0.4292}$ ('r' is een benadering van r_m). De gewichtsafhankelijkheid van r (b = -0.429) is ongeveer 1.6x hoger dan die berekend door Fenchel (1974) voor heterotherme organismen. De stelling dat vertegenwoordigers van de meiofauna een lage reproductieve potentiaal bezitten wordt bevestigd en genuanceerd : r-waarden > 0.2 dag^{-1} worden gerealiseerd door *Monhystera microphthalma*, *Monhystrella parelegantula*, *Monhystera parva*, *Chromadora nudicapitata* en *Rhabditis marina*. Enkel de rhabditiden bereiken 'r's van de grootte die men verwacht op basis van Fenchel's vergelijking. De ratio $r/\hat{r}$, die onafhankelijk is van het lichaamsgewicht, geeft hoge waarden voor de opportunistische rhabditiden. Voor een aantal dominante soorten, *Eudiplogaster pararmatus*, *Oncholaimus oxyuris* en *Monhystera disjuncta* worden lage $r/\hat{r}$-waarden bekomen, wat overeenkomt met de hypothese van Taylor, 1978. Voor andere soorten (o.a. *Chromadora nudicapitata*) is de positie van $r/\hat{r}$ moeilijk interpreteerbaar.

2. INLEIDING

In dit hoofdstuk wordt de populatiegroei in vitro omstandigheden bestudeerd in functie van de temperatuur. Bij één soort, *Monhystera microphthalma*, wordt ook de invloed van de saliniteit nagegaan. Twee modellen werden gebruikt om de groei te beschrijven : (1) het klassieke exponentiële model en het logistische model. De bruikbaarheid van deze modellen wordt vergeleken aan de hand van een χ^2-goodness of fit-statistische analyse (Browning, 1952). Verder wordt er nagegaan of de temperatuur een significante invloed heeft op de maximale densiteiten. De bekomen maximale densiteiten worden vergeleken met data uit de literatuur.

In vorige studies werd de reproductieve potentiaal 'r' berekend met de formule :

$$r = 1/t \ln (N_t/N_o) \qquad \text{(VII.1)}$$

t = tijd in dagen ; N_t = aantal op tijd t en N_o in het aantal op tijd 0.

De bruikbaarheid van deze formule zal worden toegelicht en er zal worden verklaard en geïllustreerd waarom deze functie in de meeste gevallen foutieve benaderingen geeft van de intrinsieke natuurlijke toenamesnelheid r_m. De betekenis van de populatiegroeiparameter 'r_m' wordt kort besproken en er wordt vervolgens nagegaan welke factoren een belangrijke invloed uitoefenen op deze populatiestatistiek. Hierbij wordt de biomassa-afhankelijkheid van r onderzocht. Ons resultaat wordt vergeleken met de resultaten bekomen in vorige studies (Fenchel, 1974 en Banse, 1982). Tenslotte wordt er een gewogen parameter $r/\hat{r}$ berekend en wordt er nagegaan of deze parameter bij nematoden gecorreleerd is met opportunistische of conservatieve levensgewoontes. Taylor (1978) stelt dat het quotiënt $(r/\hat{r})$ indicaties geeft voor de algemeenheid en de dominantie van de soort in het veld. Soorten met hoge waarden voor $(r/\hat{r})$ zijn eerder zeldzaam, terwijl in het omgekeerde geval de soort vrij algemeen voorkomt. Deze hypothese, die inderdaad opgaat bij ciliaten, wordt onderzocht en besproken in functie van enkele levenscycluskarakteristieken van de bestudeerde soorten.

3. BEREKENINGEN

3.1. DENSITEITSONAFHANKELIJKE GROEI

Als een populatie met overlappende generaties, in densiteitsonafhankelijke situaties, onbeperkt kan toenemen, dan kan de groei beschreven worden

met de eenvoudige differentiaalvergelijking :

$$dN / dt = rN \qquad \text{(VII.2)}$$

waarbij : N = populatiegrootte

t = tijd

r = populatiegroei per tijdseenheid

Na integratie geeft dit de algemeen gekende exponentiële vergelijking :

$$N_t = N_o \, e^{rt} \qquad \text{(VII.3)}$$

waarbij : N_o = initiële populatiegrootte

N_t = de grootte op tijd t

e = 2.71828 (constante)

De populatiegroei kan dan eenvoudig berekend worden als :

$$r = \frac{1}{t} \ln \frac{N_t}{N_o} \qquad \text{(VII.1)}$$

Als $r > 0$, dan neemt de populatie geometrisch toe in grootte en als $r < 0$, neemt ze exponentieel af.

Het berekenen van r met vergelijking VII.1 is gelijk met het fitten door een lineaire regressie van de naar Neperiaanse logaritmen getransformeerde densiteiten tegen de tijd. Deze berekeningswijze wordt hier gebruikt. In een bijbehorende variantieanalyse wordt de variantie die niet door de regressie verklaard wordt opgesplitst in een echte foutenterm (SS within) en in een fout rond de regressiecurve ($\Sigma d^2 y.x$). De significantie van de laatste foutenterm wordt getest t.o.v. de SS within (zie Sokal & Rohlf, 1981, p. 480). Uit de al of niet significante fout rond de curve kunnen we afleiden of het exponentieel model goed de experimentele populatiegroei beschrijft.

Vervolgens worden de per capita groeisnelheden, die bekomen werden bij de verschillende temperaturen met elkaar vergeleken door middel van een variantie-analyse (Sokal & Rohlf, 1981, box 14.8, p. 500-505). Er werd ook nagegaan, door regressie van 'r' tegen de temperatuur, of de grootteverschillen in 'r' geïnduceerd werden door de verschillen in de experimentele temperaturen. Hierbij werd er een gewogen gemiddelde onverklaarde fout $\bar{s}^2_{yx}$ voor alle groepen, gepoold over alle temperaturen (k) berekend :

$$\left(\sum\sum d^2 yx \; / \; \left(\sum a - 2k \right) \right)$$

waarbij a het aantal groepen is (al de tellingen op één dag vormen één groep). Het residu na regressie van 'r' tegen de temperatuur (SS among 'r' - SS $\hat{r}$), wat een maat is voor de deviatie rond de regressiecurve van 'r' tegen de temperatuur, wordt dan getest t.o.v. $\bar{S}^2 yx$, dit om na te gaan of er rond de rela-

tie tussen 'r' en de temperatuur in het geteste temperatuursinterval een significante fout bestaat.

Tenslotte wordt de significantie van de gemiddelde variantie die verklaard wordt door regressie van 'r' tegen de temperatuur ($MS\hat{r}$) getest t.o.v. de deviatie rond de regressie. Hieruit kunnen we dan besluiten of de per capita groeisnelheid 'r', afhankelijk is van de temperatuur of niet.

Het grote voordeel van deze analyse is dat er een fout rond r kan berekend worden, zodanig dat kan nagegaan worden welke 'r's significant van elkaar verschillen.

3.2. DENSITEITSAFHANKELIJKE GROEI

In natuurlijke omstandigheden komt densiteitsonafhankelijke groei niet voor. Het eenvoudigste model, dat met de densiteitsafhankelijkheid van r rekening houdt, is het logistische model :

$$dN / dt = rN (1 - N/K) \qquad \text{(VII.4)}$$

waarbij K = maximale densiteit.

In deze vergelijking heeft de per capita groeisnelheid een densiteitsafhankelijke vorm namelijk r (1-N/K), waarbij de term tussen haakjes door Krebs (1978) : "the unutilized opportunity for population growth" wordt genoemd. Na integratie bekomen we de volgende vergelijking :

$$N_t = \frac{K}{1 + be^{-rt}} \qquad \text{(VII.5)}$$

waarbij b de constante van integratie wordt genoemd :
en t_o het buigpunt $b = e^{rt_o}$ is, waarbij $N = K/2$.
Vergelijking VII.5 kan daarom geschreven worden als :

$$N_t = \frac{K}{1 + e^{-r(t-t_o)}} \qquad \text{(VII.6)}$$

Een initiële schatting van b, K en r werd bekomen met de methode van geselecteerde punten (Yule, 1925 in Nair, 1964). Hierbij werden drie geobserveerde densiteiten : N_o, N_n en N_{2n} op de tijdstippen t_o, t_n en t_{2n} gekozen, die ongeveer de totale experimentele duur omvatten en zodanig dat $(t_o - t_n) \approx (t_n - t_{2n})$. Een schatting van de maximale densiteit (K) wordt dan als volgt bekomen :

$$1/K = (1/N_o) - (d_1^2 / d_1 - d_2)$$

waarbij $d_1 = 1/N_o - 1/N_n$

$d_2 = 1/N_n - 1/N_{2n}$

De volledige analyse van deze berekeningen wordt gegeven in Nair (1964). Met deze K werden dan logistische conversiefactoren (Ricklefs, 1967) berekend met de volgende formule :

$$CW = 1/4 \ln (K / (1-K)) \qquad \text{(VII.7)}$$

De regressiecoëfficiënt tussen CW en t, namelijk dW_i/dt kan dan gebruikt worden om de populatiegroei 'r' te berekenen :

$$r = 4 \frac{dW_i}{dt}$$

Het buigpunt $t_o = N/2$, is de tijd waarop CW = 0, t_o kan dus berekend worden met inverse predictie (zie Sokal & Rohlf, 1981).

Het nadeel van de fittingsprocedure is dat er enkel voor t_o een schatting van de fout kan bekomen worden. Voor de andere coëfficiënten r en k is dit niet mogelijk.

Om na te gaan of 'r' constant is gedurende de periode van populatiegroei werd ook voor ieder tijdsinterval de formule $r = 1/t \ln (N_t/N_o)$ (vgl. VII.1) berekend. Dit geeft een visuele indruk van het gedrag van r in de initiële groeifase en rond de maximale (asymptotische) densiteit.

4. RESULTATEN

4.a. *Monhystera microphthalma*

4.a.1. Methodiek

De populatiegroei bij deze soort werd bestudeerd bij drie saliniteiten, 20, 11 en 30°/$_{oo}$ S. Bij 20°/$_{oo}$ S werden vijf temperaturen (10, 15, 20, 25 en 30°C) gevolgd, bij 30°/$_{oo}$ S werden vier temperaturen (12, 15, 20 en 25°C) en bij 11°/$_{oo}$ S werden vier temperaturen (15, 17, 20 en 25°C) bestudeerd. Per temperatuur en per saliniteit werden 3 à 5 replicaten opgezet. De initiële populatie bestond uit 10 ♀♀ me en 5 ♂♂ bij 20°/$_{oo}$ en bij 30°/$_{oo}$ saliniteit. Voor de experimenten bij 11°/$_{oo}$ werden bij 17°C en 21°C, 20 ♀♀ me en 20 ♂♂ als initieel inoculum gebruikt. De tellingen werden verricht met tijdsintervallen van 5 tot 7 dagen. Bij 15°C waren de telintervals meestal groter dan 5 dagen, omdat uit 'a priori' testen geweten was dat de toename bij deze temperatuur relatief klein is.

Voor deze proeven werden petriplaten met een oppervlakte van ± 20 cm^2 gebruikt. In het begin werden de culturen volledig geteld. Later werden subsamples van

1 cm^2 geteld. Bij densiteiten van meer dan 1000 ind./cm^2 werden minimaal vijf subsamples en maximaal 20 subsamples van 1/25 cm^2 geteld per replicaat. Telkens werd het gemiddelde berekend en dit gemiddelde werd beschouwd als een maat van de populatiedensiteit in een bepaald replicaat. Voor iedere telling werden de aggregaties voorzichtig met een naaldje uit elkaar getrokken.

4.a.2. Populatiegroei bij 20°/$_{oo}$: exponentieel model

De populatiegroei bij deze saliniteit wordt voorgesteld in de Fig. VII.1). De aantallen werden uitgezet als $\log_e(N_t + 1)$ omdat de eerste densiteit < 1, wat maakt dat $\log_e N_1 < 0$; de statistische analyse werd wel uitgevoerd op $\log_e N_t$. De statistische analyse van de resultaten wordt gegeven in de onderstaande tabel.

Tabel VII.1. : Statistische analyse van de populatietoename van *M. microphthalma* ; exponentieel model; r = per capita groeisnelheid ; t_2 = verdubbelingstijd ; SE = standaardfout op r ; CI = confidentieinterval rond r ; R^2y1 coëfficiënt van determinatie ; Σd^2yx = som van kwadraten van de fout rond de regressie na afsplitsing van de echte foutenterm ; $\Sigma\hat{y}^2$ = som van kwadraten verklaard door de regressie.

Temp. (°C)	Sal. (°/$_{oo}$)	r(dag^{-1})	SE	95% CI	t_2 (dagen)	R^2y1	Σd^2yx	$\Sigma\hat{y}^2$
15	20	0.0915	0.0098	0.0218	7.6	0.87	29.19***	253.68***
20	20	0.2129	0.0174	0.0427	3.3	0.95	11.51***	186.08***
25	20	0.2963	0.0354	0.0984	2.3	0.94	10.99***	192.02**
30	20	0.3072	0.0452	0.1043	2.3	0.85	26.81***	154.66***

De gerealiseerde populatietoenames variëren tussen 0.0915 bij 15°C en 0.3072 bij 30°C, de hoogste temperatuur geeft dus ook de grootste r. Bij 10°C, werd geen populatiegroei geconstateerd. Voor al de temperaturen bestaat er een significante fout rond de exponentiële curve ($P < 0.001$) en bij al de temperaturen is de regressie significant ($P < 0.01$). De r's zelf zijn hoog significant verschillend van elkaar ($F = 23.83^{***}$, $df = 3,28$) en tussen de r's en de temperatuur bestaat er in het interval van 15 tot en met 30°C een significante lineaire relatie ($F = 32.13^{*}$; $df = 1,2$) met een helling b = 0.0178. De fout rond deze regressie van r tegen de temperatuur is niet significant ($F = 2.09$ ns ; $df = 2,28$). Uit de GT_2-intervallen (Fig. VII.20.2) rond de r's blijkt dat de r bij 15°C significant kleiner is dan de overige r's en dat de gerealiseerde toenamesnelheden bij de drie andere temperaturen onderling niet verschillen van elkaar.

Tabel VII.2. : Statistische analyse naar verschillen in maximale densiteit bij *M. microphthalma* (20°/$_{oo}$ S).

Temp. (°C)	$\log_e N_{max}$ (cm^{-2})	SD	NSD	GM (cm^{-2})	95% vergelijkingsinterval (G12)	n
15	6.4118	0.0540	0.1070	609.0	547.2-677.8	3
20	7.0635	0.0798	0.0828	1168.5	1075.7-1269.4	5
25	7.0823	0.1282	0.1070	1190.7	1069.9-1325.2	3
30	7.0530	0.0383	0.1070	1156.3	1040.0-1286.9	3

N_{max} = maximum densiteit ; SD = standaarddeviatie ; MSD = minimum significant verschil ; GM = geometrisch gemiddelde.

De maximale densiteiten bij de drie hogere temperaturen,namelijk 20, 25 en 30°C verschillen onderling niet van elkaar. Bij 15°C wordt er in vergelijking met de drie hogere temperaturen een significant lagere densiteit gerealiseerd.

De r per tijdsinterval voor de vier temperaturen wordt weergegeven in Fig. VII.2. Uit deze figuur blijkt duidelijk dat de initiële populatietoename het grootst is ; zo is bij 30°C de maximale r in de beginfase 2.2x groter dan de uit de exponentiële regressie berekende waarde. Bij de twee hoogste temperaturen, 25 en 30°C, neemt r ook beduidend sneller af dan bij 20 en 15°C. Deze figuren wijzen er duidelijk op dat r niet constant is gedurende de periode van populatietoename.

In Figs VII.3-5 wordt de procentuele samenstelling van de populatie gegeven gedurende de groeiperiode. Bij de drie temperaturen (15, 20 en 25°C) is het duidelijk dat de adulten slechts een geringe fractie uitmaken van de totale populatie. Bij 15°C vinden we twee duidelijk verschillende periodes, namelijk een eerste(van 15 t.e.m. 40 dagen) waarbij de juvenielen in aantal het belangrijkste deel van de populatie uitmaken, en een tweede waarin de eieren de dominante fractie zijn. Bij 20 en 25°C noteren we een volledig ander beeld. Bij deze temperaturen is de juveniele fractie gedurende het grootste gedeelte van de tijd de dominante component. Gedurende een zeer korte periode, vinden we een dominantie van de eieren.

4.a.3. Populatiegroei bij 20°/$_{oo}$ S : logistisch model

In Tabel VII.3. worden de parameters van het logistische model en in Fig. VII.6 wordt de logistische fitting voorgesteld. Deze curve beschrijft zeer goed de data. Volgens dit model is de r bij 25°C kleiner dan die bij

20°C, zodanig dat in het temperatuursinterval van 20 tot en met 25°C, r onafhankelijk is van de temperatuur (Fig. VII.22.2).

4.a.4. Populatiegroei bij 11°/$_{oo}$ en 30°/$_{oo}$ S : exponentieel model

De populatiegroei bij deze saliniteiten wordt gegeven in Figs VII.7-8. Opnieuw werd dit als $\log_e(N_t+1)$ uitgezet, de berekeningen werden uitgevoerd op $\log_e N_t$. De statistische analyse van de populatietoename wordt gegeven in onderstaande tabel :

Tabel VII.4. : Analyse van de populatietoename van *M. microphthalma* bij 11 en 30°/$_{oo}$ S. Voor de betekenis van de symbolen, zie Tabel VII.1.).

Temp. (°C)	Sal. (°/$_{oo}$)	r (dag^{-1})	SE	95% CI	t_2 (dagen)	R^2y1	Σd^2yx	$\Sigma\hat{y}^2$
15	11	0.0550	0.0045	0.0099	12.6	0.89	9.076**	124.4***
17	11	0.0722	0.0037	0.0081	9.6	0.69	5.336ns	169.6***
20	11	0.0704	0.0076	0.0166	9.8	0.80	26.209*	187.3***
25	11	0.1631	0.0129	0.0333	4.2	0.96	2.255*	71.6***
15	30	0.0477	0.0014	0.0030	14.5	0.88	2.42ns	173.6***
20	30	0.0815	0.0044	0.0096	8.5	0.93	10.80**	309.0***
25	30	0.1319	0.0121	0.0280	5.3	0.92	11.99***	177.1***
30°	30°	0.0831°	0.0076	0.0185	8.3	0.95	-	14.37***

° slechts één replicaat (naar Van Brussel, 1979).

De exponentiële regressies zijn bij iedere temperatuur significant, wel bestaat er in de meeste gevallen een significante fout rond de curve. De r's zelf zijn bij de twee saliniteiten, wanneer we iedere saliniteit afzonderlijk bekijken, hoog significant verschillend van elkaar (F_s(11°/$_{oo}$) = 9.97; df = 3,40 ; F_s(30°/$_{oo}$) = 57.8 ; df = 2,36). Bij 11°/$_{oo}$ bestaat er een significante fout rond de regressie van de r's tegen de temperatuur (F_s = 6.66**; df = 2,40) en de regressie zelf is niet significant (F_s = 2.49 ns ; df = 1,2). Uit de GT_2-intervallen (Fig. VII.19.a) blijkt dat bij deze saliniteit de r's bij de drie laagste temperaturen niet verschillen van elkaar. De r bij 25°C is wel significant groter dan de r bij de vorige temperaturen.

Bij 30°/$_{oo}$ is de toename bij de hoogste temperatuur (30°C) significant kleiner dan bij 25°C. Uit de GT_2-intervallen volgt dat de r's bij iedere experimentele temperatuursverhoging groter worden, m.a.w. r(15°C) < r(20°C) < r(25°C) > r(30°C). Rond de regressie van r tegen de temperatuur bestaat er geen significante fout (F_s = 1.99ns ; df = 1,36). De regressie van r tegen

de temperatuur is niet significant (F_s = 57.04 (P = 0.084) ; df = 1,1). Toch wijst de F-waarde duidelijk in de richting van een lineair verband in het temperatuursinterval van 15 tot en met 25°C. De slope van r tegen de temperatuur is 0.00771, wat beduidend kleiner is dan de helling bij 20°/$_{oo}$ S.

Tabel VII.5. : Statistische analyse naar verschillen in maximale densiteit bij *M. microphthalma* (11°/$_{oo}$ en 30°/$_{oo}$).

Temp. (°C)	Sal. (°/$_{oo}$)	$\log_e N_{max}$ (cm^{-2})	SD	GM(cm^{-2})	95% CI	n
15	11	6.0207	0.5804	411.9	97-1742	3
17	11	6.2622	0.5899	524.4	122-2270	3
20	11	6.7290	0.3241	836.3	374-1871	3
25	11	6.8910	0.0226	983.4	803-1205	2
15	30	5.8598	1.2619	350.7	15-8061	3
20	30	6.5000	0.5395	665.2	282-1569	4
25	30	6.3973	0.3736	600.2	237-1518	3

Zowel bij 11°/$_{oo}$ als bij 30°/$_{oo}$ konden geen significante verschillen tussen de maximale densiteiten worden aangetoond (F_s(11°/$_{oo}$) = 1.89ns ; df = 3,7 ; F_s(30°/$_{oo}$° = 0.76ns ; df = 2,7).

Vergelijken we de gerealiseerde populatietoenames bekomen bij de drie saliniteiten met elkaar, dan zien we dat de toename bij 20°/$_{oo}$ bij alle temperaturen het hoogst is. Een saliniteitsverhoging en vermindering van ongeveer 10°/$_{oo}$ t.o.v. 20°/$_{oo}$ veroorzaakt een significante verlaging van r (Friedman's χ^2 = 6.5 ; df = 2 ; pχ^2 : 0.039). Uit de niet parametrische tweewegs-variantie-analyse, waarbij de ontbrekende r bij 11°/$_{oo}$ en 30°C geschat werd volgens box 11.5 (p. 365 in Sokal & Rohlf, 1981), volgt ook dat de temperatuur een significante invloed heeft op de r's (Friedman's χ^2 = 8.2 ; df = 3 ; pχ^2 : 0.042). Beduidend hierbij is dat bij 20°/$_{oo}$ r nog stijgt, zij het minimaal bij een verhoging van de ET van 25 naar 30°C, terwijl bij 30°/$_{oo}$ de r bij 30°C significant kleiner is dan die bij 25°C. Uit onze data blijkt ook duidelijk dat de temperatuursafhankelijke acceleratie van r afhankelijk is van de saliniteit. De helling van r tegen de temperatuur bij 20°/$_{oo}$ is 2.3x groter dan de helling bij 30°/$_{oo}$.

4.a.5. Populatiegroei bij 11°/$_{oo}$ en 30°/$_{oo}$ S : logistisch model

De parameters van het logistisch model worden gegeven in Tabel VII.3. De toenamesnelheden die werden geschat met dit model, zijn groter dan de r's die werden bekomen met het exponentieel model (Fig. VII.22.1 en 3). Buiten

dit bestaan er nog enkele belangrijke verschillen. Bij 11°/$_{oo}$ is de logistische r bij 17°C kleiner dan de r bij 15°C, zodanig dat de r-Temperatuurcurve een knik vertoont bij deze temperatuur. Volgens dit model is bij 15°C de populatiegroei bij 11°/$_{oo}$ groter dan de groei bij de twee andere experimentele saliniteiten, terwijl met het exponentieel model de toename bij 20°/$_{oo}$ voor alle temperaturen het grootst is. Eerder werd reeds een beduidend verschil tussen beide modellen gemeld, namelijk volgens het logistische model is de r bij 20°/$_{oo}$ in het interval van 20 tot en met 25°C onafhankelijk van de temperatuur. Bij 30°/$_{oo}$ geven beide modellen, in het interval van 15 tot en met 25°C, een min of meer gelijkaardig beeld (Fig. VII.22.3).

4.b. *Monhystrella parelegantula*

De populatiegroei van deze soort werd bestudeerd bij vijf temperaturen (15, 20, 25, 30 en 35°C), bij 30°/$_{oo}$ saliniteit. Bij 15, 20 en 35°C werden drie proefopstellingen gevolgd, bij 25 en 30°C werden vier replicaten bestudeerd. De telprocedure bij deze soort was identiek aan de procedure bij de andere soorten. Voor deze soort werd enkel het exponentieel model beschouwd (Fig. VII.11), omdat er bij 4 van de 5 gevolgde temperaturen geen significante fout rond de exponentiële regressie bestaat. De statistische analyse wordt gegeven in onderstaande tabel.

Tabel VII.6. : *M. parelegantula* : statistische analyse van het exponentieel populatiegroeimodel. Voor de betekenis van de symbolen zie Tabel VII.1.

Temp. (°C)	r (dag^{-1})	SE	95% CI	t_2 (dagen)	R^2y1	Σd^2yx	$\Sigma\hat{y}^2$
15	0.0525	0.0018	0.0037	13.2	0.96	2.633ns	156.8***
20	0.1356	0.0118	0.0272	5.1	0.89	11.978ns	198.5***
25	0.2163	0.0132	0.0322	3.2	0.96	6.119ns	275.7***
30	0.3604	0.0083	0.0264	1.9	0.97	0.233ns	146.9***
35	0.3067	0.0518	0.1440	2.3	0.89	14.654**	128.4**

De toenamesnelheden bij de verschillende temperaturen zijn hoog significant verschillend van elkaar (F_s = 86.5 ; df = 4,36). Rond de regressie van de r's tegen de temperatuur, bestaat er een significante fout (F_s =3.77 ; df = 3,36) die veroorzaakt wordt door de positie van de r bij 35°C, namelijk (r(35°C) < r(30°C)). De regressie zelf blijft hoog significant (F_s = 88.7**; df = 1,3). Uit de GT_2-intervallen (Fig. VII.21.1) kunnen we besluiten dat in het interval van 15 tot en met 30°C, bij iedere experimentele temperatuursver-

hoging de populatietoename significant groter wordt (P = 0.05) en dat de toename bij 35°C significant kleiner is dan de r bij 30°C. Bij 35°C kunnen we dus duidelijk over een begin van temperatuursstress spreken.

Deze soort realiseert zeer hoge populatiedensiteiten, wat er op wijst dat ze waarschijnlijk door haar parthenogenetische voortplantingswijze, geschikt is voor massakweek. In onderstaande tabel wordt de statistische analyse van verschillen in maximale densiteit gegeven. Hieruit blijkt dat er een significante heterogeniteit bestaat (F_s = 5.83** ; df = 4,12). Uit de a poste-

Tabel VII.7. : Statistische analyse naar verschillen in maximale densiteit bij *M. parelegantula*.

Temp. (°C)	$\log_e N_{max}$	SD	MSD	GM	95% GT_2-interval	n
15	5.4531	0.8272	1.0019	233	86- 636	3
20	7.2870	1.3881	1.0019	1461	537-3979	3
25	8.0154	0.3773	0.8676	3027	1271-7208	4
30	7.4942	0.4323	0.8676	1798	755-4280	4
35	7.5557	0.3527	1.0019	1912	702-5206	3

riori test (95% GT_2-intervallen) blijkt dat bij 15°C een significant lagere densiteit wordt gerealiseerd dan bij de overige temperaturen (20°C uitgezonderd). Bij de andere temperaturen zijn de densiteiten niet significant verschillend van elkaar.

4.c. *Monhystera disjuncta*

4.c.1. Methodiek

De populatiegroei van *M. disjuncta* werd gevolgd bij zes temperaturen : namelijk 3, 8, 12, 15, 18 en 20°C bij een constante saliniteit van 30°/$_{oo}$ S. Deze experimenten werden opgesplitst in twee sets. Bij 12, 18 en 20°C werden petriplaten met een diameter van 50 mm gebruikt, gevuld met 7 ml bacto-agar. Hierop werden 30 nematoden (20 ♀♀ me en 10 ♂♂) geënt. Gedurende de groei werd een ongekend bacteriënmengsel dat apart werd opgekweekt, toegedruppeld. Drie replicaten werden bestudeerd en per replicaat werden minimaal vier tellingen gedaan. De populatiegroei bij de drie andere temperaturen werd uitgevoerd in petriplaten met een diameter van 35 mm, die gevuld werden met 4.5 ml aangerijkte bacto-agar. De rest is identisch met de eerste temperatuursreeks. Wel werden per temperatuur vijf replicaten gevolgd. Ieder gemiddelde in Tabel VII.23. voor 3, 8 en 12°C is dus gebaseerd op 20 tellingen. De po-

pulatiegroei bij de verschillende temperaturen wordt voorgesteld in Fig. VII.12.

4.c.2. Exponentieel model

Bij *M. disjuncta* varieert de gerealiseerde populatiegroei per dag tussen 0.074 dag^{-1} bij 3°C en 0.178 dag^{-1} bij 15°C. Bij de twee hoogste temperaturen, 18 en 20°C, neemt r terug af. De verdubbelingstijd varieert tussen 9.4 d bij 3°C en 3.9 d bij 15°C. De r's bij de verschillende temperaturen zijn hoog significant verschillend van elkaar (Tabel VII.8. ; Fig. VII.20.4; F_s = 12.11*** ; df = 5,43). Uit de GT_2-vergelijkingsintervallen (Gabriel) blijkt dat de r bij 15°C significant groter is dan de overige toenamesnelheden, dat de r bij 3°C significant kleiner is dan die bij 8 en 18°C en niet verschillend is van die bij 20°C, dat de r bij 20°C niet verschilt van de r's bij 8 en 12°C en dat de r bij de laatste temperatuur een eigenaardige positie heeft, vooral omdat de intrinsieke toenamesnelheid per dag (r_m) bij deze temperatuur ongeveer 0.17 dag^{-1} bedraagt.

De coëfficiënt van determinatie bij het exponentiële model varieert tussen 87 en 95% en bij drie van de temperaturen, namelijk 3, 12 en 20°C bestaat er geen significante heterogeniteit rond de exponentiële functie. Bij de drie andere temperaturen is de heterogeniteit significant ($P < 0.001$, zie Σd^2yx in Tabel VII.8.). De regressie blijft bij alle temperaturen hoog significant ($P < 0.001$). Uit een stapsgewijze ANOVA, waarbij werd nagegaan welke polynomen (tot de 5de graad) nog een significant gedeelte van de variabiliteit verklaren, kon worden afgeleid dat in alle gevallen de heterogeniteit wordt veroorzaakt door significante curvilineariteit. Bij 8 en 15°C, verklaart zelfs een 5de graads polynoom nog een significant gedeelte van de variabiliteit (zie Tabel VII.9.).

De analyse naar mogelijke verschillen in maximale densiteit moet opgesplitst worden in twee groepen. Dit omdat niet met dezelfde petriplaten werd gewerkt voor de totale temperatuursreeks. De maximale densiteiten bij 3, 8 en 15°C zijn onderling niet verschillend van elkaar (F_s = 2.26 ; df = 2,55 ; de ANOVA werd uitgevoerd op de ruwe data, getransformeerd naar logaritmen). De geometrische gemiddelden ($GM.cm^{-2}$) samen met de 95% CI worden weergegeven in Tabel VII.10. De maximale densiteiten bij de overige temperaturen zijn wel verschillend (F_s = 17.4 ; df = 2,33 ; de ANOVA werd uitgevoerd op de ruwe data). Deze maximale densiteiten worden weergegeven in het tweede gedeelte van Tabel VII.10. Uit de 95% vergelijkingsintervallen (GT_2) blijkt dat de N_{max} (cm^{-2}) bij 18°C groter is dan die bij 12°C, en deze laatste is groter dan die bij 20°C.

Tabel VII.8. : Statistische analyse van de populatietoename (exponentieel model) van *M. disjuncta*.

Temp. (°C)	r (dag^{-1})	SE	95% CI	t_2 (dagen)	R^2y1	Σd^2yx	$\Sigma \hat{y}^2$
3	0.0735	0.0034	0.0076	9.4	0.91	3.41ns	156.4***
8	0.1091	0.0079	0.0186	6.4	0.94	4.32***	119.0***
12	0.0939	0.0065	0.0151	7.4	0.88	4.09ns	105.6***
15	0.1776	0.0218	0.0560	3.9	0.91	6.33***	84.2***
18	0.1175	0.0092	0.0219	5.9	0.95	5.33***	122.9***
20	0.0858	0.0094	0.0230	8.1	0.87	3.83ns	53.1***

Tabel VII.9. : Statistische analyse naar curvilineariteit rond het exponentieel model. Polynomen tot de 5de macht werden uitgetest en er werd door middel van een stapsgewijze ANOVA (zie Sokal & Rohlf, 1981, p. 671-683) nagegaan welke polynomen nog een significant gedeelte van de variantie verklaren. R^2yx is de coëfficiënt van determinatie van een x-de graadsvergelijking.

Temp. (°C)	R^2y1	R^2y2	R^2y3	R^2y4	R^2y5
3	0.91***	0.92*	0.93***	0.93ns	0.93ns
8	0.94***	0.95***	0.96ns	0.96ns	0.97**
12	0.88***	0.90*	0.90ns	0.90ns	0.91ns
15	0.91***	0.97***	0.97ns	0.98**	0.98*
18	0.95***	0.98***	0.98ns	0.98ns	0.98ns
20	0.87***	0.92**	0.92ns	0.92ns	0.93ns

De densiteiten bij 3 en 8°C zijn groter dan die bij 20°C. Bij 15°C wordt ondanks de zeer hoge r, een lage densiteit gerealiseerd.

Tabel VII.10. : Analyse naar verschillen in maximale densiteit bij *M. disjuncta*. De densiteiten zijn uitgedrukt in aantallen.cm^{-2}.

Temp. (°C)	$\log_e N_{max}$ (cm^{-2})	SD	GM(cm^{-2})	95% confidentie-interval	n
3	5.9555	0.2663	386	341 - 437	20
8	6.0630	0.5434	430	328 - 563	18
15	5.8004	0.3023	330	287 - 381	20

Temp. (°C)	$\log_e N_{max}$ (cm^{-2})	SD	M S D	GM(cm^{-2})	95% vergelijkingsinterval (GT_2)
12	5.9262	0.9374	0.3776	375	257-547
18	6.8213	0.4921	0.3776	917	629-1338
20	5.0322	0.7334	0.3776	153	105-224

In Fig. VII.13 wordt voor *M. disjuncta* voor de verschillende temperaturen de gerealiseerde groeisnelheid per dag (r) per observatie-interval uitgezet. Bij twee temperaturen, namelijk bij 8 en 15°C, observeren we een uitgesproken piekwaarde voor r, van respectievelijk 0.3060 dag^{-1} en 0.4321 dag^{-1}. Deze waarde wordt bereikt na 13 (8°C) en 8 (15°C) dagen. Bij de overige temperaturen vinden we enkel bij 18 en 20°C een kleine piek in het begin van het experiment. Bij 3°C wordt het maximum bereikt na 34 dagen. Een positieve groeisnelheid wordt bij de laatste temperatuur langer aangehouden dan bij de overige temperaturen. Uit deze analyse blijkt het ook duidelijk dat de curven met de meest uitgesproken piekwaarde van r een significante heterogeniteit vertonen rond het exponentieel model.

4.c.3. Logistisch model

De coëfficiënten van de logistische curve worden weergegeven in Tabel VII.3. In Fig. VII.14 wordt de logistische groeicurve gegeven bij 3, 12 en 18°C. De logistische r's zijn bij alle temperaturen groter dan die bekomen met het exponentieel model (Fig. VII.22.4). Tussen de logistische r's en de temperatuur bestaat er geen eenvoudig lineair verband ($F = 3.03$ ns ; $df = 1,2$). Bij dit model zijn de hoogste waarden gelegen in het temperatuursinterval tussen 12 en 18°C. De logistische r bij 12°C is dus groter dan die bij 8°C, wat niet het geval is bij het exponentiële model. De fittingen van het logistisch model zijn voor alle temperaturen beduidend beter, dan die van het exponentiële model. Dit kunnen we afleiden uit Tabel VII.11, waarin enerzijds de som van kwadraten van het residu rond het model wordt weergegeven, en anderzijds

de χ^2 goodness of fit. De laatste statistiek is niet significant bij drie temperaturen, 3, 12 en 20°C. In de andere gevallen, bestaat er, volgens deze statistiek, een significant verschil tussen de voorspellingen en de experimentele densiteiten. Bij het exponentieel model zijn deze discrepanties voor al de temperaturen hoog significant ($P \ll 0.001$).

Tabel VII.11. : *M. disjuncta* : statistische analyse naar de goodness of fit van het exponentieel en het logistisch model. SK residu = som van kwadraten van de niet door het model verklaarde variabiliteit ; χ^2 goodness of fit is een maat voor het verschil tussen de voorspelde en de experimentele waarde (Andrewartha, 1961 en Browning, 1952). De χ^2 goodness of fit werd berekend als $\chi^2 = \Sigma\ (\overline{y}_i - Y_i)^2 / S_i^2$ met $\overline{y}_i$ = gemiddelde populatiedensiteit op tijdstip i ; Y_i de berekende densiteit en S_i^2 de variantie van het gemiddelde $\overline{y}_i$, ($S_i^2 = \Sigma\ (y - \overline{y})^2 / n\ (n-1)$).

Temp. (°C)	SK - residu		χ^2 goodness of fit			
	logistisch model	exponent. model	logistisch	df	exponent.	df
3	2557.0	999231.0	5.51ns	8	481.24***	9
8	8183.1	44570.3	125.74***	5	48.57***	6
12	3391.8	3469586.6	6.55ns	7	99.25***	8
15	1081.3	76899.2	30.11***	3	175.57***	4
18	21328.8	1218530.4	47.98***	5	85.63***	6
20	1966.9	489861.2	10.02ns	6	146.21***	7

4.d. *Monhystera parva*

4.d.1. Methodiek

De populatiegroei van *Monhystera parva* werd bestudeerd bij vier temperaturen, 8, 12, 17 en 22°C en bij een constante saliniteit van 30°/$_{oo}$ S. Gedurende de toename werd op regelmatige tijdstippen een dieet, bestaande uit diatomeeën, bacteriën en één groenwier toegedruppeld. De volledige temperatuursreeks werd uitgevoerd in petriplaten met een Ø van 3.5 cm. Bij 8°C werden zes replicaten, bij 12 en 17°C werden vijf replicaten en bij 22°C werden drie replicaten gevolgd. De populatietoenames worden weergegeven in Fig. VII.15. Het initieel inoculum bestond uit 20 ♀♀ me en 10 ♂♂.

4.d.2. Exponentieel model

De gerealiseerde populatietoename 'r', varieerde tussen 0.07 dag^{-1} bij 8°C en 0.29 dag^{-1} bij 22°C. De statistische analyse van dit model wordt weergegeven in Tabel VII.12. Hieruit blijkt dat alle regressies significant zijn ($\Sigma\hat{y}^2$ termen) ondanks de significante fout rond de regressiecurve (Σd^2yx). De hoogste coëfficiënt van determinatie wordt genoteerd bij 22°C, namelijk 91%. De r's zelf zijn hoog significant verschillend van elkaar (F_s = 5.65** ; df = 3,25). Uit Fig.VII.21.2, die de 95% GT_2 vergelijkingsintervallen geeft, blijkt dat de r's bij 8°C, 12°C en 17°C niet significant van elkaar verschillen. De r bij 22°C is significant groter dan die bij 17°C. Verder blijkt uit de ANOVA, dat er geen significante fout bestaat rond de regressie van de r's tegen de temperatuur (F_s = 2.34 ns ; df = 2,25). Toch kan de regressie niet als significant beschouwd worden (F_s = 5.24 ; df = 1,2 ; P = 0.15). Er bestaat dus geen eenvoudig verband tussen r en de temperatuur. Uit Fig.VII.21.2 blijkt inderdaad dat de temperatuursafhankelijkheid van r in het interval tussen 17 en 22°C groter is dan die in het interval tussen 8 en 17°C.

Tabel VII.12. : *M. parva* : Statistische analyse van de populatietoename (exponentieel model). Voor de betekenis van de symbolen, zie Tabel VII.1.

Temp. (°C)	r	SE	95% CI	t_2	R^2y1	Σd^2yx	$\Sigma\hat{y}^2$
8	0.0717	0.0068	0.0166	9.7	0.85	4.26*	79.42***
12	0.1003	0.0165	0.0390	6.9	0.83	14.93***	79.00***
17	0.1191	0.0216	0.0498	5.8	0.75	24.55***	93.24***
22	0.2859	0.0408	0.1132	2.4	0.91	3.61***	44.35**

Tabel VII.13. : Maximale densiteiten ($N.cm^{-2}$) bij verschillende temperaturen gerealiseerd door *M. parva*.

Temp. (°C)	$\log_e N_{max}$	SD	GM (cm^{-2})	95% confidentie-interval	n
8	5.3835	0.1774	218	181-262	6
12	5.5727	0.3429	263	172-403	5
17	4.5326	0.3070	253	173-370	5
22	5.9316	0.1677	377	248-571	3
F_s = 2.85 (ns) ; (df = 3,15)					

In Tabel VII.13. worden de gegevens in verband met de maximale densiteiten (cm^{-2}), die in de verschillende experimenten worden gerealiseerd, gecompileerd. De maximale densiteiten worden sneller bereikt naarmate de experimentele temperatuur toeneemt. Dit varieert tussen 101 dagen bij 8°C en 16 dagen bij 22°C. Uit de ANOVA kunnen we besluiten dat de densiteiten niet voldoende van elkaar verschillen om statistisch significant te zijn (F_s = 2.85 ; df = 3,15 ; P = 0.073). Toch ligt de F verdacht dicht bij het P=0.05 probabiliteitsniveau, en dit is te wijten aan het verschil in densiteit tussen de laagste en de hoogste temperatuur. In Fig. VII.16, worden de gerealiseerde r's uitgezet per observatieinterval. Hieruit blijkt dat bij de vier temperaturen een duidelijke piekwaarde van r voorkomt. Dit maximum situeert zich na 26, 11, 6 en 5 dagen bij respectievelijk 8, 12, 17 en 22°C. De populatiemaxima worden daarentegen slechts bereikt na 101, 42, 37 en 16 dagen. Dit wijst er duidelijk op dat de initiële groei, door het feit dat alleen adulten geïnoculeerd werden, het grootst is. De maximale r bij 8°C is 2x groter dan de regressiecoëfficiënt van ln N tegen de tijd, die bij 12°C is 3.4x groter dan de regressiecoëfficiënt, bij 17°C is deze verhouding 3.7x en bij 22°C bedraagt dit 1.8x. De afname van r bij toename van de populatiedensiteit is ook het grootst bij de hoge temperaturen.

4.d.3. Logistisch model

De coëfficiënten van dit model worden gegeven in Tabel VII.3. Weer zijn de gerealiseerde r's berekend met dit model groter dan de exponentiële regressiecoëfficiënten. De fitting zelf is bij alle temperaturen beduidend beter dan met de exponentiële (zie Tabel VII.14.). Bij twee temperaturen, namelijk 22 en 8°C zijn de berekende populatiegroottes, niet verschillend van de experimentele (zie χ^2 goodness of fit). Zoals bij de exponentiële analyse

Tabel VII.14. : Vergelijking tussen het logistisch en exponentieel model qua goodness of fit ; zie Tabel VII.11. voor verklaring van de symbolen.
☆ berekend tot dag 66 (= groeifase waarbij de exponentiële fit op het zicht aanvaardbaar is).

Temp. (°C)	SK - residu		χ^2 goodness of fit			
	logistisch	exponent.	logistisch	df	exponent.	df
8	222.9☆	61123.1☆	11.97ns	9	89.87***	6
12	2308.2	94532.6	56.22***	5	199.72***	6
17	3389.2	159143.4	13.92*	5	163.12***	6
22	986.3	59243.4	2.43ns	2	12.34**	3

bestaat er ook bij dit model slechts een klein verschil tussen de r's bij 12 en 17°C. Tussen 8 en 12°C en tussen 17 en 20°C is het verschil beduidend groter. Tussen r(logistisch) en de temperatuur bestaat er een bijna-significante lineaire relatie (F_s = 17.5 ; df = 1,2 ; P = 0.053), die kan beschreven worden met de volgende vergelijking r : -0.089 (±0.084) + 0.022 (±0.005) T (R^2 = 0.90). Voor deze soort is de relatie tussen r en de temperatuur, voor beide modellen vrijwel identisch, met een opvallend steiler gedeelte tussen 17 en 22°C (Fig. VII.23.2).

4.e. *Chromadora nudicapitata*

4.e.1. Methodiek

Bij deze soort werd de populatiegroei gevolgd bij vijf temperaturen. Bij 3 en 8°C werden vijf replicaten gevolgd, bij 12 en 17°C vier replicaten en bij 22°C drie replicaten. In alle experimenten bestond de initiële populatie uit 10 ♀♀ me en 5 ♂♂. De proeven werden uitgevoerd in petriplaten met een Ø van 35 mm die werden gevuld met 4.5 ml agar. In het begin van de groei werd de populatie volledig geteld. Bij hogere densiteiten werden de tellingen beperkt tot vier subsamples van 1 cm^2 per replicaat, m.a.w. ieder gemiddelde is gebaseerd op minimaal 12 tellingen van 1 cm^2. Bij het tellen werd geen onderscheid gemaakt tussen adulten en juvenielen ; de eieren werden niet geteld. Hetzelfde dieet als voor *Monhystera parva* werd gebruikt.

4.e.2. Exponentieel model

De exponentiële groei van deze soort wordt weergegeven in Fig. VII.17. De per capita groeisnelheid (r) berekend met het exponentieel model, varieert tussen 0.0209 dag^{-1} bij 3°C en 0.2062 dag^{-1} bij 22°C. De maximale verdubbelingstijd bedraagt 33 dagen en wordt bereikt bij de laagste temperatuur. De hoogste temperatuur geeft de grootste t_2 = 3.4 dagen. De groeisnelheden (r) zijn hoog significant verschillend van elkaar (F_s = 33.78 ; df = 4,42). Uit Fig.VII.21.4 blijkt dat de r's bij 12, 17 en 22°C niet significant verschillen van elkaar (overlapping van de GT_2-vergelijkingsintervals). De groeisnelheden bij 3 en 8°C verschillen onderling en zijn verschillend van de toenames bij 12, 17 en 22°C. De r's in het uitgeteste temperatuursinterval, zijn een lineaire functie van de temperatuur (F_s = 40.4 ; df = 1,3), met een regressiecoëfficiënt b = 0.011 (SE = 0.0010). Rond deze regressielijn bestaat er wel significante heterogeniteit (F_s = 3.114* ; df = 3,42), die voornamelijk veroorzaakt wordt door de positie van de r bij 12°C.

Tabel VII.15. : Statistische analyse naar verschillen in maximale densiteit bij *C. nudicapitata*.

Temp. (°C)	logaritmisch gemiddelde ($N.cm^{-2}$)	geometrisch gemiddelde ($N . cm^{-2}$)	MSD (Gabriël)	antilog MSD
3	3.2566	26.0	0.3486	18.3- 36.8
8	4.5755	97.0	0.3486	68.5-137.6
12	4.8475	127.4	0.3897	86.3-188.2
17	4.5521	94.8	0.3897	64.2-140.0
22	4.3846	80.2	0.4499	51.1-125.8

De maximale densiteiten (zie Tabel VII.3.) worden in de verschillende experimenten bereikt na 268 (3°C) ; 71 (8°C) ; 40 (12°C) ; 46 (17°C) en 18 (22°C) dagen. Deze densiteiten zijn niet gelijk ($F = 15.4$; $df = 4,16$), bij 3°C wordt er namelijk een beduidend lagere N_{max} gerealiseerd. De T_{min} bij 3°C is ongeveer 150 dagen en dit verklaart waarom de populatie bij deze temperatuur binnen een tijdsbestek van 270 dagen niet kan expanderen. Bij de andere temperaturen zijn de maximale densiteiten niet verschillend van elkaar.

Tabel VII.16. : Statistische analyse van de populatietoename bij *C. nudicapitata* ; exponentieel model. Voor de betekenis van de symbolen zie Tabel VII.1.).

Temp. (°C)	r (dag^{-2})	SE	95% CI	t_2 (dagen)	R^2y1	Σd^2yx	$\Sigma \hat{y}^2$
3	0.0209	0.0025	0.0059	33.2	0.77	3.57*	36.1***
8	0.0674	0.0054	0.0113	10.3	0.88	20.64***	158.8***
12	0.1743	0.0253	0.0619	4.0	0.88	10.72***	84.7***
17	0.1785	0.0287	0.0737	3.9	0.86	7.27***	56.3***
22	0.2062	0.0517	0.1436	3.4	0.79	7.10***	28.2*

Uit de ANOVA's bleek dat er rond het exponentieel model een significante heterogeniteit bleef bestaan (zie Σd^2yx), de regressies bleven bij alle temperaturen wel significant (zie $\Sigma \hat{y}^2$). De hoogste coëfficiënt van determinatie is 88%, wat wil zeggen dat het exponentieel model 88% van de variabiliteit verklaart. Deze heterogeniteit blijkt ook uit Fig. VII.18, waar de dagelijkse r's per observatie-interval, voor de verschillende temperaturen, met elkaar werden vergeleken. Weer is het duidelijk dat r in het begin sterk stijgt, om dan na een relatief korte periode, vooral bij de hogere temperaturen, geleidelijk af te nemen. Bij de hoogste temperaturen vermindert r na een periode van minder dan 10 dagen, en bij 22°C vermindert r (al na 5 dagen) zonder dat de populatie zich kan herstellen. Bij de andere temperaturen schom-

melt r gedurende een relatief lange periode rond nul. In deze periode kan de populatie zich min of meer handhaven rond de asymptotische densiteit. Dit is voornamelijk uitgesproken bij 8 en 3°C.

4.e.3. Logistisch model

De per capita groeisnelheid in het exponentieel model is niet constant en bijgevolg kan een ander groeimiddel gebruikt worden, namelijk het logistische. De coëfficiënten van dit model worden weergegeven in Tabel VII.3. Na vergelijking met de r bekomen uit het exponentiële model, zien we dat de r's van het logistische model beduidend groter zijn (Fig. VII.23.4). Er bestaat eveneens een lineair verband tussen de logistische r's en de temperatuur : $r = -0.035 + 0.0192$ (SE : 0.0055) T ; ($F = 12.3^{*}$; $df = 1,3$). De slope van r (exponentieel) tegen de temperatuur is kleiner, maar het verschil is niet groot genoeg om statistisch significant te zijn.

4.f. *Rhabditis marina*

Deze soort werd bij drie temperaturen bestudeerd, 20, 25 en 30°C en de saliniteit werd gefixeerd op 20°/$_{oo}$. Bij 20 en 30°C werden vier replicaten en bij 25°C werden drie proefopstellingen gevolgd. De proeven werden niet tegelijkertijd uitgevoerd, die bij 25°C werden afzonderlijk bestudeerd. De experimenten bij 20 en 30°C werden enkele maanden later opgezet. De initiële populatiegrootte bestond bij de drie temperaturen uit 10 ♀♀ me en 5 ♂♂. Vermits de proeven niet gelijktijdig werden opgezet en gevolgd, zijn de resultaten niet volledig vergelijkbaar. We zullen ons dan ook beperken tot het vergelijken van de grootte van de verschillende populatietoenames.

Tabel VII.17. : Statistische analyse van de populatietoename (exponentieel model). Voor de symbolen zie Tabel VII.1.

Temp. (°C)	r (dag^{-1})	SE	95% CI	t_2	R^2y1	Σd^2yx	$\Sigma \hat{y}^2$
20	0.7110	0.0945	0.2316	1.0	0.89	20.98***	197.91***
25	0.8681	0.1409	0.3622	0.8	0.88	12.43***	94.30**
30	0.7026	0.1015	0.2486	1.0	0.87	19.74***	157.12***

Rond de exponentiële regressies bestaat er voor de drie temperaturen een significante fout ($P < 0.001$). De regressies zelf zijn wel significant. De temperatuur heeft voor deze soort geen invloed op de grootte van r ($F_s = 0.44$; $df = 2,17$). De parameters van het logistisch model werden gegeven in Tabel

VII.3. Weer zijn de logistische r's groter dan de exponentiële r's. Het verschil tussen de r bij 20°C en de overige toenames is ook groter bij het logistische dan het exponentiële model. De populatiedensiteit bij 20°C ligt beduidend hoger dan die bij de twee overige temperaturen. Dit kan op een mogelijke temperatuursstress wijzen. Deze waarden werden echter niet simultaan bekomen, bijgevolg kunnen methodologische verschillen als mogelijke oorzaak niet uitgesloten worden.

Tabel VII.18. : Maximale densiteit in culturen van *R. marina*.

Temp. (°C)	N_{max} (cm^{-2})	SE	95% CI	n
20	1541	189	±596	4
25	351	109	±468	3
30	551	51	±161	4

4.g. APPENDIX

In de Tabellen VII.19-26 worden voor de bestudeerde soorten per temperatuur en per observatie de gepoolde gemiddelden gegeven. De gemiddelden van de afzonderlijke replicaten kunnen ingezien worden bij de auteur van deze verhandeling.

5. DISCUSSIE BIJ HET HOOFDSTUK POPULATIEGROEI

5.a. EXPONENTIEEL EN LOGISTISCH MODEL

In deze studie werden twee verschillende modellen gebruikt om de populatiegroei van vrijlevende mariene nematoden in laboratoriumomstandigheden te beschrijven: het logistische en het exponentiële model. Van de twee gaf het logistische model duidelijk de "betere voorspellingen". De "gerealiseerde populatietoenames" die met dit model werden bekomen zijn consistent groter dan de r's van de exponentiële vergelijking. Dit is een aanwijzing dat de groei afhankelijk is van de densiteit. In de exponentiële vergelijking wordt de "per capita groei" enkel beschreven door r. Als er densiteitsafhankelijke groei aanwezig is, wordt dit volledig ingecalculeerd in de exponentiële r, wat maakt dat deze populatiegroeiparameter kleiner is dan de parameter uit de

logistische functie. In het laatste model heeft de populatiegroei de densiteitsafhankelijke vorm r (1 - N/K) (May, 1976) en dit is de reden waarom r (exp.) < r (logistisch).

Bij twee soorten, C. *nudicapitata* en M. *microphthalma*, vinden we verschillen van meer fundamentele aard. Zo voorspelt het logistische model voor C. *nudicapitata* in het temperatuursinterval van 17 tot en met 22°C een duidelijke acceleratie van r, terwijl het exponentieel model eerder een nivellering aangeeft (zie Fig. VII.23.4). Voor M. *microphthalma* (20°/$_{oo}$ S) vinden we met het logistische model dat de grootte van r onafhankelijk is van de temperatuur in het temperatuursinterval van 20 tot en met 25°C (Fig. VII.22.2). Bij overgang van T = 25°C naar 30°C geeft dit model een verdere acceleratie van r. Met de exponentiële functie vinden we bijna het tegenovergestelde : een toename van r bij overgang van 20 naar 25°C en een stagnatie van r in het temperatuursinterval van 25 tot 30°C. Voor de andere soorten vinden we met de twee vergelijkingen een min of meer gelijkaardig verband tussen r en T. Hierbij kunnen we eenvoudig stellen dat de exponentiële curve onder de logistische ligt in het r-T vlak.

5.b. STABIELE LEEFTIJDSVERDELING

Met de exponentiële regressie kon wel een fout rond "de gerealiseerde populatiegroeiparameter" berekend worden. Deze methode werd dan ook gebruikt om onze data met de literatuurgegevens te vergelijken. Het exponentieel model wordt sinds Fenchel (1968) door veel meiobenthologen en nematologen (Grootaert, 1976 ; Tietjen & Lee, 1977b; Lee *et al.*, 1976 ; Alongi & Tietjen, 1980 ; Warwick, 1981a; Garcia, 1982 ; Romeyn *et al.*, 1983 ; Tietjen & Lee, 1984 ; Smol *et al.*, 1980 e.a. ....) gebruikt om de populatiegroei in experimentele en veldsituaties te beschrijven. Hierbij wordt de gerealiseerde populatiegroei foutief de intrinsieke natuurlijke toenamesnelheid r_m genoemd. De volgende redenering wordt meestal gebruikt : "omdat de populatiegroei in ongelimiteerde omstandigheden plaatsvindt, is de toename gelijk aan r_{max}, m.a.w. aan de natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid" (o.a. Tietjen & Lee, 1977b;Anderson & Coleman , 1981). Dit is niet correct, omdat r_m per definitie (zie Krebs, 1978 ; Andrewartha & Birch, 1954 ; Leslie & Ranson, 1940) een constante is die alleen gedefinieerd is als de populatie de stabiele leeftijdsdistributie heeft bereikt (Andrewartha & Birch, 1954 ; Odum, 1971 ; Pianka, 1974 ; Krebs, 1972 ; Ricklefs, 1973 ; Dajoz, 1975 ; Margalef, 1978 ; Elseth & Baumgardner, 1981 ; e.a. ....). Deze stabiele leeftijdsverdeling werd door Wilson

(1978) op de volgende manier gedefinieerd :

> "This is the condition in which the proportions of individuals belonging to different age-groups remain constant from generation to generation".

In de meeste experimenten bestaat de initiële populatie enkel uit adulten ; de studie van Warwick (1981a) maakt hierop een gelukkige uitzondering. De groei zelf wordt slechts gedurende enkele weken (4-tal) (Alongi & Tietjen, 1980 ; Garcia, 1982) gevolgd en deze periode is voor de populatie duidelijk te kort, om zich qua samenstelling te stabiliseren (Taylor, 1979). We kunnen dit duidelijk illustreren aan de hand van tellingen bij *M. microphthalma*. Behalve in de beginperiode is enkel het percentage adulten min of meer constant. Bij 15°C is er bijvoorbeeld na het ontstaan van nieuwe adulten van de 2de generatie een duidelijke stijging van het percentage eieren waar te nemen. Bij deze temperatuur bestaat de populatie op een bepaald moment voor 80% uit eieren, terwijl de stabiele leeftijdsverdeling (zie verder voor de berekeningswijze) ongeveer 50% eieren voorspelt. Dit wordt veroorzaakt doordat de adulte populatie uitsluitend uit jonge adulten bestaat. Bij 20 en 25°C vormen de juvenielen, de belangrijkste fractie van de populatie. Bij 25°C komen er op het einde van de groei slechts 15% eieren voor. Volgens de stabiele leeftijdsverdeling, bestaat de populatie voor 66% uit eieren en slechts voor 28% uit juvenielen. Bijgevolg mogen we aannemen dat de reproductieve activiteit in de culturen (populatiegroei) beperkt wordt. Hetzelfde geldt voor 20°C, waarbij de eieren slechts gedurende een periode van een 7-tal dagen de dominante fractie (59%) vormen. Een soortgelijk percentage wordt voorspeld met de stabiele leeftijdsverdeling (59.4%), wat er kan op wijzen dat deze verdeling wel kan bereikt worden maar dat ze niet kan behouden blijven. Waarschijnlijk interfereert dit met de te eenvoudige kweekmethodiek.

In natuurlijke omstandigheden bereiken populaties bijna nooit de stabiele leeftijdsverdeling. Taylor (1979) illustreerde dit met levenscyclusdata van 27 insectensoorten.

Voor nematoden vinden we indicaties bij Lorenzen (1974), Govaert (1979), Smol *et al.* (1980), Heip *et al.* (in druk), Romeyn *et al.* (1983), Bouwman (1983), dat de leeftijdsverdeling in het veld sterk fluctueert naargelang het seizoen. Enkel bij *Sabatieria pulchra* (Bouwman, 1983) en *Sabatieria breviseta* (Vincx & Heip, 1984) wordt een min of meer constante verdeling, met een duidelijke tendens naar een grotere fractie juvenielen in het najaar, waargenomen. Bij andere soorten worden grote fluctuaties in de leeftijdsverdeling genoteerd. Dit geldt zowel voor de snel groeiende vormen zoals o.a. *Monhystera refringens*, *Chromadora nudicapitata*, *Chromadora heterostomata* (Kito, 1982), *Monhystera*

disjuncta (Trotter & Webster, 1983) als voor de zich traag ontwikkelende soorten zoals *Oncholaimus oxyuris* (Smol *et al.*, 1980), *Pontonema vulgare* (Malakhov, 1974a), *Viscosia viscosa* (Govaert, 1979). Dit laat ons besluiten dat waarschijnlijk geen enkele nematodesoort in natuurlijke omstandigheden haar reproductieve potentiaal realiseert, laat staan dat ze voldoende lang kan behouden blijven zodat ze berekenbaar wordt.

5.c. EXPONENTIELE POPULATIEGROEI IN DE NATUUR

Er bestaan wel voldoende aanwijzingen dat populaties in het veld exponentieel groeien, of tenminste dat de exponentiële vergelijking goed de populatiegroei beschrijft. Dit geldt o.a. voor harpacticoiden (Heip, 1972), Ostracoden (Heip, 1976), nematoden (Smol *et al.*, 1980), de poliep *Protohydra leuckarti* (Heip & Smol, 1976b), daphniden (Hall, 1964), kinorhynchen (Higgins & Fleeger, 1980), de mollusk *Terebellides stroemi* en de crustacee *Diastylis rathkei* (Arntz, 1979). De exponentiële groei wordt geïllustreerd met dat vier harpacticoide copepoden (Heip, 1972), waarbij de dagelijkse gerealiseerde toename van de adulten werd berekend en waarbij telkens de significantie van de regressie-analyse wordt gegeven (Tabel VII.27.).

Tabel VII.27. : Exponentiële groei van vier harpacticoide copepoden in het Dievengat (naar Heip, 1972).

Soort	Periode	°C	r	R^2	F_s
Paronychocamptus nanus	lente 1970	7.6	0.056	0.999	7024.5**
	lente 1969	15.0	0.048	0.931	40.2**
	lente 1971	15.4	0.037	0.960	23.8ns
Canuella perplexa	lente 1970	-	0.038	0.916	21.8*
Halicyclops magniceps	lente 1970	-	0.049	0.994	313.4**
Tachidius discipes	lente 1969	9.8	0.0569	0.948	73.3**
	lente 1970	10.5	0.058	0.920	22.9*
	lente 1971	7.8	0.041	0.953	40.2*

* : $0.01 < P \leq 0.05$
** : $0.005 < P \leq 0.01$

De coëfficiënt van determinatie (R^2) is voor alle regressies hoger dan 0.91 en de regressies zijn, op één na (*Paronychocamptus nanus* lente 1971), significant.

Govaert (1979), Smol *et al.* (1980), Kito (1982) en Romeyn *et al.* (1983) geven aanwijzingen dat exponentiële populatiegroei inderdaad voorkomt bij nematoden.

Hierbij vinden Smol *et al.* (l.c.) en Romeyn *et al.* (l.c.) dat de groeisnelheden bij de soorten *Oncholaimus oxyuris* en *Eudiplogaster pararmatus* in-vitro en in de natuur goed met elkaar overeenstemmen. Smol *et al.* (1980) concludeerden dat de grote predator/omnivoor *O. oxyuris* in de natuur groeisnelheden bereikt die de maximale capaciteit van de soort benaderen. *E. pararmatus* realiseert in het veld zelfs snelheden ($r = 0.08$ dag^{-1}) die significant groter zijn ($P < 0.05$) dan de hoogste in-vitro waarnemingen ($r = 0.06$ dag^{-1}) (zie Tabel VII.29.).

Tabel VII.29. : Vergelijking tussen r(dag^{-1}) in het veld en in de natuur.

Soort	Veld	in-vitro	Bron
O. oxyuris	r = 0.009 (95% CI : ±0.010)	r = 0.0165 (95% CI : ±0.0001)	Heip *et al.*, 1978 Smol *et al.*, 1980
E. pararmatus	r = 0.08	r = 0.060 (95% CI : ±0.013)	Romeyn *et al.*, 1983

Uit de studie van Kito (1982) kunnen we voor drie dominante "Aufwuchs"-soorten van het Japanse bessenwier (*Sargassum*-wier) de volgende schattingen van r berekenen :

Soort	r(dag^{-1})	T(°C)
Chromadora nudicapitata	0.087	12.5
Monhystera refringens	0.044	10.7
Chromadora heterostomata	0.046	8.6

Vergelijken we dit met onze data, dan zien we dat zowel de gerealiseerde als de intrinsieke toenamesnelheid van *C. nudicapitata* ($r = 0.17$ en $r_m = 0.135$) in laboratoriumomstandigheden groter zijn dan de populatiegroei in het veld. De waarde voor de monhysteride *Monhystera refringens* is enerzijds groter dan de waarde die *M. microphthalma* en *M. parelegantula* bij deze temperatuur kunnen realiseren, en anderzijds kleiner dan de r's die we noteerden voor *M. disjuncta* en *M. parva*. Heip (1972) vond dat de harpacticide *Tachidius discipes* in het veld slechts 1/3 van haar potentiaal realiseert. Bij een andere harpacticoide copepode, *Paronychocamptus nanus*, stelde Heip (1972) vast dat in het veld, bij de laagste temperaturen de hoogste r's gerealiseerd werden. Dit is te wijten aan het feit dat de predator *Protohydra leuckarti* zich bij temperaturen lager dan 10°C niet reproduceert. Dit illustreert duidelijk de kloof tussen laboratorium- en veldsituaties.

Tabel VII.30. : Vergelijking tussen de maximale gerealiseerde r in het aangegeven interval en de globale r berekend met de exponentiëel regressie. De maximale waarde werd berekend als $r = \frac{1}{t} \ln \frac{N_t}{N_o}$. De duur van de populatiegroei wordt ook gegeven.

Soort	Sal. (°/₀₀)	T(°C)	Interval (d)	Tijd (d)	Maximum	Exponentieel (globaal)
Monhystera microphthalma	20	15	5-12	84	0.2108	0.0915
		20	17-23	49	0.3122	0.2129
		25	0-5	40	0.4280	0.2963
		30	3-5	31	0.6625	0.3072
	11	15	83-91	111	0.1114	0.0550
		17	35-41	125	0.1545	0.0722
		20	7-13	47	0.1886	0.0704
		25	20-28	70	0.2769	0.1631
	30	15	29-37	130	0.1279	0.0477
		20	34-40	92	0.1427	0.0815
		25	7-13	55	0.2557	0.1319
		30	20-28	55	0.1860	0.0831
Monhystrella parelegantula	30	15	8-15	111	0.0990	0.0525
		20	4-9	58	0.2560	0.1356
		25	10-16	39	0.3011	0.2163
		30	5-12	44	0.3948	0.3604
		35	7-13	29	0.5524	0.3067
Monhystera parva	30	8	18-26	101	0.1493	0.0717
		12	7-11	42	0.3390	0.1003
		17	2-6	37	0.4402	0.1191
		22	0-5	16	0.5274	0.2859
Chromadora nudicapitata	30	3	51-70	268	0.0466	0.0209
		8	23-25	71	0.2061	0.0674
		12	4-13	40	0.3633	0.1743
		17	2-7	46	0.4220	0.1785
		22	0-5	18	0.4642	0.2062
Monhystera disjuncta	30	3	27-34	84	0.1486	0.0735
		8	10-13	106	0.3060	0.1091
		12	7-14	77	0.2027	0.0939
		15	5-8	27	0.4321	0.1776
		18	8-15	57	0.2373	0.1175
		20	7-14	52	0.2067	0.0858
Rhabditis marina	20	20	1-3	13	1.5721	0.7110
		25	1-2	7	2.0690	0.8681
		30	1-2	11	2.2978	0.7026

Halbach (1973) vond bij de rotifeer *Brachionus calyciflorus* dat bij wisselende temperaturen de maximale toename r_{max} en de maximale densiteiten groter waren dan bij een constante intermediaire temperatuur. In natuurlijke omstandigheden schommelt de temperatuur voortdurend, denken we maar aan de verschillen tussen dag en nacht. Dit is ongetwijfeld één van de sleutelfactoren die extrapolatie van het labo naar het veld sterk bemoeilijkt.

Naast deze bemerkingen moeten we erop wijzen dat de gerealiseerde populatietoenames moeilijk of zelfs niet met elkaar kunnen vergeleken worden. De gerealiseerde populatietoename wordt niet alleen gedetermineerd door de specifieke experimentele set van abiotische en biotische karakteristieken, maar ook door de leeftijdstructuur zelf van de populatie (Andrewartha & Birch, 1954 ; Birch, 1953 ; Hairston *et al.*, 1970), m.a.w. r fluctueert zolang als de leeftijdsdistributie verandert. Daarom kunnen in het begin van de groeiperiode in het veld als de klimatologische en voedingsomstandigheden terug gunstig worden en als de fysiologie van de organismen het toelaat, vrij hoge toenamesnelheden gerealiseerd worden. In onze culturen worden voornamelijk in het begin van de groeifase zeer hoge r's genoteerd. Dit wordt geïllustreerd in Tabel VII.30. : de maximale geobserveerde r's zijn beduidend groter dan de globale waarden. *Monhystera disjuncta* realiseert bij temperaturen lager dan 10°C maximale r's variërend tussen 0.15 dag^{-1} bij 3°C en 0.31 dag^{-1} bij 8°C, wat zeer hoog is (zie Banse, 1982). Analoge resultaten, met een beduidend grotere initiële groei, vinden we bij Sohlenius (1969a) voor de nematoden *Pelodera teres*, *Diplogaster nudicapitatus*, *Rhabditis terricola* en *Mesodiplogaster biformis*, bij Sohlenius (1969b) in een uitgebreide analyse van de groei van *Mesodiplogaster biformis*, bij Pillai & Taylor (1969) voor de nematoden *Fictor anchicoprophaga* en *Paroigolaimella bernensis*, bij Grootaert (1976) voor *Mesodiplogaster lheritieri* bij Alongi & Tietjen (1980) en Garcia (1982) voor verscheidene vrijlevende brakwaternematoden en bij Anderson & Coleman (1981) voor de nematoden *Acrobeloides* sp. en *Mesodiplogaster lheritieri*. Dit is in deze culturen ook een rechtstreeks gevolg van de ongebalanceerde populatiesamenstelling.

5.d. MAXIMALE GEREALISEERDE DENSITEITEN

Niettegenstaande we aanwijzingen hebben dat de reproductieve capaciteit enigszins geremd wordt bekomen we in onze culturen densiteiten, die 10 tot 20x hoger liggen dan de waarden in de literatuur. In de onderstaande Tabel VII.31. worden de maximale densiteiten uit de literatuur vergeleken met onze data.

Tabel VII.31. : Maximale densiteiten in natuurlijke omstandigheden (N) en in-vitro (K) van enkele nematodensoorten. De densiteiten worden ofwel uitgedrukt per cm^2 ofwel per ml. Voor de in deze studie bestudeerde soorten worden de twee eenheden gegeven om vergelijking met de literatuur mogelijk te maken.

Soort	K/N	N_{max} (cm^{-2})	N_{max} (ml^{-1})	Auteurs
Monhystera microphthalma	K	1200	3500	deze studie
M. parva	K	380	1865	idem
Chromadora nudicapitata	K	130	313	idem
Monhystera disjuncta	K	1020	2860	idem
Rhabditis marina	K	1560	4380	idem
Monhystrella parelegantula	K	3000	8000	idem
Monhystera disjuncta	K	50	-	Alongi & Tietjen, 1980
Diplolaimella punicea	K	85	-	idem
Chromadorina germanica	K	85	-	idem
Diplolaimella chitwoodi	K	69	-	Findlay, 1982
Eudiplogaster pararmatus	K	-	360	Romeyn *et al.*, 1983
Monhystera sp.	K	-	400	Garcia, 1982
Atrochromadora denticulata	K	-	400	idem
Monhystera disjuncta	N	75	-	Vincx *et al.*, 1983
Daptonema tenuispiculum	N	200	-	idem
Sabatieria celtica	N	200	-	idem
Monhystera refringens	N	108	-	Kito, 1982
Chromadora heterostomata	N	28	-	idem
C. nudicapitata	N	19	-	idem
Dichromadora cephalata	N	227	-	Govaert, 1979
Daptonema procerum	N	80	-	idem
Theristus acer	N	98	-	idem
Metalinhomoeus filiformis	N	122	-	idem
Theristus pertenuis	N	98	-	idem
Eudiplogaster pararmatus	N	1400	-	Romeyn *et al.*, 1983

Voor twee soorten, *Eudiplogaster pararmatus* en *Atrochromadora denticulata*, worden densiteiten gegeven die vergelijkbaar zijn met ons maximum van *Chromadora nudicapitata*. Voor de andere soorten worden over het algemeen lagere waarden bekomen. In een aantal studies worden in "in-vitro" omstandigheden zelfs lagere waarden geobserveerd dan in het veld (Alongi & Tietjen, 1980 ; Findlay, 1982 en Romeyn *et al.*, 1983). Zo geven Alongi & Tietjen een N_{max} voor *M. disjuncta* van 50 ind.cm^{-2}, terwijl Vincx *et al.* (1984) in de Noordzee 75 ind.cm^{-2} als maximum vinden. Findlay (1982) werkte met de monhysteride *Diplolaimella chitwoodi* en vond dat de maximale densiteit van deze soort zowel afhankelijk is van het type als van de hoeveelheid voedsel. In deze studie werd detritus, afkomstig van zes verschillende wieren, als voedsel gebruikt. Uit zijn studie concludeerde Findlay (1982) verder dat K bepaald wordt door voedseltekorten en niet door concentratieverhoging van metabolieten of van zuurstofdeficiëntie. De populatiegroeiparameter, r, daaren-

tegen werd niet beïnvloed door de experimentele voedingsconcentraties, maar wel door de samenstelling van het voedsel.

Uit onze proeven bleek dat de temperatuur bij een aantal soorten een significante invloed heeft op de populatiedensiteit. Bij drie soorten, *M. microphthalma*, *M. parelegantula* en *C. nudicapitata*, vinden we bij de laagste temperaturen de laagste densiteiten. De temperatuur oefent onrechtstreeks een invloed uit via de voeding (Tietjen & Lee, 1973). Apelt (1969) toonde in dit verband aan, dat diatomeeën die het dieet vormden van de platworm *Archaphanostoma agile*, bij lage temperaturen (3 à 4°C) aan elkaar gingen kleven en hierdoor niet meer beschikbaar waren voor de juvenielen. *Chromadora nudicapitata* zuigt de celinhoud van de diatomeeën op en bijgevolg zullen analoge interacties, slechts een geringe invloed hebben. Bij *M. disjuncta* wordt bij de hoogste experimentele temperatuur (20°C) de laagste densiteit bekomen. Dit wordt volledig veroorzaakt door temperatuursstress (zie hoofdstuk Ontwikkeling). De lagere densiteiten bij de lage temperaturen kunnen ook rechtstreeks een gevolg zijn van de te simpele kweekmethodiek, die niet toelaat dat de populatie na een periode van afname terug toeneemt. Voor mariene nematoden werd zo'n methodiek nog niet uitgewerkt.

5.e. DE EVOLUTIONAIRE BETEKENIS VAN r EN K

In deterministische modellen is de intrinsieke natuurlijke toenamesnelheid r_m een maat voor fitness in densiteitsonafhankelijke condities en is K (de maximale asymptotische densiteit in de logistische vergelijking) een maat voor de densiteitsafhankelijke component van de natuurlijke selectie (Stearns, 1977). Volgens de originele betekenis van MacArthur & Wilson (1967) is r-selectie de selectie voor maximale groei wanneer de populatie groeit in lage densiteiten, terwijl K-selectie de selectie is voor competitieve bekwaamheid in abondante situaties. Voor twee extensies van de definitie, waarbij r-K-selectie wordt gedefinieerd in functie (1) van temporele stabiliteit en (2) van reproductiviteit, wordt verwezen naar Parry (1981). Dit simpel model kende in de ecologische literatuur een groot succes (zie Pianka, 1970, 1972, 1974 ; Southwood *et al.*, 1974 ; Southwood, 1976 , Southwood, 1977 ; Horn, 1978 en andere referenties in Parry, 1981). Meestal werd het in empirische studies gebruikt als classificatiesysteem (Heip, 1974a; Smol *et al.*, 1980 ; Warwick, 1980 ; Hicks, 1979 ; Gunderson, 1980), waarbij een combinatie van geco-adapteerde levenscycluskarakteristieken, zoals de ouderdom bij eerste reproductie,

de voortplantingswijze (semelpaar of iteropaar), de reproductieve inspanning, de grootte van de juvenielen e.a. als rangschikkingsindices gebruikt werden. Pianka (1970) schreef de bimodaliteit van de r-K-selectie o.a. toe aan de sterk negatieve correlatie tussen r_{max} en T_{min}. Hierna ontstond er een tendens om ganse phyla aan de hand van deze twee parameters te typeren (Southwood *et al.*, 1974 ; Southwood, 1976), wat natuurlijk een overgesimplifieerde en hoogst onvolledige benadering is (Bergmans, 1984 ; Maelfait, 1983 ; Stearns, 1977 ; Stearns, 1980). Het gaat mijns inziens niet op om kleine, zich snel ontwikkelende soorten als r-strategist te klasseren. Op die manier is er slechts voldaan aan twee correlaten van de r-K-strategie. Er moeten tenminste voor alle correlaten gegevens beschikbaar zijn voor een soort op een objectieve manier kan geklasseerd worden.

Als de r-K-theorie inderdaad het verband weergeeft tussen soortspecififieke eigenschappen en het biotoop, dan ligt de essentie van de theorie hierin dat fitness-selectie in densiteitsafhankelijke en densiteitsonafhankelijke omstandigheden verschillend werkt (Stearns, 1977). Wanneer adaptaties zoals competitieve superioriteit en resistentie t.o.v. predatie zich ontwikkeld hebben, dient tegelijkertijd de r_m laag te zijn. We mogen dan ook verwachten dat opportunistische soorten een hoge r_m bezitten en dat stabiele of persistente soorten een lage r_m hebben. Deze dialectiek is erg fragmentair en misschien wel foutief. Stearns (1977) stelt namelijk dat de r-K-theorie onvoldoende ontwikkeld is en hij illustreert dit met een indrukwekkende lijst van onnauwkeurigheden : (1) stochastische en deterministische modellen voorspellen dezelfde levenscycluscombinaties voor tegenovergestelde situaties (Murphy, 1968 versus Pianka, 1970), (2) fysiologische barrières verhinderen meestal dat optima die voorspeld worden door de levenscyclustheorie geconcretiseerd worden (o.a. Calow, 1977 ; Schoener & Janzen, 1968 ; de laatste auteurs stelden vast dat de grootte bij insecten voornamelijk bepaald wordt door de vochtigheidsgraad), (3) de meeste populaties groeien niet in SLV (= stabiele leeftijdsverdeling), (4) de tijdschaal waarin de resultaten worden geïnterprereerd (zonnetijd of fysiologische tijd) beïnvloedt de resultaten, (5) theoretische levenscyclusstudies houden geen rekening met genetische verschillen tussen de sexen, terwijl diploïde organismen in feite genen produceren en geen individuen, (6) K-selectie is geen levenscyclusstrategie, maar een artefact van het logistische denken, omdat er geen eenvoudige mathematische relatie bestaat tussen T_{min}, l_x en m_x enerzijds en K anderzijds en (7) het verband tussen de reproductieve inspanning en de adulte overleving is complex. Verder bestaan er aanwijzingen dat competitieve geschiktheid noch gecorreleerd is met r noch met K (Gill, 1972), terwijl in de klassieke studies van Gause (1934)(in Sladen

& Bang, 1969) soorten met de hoogste K wel winnen. K kan dus niet altijd gebruikt worden als maat voor de competitieve capaciteit. Daarom voerde Gill (1972, 1974) het proces van interferentie- of α-selectie in (α = 3de parameter in de Lotka-Volterra vergelijkingen). Hij definieerde α-selectie als

> "the evolutionary process by which competitive ability increases and refers to the acquisition of interference phenomena whereby individuals impair the reproductive rate dN/Ndt of competitors"

en specifieerde dat

> "α-selection is a mechanism of evolutionary reduction of r and K".

Gill (1974) toonde ook aan dat exploitatieve competitieve geschiktheid proportioneel is met 1/K (..."that for each individual added to the population the rate of growth decreases with a constant amount 1/K), m.a.w. wanneer K toeneemt, hetzij door het ontwikkelen van een grotere efficiëntie bij de hulpbronexploitatie of door toename van het aantal hulpbronnen, dan nemen de negatieve effecten per individu op de logaritmische groeisnelheid af (Gill, 1974). Competitie binnen een zelfde taxon (homotypische competitie) wordt berekend als $-r_i/K_i$ (Lotka-Volterra vergelijkingen). Onder K-selectie nemen de competitiecoëfficiënten dus theoretisch af. Er bestaan evenwel empirische aanwijzingen dat K negatief gecorreleerd is èn met competitieve geschiktheid èn met resistentie aan predatiedruk (Jacobs, 1977 en Kerfoot, 1977). K houdt ook duidelijk geen rekening met interferentiecompetitie. Bovendien bestaan er aanwijzingen dat r en K positief gecorreleerd zijn met elkaar (Luckinbill, 1979).

Toch wordt er algemeen aanvaard dat het ontwikkelen van competitieve superioriteit en van mechanismen om aan predatiedruk te ontsnappen wordt gebalanceerd door een reductie van r_m (Allan, 1976 ; Taylor, 1978 ; Southwood, 1977 en Luckinbill, 1979). Dit wordt geïllustreerd met de volgende voorbeelden : grotere soorten zijn minder gevoelig voor predatiedruk (Brooks & Dodson, 1965 ; Heip,1974a), zijn competitief bevoordeligd in "resource-exploitatie" Calow, 1977) maar hebben meer tijd nodig om het volwassen stadium te bereiken. Een grotere T_{min} resulteert in een lagere r_{max}, aangezien er een allometrisch verband bestaat tussen T_{min} en r_{max} (Pianka, 1972, zie ook Heip *et al.*, in druk, specifiek voor vrijlevende mariene nematoden).

Omtrent de betekenis van r_{max} als fitness (Birch, 1948, 1953) bestaat er geen discussie en kunnen we éénduidig stellen dat het de potentiële groeicapaciteit is van een soort bij de exploitatie van een "leeg" biotoop (in de literatuur wordt hiervoor de term "ecological vacuum" gebruikt, maar volgens Kinne, in een brief gericht aan de auteur van deze thesis, bestaan er geen ecologische

vacua) (Snell, 1978 ; Lewontin, 1965 ; Mertz, 1970 ; Pianka, 1974, 1978 ; Southwood, 1977 e.a.). In de literatuur worden meerdere benamingen teruggevonden voor deze populatieparameter (zie Southwood, 1978 voor een overzicht): zoals de intrinsieke natuurlijke toenamesnelheid, de Malthusiaanse parameter, de aangeboren toenamesnelheid en de gerealiseerde toenamesnelheid ('actual rate of increase') als de populatie in de SLV-condities groeit. In tegenstelling met de gerealiseerde toename blijft de intrinsieke toenamesnelheid r_m constant (in deze studie is r de gerealiseerde, r_m de intrinsieke en 'r' een benaderende, theoretisch niet correcte toenamesnelheid). r_m is de groei onder SLV-condities en eens deze distributie bereikt, blijft zij theoretisch onbeperkt behouden (Krebs, 1978 ; Mertz, 1970). Dit is de reden waarom enkel r_m kan gebruikt worden (1) als parameter voor de fysiologische capaciteit om toe te nemen in aantal en (2) om verschillende soorten onderling te vergelijken. Dit laatste kan slechts correct gebeuren wanneer de biomassaafhankelijke interferentie geëlimineerd wordt. Daarom zal in deze studie een gewogen populatiegroeiparameter $r/\hat{r}$ worden berekend. Hierin is $\hat{r}$ een door de biomassa gedetermineerde toenamesnelheid die ofwel met Fenchel's (1974) ofwel met een in deze studie voor nematoden opgestelde vergelijking werd berekend (naar Taylor, 1978).

De volgende bedenkingen van Evans & Smith (1952) illustreren de betekenis die aan r_m wordt gegeven in ecologische assays. "We mogen verwachten dat de populatiedensiteiten van soorten die goed aan hun omgeving zijn aangepast, relatief weinig veranderen in functie van de tijd, als deze omgeving gedurende een voldoende lange periode constant blijft. In deze omstandigheden zullen factoren die limiterend werken op de populatiegroei ook de maximale groei balanceren of beperken. De grootte van r_m is daarom het resultaat van evolutionaire processen, wat impliceert dat deze parameter karakteristiek is voor de aanpassing van de soort aan de vereisten van het natuurlijk habitat. Dit houdt in dat r_m door de natuurlijke selectie boven een minimale kritische waarde wordt gehouden en dat te hoge, evolutief ongunstige waarden, gecompenseerd worden door de "economie" van de soort. De meeste populaties zijn op lange termijn stationair, wat betekent dat r gereduceerd wordt tot 0 (en de netto reproductiviteit R_o tot 1). Daarom geeft de grootte van r_m (verschil met nul) ons indicaties over de leefbaarheid van het biotoop".

5.f. FACTOREN DIE r BEÏNVLOEDEN

Drie parameters, namelijk de saliniteit, de temperatuur en de voeding (Tietjen & Lee, 1977b; Heip *et al.*, 1978 ; Lee *et al.*, 1976 ; Alongi & Tiet-

jen, 1980 ; Warwick, 1981a ; Vranken *et al.*, 1984a ; Garcia, 1982) hebben een belangrijke invloed op de reproductieve poten aal, gemeten als 'r'. Binnen bepaalde temperatuurslimieten neemt r' lineair toe in functie van de temperatuur. Voor vier soorten zijn hierover data beschikbaar in de literatuur (zie Tabel VII.32., uit Heip *et al.*, in druk).

Tabel VII.32. : Verband tussen de intrinsieke toenamesnelheid 'r' en de temperatuur. CI = 95% confidentie-interval.

Soort	a	b	R^2	Auteurs
Oncholaimus oxyuris	-0.0042	0.0013 (CI : 0.00005)	0.9998	Heip *et al.*, 1978
Diplolaimelloides bruciei	-0.067	0.0134 (CI : 0.0042)	0.953	Warwick, 1981a
Chromadorina germanica	-0.1453	0.0144 (CI : 0.0051)	0.988	Tietjen & Lee, 1977b
Monhystera microphthalma	-0.0815	0.0147 (CI : 0.0217)	0.8196	Vranken *et al.*, 1984a

De toenamesnelheid 'r' bij de soorten *D. bruciei*, *C. germanica* en *M. microphthalma* is sterk afhankelijk van de temperatuur, terwijl voor de grote predator/omnivoor *O. oxyuris*, de temperatuursafhankelijkheid van 'r' opvallend kleiner is.

Twee processen, namelijk de eiproductie en de ontwikkelingssnelheid zijn belangrijk voor de grootte van 'r'. Bij *O. oxyuris* is de invloed van de temperatuur op de eiproductie (b = 0.083) beduidend kleiner dan bij de andere soorten. Voor *D. bruciei* werd een b = 0.286 genoteerd en voor *M. microphthalma* is b = 0.80. De discrepanties tussen de temperatuursafhankelijkheid van de ontwikkelingstijd zijn voor de drie soorten veel kleiner en statistisch niet verschillend (zie hoger). Hieruit besloot Warwick (1981a) dat de verschillen in temperatuursafhankelijkheid van 'r' tussen *O. oxyuris* en *D. bruciei* voornamelijk te wijten zijn aan de discrepanties in de temperatuursafhankelijkheid van de eiproductie. Dit is echter niet correct omdat voornamelijk de grootte van T_{min}, onafhankelijk van de temperatuursafhankelijkheid van T_{min}, bepalend is voor de grootte van r_m (bv. een nematode met een T_c = 20 d verhoogt zijn ontwikkelingssnelheid 4x bij een temperatuursstijging van 10°C. De temperatuursafhankelijkheid van de ontwikkelingstijd van dit organisme is identiek aan de temperatuursafhankelijkheid van een soort die zijn ontwikkelingsduur reduceert van 540 d naar 135 d met een temperatuursverhoging van 10°C. Als beide soorten 150 vrouwelijke nakomelingen hebben onafgezien van de tempera-

tuur, dan is de temperatuursafhankelijkheid van de reproductieve potentiaal van het eerste organisme (b = 0.075) beduidend groter dan die van het tweede (b = 0.003). Dit is te wijten aan de verschillen in absolute grootte van T_c. Als de temperatuursafhankelijkheid van de reproductiviteit van *O. oxyuris* identiek is aan die van *D. bruciei* en als we aanvaarden dat $T_{min} \approx T_c$ en dat de adulte populatie voor 60% uit ♂♂ bestaat, dan nog is de temperatuursafhankelijkheid van *O. oxyuris* (b = 0.002) beduidend kleiner dan die van *D. bruciei*. Dit is voldoende overtuigend om Warwick's (1981a) interpretatie te verwerpen. Warwick (1981a en b) stelde wel, en dit is volgens mij correct, dat een hoge temperatuursafhankelijkheid van r een indicatie geeft dat de soort een opportunist is (identiek aan r-strategist volgens Southwood, 1977). *O. oxyuris* gedraagt zich voor dit kenmerk als een stabiele conservatieve soort, al beweren Warwick & Gee (1984) dat het een opportunistische soort is, wat contradictorisch is met Warwick's eigen eerdere gedachtengang (Warwick, 1980). Ik ben het in dit opzicht eens met Smol *et al.*, 1980, die de soort een relatief-K geselecteerde soort noemen.

Heip(1977b) vond voor vier meiobenthosorganismen, *Tachidius discipes*, *Paronychocamptus nanus* (Copepoda), *Protohydra leuckarti* (Hydrozoa) en *Oncholaimus oxyuris*, een lineair verband tussen r en de temperatuur. Uit onze observaties, uit die van Warwick (1981a) en uit de experimenten van Tietjen & Lee (1977b) blijkt dat dit niet altijd het geval is. Warwick(1981a) vond voor *D. bruciei* een sigmoide verhoging van 'r' tussen 5 en 25°C, en tussen 25 en 30°C is er terug een sterke verhoging van r waar te nemen, wat volgens Warwick (l.c.) te wijten is aan temperatuursstress. Met het logistisch model noteren wij voor *M. microphthalma* (20°/$_{oo}$), *C. nudicapitata* en *M. parva* een analoge verhoogde temperatuursacceleratie van 'r' bij de hogere temperaturen. Bij *M. disjuncta* is de temperatuursinvloed het grootst bij overgang van 12 naar 15°C en bij *R. marina* vinden we de hoogste 'r' bij de intermediaire temperatuur van 25°C. Bij *Chromadorina germanica* (Tietjen & Lee,1977b) vergroot 'r' bij temperatuursstijgingen tot aan 25°C en daalt 'r' boven 25°C, en dit voor de drie experimentele saliniteiten. Garcia (1982) geeft voor *Monhystera* sp. een bijna lineaire toename bij overgang van 10 naar 30°C, terwijl er bij een andere soort, *A. denticulata*, een duidelijk curvilineair verband bestaat tussen 'r' en de temperatuur.

Meestal wordt echter enkel de gemiddelde r per temperatuur gepubliceerd en daarom kunnen we niet nagaan of er een significante fout rond de regressie van r tegen T bestaat. Onze data, samen met de statistische analyse van de fout rond de curve wordt gegeven in Tabel VII.33.

Tabel VII.33. : Relatie tussen 'r' en temperatuur ; b = temperatuursafhankelijkheid van 'r' ; de probabiliteit geeft aan of er een significant verband tussen r en de temperatuur bestaat ; fout geeft aan of de fout rond het verband tussen 'r' en de temperatuur significant is ; 'r' = gerealiseerde populatietoename een benadering van r_m.

Soort	Sal. (°/₀₀)	b	Probabiliteit	Fout	df
M. microphthalma	20	0.0178	P=0.030	ns	(1,2)
	11	0.0052	P=0.255 ns	0.001<P<0.01	(1,2)
	30	0.0077	P=0.084 ns	ns	(1,1)
M. parelegantula (+35°C)	30	0.0158	P=0.003	0.01<P<0.05	(1,3)
R. marina	20	-0.0004	P=ns (F < 1)	-	(1,1)
C. nudicapitata	30	0.0110	P=0.008	0.01<P<0.05	(1,3)
M. parva	30	0.0072	P=0.149 ns	ns	(1,2)
C. germanica		0.0144☆	(F=159** ;df =1,2)		
D. bruciei		0.0134☆☆	(F= 79*** ;df =1,4)		
O. oxyuris		0.0013⊕	(F=8225***;df =1,3)		

☆ : Tietjen & Lee, 1977b
☆☆: Warwick, 1981a
⊕ : Heip *et al.*, 1978

Uit deze analyse blijkt dat 3 van de 7 regressies een significante fout rond de r-T-curve hebben en dat er in 4 van de 7 gevallen, geen significante regressie tussen r en T bestaat. Bij een aantal soorten, *R. marina*, *M. disjuncta*, *C. germanica*, *M. microphthalma* (temperaturen hoger dan 30°C geven aberrante lage r's) en *M. parelegantula* bestaat er een bepaald temperatuursoptimum waarboven de 'r' wordt geïnhibeerd en gereduceerd. Zoals voor de temperatuur bestaat er ook voor de saliniteit een optimum (zie Tabel VII.34).

Tabel VII.34. : Optimale saliniteit waarbij maximale waarden van 'r' gemeten werden.

Soort	Saliniteits-optimum (°/₀₀) voor 'r'	Auteurs
Monhystera microphthalma	20	deze studie
Chromadorina germanica	26	Tietjen & Lee, 1977b
Diplolaimelloides bruciei	26	Warwick, 1981a
Monhystera sp.	38	Garcia, 1982
Atrochromadora denticulata	38	idem
Eudiplogaster pararmatus	2.5	Romeyn *et al.*, 1983

Een toename of afname van de saliniteit t.o.v. het optimum veroorzaakt een reductie van de reproductieve potentiaal (Tietjen & Lee, 1977b; Warwick, 1981a ; Romeyn *et al.*, 1983 ; Garcia, 1982 en deze studie). Uit deze studie blijkt ook dat bij de optimale saliniteit de temperatuursafhankelijkheid van 'r' beduidend hoger is dan bij de marginale saliniteiten. Dit is een duidelijke aanwijzing dat r inderdaad als een holistische eenheid van co-evolutie kan beschouwd worden en dat r een goede maat is voor de milieu-invloed in densiteitsonafhankelijke omstandigheden. Het belang van de voeding werd op overtuigende wijze gedemonstreerd door Alongi & Tietjen (1980). Naargelang het voedsel, varieerde r tussen 0 en 0.12 dag^{-1} bij *C. germanica* en *Diplolaimella* sp. Bij *M. disjuncta* was het verschil iets minder uitgesproken, namelijk tussen 0 en 0.1 dag^{-1}. In tegenstelling met deze studie meldt Findlay (1982) dat van zes verschillende types detritus slechts twee een lagere voedingswaarde hebben. Bij deze soort is niet r maar wel K een directe functie van het rantsoen en van het detritustype. Findlay (1982) vertaalde dit in de volgende hypothese :

> "Systems recieving pulses of directly available detritus should exhibit fewer sporadic fluctuations closely tied to the food supply. Conversely, systems recieving pulses of detritus which is not directly available, should exhibit fewer sporadic fluctuations".

Inderdaad "Aufwuchs" gemeenschappen op het Japans bessenwier (*Sargassum*) vertonen een duidelijke correlatie tussen de voedselabondanties en de populatiegrootte (Kito, 1982) wat erop wijst dat het detritus van dit wier rechtstreeks beschikbaar is. Op dit wier leeft ook een bijzonder rijke gemeenschap (Nienhuis, 1984) en een rijke gediversifieerde nematodengemeenschap.

Banse (1982) bestudeerde de biomassa-afhankelijkheid van de natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid, r_m bij kleine Metazoa, met inbegrip van de Nematoda. De studie van de relatie is zinvol omdat r_m, als de dagelijkse mortaliteit verwaarloosbaar klein is, een benadering is van de potentiële productiviteit per gewichtseenheid van de populatie (Fenchel, 1974). Banse (1982) vond in zijn studie dat de maximale groeisnelheid van brakwater of mariene meiobenthische nematoden beduidend kleiner is dan die van "andere nematoden" (met als modelsoorten *Caenorhabditis briggsae* en *Plectus palustris*) of van andere kleine Metazoa. Banse voorspelde een allometrisch verband tussen r_m en het versgewicht van nematoden met een exponent "beduidend" kleiner dan -0.25. Fenchel (1974) van zijn kant vond voor heterotherme Metazoa een biomassa-afhankelijkheid (d = -0.274). In deze context vond ik het zinvol om dit verband bij nematoden opnieuw te bestuderen en om hierbij de meest recente gegevens op te nemen (zie Tabel VII.35). De waarden zijn voorzien van het label 'r' omdat het in de meeste gevallen slechts benaderingen zijn. Hicks &

Coull (1983) noemden een gelijkaardige data-compilatie bij harpacticoide copepoden terecht 'an amalgan of computed forms'. Voor een uiterst zinvolle kritiek in verband met r_m en voor zijn exacte berekeningswijze wordt verwezen naar Bergmans (1981, 1983 en 1984). Alleen de data voor *D. bruciei* (Warwick, 1981a), *C. nudicapitata* (Warwick, 1981b), *C. briggsae* (Schiemer, 1982b) en *Rhabditis marina* (Vranken & Heip, 1983) zijn echte r_m's. De waarden van de soorten die door von Thun (1968) werden gekweekt zijn "toenamecapaciteiten = r_c's" (capacities for increase, Laughlin, 1965) en dit zijn onderschattingen van r_m.

Uit de huidige studie blijkt o.a. dat mariene nematoden een hogere reproductieve capaciteit bezitten dan algemeen wordt aangenomen. Hun eiproductie is zelfs te vergelijken met die van de terrestrische soorten (Grootaert, 1976 ; Grootaert & Jacques, 1979 ; Grootaert & Small, 1982 ; Grootaert & Maertens, 1976 ; De Cuyper, 1978 ; Woombs & Laybourn-Parry, 1984). *M. disjuncta* bv. legt ongeveer 200 eieren per wijfje in het temperatuursinterval van 3 tot 17°C (Vranken *et al.*, in druk), *Monhystera denticulata* produceert ongeveer 60 eieren (Tietjen & Lee, 1977), *Chromadora nudicapitata* legt 50 eieren bij 20°C (Warwick, 1981b), *M. disjuncta* bezit zelfs de potentie om in optimale omstandigheden ongeveer 500 eieren per wijfje af te leggen (Verschraegen, 1984) en *Rhabditis marina* produceert 600 eieren per wijfje in een tijdspanne van slechts zes dagen. Bij *R. marina* werd zelfs een maximum van 800 eieren per wijfje (éénmalige observatie) genoteerd in monoxenische culturen met *Alteromonas haloplanktis* als voedingsorganisme (Vanderhaeghen, pers.med.). Daarom worden de r_c's die met von Thun's data berekend werden (von Thun aanvaardt een eiproductie van ongeveer 20 eieren per ♀) niet gebruikt in de berekeningen. De data van de rhabditiden werden evenmin gebruikt, om redenen die reeds uitgebreid werden beschreven voor *Rhabditis marina*.

Niettemin is het duidelijk dat de nieuwe data duidelijk contrasteren met Banse's (1982) gedachtengang. Zo worden beduidend hogere waarden gevonden (>0.2 dag^{-1}) voor *M. microphthalma* ('r' = 0.35 dag^{-1} bij 30°C en 20‰ S) en voor *M. disjuncta* dan verwacht. Bij de laatste soort wordt de hoogste 'r' gerealiseerd bij 15°C ($r = 0.26\ dag^{-1}$) en niet bij 20°C, de referentietemperatuur die in de meeste studies wordt gebruikt. Hieruit volgt duidelijk dat r-waarden van 0.2 dag^{-1} hoegenaamd niet uitzonderlijk zijn voor brakwaternematoden. Nochtans berekenden we uit een recente studie van Jensen (1983) met de nematode *Chromadorita tenuis* een $r_c = 0.0940\ dag^{-1}$ bij 18°C. Bij deze temperatuur produceert de nematode maximaal een 20-tal eieren, dit terwijl wilde types onmiddellijk na inoculatie in-vitro een 50-tal eieren produceren. Daar-

Tabel VII.35. : Verband tussen de reproductieve potentiaal (gemeten als 'r') en het lichaamsgewicht.

Soort	'r' dag^{-1} bij 20°C	versgewicht(µg)	Auteurs
Adoncholaimus thallassophygas [a]	0.032	9.8	von Thun, 1968
Chromadorita tenuis [a]	0.072	1.3	idem
Diplolaimella ocellata [a]	0.068	0.2	idem
Diplolaimelloides oschei [a]	0.085	0.2	idem
Diplolaimelloides islandica [a]	0.068	0.2	idem
Monhystera disjuncta [a]	0.076	0.85	idem
Chromadorina germanica [b]	0.15	0.28	Tietjen & Lee, 1977
Oncholaimus oxyuris	0.022	20	Heip *et al.*, 1978
Diplolaimella punicea [c]	0.118	1.13	Alongi & Tietjen, 1980
Monhystera disjuncta [c]	0.116	1.76	idem
Plectus palustris	0.28	1.5	Schiemer *et al.*, 1980
Diplolaimella chitwoodi	0.27	0.67	Findlay, 1982
Diplolaimelloides bruciei	0.231	0.45	Warwick, 1981a
Caenorhabditis briggsae [d]	1.136	0.50	Schiemer, 1982
Eudiplogaster pararmatus [c]	0.071	1.1	Romeyn *et al.*, 1983
Rhabditis marina [c]	0.731	1.1	Vranken & Heip, in druk
Monhystera microphthalma	0.277	0.6	Vranken *et al.*, in druk
Monhystera disjuncta	0.116	0.32	deze studie
Chromadora nudicapitata [d]	0.209	0.71	Warwick, 1981b
Mesodiplogaster lheritieri [c]	1.158	7.3	Grootaert, 1976
Labronema vulvapapillatum [c]	0.067	10.7	Grootaert & Small, 1982
Chromadorita tenuis [e]	0.0940	1.3	Jensen, 1983 ; 1984b

a : 'r'-waarden berekend als r_c (Laughlin, 1965).

b : bekomen door grafische interpratatie.

c : gecorrigeerd naar 20°C door een lineair verband tussen r_m en de temperatuur te aanvaarden (Heip, 1977) met $r_m = 0$ bij 0°C.

d : r_m berekend met Lotka's formule.

e : niet opgenomen in de berekeningen.

om lijkt het mij dat de waarden van Jensen (1983) de potentiële capaciteit onderschatten. Dit is mogelijks te wijten aan de samenstelling van het dieet. *C. tenuis* werd namelijk enkel gekweekt op een dieet van de pennate diatomee *Nitzschia palea* (Jensen, 1983, 1984). Uit onze studie met *C. nudicapitata* bleek dat een gevarieerd dieet (mengsel van bacteriën, diatomeeën en één groenwier) de beste resultaten gaf. Ter vergelijking, wij telden bij *Chromadora nudicapitata* een eiproductie van ongeveer 400 eieren. De meeste waarden zijn echter slechts benaderingen van r_m. Toch hebben we deze ruwe schattingen gebruikt om na te gaan of er een allometrisch verband bestaat tussen r_m en het versgewicht (we gebruikten een model I analyse om de regressiecoëfficiënt te kunnen vergelijken met die van Fenchel en Banse). Dit gaf ons de volgende vergelijking :

$$\log_e r_m = -1.959 \text{ (SE : 0.154)} - 0.429 \text{ (SE : 0.122)} \log_e WW \text{ (µg)}$$
$$(F = 12.4^{**} \; ; \; df = 1,10).$$

Dit laat ons toe te besluiten dat de massa-afhankelijkheid van r_m ongeveer 1.6x hoger is dan berekend met de vergelijking van Fenchel (1974). De regressiecoëfficiënten zijn statistisch niet verschillend. Er bestaat hoge negatieve correlatie ($r = -0.74$; $P < 0.01$) tussen r_m en het lichaamsgewicht. Grotere nematoden hebben bijgevolg kleinere 'r''s en omgekeerd. Aanvullend wordt met deze analyse bevestigd dat de reproductieve potentiaal bij nematoden vrij laag is. Enkel de rhabditiden realiseren r_m's van de grootte die men verwacht aan de hand van Fenchel's vergelijking voor heterotherme organismen. *Mesodiplogaster lheritieri* realiseert een r die zelfs 2x groter is dan de verwachte waarde. Bij de andere soorten variëren de verschillen tussen de experimentele en de verwachte waarden tussen 20x bij *O. oxyuris* en 3x bij *P. palustris*.

In Tabel VII.36. worden de $r/\hat{r}$ waarden die werden bekomen met de twee verschillende vergelijkingen met elkaar vergeleken. Hieruit blijkt dat op een paar verschuivingen na, de zelfde rangschikking wordt bekomen. Aan het uiteinde met de hoge $r/\hat{r}$'s vinden we de rhabditiden, die door meerdere auteurs als uitgesproken opportunisten worden beschouwd (Johnson *et al.*, 1974 ; Woombs & Laybourn-Parry, 1984 ; Schiemer, 1983). Aan het andere extreem bevinden zich een aantal dominante soorten (*E. pararmatus*, *O. oxyuris* en *M. disjuncta*) en soorten (*M. disjuncta*, *M. parelegantula* en *C. germanica*), die in specifieke omstandigheden (biotopen met hoge jaartemperatuur, substraten met een hoog gehalte organische stof, macrophytische substraten) dominant kunnen zijn (Paetzold, 1955, 1958 ; Meyl, 1954a; Tietjen & Lee, 1977 ; Vincx & Heip, 1984). Ertussen bevinden zich soorten zoals *Chromadora nudicapitata* en *Diplolaimelloides bruciei* die respectievelijk dominant zijn als "Aufwuchs-soort"

Tabel VII.36. : Gewogen reproductieve potentiaal van vrijlevende mariene nematoden ; $\hat{r}$ is een gewichtsafhankelijke reproductieve potentiaal berekend met de vergelijking van Fenchel (1974) en de vergelijking van Heip *et al.* (in druk).

Soort	$r/\hat{r}$ (Fenchel)	$r/\hat{r}$ (Heip *et al.*, in druk)
Chromadorina germanica	0.1050	0.6160
Oncholaimus oxyuris	0.0495	0.5644
Diplolaimella punicea	0.1210	0.8819
Monhystera disjuncta	0.1343	1.0485
Plectus palustris	0.3101	2.3631
Diplolaimella chitwoodi	0.2400	1.6123
Diplolaimelloides bruciei	0.1840	1.1628
Caenorhabditis briggsae	0.9319	5.9830
Eudiplogaster pararmatus	0.0722	0.5245
Rhabditis marina	0.7436	5.4004
Monhystera microphthalma	0.2388	1.5776
Monhystera disjuncta	0.0842	0.5044
Chromadora nudicapitata	0.1886	1.2795
Mesodiplogaster lheritieri	1.9795	19.2746
Labronema vulvapapillatum	0.1271	1.3141
Monhystrella parelegantula	0.0623	0.2877
Monhystera parva	0.2689	1.6487
Chromadora nudicapitata	0.3062	2.0772

(Wieser, 1959 ; Kito, 1982 en Jensen,1984a) en in schorre vegetaties (Hopper, 1970).

Rhabditiden zijn soorten die explosief saprogene biotopen van zowel plantaardige als dierlijke constitutie (Südhaus, 1974a en b ; Andrássy, 1983) kunnen koloniseren. Deze substraten bestaan slechts gedurende een relatief korte periode. Hierdoor wordt de groei telkens onderbroken, wat voor gevolg heeft dat de soorten vrijwel nooit echt dominant worden. Buiten de studie van Kito (1982) bestaan er over *R. marina* geen kwantitatieve densiteitsgegevens. Uit deze studie blijkt dat de soort matig abondant is. Er bestaan wel aanwijzingen dat hoge abondanties kunnen voorkomen (Inglis & Coles, 1961). in de meeste gevallen worden er lage densiteiten gemeld (Meyl, 1955 ; Schütz & Kinne, 1955 en Inglis & Coles, 1961). De lage abondantie van deze soort komt duidelijk overeen met de hypothese dat uitgesproken opportunisten competitief inferieur zijn. Het is zelfs mogelijk dat de rhabditiden door competitief superieure "nematode-taxa" gedwongen werden om het saprogene niche-complex in te nemen (Schiemer, 1983).

Twee soorten, namelijk *O. oxyuris* en *E. pararmatus*, behoren tot de dominante vormen in de biotopen waar zij voorkomen (Schuurmans Stekhoven, 1942 ; Schütz & Kinne, 1955 ; Schütz, 1966 ; Smol *et al.*, 1980 en Romeyn *et al.*, 1983). De levenscyclus van beide soorten wordt duidelijk gekenmerkt door een aantal conservatieve karakteristieken (zie Warwick, 1980 ; 1984). *E. pararmatus* is vivipaar en produceert slechts een tiental juvenielen per ♀♀. *O. oxyuris* heeft een lange ontwikkelingstijd, produceert slechts een 30-tal eieren ; de ♀♀ hebben een type I overlevingscurve ; de ♂♂ leven langer dan één jaar. Deze soorten bezitten dus duidelijk een aantal correlaten van de K-soorten en zijn inderdaad dominant in hun milieu.

De positie van *M. parelegantula*, ondanks het feit dat de soort uitgesproken dominant is in inlandse salina's (Paetzold, 1955, 1958 ; Meyl,1954a) wordt mijns inziens voornamelijk veroorzaakt door de hoge T_o. Hierdoor is T_{min} bij 20°C relatief lang waardoor r bij 20°C beduidend onder de voorspelde waarde ligt, wat een lage $r/\hat{r}$ geeft. Bij 30°C heeft de soort een 'r' = 0.3604 dag^{-1} en dit geeft voor Fenchel's vergelijking een $r/\hat{r}$ = 0.165 en voor onze vergelijking 'r' = 0.765, wat de bovenstaande redenering bevestigt.

Voor *M. disjuncta*, vinden we ook een lage coëfficiënt. Deze soort is uitgesproken dominant op macrophyta (Schütz, 1966 ; Kito, 1982 ; Trotter & Webster, 1983 en persoonlijke observaties) en plaatselijk dominant in slibbodems met een hoog gehalte aan organisch materiaal (Vincx & Heip, 1984). Andere soorten zoals *C. nudicapitata* en *C. germanica* kunnen duidelijk geklasseerd worden als dominante "Aufwuchs-soorten" (Tietjen & Lee, 1977b; Wieser, 1959 ; Kito, 1982; Jensen, 1984a). Hier zijn de $r/\hat{r}$-waarden echter niet éénduidig. *C. nudicapitata* heeft een hoge $r/\hat{r}$ (de waarde bekomen met Warwick's data is een lichte onderschatting), terwijl *C. germanica* een lage $r/\hat{r}$ waarde heeft. De abondantie van *C. nudicapitata* is sterk afhankelijk van de seizoenale variabiliteit in de voedselabondantie en dit is weer een typische eigenschap van r-strategisten (May, 1976 ; Southwood, 1976). De andere brakke soorten zijn typische "Aufwuchs"-soorten die door een aantal auteurs als extreme opportunisten worden beschouwd (Warwick & Gee, 1984 ; Jensen, 1984a). Dit is meer dan waarschijnlijk correct en toch staat dit in contrast met de lage reproductieve capaciteit van de meiofauna en meer specifiek van de nematoden. Eén van de mogelijke verklaringen is dat temperatuursverhogingen boven 20°C een zeer grote acceleratie van r veroorzaken waardoor beduidend hogere waarden gerealiseerd worden die beter beantwoorden aan het opportunisme van deze soorten.

VIII. DEMOGRAFISCHE EN REPRODUCTIEVE ASPECTEN VAN DE LEVENSCYCLUS

1. SAMENVATTING

De groei, reproductie en overleving van vijf vrijlevende mariene nematodensoorten werd bestudeerd in laboratoriumomstandigheden. De somatische groei gedurende de juveniele stadia kan zeer goed (met coëfficiënten van R^2 variërend tussen 0.94 en 0.99) beschreven worden met een exponentiële functie. De gemiddelde maximale fecunditeit bedraagt 297 eieren voor *Monhystera microphthalma* (25°C), 218 eieren voor *Monhystera disjuncta* (12°C), 55 eieren bij 30°C voor *Monhystrella parelegantula*, 172 eieren bij 12°C voor *Monhystera parva* en 460 eieren bij 12°C voor *Chromadora nudicapitata*. Bij de vijf soorten is de dagelijkse fecunditeit gedurende het eerste gedeelte van de reproductieve periode constant. Bij *Monhystera microphthalma* is de dagelijkse eiproductie afhankelijk van de temperatuur en worden er bij de hogere temperaturen meer eieren afgezet. Bij *Monhystera disjuncta* stijgt de dagelijkse fecunditeit als de temperatuur stijgt maar de totale reproductie bij de verschillende temperaturen blijft gelijk omdat bij de lagere temperaturen de eiproductie langer duurt. Bij de andere soorten werd slechts één temperatuur bestudeerd.

Zowel bij M. *microphthalma* als bij M. *disjuncta* is de gemiddelde adulte levensduur sterk afhankelijk van de temperatuur en van het geslacht. Bij hogere temperaturen is de levensduur korter. De ♂♂ leven langer dan de ♀♀. Bij M. *parva* en C. *nudicapitata* bestaat dezelfde sexafhankelijkheid van de levensduur. De overlevingscurven van de vijf soorten en van beide geslachten kunnen goed beschreven worden door de Weibull-distributie.

De natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid r_m is sterk afhankelijk van de temperatuur en varieert bij M. *microphthalma* tussen 0.08 dag^{-1} bij 15°C en 0.37 dag^{-1} bij 30°C. Bij deze soort is r_m tussen 15 en 15°C een lineaire functie van de temperatuur : $r_m = -0.305 + 0.026\ T$ ($R^2 = 0.991$). Bij M. *disjuncta* is r_m tussen 3°C ($r_m = 0.06\ dag^{-1}$) en 17°C ($r_m = 0.29\ dag^{-1}$) een lineaire functie van de temperatuur : $r_m = 0.003 + 0.016\ T$ ($R^2 = 0.973$). r_m van C. *nudicapitata* is gelijk aan 0.135 dag^{-1} (12°C), die van M. *parva* is gelijk aan 0.156 dag^{-1} (12°C) en die van M. *parelegantula* bedraagt 0.307 dag^{-1} (30°C). Het verschil tussen de geboortesnelheid b en r_m is in kweekomstandigheden meestal te verwaarlozen. Relatief jonge adulte wijfjes hebben, behalve

bij de lagere temperaturen (15°C voor M. *microphthalma* en 3°C voor M. *disjuncta*), de hoogste reproductieve waarde.

2. INLEIDING

In de vorige hoofdstukken werd het temperatuursafhankelijke ontwikkelingsproces en de mortaliteit gedurende de immature stadia besproken. In dit hoofdstuk worden reproductieve aspecten,meer bepaald de totale fecunditeit (= potentiële capaciteit van een ♀ om nakomelingen te produceren, Krebs, 1978), de dagelijkse fecunditeit en de totale netto-fecunditeit bestudeerd.
Voor twee soorten, *Monhystera microphthalma* en M. *disjuncta* werd hierbij een uitgebreide temperatuursanalyse gemaakt. Bij de andere soorten werden de experimenten beperkt tot één enkele temperatuur. Naast de reproductiviteit wordt ook de adulte overleving voor beide sexen nagegaan en bestudeerd in functie van de temperatuur. Weer werden enkel bij de twee hoger genoemde soorten temperatuursexperimenten uitgevoerd. Een drietal methodes werden gebruikt om de overlevingsdata te analyseren. Naast de traditionele levenstabelanalyse, waarbij de levenstabelparameter e_x (e_x = levensverwachting van een organisme met leeftijd x) als finaliteit wordt bekomen, werd er een risico-analyse uitgevoerd (Gehan & Siddiqui, 1973), waarbij door middel van een fittingsanalyse de beschrijvende waarde van verschillende theoretische distributies wordt nagegaan. Beide procedures worden aangevuld met de methode voorgesteld door Pinder *et al.* (1978). Deze auteurs benadrukken namelijk de algemene geschiktheid van de Weibull-distributie om de overlevingsdistributie van organismen van sterk verschillende taxa te beschrijven. De laatste methode (Pinder *et al.*, 1978) wordt hier uitgewerkt en gebruikt bij het schatten van de stabiele leeftijdsverdeling omdat de berekeningsprocedure eenvoudig is (een dubbele logaritmische transformatie resulteert in vrij goede linearisaties van de overlevingsdata) en omdat de fit bijzonder goed is.

De reproductieve data en de overlevingsgegevens worden vervolgens gecombineerd in leeftijdsspecifieke fecunditeitscijfers (U_x of $l_x m_x$-data, zie vorig hoofdstuk) waarmee dan een aantal reproductieve parameters (R_o, r_m en r_c) en generatieparameters (T, T_c en $\overline{T}$) werden berekend. Met een methode voorgesteld door Nisbet & Gurney (1982), waarbij een exponentiële overlevingsprobabiliteit wordt aanvaard binnen iedere leeftijdsklasse, werd de geboortesnelheid (b of $F^*(o)$) en de stabiele leeftijdsverdeling bij exponentiële groei (constante r_m) bepaald. Tenslotte werd er voor exponentieel groeiende populaties in stabiele leeftijdsverdeling,een schatting van de dagelijkse

turnover ratio gemaakt. Er wordt ook nagegaan hoe deze productie verdeeld is over de verschillende populatiestadia. Voor deze productieschattingen werden gewichten gebruikt die bekomen werden uit groeicurve-analyses. De productieberekening, en de assumpties werden voor *Monhystera disjuncta* uitvoerig besproken door Herman *et al.* (1984b).

Een dergelijke levenscyclusstudie, met de constructie van levens- en fertiliteitstabellen, wordt hier voor de eerste maal voorgesteld voor vrijlevende mariene nematoden. In de literatuur werd tot op heden voor geen enkele andere nematodensoort,de geboortesnelheid, die equivalent is met de dagelijkse productie (Zaika, 1973), uitgerekend. Wel vinden we bij Anderson & Coleman (1981) levenstabellen voor de vrijlevende terrestrische soorten *Acrobeloides* sp. en *Mesodiplogaster lheritieri*. Deze auteurs beperken zich echter tot het bepalen van r_c.

3. MATERIAAL EN METHODEN

3.a. GROEI

De gewichtstoename gedurende de embryonale fase en gedurende het begin van het adulte stadium werd bepaald aan de hand van lengte en breedtemetingen met de formule van Andrássy (1954) :

$$\text{versgewicht } (\mu g) = \frac{a \times b^2}{1600000}$$

waarbij a de grootste lengte en b de maximale breedte is. Per punt van de groeicurve werden meestal, behalve voor *Monhystera parva* wegens tijdsgebrek, een 30-tal organismen gemeten. De nematoden zelf werden gefixeerd in glycerinepreparaten zodanig dat hier nog uitgebreid studiemateriaal voorligt. Wegens tijdsgebrek werd op biometrische aspecten van de nematodengroei niet ingegaan. In deze verhandeling werd de groei enkel bestudeerd om accurate schattingen te kunnen maken van de somatische productie in de juveniele en in de adulte fase. Voor de manier waarop de eigewichten werden bepaald wordt verwezen naar Hoofdstuk V.8.d.

3.b. LEEFTIJDSSPECIFIEKE FECUNDITEIT m_x

Om de leeftijdsspecifieke fecunditeit m_x (aantal vrouwelijke nakomelingen per wijfje met leeftijd x) te bepalen werden pas adulte ♀♀ en ♂♂ in kleine groepjes (1-3 individuen van iedere sex) in petriplaten met een Ø van 3.5 cm geplaatst. vanaf dat ogenblik werden minstens om de drie dagen de

eieren geteld. De reproducerende ♀♀ werden met periodes van ongeveer ($T_{min}/2$) dagen overgeënt naar nieuwe agarbodems. De eiafzetting werd gevolgd tot alle ♀♀ van de ouder-cohorte gestorven waren. De afgezette eieren zelf werden verder gevolgd tot het ogenblik dat de individuen die zich uit deze eieren ontwikkelden het volwassen stadium bereikten. Op die manier kon per interval het aantal vrouwelijke nakomelingen per wijfje in leven onder de binoculaire loupe experimenteel worden bepaald. Dit is echter geen echte m_x-waarde omdat in deze term de ei- en de juveniele mortaliteit inbegrepen zijn. Dit werd gecompenseerd door het nulpunt van de leeftijdsspecifieke overleving te beschouwen vanaf het begin van het adulte stadium. Hierdoor bekomen we per interval een netto-fecunditeitsterm die evenwaardig is aan de demografisch strikt gedefinieerde $l_x m_x$-term, namelijk een product waarbij m_x het aantal vrouwelijke eieren met leeftijd x is en l_x de leeftijdsspecifieke overleving, vertrekkend van een cohorte eieren.

3.c. DE LEEFTIJDSSPECIFIEKE OVERLEVING l_x

Deze parameter werd bepaald door te vertrekken van een cohorte adulte wormen met een ouderdom van T_{min} dagen. De cohorte werd verdeeld over drie tot vier petriplaten (Ø : 3.5 cm) naargelang de grootte van de gevolgde cohorte. In de replicaten werden beide sexen samen geplaatst zodanig dat de eiproductie en de bevruchting normaal kon verlopen. De afgezette eieren werden niet geteld. Bij iedere telling werden de adulte organismen overgeënt naar verse agarbodems. De volgende dag werden de oude bodems gecontroleerd op achtergebleven individuen. Als alle adulte ♀♀gestorven waren, werden de overblijvende ♂♂ overgebracht naar embryoschalen gevuld met brakwater. Na grondige controle werden de ♂♂ terug in de originele bodem geënt. Om werk te besparen werden overentingen naar nieuwe agarbodems beperkt tot het noodzakelijke minimum.

4. BEREKENINGEN

4.a. METHODE VAN PINDER *ET AL.* (1978)

Bij de berekening van de leeftijdsspecifieke netto-fecunditetstermen, $U_x = l_x m_x$, werden de l_x-waarden berekend met de Weibull-distributie. Hierbij werd de fittingsmethode van Pinder *et al.* (1978) gebruikt. Volgens de Weibull-distributiefunctie wordt de cohortoverleving beschreven door :

$$N_t = N_o e^{[-(t/\hat{b})^{\hat{c}}]} \qquad \text{(VIII.1)}$$

waarbij N_t het aantal overlevende organismen is op tijdstip t ; N_o het beginaantal in de cohorte is en $\hat{c}$ en $\hat{b}$ zijn constanten. Door een dubbele logaritmische transformatie kan deze functie gelineariseerd worden :

$$\ln (\ln (N_o/N_t)) = -c \ln b + c \ln t \qquad \text{(VIII.2)}$$

de helling c geeft dus rechtstreeks een schatting van de constante $\hat{c}$ in vergelijking (VIII.1) ; de constante $\hat{b}$ werd op de volgende manier berekend :

$$-\hat{b} = \text{antilog}_e [(-c \log_e b)/c] \qquad \text{(VIII.3)}$$

Met deze methode kan er wel geen fout voor de constante $\hat{b}$ bepaald worden. Met $\hat{b}$ en $\hat{c}$ kan vervolgens de gemiddelde adulte levensduur bepaald worden als :

$$MAL = \hat{b}\, \Gamma.(1 + (1/\hat{c})) \qquad \text{(VIII.4)}$$

waarbij Γ een gammafunctie is. De waarden van deze functie namelijk

$\Gamma (n) = \int_o^1 (\log 1/x)^{n-1} d_x$ kunnen rechtstreeks worden afgelezen uit Hodgman (1948).

4.b. METHODE VAN GEHAN & SIDDIQUI (1973)

Naast de methode van Pinder *et al.* (1978) werd de methode van Gehan & Siddiqui (1973) gebruikt om na te gaan welke overlevingsdistributie het meest geschikt is om de overlevingscurven te beschrijven. Hierbij werden vier theoretische distributies met elkaar vergeleken :

1. de exponentiële distributie :

   $$\lambda(t) = \lambda_o \qquad \text{(VIII.5)}$$

   functie (VIII.5) geeft in alle gevallen de slechtste fit en werd daarom niet opgenomen in Tabel VIII.5.

2. de lineaire risicofunctie :

   $$\lambda(t) = \lambda_o + \lambda_1 t \,. \qquad \text{(VIII.6)}$$

3. de Gompertz risicofunctie :

   $$\lambda(t) = e^{\{\lambda_o + \lambda_1 t\}} \qquad \text{(VIII.7)}$$

4. de Weibull distributie :

   $$\lambda(t) = \lambda . \lambda_1 t^{\lambda_1 - 1} \qquad \text{(VIII.8)}$$

$\lambda(t)$ is de risicofunctie op tijd t met $t > 0$; deze functie wordt berekend als :

$$\hat{\lambda}_i = \frac{2\,(1 - \hat{p}_i)}{h_i(1 + \hat{p}_i)} \qquad \text{(VIII.9)}$$

waarbij h_i de duur van het interval i (t_i, t_i+1) is en $\hat{p}_i$ de proportie is die het leeftijdsinterval i overleeft. De variantie van $\hat{\lambda}_i$ werd berekend als :

$$\text{var}\,\hat{\lambda}_i = \frac{\hat{\lambda}_i^2}{n_i(1 - \hat{p}_i)} \left\{ 1 - \left(\frac{\hat{\lambda}_i h_i}{2}\right)^2 \right\} \qquad \text{(VIII.10)}$$

waarbij n_i het aantal individuen is dat het interval binnengaat. Om na te gaan welke distributie de beste fit geeft werd de volgende likelihood statistiek gebruikt :

$$\ln L = \Sigma_{i=1}^{S-1}(n_i - r_i) \ln \{1 - \hat{f}(t_{i+1})/\hat{f}(t_i)\}$$

$$+ \Sigma_{i=1}^{S-1} r_i \ln \{\hat{f}(t_{i+1})/\hat{f}(t_i)\} \qquad \text{(VIII.11)}$$

waarbij r_i het aantal individuen is dat het interval overleeft. De beginpunten van de intervallen noemt men $t_1 \ldots . t_s$, bijgevolg zijn er S-1 intervallen. De waarden van $f(t_i)$ werden voor de verschillende distributies berekend als:

$$f(t) = \exp\{-\lambda_o t\} \qquad \text{(VIII.12)}$$

voor de exponentiële distributie

$$f(t) = \exp\{-\lambda_o t - \lambda_1 t^2/2\} \qquad \text{(VIII.13)}$$

voor de lineaire risicofunctie

$$f(t) = \exp\left\{\frac{-\exp \lambda_o}{\lambda_1}[\exp(\lambda_1 t) - 1]\right\} \qquad \text{(VIII.14)}$$

voor de Gompertz risicofunctie

$$f(t) = \exp\{-\lambda_o (t^{\lambda_1})\} \qquad \text{(VIII.15)}$$

voor de Weibull risicofunctie.

De distributie met de grootste ln L-waarde geeft de beste fit.

4.c. BEREKENING VAN DE STABIELE LEEFTIJDSDISTRIBUTIE

De berekeningsmethode is ontleend aan Nisbet & Gurney (1982). De notatie die door deze auteurs werd gebruikt wordt hier overgenomen.

Noem F(a, t) de "proportie" van de individuen in leeftijdsklasse a tot a+da op tijdstip t en $f(a, t)$da het "aantal" individuen in dezelfde leeftijds-

klasse op tijdstip t. Als de populatie een stabiele leeftijdsdistributie bereikt heeft, geldt dat :

$$f(a,t) \propto F^{\star}(a)e^{rt} \qquad \text{(VIII.16)}$$

waarbij $F^{\star}(a)$ de proportie van de individuen met leeftijd a in de stabiele leeftijdsdistributie is.

Per definitie is :

$$\int_{o}^{\infty} F^{\star}(a)da = 1 \qquad \text{(VIII.17)}$$

Als $\Pi(a)$ de probabiliteit is om te overleven van leeftijd 0 tot leeftijd a, dan kan men bewijzen dat :

$$F^{\star}(a) = F^{\star}(o)\, e^{-ra}\, \Pi(a) \qquad \text{(VIII.18)}$$

De proportie van de individuen met leeftijd tussen a_o en a_1 wordt bekomen als :

$$F[A] = F^{\star}(o) \int_{a_o}^{a_1} e^{-ra}\, \Pi(a)\, da \qquad \text{(VIII.19)}$$

Voor $\Pi(a)$ aanvaarden we een exponentiële vorm binnen iedere leeftijdsklasse :

$$\Pi(a) = \Pi(a_o)\, e^{-m(a-a_o)} \qquad \text{(VIII.20)}$$

zodat de mortaliteit m bepaald is als :

$$m = \frac{-\ln(\Pi(a_1)) + \ln(\Pi(a_o))}{a_1 - a_o} \qquad \text{(VIII.21}$$

Bijgevolg kan men bewijzen dat :

$$F[A] = F^{\star}(o).\, \Pi(a_o)\, e^{ma_o}\left[-\frac{e^{-a_1(r+m)}}{r+m} + \frac{e^{-a_o(r+m)}}{r+m} \right] \qquad \text{(VIII.22)}$$

$F^{\star}(o)$ wordt hierna gemakkelijk berekend als alle $F[A]$ bekend zijn uit de relatie

$$\Sigma F[A] = 1 \qquad \text{(VIII.23)}$$

$F^{\star}(o)da$ is gedefinieerd als de fractie van de populatie (bij stabiele leeftijdsverdeling) die een leeftijd tussen o en o+da heeft. M.a.w. $F^{\star}(o)da$ is het aantal individuen dat geboren is in de infenitesimale periode da, m.a.w. $F^{\star}(o)$ is de geboortesnelheid van de populatie.

4.d. LEVENSTABEL

Een levenstabel is een compilatie van bepaalde vitale statistieken van een populatie (Deevey, 1947). In deze studie wordt een dynamische levenstabel samengesteld, waarbij een experimentele cohorte van organismen van dezelfde ouderdom gevolgd wordt gedurende de ganse levensduur (Krebs, 1978). Een

ander soort levenstabel is de statistische tabel waarbij de berekeningen gebaseerd zijn op een momentopname van al de leeftijdsklassen van een populatie.

Beide types geven voor ieder tijdsinterval x, de volgende statistieken :

n_x = het aantal overlevenden bij het begin van leeftijdsinterval x
l_x = het aantal overlevenden bij het begin van leeftijdsinterval x (proportioneel)
d_x = aantal individuen dat sterft in het tijdsinterval x tot x+1
q_x = mortaliteitssnelheid in het leeftijdsinterval x tot x+1 en $q_x = d_x/n_x$
L_x = gemiddeld aantal individuen in leven gedurende het interval x tot x+1
en L_x wordt berekend als :

$$L_x = (n_x + n_{x+1})/2$$

$L'_x = L_x.h_x$ waarbij h_x de duur van het interval is
T_x = de sommatia van de L'_x-waarden van de maximale leeftijd tot het leeftijdsinterval x,

$$T_x = \sum_x^{\infty} L'_x$$

e_x = de gemiddelde levensverwachting van een organisme met leeftijd x, $e_x = T_x/l_x$.

4.e. FERTILITEITSTABEL

De l_x-termen uit de levenstabel worden in een fertiliteitstabel gecombineerd met de leeftijdsspecifieke fecunditeit, m_x, om per interval de netto-fecunditeit $l_x.m_x$ te bepalen. De sommatie van de netto-fecunditeit over alle intervallen geeft de netto-reproductiviteit R_o (= aantal ♀♀ in generatie t+1/ aantal ♀♀ in generatie t), m.a.w. R_o wordt bekomen als :

$$R_o = \sum_{x=o}^{\text{max.ouderdom}} l_x m_x \qquad \text{(VIII.24)}$$

De intrinsieke natuurlijke toenamesnelheid r_m werd berekend met de Euler-Lotka vergelijking waarbij x als de gemiddelde tijd van het interval werd beschouwd naar analogie met Hairston *et al.* (1970); Birch (1948); Krebs (1972, 1978) ; Hummon (1974) ; Hummon & Hummon (1975).

Voor meer details zie Hoofdstuk VI.

4.f. REPRODUCTIEVE WAARDE

Het concept van de reproductieve waarde ($V_x = v_x/v_o$) werd door Fisher ontwikkeld om de reproductieve bijdrage van een organisme met leeftijd x tot

de volgende generatie te bepalen. Elseth & Baumgardner (1981) definiëren de reproductieve waarde als :

> "the number of offspring that an individual of age x is expected to produce during the remainder of its lifespan, relative to an individual at age zero".

Wilson (1978) definieert de reproductieve als "het relatief aantal vrouwelijke nakomelingen dat een wijfje met leeftijd x nog kan reproduceren in haar toekomstig leven". De reproductieve waarde werd berekend als :

$$V_x = v_x/v_o = \frac{e^{r_x}}{l_x} \sum_{y=x}^{\text{max.ouderdom}} m_y \, l_y \, e^{-r_y} \qquad \text{(VIII.25)}$$

In de pre-reproductieve periode is $m_x = 0$. Bijgevolg blijft de sommatieterm in (VIII.25) constant. De initiële toename van de reproductieve waarde is daarom te wijten aan de term (e^{r_x}/l_x). Als de l_x-waarden benaderend constant zijn in de pre-reproductieve levensfase dan neemt v_x/v_o in deze fase exponentieel toe met de ouderdom. Wanneer de reproductieve fase begint, is $m_x > 0$. Voor reproducerende ♀♀ neemt V_x af met toenemende ouderdom door het cumulatief effect van de toenemende mortaliteit en de verminderende fertiliteit. V_x werd hier uitgerekend om na te gaan op welke ouderdom de ♀♀ de grootste waarde hebben voor de populatie.

5. RESULTATEN

5.a. SOMATISCHE GROEI

De somatische groei werd bestudeerd bij vijf soorten. De resultaten van deze groei-analyses worden voor de juveniele periode samengevat in Tabel VIII.1. De complete groei wordt voorgesteld in Fig. VIII.1). Uit de ANOVA (Tabel VIII.1) en uit de coëfficiënt van determinatie blijkt dat de gewichtstoename gedurende de vier juveniele stadia goed kan beschreven worden met de exponentiële functie : $W_t = W_o e^{Gt}$, waarbij W_t het versgewicht (µg) is op tijd t en W_o en G constanten zijn. De parameters W_o en W_t voor de verschillende soorten worden gegeven in Tabel VIII.1. Voor de exponentiële fit is $G = (\ln W_{t_2} - \ln W_{t_1} / t_2 - t_1)$ gelijk aan de juveniele P/B (eenheid $\mu g.\mu g^{-1}.dag^{-1}$).

De wijfjes van vier soorten, *M. microphthalma*, *M. parva*, *M. parelegantula* en *C. nudicapitata*, groeien verder in het adulte stadium, bijvoorbeeld een oud wijfje van *M. parelegantula* weegt ongeveer vier maal meer dan een pas adult wijfje met eieren. Bij deze soorten, de parthenogenetische *M. parelegantula* uitgezonderd, wegen de ♀♀ opvallend meer dan de ♂♂. De gewichtstoename van

Tabel VIII.1 : Juveniele gewichtstoename van vrijlevende mariene nematoden volgens de exponentiële functie $W_t = W_o{}^{Gt}$, met W_t het versgewicht op tijd t, W_o het versgewicht (µg) bij hatching en G de groeisnelheid per dag ; n = aantal observatiepunten ; het aantal gemeten organismen (N) per observatiepunt varieerde tussen 13 en 41 voor M. *microphthalma*, tussen 8 en 36 voor M. *parelegantula*, tussen 12 en 31 voor M. *parva*, tussen 11 en 50 voor M. *disjuncta* en tussen 15 en 44 voor C. *nudicapitata*.

Soort	Temp. (°C)	W_o (µg)	G (µg.µg^{-1} dag^{-1})	R^2	F_s	n
M. *microphthalma*	20	0.013	0.358	0.935	72***	7
M. *parelegantula*	25	0.004	0.327	0.976	289***	9
M. *parva*	17	0.011	0.316	0.972	173***	7
M. *disjuncta*	17	0.014	0.365	0.995	1135***	8
C. *nudicapitata*	12	0.026	0.168	0.979	519***	13

de adulte ♂♂ is klein in vergelijking met die van de ♀♀. Bij M. *disjuncta* wegen ♂♂ en ♀♀ ongeveer evenveel. De gewichtstoename van deze soort in de adulte fase is zeer miniem.

Uit de groeicurves blijkt duidelijk dat de totale groei sigmoid is. Ter illustratie wordt de curve van de gewichtstoename van de ♀♀ van C. *nudicapitata* geanalyseerd. Twee verschillende vergelijkingen, de logistische en de Gompertz vergelijking worden door de curve gefit. We kozen dit voorbeeld omdat de curve van C. *nudicapitata* het meeste observatiepunten bevat. De best passende logistische curve heeft de volgende vergelijking :

$$W\ (10^{-2}\ \mu g) = \frac{86.4}{1 + e^{-0.2164(t_i - 17)}}$$

De best passende curve heeft volgens Gompertz (fittingsmethode Rickleffs, 1967) de volgende vergelijking :

$$W\ (10^{-2}\ \mu g) : 83.6\ e^{-(1.1183^{-1.1183(t_i - 13)})}$$

Het verloop van beide curves wordt gegeven in Fig. VIII.2. De som van kwadraten van deviaties :

$$\Sigma\ (x_i - \hat{x}_i)^2$$

waarbij x_i het reële gemiddelde gewicht op tijdstip t_i is en $\hat{x}_i$ het berekende gewicht op tijdstip t_i is. Dit geeft het volgende resultaat :

logistisch: $\Sigma (x_i - \hat{x}_i)^2 : 422$

Gompertz : $\Sigma (x_i - \hat{x}_i)^2 : 475$

Hieruit blijkt dat de logistische vergelijking een iets betere fitting geeft.

5.b. REPRODUCTIVITEIT

5.b.1. *Monhystera microphthalma*

Bij M. *microphthalma* werd de eiproductie bestudeerd bij vier verschillende temperaturen (15, 20, 25 en 30°C) bij een constante saliniteit van 20°/$_{oo}$. De temperatuur heeft een significante invloed (F_s = 5.7 ; $0.01 < P < 0.05$; $df = 3,8$) op de totale eiproductie per ♀ in leven. Deze varieert tussen 106 eieren bij 15°C en 297 eieren bij 25°C (n=3) (Tabel VIII.2.). Bij 15°C worden significant minder eieren geproduceerd dan bij 25 en 30°C (P=0.05). Bij de overige drie temperaturen konden geen significante verschillen worden aangetoond.

De cumulatieve eiproductie per ♀ in leven wordt gegeven in Fig. VIII.3. De reproductieve fase duurt 56 dagen bij 15°C, 32 dagen bij 20°C, 41 dagen bij 25°C en 43 dagen bij 30°C. Gedurende de periode met de grootste reproductiviteit, namelijk gedurende de eerste 41, 23, 21 en 16 dagen voor achtereenvolgens 15, 20, 25 en 30°C is de cumulatieve eiproductie per ♀ in leven een lineaire functie van de temperatuur ($P < 0.001$). In deze periode wordt 93.5% (15°C), 92.5% (20°C), 90.6% (25°C) en 73.7% (30°C) van het totale aantal afgezet. Bij 30°C lijkt dit een relatief kleine fractie te zijn. In de stabiele leeftijdsverdeling bereikt slechts 0.5% van de individuen de adulte leetijd van 16 dagen (totale leeftijd = 22.5 dagen). Bijgevolg geeft de periode van 16 dagen een accurate schatting van de dagelijkse eiproductie van de populatie. Deze bedraagt 2.5 eieren per ♀ bij 15°C, 6.5 eieren per ♀ bij 20°C, 13.2 eieren per ♀ bij 25°C en 13.6 eieren per ♀ 30°C. De dagelijkse eiproducties zijn hoog significant verschillend van elkaar (F_s = 825 ; $df = 3,61$; $P < 0.001$). Bij iedere hogere experimentele temperatuur werd er een hogere dagelijkse eiproductie waargenomen ($P < 0.05$). Enkel tussen 25 en 30°C is het verschil niet significant.

Wanneer we de reproductieve periode onderverdelen in fysiologische tijdseenheden, namelijk in periodes gelijk aan T_{min}, dan vinden we dat bij 15°C de re-

productieve activiteit homogeen verdeeld is (Komolgorov-Smirnov test D = 0.066 ; ns). Bij 20°C is de reproductiviteit gedurende de eerste twee fysiologische periodes niet verschillend (D = 0.085 ; ns), in de derde periode worden er in vergelijking met de twee eerste periodes beduidend minder eieren afgezet (D = 0.147 ; P=0.004). Bij 25°C duurt de reproductieve levensfase 5 fysiologische periodes. De verdeling van de reproductieve activiteit over deze periodes is sterk heterogeen (D = 0.339 ; $P \ll 0.001$). In de drie eerste periodes is de eiafzetting min of meer homogeen (D = 0.068 ; P = 0.15 ns). Bij 30°C duurt de reproductieve fase ongeveer zes fysiologische periodes. De hoogste activiteit is bij 30°C gesitueerd in de eerste twee periodes, wat maakt dat de verdeling sterk ongelijk is (D = 0.335 ; $P \ll 0.001$).

5.b.2. *Monhystera disjuncta*

Voor deze soort werd de eiafzetting bij 30°/$_{oo}$ S en bij drie verschillende temperaturen (3, 12 en 17°C) bestudeerd (Fig. VIII.4, Tabel VIII.3.). Bij 3°C worden in een reproductieve periode van 92 dagen, 180 (SE = 18.5 ; n = 4 ; N = 12) eieren per ♀ in leven geproduceerd, bij 12°C produceert een ♀ 218 (SE = 31.9 ; n = 3 ; N = 9) eieren en bij 17°C produceert een ♀ 187 (SE = 10.4 ; n = 3 ; N = 9) eieren. De temperatuur heeft geen invloed op het totaal aantal geproduceerde eieren (F_s = 0.72 ; df = 2,7 ns). De dagelijkse eiproductie bij de drie temperaturen is hoog significant verschillend (F_s = 85.2 ; df = 2,39 ; P < 0.001) en varieert tussen 2.7 eieren (95% CI = ±0.3) per ♀ bij 3°C en 9.2 eieren (95% CI = ±2.06) per ♀ bij 17°C. De cumulatieve fecunditeit gedurende de belangrijkste periodes, namelijk de eerste 20, 40 en 60 dagen van de fertiele fase bij achtereenvolgens 17, 12 en 3°C is een lineaire functie van de tijd (P < 0.001). In deze periode wordt er 88% (3°C), 86% (12°C) en 76% (17°C) van de totale fecunditeit gerealiseerd. Bij deze soort zijn, zoals bij *M. microphthalma*, de fysiologische periodes met hoge reproductiviteit voornamelijk in het begin van de fertiele periode gesitueerd.

5.b.3. *Monhystrella parelegantula*

Bij deze soort werd de eiproductie enkel bij 30°C (30°/$_{oo}$ S) bestudeerd (n = 5 ; N = 25 ; Fig. VIII.5). De soort produceert een totaal van gemiddeld 55 (SE = 4.14) eieren per ♀. De reproductieve fase duurt een 25-tal dagen en gedurende de eerste 15 dagen worden er 3.3 eieren per dag per ♀ geproduceerd (Tabel VIII.4.). In deze fase is de cumulatieve eiproductie per ♀ een lineaire functie van de tijd (P < 0.001 ; R^2 = 0.991) en wordt er ongeveer 83% van

de eieren afgezet. De reproductieve periode duurt vier ontwikkelingstijden. Alleen in de eerste drie periodes is de fecunditeit ongeveer even groot (D = 0.137 ; P = 0.29), wat maakt dat de reproductiviteit sterk heterogeen verdeeld is over de totale reproductieve fase (D = 0.232 ; P = 0.005).

5.b.4. *Monhystera parva*

De eiproductie van deze soort werd bestudeerd bij 12°C en 30°/$_{oo}$ S (Fig. VIII.6, Tabel VIII.4.). In de eerste 20 dagen van de 58 dagen durende reproductieve fase worden er ongeveer 74% van de totale hoeveelheid eieren geproduceerd en dit aan een constante snelheid van 6.8 (95% CI : 1.2) eieren per dag per ♀. In deze fase is de cumulatieve fecunditeit een lineaire functie van de ouderdom (P < 0.001 ; R^2 = 0.972). Na de eerste 20 dagen daalt de eiproductie tot ongeveer 1.2 eieren per ♀ per dag. De gemiddelde totale fecunditeit per ♀ dag bedraagt 172 (95% CI : ±42 ; n = 3 ; N = 15) eieren.

5.b.5. *Chromadora nudicapitata*

Chromadora nudicapitata legt bij 12°C (30°/$_{oo}$ S) ongeveer 460 eieren per ♀ (n = 3 ; N = 15) (Fig. VIII.7). De totale eiproductie duurt ongeveer 120 dagen. Gedurende de eerste 43 dagen worden ongeveer 317 eieren per ♀ geproduceerd aan een constante snelheid van 7.9 (95% CI : 0.5)eieren per ♀ per dag (Tabel VIII.4.). In deze periode wordt ongeveer 68% van het totaal aantal afgezette eieren geproduceerd. Hiermee verkrijgen we toch een goede schatting van de dagelijkse eiproductie omdat de adulte populatie slechts voor 0.1% bestaat uit individuen van meer dan 43 dagen oud. De reproductieve periode duurt ongeveer vijf ontwikkelingstijden. In de eerste twee periodes wordt ongeveer 74% van de totale fecunditeit gerealiseerd, wat duidelijk wijst op een heterogene verdeling van de reproductieve inspanning over de totale reproductieve fase (D = 0.338 ; P ≪ 0.001)

5.c. LEEFTIJDSSPECIFIEKE OVERLEVING, l_x

5.c.1. *Monhystera microphthalma*

De overleving van beide sexen werd gevolgd bij drie temperaturen, 15, 20 en 25°C en bij een constante saliniteit van 20°/$_{oo}$. De grootte van de gevolgde cohortes varieerde tussen 90 individuen (♂♂ bij 15°C) en 187 individuen (♀♀ bij 20°C). De ouderdom van de individuen op het begin van de experimenten is gelijk aan de gemiddelde ontwikkelingsduur bij de respectievelijke temperaturen.

De overlevingscurves van beide sexen bij de verschillende temperaturen worden gegeven in Fig. VIII.8. Bij 15°C stierf het eerste ♀ op dag 29 en het laatste ♀ in het interval tussen dag 217 en dag 223. Het eerste ♂ sterft na 14 dagen en de laatste ♂♂ sterven in het interval tussen 223 en 238 dagen. Bij 20°C sterven de ♀♀ tussen dag 10 en dag 129 en de ♂♂ tussen dag 16 en dag 145. Bij 25°C sterven de eerste ♂♂ tussen de zesde en de zevende dag. Het laatste ♂ sterft in het interval tussen dag 259 en 279. Bij 25°C sterft het eerste ♀ tussen de zevende en de achtste dag, het laatste ♀ sterft tussen dag 68 en dag 69.

De gemiddelde adulte levensverwachting, e_x, varieert bij de ♀♀ tussen 130 d bij 15°C en 35 d bij 25°C. Bij de ♀♀ nemen e_x en de gemiddelde adulte levensduur af bij toename van de temperatuur. Voor de ♂♂ varieert e_x tussen 120 d bij 15°C en 79 d bij 20°C. Bij 25°C wordt voor de ♂♂ een waarde e_x = 109 dagen genoteerd wat in vergelijking met de e_x van de ♀♀ zeer groot is. Bij de ♂♂ is de gemiddelde levensduur bij 25°C groter dan die bij 20°C. Hierdoor bestaat er bij de ♂♂ geen negatief verband tussen e_x en de temperatuur.

Bij 15°C sterven de ♂♂ en ♀♀ even snel ($D = 0.134$; ns) en bij 20 en 25°C sterven de ♀♀ sneller dan de ♂♂ (Goodmans χ^2 (20°C) = 75 ; $P < 0.001$; χ^2 (25°C) = 153 ; $P < 0.001$).

5.c.2. *Monhystera disjuncta*

De leeftijdsspecifieke overleving wordt voorgesteld in Fig. VIII.9. Opnieuw werden drie temperaturen bestudeerd, namelijk 3, 12 en 17°C. De grootte van de gevolgde cohortes varieert tussen 125 en 105 volwassen ♀♀ en 99 en 78 volwassen ♂♂. Uit het sterftepatroon volgt op het eerste zicht dat de sterftesnelheid sterk afhankelijk is van de temperatuur en verschillend is tussen de ♂♂ en de ♀♀. Het verschil tussen het eerste en het laatste mannetje dat sterft bedraagt 314 dagen bij 3°C, 165 dagen bij 12°C en 80 dagen bij 17°C. Bij de ♀♀ bedraagt dit verschil 202 dagen bij 3°C, 80 dagen bij 12°C en 69 dagen bij 17°C. Bij de ♀♀ vermindert e_x van 119 dagen bij 3°C tot 38 dagen bij 17°C. Voor de ♂♂ bestaat er een analoog negatief verband tussen de levensverwachting en de temperatuur : e_x is 202 dagen bij 3°C en e_x is 54 dagen bij 17°C. Bij al de temperaturen sterven de ♀♀ sneller dan de ♂♂ ($P < 0.001$; χ^2 (3°C) = 39 ; χ^2 (12°C) = 61 en χ^2 (17°C) = 40 ; $df = 2$ in de drie gevallen).

5.c.3. *Monhystera parva*

De overleving van een cohorte van 104 ♂♂ en 94 ♀♀ bij 12°C en 30°/$_{oo}$ S wordt gegeven in Fig. VIII.10. Weer blijkt dat de ♀♀ beduidend sneller sterven dan de ♂♂ (χ^2 Goodman = 47.5 ; P < 0.002). De levensverwachtingen van pas adulte ♂♂ is 74 dagen terwijl die van pas adulte ♀♀ slechts 34 dagen bedraagt. De eerste ♂♂ sterven tussen dag 15 en dag 28, de laatste tussen dag 151 en dag 159. Bij de ♀♀ bedraagt het verschil tussen de maximale en de minimale levensduur ongeveer 75 dagen.

5.c.4. *Chromadora nudicapitata*

De overleving van 73 ♂♂ en 87 ♀♀ bij 12°C (30°/$_{oo}$ S) wordt gegeven in Fig. VIII.11. Bij deze soort is het verschil in sterftesnelheid van beide sexen minder uitgesproken (χ^2 Goodman = 8.1 ; 0.01 < P < 0.05). De levensverwachting van pas adulte ♂♂ bedraagt 112 dagen tegenover 91 dagen voor de ♀♀. Bij de ♂♂ is de sterfte in de eerste 60 dagen bijna nihil. Hierachter sterven de ♂♂ exponentieel. De overlevingscurve van de ♀♀ is min of meer analoog aan die van de ♂♂. De initiële lage mortaliteitsperiode is wel beduidend kleiner dan bij de ♂♂.

5.c.5. *Monhystrella parelegantula*

De overleving van een kleine cohorte van 46 individuen werd bestudeerd bij 30°C. De levensverwachting van pas adulte ♀♀ bedraagt ongeveer 21 dagen. De observaties werden stopgezet voor dat het laatste ♀ was gestorven.

5.d. VERGELIJKING VAN DE METHODES OM DE OVERLEVINGSCURVE TE BESCHRIJVEN

De resultaten van de fittingsanalyse volgens de methode van Gehan & Siddiqui (1973) en Pinder *et al.* (1978) worden gegeven in Tabellen VIII.5 en 6. Uit de risico-analyse bleek dat het exponentieel model in vergelijking met de Gompertz en de Weibull functies een significant slechtere fit geeft. Van de twee laatste modellen geeft de Weibull functie in 10 van de 17 gevallen de beste fit. Bijgevolg werd deze functie gekozen om de overlevingscurves te beschrijven. Uit Figs VIII.13-VIII.29 blijkt inderdaad dat zowel de Gompertz als de Weibull distributies goed de experimentele data beschrijven. De parameters λ_o en λ_1 van beide functies worden gegeven in Tabel VIII.5. De parameters van de Weibull functies worden ook berekend volgens de methode van Pinder *et al.* (1978). Deze methode vereist geen voorafgaande berekeningen zo-

als bij de risico-analyse waarbij eerst de $\hat{\lambda}_i$-waarden moeten worden berekend. De waarde van deze constanten ($\hat{b}$ en $\hat{c}$) wordt gegeven in Tabel VIII.6. De 'goodness of fit' van deze analyse werd gecontroleerd met de G/q-test voor intrinsieke hypotheses (Sokal & Rohl, 1983 ; box 17.2, p. 714). Een significante G/q-statistiek wijst erop dat de verwachte en de geobserveerde frequenties verschillend zijn. Bij 6 van de 17 fittingen is G/q significant (Tabel VIII.6.). Omdat enkel de cumulatieve frequenties belangrijk zijn voor het bepalen van de l_x-termen mogen we aannemen dat de met de Weibull-distributie voorspelde waarden goed in overeenstemming zijn met de experimentele data. Met $\hat{b}$ en $\hat{c}$ werd de gemiddelde adulte levensduur berekend volgens (VIII.4). Deze waarden worden in Tabel VIII.7. vergeleken met de levenstabelfunctie e_x. Beide methoden voorspellen ongeveer dezelfde gemiddelde levensduur. Dit bevestigt onze conclusie dat de Weibull-distributie goede voorspellingen geeft. De methode van Pinder *et al.* (1978) wordt hier verkozen omdat zij even goede resultaten geeft als de risico-analyse en omdat $\hat{b}$ en $\hat{c}$, zoals eerder werd gesteld, heel eenvoudig kunnen berekend worden.

5.e. DEMOGRAFISCHE PARAMETERS

5.e.1. Resultaten en bespreking

Uit de l_x en de m_x observaties wordt vervolgens met de Euler-Lotka vergelijking de intrinsieke natuurlijke toenamesnelheid, r_m, berekend. Deze r_m-waarden worden samen met andere demografische karakteristieken gecompileerd in Tabel VIII.8. Al de parameters, behalve de geboortesnelheid, werden gedefinieerd in Hoofdstuk VI. De geboortesnelheid b is in een exponentieel stijgende populatie gedefinieerd als r_m = b-d, waarbij d de sterftesnelheid (death rate) is.

Uit de berekeningen kunnen we enkele interessante conclusies trekken. Bij *M. microphthalma* vergroot de netto-reproductiviteit (R_o) bijna exponentieel in het temperatuursinterval van 15 t.e.m. 25°C. In vergelijking met 25°C wordt bij 30°C een duidelijke kleinere R_o waargenomen. De natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid, r_m, is een lineaire functie van de temperatuur in het interval tussen 15 en 25°C. De temperatuursacceleratie van r_m in dit temperatuursinterval is equivalent met een Q_{10} = 4.14. Bij *M. disjuncta* is R_o veel minder duidelijk afhankelijk van de temperatuur. r_m daarentegen is een lineaire functie van de temperatuur in het totale experimentele temperatuursinterval. Hierin wordt tussen 3 en 12°C, een Q_{10} = 3.32 gerealiseerd. Voor het totale experimentele temperatuursinterval wordt een constante waarde voor Q_{10} van

3.41 gevonden,wat erop wijst dat de temperatuursacceleratie van r_m bij temperaturen lager dan 17°C constant is.

Beide soorten hebben de hoogste r_m-waarden bij de hoogste temperatuur. Verder blijkt dat r_c in alle gevallen, een onderschatting is van r_m. De fout varieert tussen 9.2% bij *R. marina* en 41.9% bij *M. microphthalma* (30°C). Bij r_m-waarden kleiner dan 0.1 dag^{-1} bedraagt de fout iets meer dan 10%, wat mijns inziens aanvaardbaar is zolang men r_c niet verwart met r_m.

De geboortesnelheid verschilt slechts weinig van r_m, wat een rechtstreeks gevolg is van de lage preadulte mortaliteit. Soorten waarbij de preadulte mortaliteit onbeduidend is en waarbij voornamelijk seniele mortaliteit voorkomt hebben een $b \approx r_m$. Dit is het geval voor *Monhystera parva, Chromadora nudicapitata* en *Rhabditis marina*. Het verschil tussen b en r_m wordt wel groter bij die temperaturen waarbij er temperatuursstress voorkomt (bv. *M. microphthalma* heeft een $b = 0.432$ dag^{-1} bij 30°C en een $r_m = 369$ dag^{-1}). Bij 30°C wordt voor *M. microphthalma* de hoogste preadulte mortaliteit genoteerd, namelijk 24%. Bij de andere temperaturen varieert de mortaliteit van 4% (15°C) over 6% (25°C) tot 12% (20°C). Dit geeft verschillen tussen b en r_m (berekend als $(b - r_m)/r_m$) van 1.2% bij 15°C, 3.4% bij 25°C, 8.0% bij 20°C en 17.1% bij 30°C. Bij *M. disjuncta* bedraagt dit verschil maximaal 5.8% (12°C).

Naast T_{min} werden drie andere generatietijdparameters berekend. Uit deze berekeningen blijkt dat de T_{min}-waarden duidelijk kleiner zijn dan de waarden volgens de andere definities. Om deze verschillende generatietijden tegen elkaar af te wegen is de volgende vraagstelling belangrijk : "hoe lang leeft een adult ♀ in veldomstandigheden?". Als de strategie van deze soorten erin bestaat om zo vlug mogelijk adult te worden om hierna onmiddellijk te starten met de reproductie om uiteindelijk na een korte reproductieve fase te sterven, dan geeft T_{min} waarschijnlijk goede benaderingen van de generatietijd in het veld. Studies met gegevens in verband met deze probleemstelling bestaan niet voor nematoden.

De procentuele samenstelling van de populatie bij de stabiele leeftijdsverdeling wordt gegeven in Tabel VIII.9. Uit deze cijfers blijkt dat de eieren en de juvenielen de dominante fracties van de populatie uitmaken. Bij *M. parelegantula, M. disjuncta* (3 en 12°C) en *R. marina* bestaat het grootste gedeelte van de populatie uit juvenielen. Bij de andere soorten vormen de eieren de grootste fractie. Enkel bij *M. parelegantula* is het percentage adulten groter dan 10%. Het laagste percentage adulten (1.6%) wordt waargenomen bij *R. marina*.

Uit het verloop van de (v_x/v_o) curves (Fig. VIII.30-34) volgt dat relatief jonge ♀♀ de hoogste reproductieve waarde hebben. Alleen bij de lagere temperaturen, namelijk 15°C voor M. *microphthalma* en 3°C voor M. *disjuncta*, wordt de piekwaarde pas relatief laat bereikt (Tabel VIII.10.). Hieruit volgt dat in de warme zomermaanden jonge pas reproducerende ♀♀ veel belangrijker zijn voor de populatie dan de oudere reproducerende ♀♀. Vergelijkbare data voor andere nematodensoorten bestaan niet.

Tabel VIII.10. : Ouderdom (dagen) waarop de wijfjes de grootste reproductieve waarde (V_x/V_o) hebben voor de populatie. Deze ouderdom wordt vergeleken met T_{min}.

	piek V_x/V_o (dagen)	Tmin (dagen)
M. *microphthalma*		
15	54	28
20	14.5	10
25	11.5	8
30	12.5	6.5
M. *disjuncta*		
3	88.5	52
12	27.5	17
17	13.5	11
C. *nudicapitata*		
12	33	25
M. *parva*		
12	23.5	20
M. *parelegantula*		
30	13.8	6.3

6. DISCUSSIE

6.a. REPRODUCTIE

Uit onze gegevens blijkt dat de reproductieve capaciteit van vrijlevende brakwaternematoden beduidend groter is dan algemeen wordt aangenomen. Zaika & Makarova (1979) gebruikten in een productieschatting een gemiddelde fecunditeit van 20 eieren per ♀ in leven. Deze waarden mogen we momenteel als een artefact beschouwen van de kweekresultaten van von Thun (1968). In re-

cent werk werd door Jensen (1983) een analoge te lage eiproductie aangenomen voor de soort *Chromadorita tenuis*. In "optimale" kweekomstandigheden zou deze soort ongeveer 20 eieren leggen, wat sterk contrasteert met de eiproductie van wilde types, die onmiddellijk na inoculatie op artificiële bodems een 50-tal eieren produceren (Jensen, 1983). Gegevens over de eiproductie van al de gekweekte soorten worden gecompileerd in Tabel VIII.11.

Tabel VIII.11. : Eiproductie in optimale opstandigheden van enkele niet-mariene vrijlevende nematoden.

Soort	Fecunditeit (eieren / ♀)	Auteurs
Plectus palustris	>1000	Schiemer *et al.*1980
Caenorhabditis briggsae	154	Schiemer, 1982 b
Mesodiplogaster lheritieri	570	Grootaert, 1976
Mononchus aquaticus	90	Grootaert & Maertens, 1976
Mononchoides potohikus	219	Yeates, 1970
Mesorhabditis littoralis	67	idem
Panagrolaimus australis	421	idem
Acrobeloides syrtisus	82	idem
Zeldia punua	92	idem
Acrobeles kotingotingus	103	idem
Labronema vulvapapillatum	>500	Grootaert & Small, 1982
Prionchulus punctatus	20	Maertens, 1975
Butlerius degrissei	279	Grootaert & Jacques, 1979
Aphelenchus avenae	207	Fisher, 1969
Acrobeloides sp.	66	Anderson & Coleman, 1981
Mesodiplogaster lheritieri	47	idem
Diplogasteritus nudicapitatus	243	Woombs & Laybourn-Parry,1984
Paroigolaimella bernensis	107	idem
Rhabditis curvicaudata	113	idem
Mesodiplogaster biformis	225	Sohlenius, 1968
Acrobeloides nanus	50	Sohlenius, 1973

In von Thun's (1968) studie varieerde de maximale eiproductie tussen 42 eieren voor *Diplolaimelloides oschei* en 20 eieren voor *M. disjuncta*. Andere lage eiproducties vinden we bij Bergholz & Brenning (1978) voor de soorten *Rhabditis marina* en *Prochromadora orleji*, en bij Romeyn *et al.* (1983) voor *Eudiplogaster pararmatus*. De laatste soort is vivipaar en produceert 8 tot 10 juvenielen. Dit lijkt opnieuw vrij laag. Ter vergelijking, Warwick (1980) tekent in de nematode *Metachromadora vivipara* zes zich ontwikkelende embryonen in de uterus en 10 oöcyten in elk van de twee ovaria. Deze soort kan dus op zijn minst 26 juvenielen produceren. Omdat dit een momentopname is, lijkt het mij onwaarschijnlijk dat vivipare soorten slechts een 10-tal juvenielen produceren zoals wordt aangegeven in de studie van Romeyn *et al.* (1983). De eiproducties die door Garcia (1982) worden gegeven zijn sterke onderschattingen. Zij geeft een maximale fecunditeit van 5-7 eieren voor de soorten *Atro-*

Chromadora denticulata en *Monhystera* sp. Tietjen & Lee (1972) en Warwick (1981b) bekomen meer reële waarden voor de soorten *Monhystera denticulata* en *Chromadora nudicapitata*, respectievelijk 60 en 50 eieren per ♀.

Niet gepubliceerde gegevens van Van Brussel (1980 en 1982) en van Verschraegen (1984) bevestigen onze observaties. Van Brussel construeerde levenstabellen voor *Diplolaimelloides oschei*, *Chromadora nudicapitata* (Dievengatpopulatie) en *Paracanthonchus caecus*. Voor de eerste soort vond hij een netto-fecunditeit van 42 eieren per ♀. *Chromadora nudicapitata* produceerde een 80-tal eieren en de traag groeiende *Paracanthonchus caecus* realiseert een gemiddelde eiproductie van een 50-tal eieren per ♀. Verschraegen (1984) kweekte *M. disjuncta* in monoxenische omstandigheden met *Alteromonas haloplanktis* als voedsel. In deze condities produceert *M. disjuncta* een maximum van ongeveer 500 eieren per ♀ in leven. Door Vanderhaeghen (niet gepubliceerd) werd voor *Rhabditis marina* in hetzelfde monoxenische voedselregime een maximale eiproductie van 700 tot 800 eieren waargenomen.

De discrepantie in fecunditeit tussen *Chromadora nudicapitata* uit de Spuikom en de Dievengat-populatie is wel opvallend groot (460 versus 80). Beide populaties konden niet met hetzelfde medium worden opgekweekt, wat verschillen in nutritieve vereisten laat veronderstellen. We vermoeden dan ook dat het om twee verschillende soorten kan gaan. De Spuikom-populatie werd gedetermineerd als *Chromadora nudicapitata* terwijl exemplaren uit het Dievengat als *Chromadora* aff. *nudicapitata* werden bepaald (Vincx, pers.med.). Ter vergelijking wordt de eiproductie in optimale omstandigheden van enkele niet-mariene nematoden opgenomen in Tabel VIII.11. Naast het feit dat er belangrijke soortspecifieke verschillen bestaan, is het vrij duidelijk dat terrestrische soorten beduidend meer dan 20 eieren per ♀ produceren. Mij lijkt het daarom weinig waarschijnlijk dat twee groepen met vrij gelijkaardige levenscycli, waarvan de individuen ongeveer even groot zijn en die even succesvol zijn in hun biotoop, zo sterk verschillen in hun reproductieve capaciteit. Als vrijlevende mariene nematoden geen trofisch eindpunt zijn (Platt & Warwick, 1980), kunnen we ons de vraag stellen of een fecunditeit van 20 eieren per ♀, voldoende is om de waargenomen hoge populatiedensiteiten te realiseren. Volgens een ruwe schatting van Heip *et al.*(1982a) moet de nematodengemeenschap in het Dievengat een P/B = 18.5 jaar^{-1} realiseren en dit alleen om aan de voedingsvereisten van de predator *O. oxyuris* te voldoen, die zeker niet de enige predator is.

De dagelijkse eiproductie is sterk afhankelijk van de temperatuur bij *M. microphthalma* en *M. disjuncta*. Bij de hoogste temperaturen wordt meestal de

hoogste eiproductie waargenomen. Analoge resultaten vinden we bij Warwick (1981a) voor *Diplolaimelloides bruciei*, bij Heip *et al.* (1978) voor *O. oxyuris* en bij Jensen (1983) voor *Chromadorita tenuis*. Bij *M. disjuncta* verlengt de reproductieve fase bij de lage experimentele temperatuur en hierdoor is het totaal aantal afgezette eieren onafhankelijk van de temperatuur. Dezelfde resultaten werden bekomen door Sohlenius (1973) met de nematode *Acrobeloides* sp. Fisher (1969) vond dat *Aphelenchus avenae* zowel bij lage temperaturen als bij lage voedselconcentraties minder reproduceerde. De reproductieve periode verlengde wel zodanig dat ongeveer hetzelfde aantal eieren werd afgezet als bij de hoge temperaturen en als in de voedsel-abondante omstandigheden. Bij deze soorten is het totaal aantal geproduceerde eieren relatief onafhankelijk van de omstandigheden. Dit geldt ook voor de parasitaire soort *Tylenchus emarginatus* (Gowen, 1970). Bij andere soorten zoals *M. microphthalma* en *Chromadorita tenuis* (Jensen, 1983) is zowel de dagelijkse eiproductie als de totale hoeveelheid afgezette eieren afhankelijk van de temperatuur. Andere soorten waarbij dit voorkomt zijn *Mesodiplogaster biformis* (Sohlenius, 1969b), *Caenorhabditis briggsae*, zowel in axenische (Zuckerman *et al.*, 1971) als in monoxenische voedselregimes (Schiemer,1982b), *Diplogasteritus nudicapitatus*, *Paroigolaimella bernensis* en *Rhabditis curvicaudata* (Woombs & Laybourn-Parry, 1984).

De dagelijkse eiproductie van de in deze studie bestudeerde soorten is ongeveer constant in de eerste periode van de eiproductie. Daarna neemt de dagelijkse fecunditeit geleidelijk af om tenslotte nul te worden. De cumulatieve eiproductiecurve kan opgesplitst worden in een initiële hoog- en een latere minder reproductieve adulte levensfase. Gedurende de beginperiode is de cumulatieve eiproductie bijna perfect lineair. Een zelfde eiproductiecurve werd in monoxenische voedselregimes waargenomen voor *M. disjuncta* (Verschraegen, 1984). Bij *Rhabditis marina* is de cumulatieve eiproductiecurve sigmoid. Constante dagelijkse eiproductie met een lineaire cumulatieve eiproductiecurve vinden we bij de brakwatersoorten : *Chromadora nudicapitata* (Warwick, 1981b ; Van Brussel, 1982), *Paracanthonchus caecus* (Van Brussel, 1982), bij de duinzandnematoden *Mesorhabditis littoralis*, *Panagrolaimus australis*, *Acrobeloides syrtisus*, *Zeldia punua*, *Acrobeles kotingotingus* (Yeates, 1970) en bij terrestrische en zoetwaternematoden zoals *Prionchulus punctatus* (Maertens, 1975), *Butlerius degrissei* (Grootaert & Jacques, 1979), *Labronema vulvapapillatum* (Grootaert & Small, 1982), *Mononchus aquaticus* (Grootaert & Maertens, 1976) en *Plectus palustris* (Schiemer *et al.*, 1980). Andere soorten zoals *Aphelenchus avenae* (Fisher, 1969), *Rhabditis curvicaudata*, *Paraigolaimella bernensis* en *Diplogasteritus nudicapitatus* (Woombs & Laybourn-

Parry, 1984) realiseren onmiddellijk een hoge dagelijkse eiproductie die slechts gedurende een korte periode wordt aangehouden. Schiemer (1982b) bestudeerde de eiproductie van *Caenorhabditis briggsae* bij verschillende voedselconcentraties. Bij de hoge concentraties heeft de dagelijkse eiproductie een piek in de beginfase, terwijl bij de lage regimes een min of meer constante dagelijkse eiproductie wordt gerealiseerd. Nog een andere soort, *Acrobeloides nanus*, heeft een hoge fertiliteit bij het begin van de reproductieve periode, waarachter een periode met sterke fertiliteitsfluctuatie volgt (Sohlenius, 1973).

In deze gegevens vinden we één trend, namelijk dat de fertiliteit afneemt naarmate de wijfjes ouder worden. Woombs & Laybourn-Parry (1984) verklaren dit doordat de reproductieve cellen afsterven naarmate de wijfjes ouder worden en doordat de heterosexuele soorten minder gemakkelijk en minder frequent copuleren naarmate ze ouder worden. De volgende observatie bij M. *disjuncta* is significant in dit opzicht. Een adult ♀ stopte na 16 dagen met reproduceren dit terwijl duidelijk volgroeide oocyten aanwezig waren in het oviduct. Of deze eieren zich in de uterus of zich in het laatste gedeelte van het oviduct bevonden werd niet uitgemaakt. - Jensen (1982b) meldt wel dat bevruchte eieren bij de soort *Chromadorita tenuis* nooit in het oviduct werden geobserveerd. Bij *Panagrellus redivivus* daarentegen dalen niet bevruchte oocyten wel af tot in de uterus (Duggal, 1978b). - Gedurende een tweetal weken bleef dit ongewijzigd totdat op dag 33 de oude ♂♂ werden vervangen door pas adulte ♂♂. In het hierop volgende interval (33-42 dagen) produceerde het ♀ 33 eieren. Dit wijst erop dat adulte ♂♂ waarschijnlijk de capaciteit om succesvol te copuleren, verliezen naarmate ze ouder worden. Jonge ♂♂ zijn in de culturen bovendien beduidend actiever dan oude ♂♂. Gelijkaardige ouderdomsafhankelijke activiteitsvermindering komt voor bij *Panagrellus redivivus* (Abdulrahman & Samoiloff, 1975). Als deze fertiliteitshypothese voor de ♂♂ klopt dan is het wel onduidelijk waarom de adulte ♂♂ langer leven dan de ♀♀.

Betreffende het aantal copulaties bestaan er sterk uiteenlopende cijfers. Volgens Fisher (1972) copuleren ♂♂ van *Aphelenchus avenae* 18-26 keer in vijf weken. Na deze periode werden de intervallen tussen succesvolle copulaties aanzienlijk groter. ♂♂ van *Panagrellus redivivus* copuleren 71 tot 101 maal waarbij 2093-2922 spermatozoiden worden geproduceerd. Na hun sexueel actieve periode sterven de ♂♂ bijna onmiddellijk (Duggal, 1978a). *Rhabditis marina* copuleert meer dan één maal (Tietjen *et al.*, 1970) en *Monhystera denticulata* copuleert 2-3 keer (Tietjen & Lee, 1972). Eén copulatie is dus niet voldoende om alle oocyten te bevruchten. Andere soorten zoals *Chromadorina macrolaimoides* en *Chromadorita tenuis* (Tietjen & Lee, 1973 ; Jensen, 1982b) zouden slechts

éénmaal copuleren. De reproductieve fase van C. *tenuis* bedraagt slechts 27% van de totale adulte levensduur (Jensen, 1983). Dit is in vergelijking met mijn resultaten weinig (Tabel VIII.12.).

Tabel VIII.12. : Maximale duur van de reproductieve periode t.o.v. de gemiddelde adulte levensduur.

Soort	Temp. (°C)	Duur reproductieve periode als % van de gemiddelde adulte levensduur
M. *microphthalma*	15	43
	20	57
	25	114
M. *disjuncta*	3	78
	12	149
	17	71
M. *parelegantula*	30	113
M. *parva*	12	153
C. *nudicapitata*	12	132

Bij een aantal soorten duurt de maximale reproductieve fase zelfs langer dan de gemiddelde adulte levensduur, wat betekent dat de ♀♀ eieren afzetten totdat ze sterven. Dit plaatst duidelijk een vraagteken bij de resultaten van Jensen (1983).

Warwick (1981b) bestudeerde de reproductiviteit van *Chromadora nudicapitata* bij 15 en 20°C. Bij deze temperaturen duurde de reproductieve periode even lang als de adulte levensduur, wat duidelijk ons vermoeden bevestigt.

Endotokia matricida werd bij geen enkele soort waargenomen. Wel ontwikkelden bevruchte eieren zich tot juvenielen in dode ♀♀ van *Rhabditis marina*, *Monhystera microphthalma* en *Monhystera disjuncta*. Dit kwam enkel voor bij oude ♀♀ die stierven voordat al de eieren werden afgezet. Bij de Spuikompopulatie van *Monhystera disjuncta* werd nooit ovoviviparitеit waargenomen, ook niet bij 3°C wat in tegenstelling is met de observaties van Gerlach & Schrage (1971).

6.b. OVERLEVING

Uit onze studie blijkt dat de overleving en de gemiddelde levensverwachting sterk afneemt als de temperatuur stijgt. De twee enige brakwatersoorten

waarvoor vergelijkbare data beschikbaar zijn, zijn *Monhystera denticulata* en *Chromadorita tenuis*. Bij de eerste soort varieert de levensduur tussen 330 d bij 3°C en 30-40 dagen bij 25°C (Tietjen & Lee, 1972). Bij C. *tenuis* verlengt de levensduur van 46 dagen bij 18°C tot 151 dagen bij 2°C. Bij andere soorten zijn de data moeilijk te interpreteren omdat de meeste auteurs niet vermelden hoe deze levenscyclusparameter werd bepaald en omdat de sterfte bij een te klein aantal individuen (< 5 organismen) werd gevolgd zodanig dat de gegevens moeilijk kunnen veralgemeend worden (Gerlach & Schrage, 1971, 1972). In de huidige studie leven de ♂♂ van al de bestudeerde soorten beduidend langer dan de ♀♀. Enkel bij 15°C leven de ♂♂ en de ♀♀ van M. *microphthalma* even lang. De ♂♂ van *Diplolaimelloides oschei* leven gemiddeld 70 dagen en de ♀♀ gemiddeld 47 dagen (Van Brussel, 1980). In monoxenische omstandigheden (12°C) bedraagt de gemiddelde levensduur van ♀♀ van M. *disjuncta* ongeveer 30 dagen en van de ♂♂ iets meer dan 40 dagen (Verschraegen, 1984 ; niet gepubliceerd). De levensduur in agnotobiosche condities is in vergelijking met de monoxenische omstandigheden beduidend groter dit terwijl de ontwikkelingsduur in beide omstandigheden min of meer gelijk is. De langere levensduur van de ♂♂ is gemakkelijk te verstaan gezien de hoge reproductiviteit van de ♀♀. Dit argument aangevuld met de hoge reproductiesnelheid wordt gebruikt door Woombs & Laybourn-Parry (1984) om de kortere levensduur van de ♀♀ te verklaren.

De overlevingscurves van de adulten kunnen goed met de Weibull distributie beschreven worden. De mortaliteit is klein in het begin van de adulte fase en hierdoor is de adulte overlevingscurve sigmoid. De totale overleving, namelijk de preadulte stadia gecombineerd met de adulten geeft een overlevingscurve met twee fasen (Fig. IX.1). Na de relatief hogere sterfte in het ei en de juveniele stadia volgt een periode van zeer lage mortaliteit. In deze fase wordt de grootste fecunditeit gerealiseerd. Analoge overlevingscurves met een initiële grotere afname van l_x te wijten aan preadulte mortaliteit vinden we bij *Tisbe clodiensis* en *Tisbe dobzhanskii* (Volkmann-Rocco & Battaglia, 1972), bij *Tisbe reluctants* en *Tisbe persimilis* (Volkmann-Rocco & Fava, 1969). Sigmoide adulte overlevingscurves zijn algemeen voor vrijlevende nematoden (Sohlenius, 1973 ; Klass, 1977 ; Duggal, 1978b ; Ahmad & Shamin Jairajpuri, 1981 ; De Cuyper & Vanfleteren, 1982 ; Schiemer, 1982b ; Woombs & Laybourn-Parry, 1984). Voor mariene nematoden zijn geen vergelijkbare gepubliceerde data beschikbaar. Enkel Van Brussel (1980, niet gepubliceerd) stelde een l_x-curve op voor *Diplolaimelloides oschei* bij 25°C. De overlevingscurve van deze soort is ook duidelijk sigmoid.

De overleving is sterk afhankelijk van de temperatuur en is sex-specifiek. Dit werd vroeger reeds aangetoond in meerdere studies (Gowen, 1970 ; Sohle-

nius, 1973 ; Abdulrahman & Samoiloff, 1975 ; Klass, 1977 ; Suzuki *et al.*, 1878 en Woombs & Laybourn-Parry, 1984). Hiernaast vinden we aanwijzingen bij Klass (1977) en Schiemer (1982b) dat de levensduur afhankelijk is van de voedingsconcentratie en van de kwalitatieve samenstelling van de voeding waarbij voornamelijk een verschil tussen axenische en monoxenische technieken werd aangetoond (De Cuyper & Vanfleteren, 1982). In verband met de sexspecificiteit van de levensduur is het zo dat bevruchte ♀♀ minder lang leven dan maagdelijke wijfjes (Abdulrahman & Samoiloff, 1975 ; Suzuki *et al.*, 1978), dat maagdelijke ♂♂ iets minder lang leven dan maagdelijke ♀♀ (Woombs & Laybourn-Parry, 1984) en dat sexueel actieve ♂♂ minder lang leven dan sexueel actieve ♀♀ (Abdulrahman & Samoiloff, 1975 en Suzuki *et al.*, 1978). De laatste resultaten zijn tegenstrijdig met mijn bevindingen.

Bij 25°C leven de ♂♂ van *M. microphthalma* opvallend langer dan bij 20°C en bijna even lang dan die bij 15°C. Bij 25°C leefden de ♀♀ ongeveer een 35-tal dagen, het laatste ♀ stierf na 68 en het laatste ♂ stierf pas na 259 dagen. Hierdoor waren de ♂♂ gedurende het grootste gedeelte van hun levensduur sexueel passief. Waarschijnlijk resulteert deze passiviteit in een langere levensduur. Het kan ook een gevolg zijn van lagere niet-limiterende voedselregimes, omdat de ♂♂ om practische redenen veel langer op dezelfde voedingsbodem werden gehouden. Klass (1977) stelde namelijk vast dat bij lagere voedselconcentraties de levensduur beduidend toenam. Groeistagnatie van de bacteriën in deze culturen met een verminderde productie van toxines is ook goed mogelijk. Hansen *et al.* (1964) en Croll *et al.* (1977) veronderstellen namelijk dat de intestinale darmflora toxines produceert die het sterfteproces versnellen. Dit werd bevestigd door het werk van De Cuyper & Vanfleteren (1982). Deze auteurs veronderstellen verder dat er een intrinsiek verband bestaat tussen T_{min} en e_x, zodanig dat wormen met een kortere ontwikkelingsduur een kortere levenscyclus (lees levensduur) hebben. Deze hypothese kan voorlopig niet gecontroleerd worden omdat de beschikbare gegevens nog te fragmentair zijn.

IX. PRODUCTIE

1. SAMENVATTING

De verdeling van de gewichtsspecifieke productie (P/B) over de levensstadia werd nagegaan bij vijf soorten (*Monhystera disjuncta*, *Monhystera microphthalma*, *Monhystrella parelegantula*, *Monhystera parva* en *Chromadora nudicapitata*). Bij de vijf soorten is de gewichtsspecifieke productie van de juvenielen constant. Bij M. *disjuncta* is de P/B van de juvenielen gelijk aan die van de adulten als het gewicht van de eerste juvenielen en niet dat van de eieren als reproductieve productie wordt beschouwd. Bij M. *disjuncta* bestaat de adulte P/B volledig uit reproductieve productie. Enkel bij M. *parva* is de adulte P/B ongeveer gelijk aan de juveniele P/B. Bij M. *parelegantula* en M. *microphthalma* is de adulte P/B beduidend kleiner dan de juveniele en bij C. *nudicapitata* is de adulte P/B groter. De individuele gewichtsspecifieke productie in de adulte fase is, uitgezonderd bij M. *disjuncta* sterk leeftijdsafhankelijk. In het begin van de adulte fase wordt een piek van de adulte P/B waargenomen die snel valt naarmate de individuen ouder worden. De gewichtsspecifieke reproductiviteit van de soorten is vrij constant en varieert tussen 40% (M. *microphthalma*) en 77% (M. *parelegantula*). De gewichtsspecifieke reproductiviteit vertrekkend van juvenielen ligt iets lager en varieert tussen 33% (M. *microphthalma*) en 46% (M. *parelegantula*).

De jaarlijkse P/B van de vijf soorten varieert tussen 22 voor M. *parelegantula* en 66 voor M. *disjuncta*. Tussen de jaarlijkse P/B en het lichaamsgewicht (M_s in kcal) bestaat er een hoog significante correlatie ($P < 0.01$). Het verband zelf kan beschreven worden door : $P/B = 0.05\ M_s^{-0.44}$. De gewichtsafhankelijkheid van de P/B van nematoden verschilt niet van die van andere invertebraten. De productiviteit van de nematoden is wel significant kleiner. Tussen de dagelijkse P/B in de stabiele leeftijdsverdeling en de temperatuur bestaat er een lineair verband : P/B per dag = -0.002 + 0.013 T (R^2 : 0.835). De temperatuursafhankelijkheid van de dagelijkse P/B van de predator-omnivoor *Oncholaimus oxyuris* is 10x kleiner (b = 0.0013) dan die van de overige soorten. De stelling dat *O. oxyuris* een conservatieve soort is wordt hierdoor bevestigd.

2. INLEIDING

De productie van een populatie wordt gedefinieerd als de som van de groeitoenames van alle individuen van een populatie gedurende een bepaalde periode (meestal één jaar). De groeitoename omvat zowel de somatische groei als

de groei van de gameten (reproductieve productie). Bij de sommatie wordt zowel rekening gehouden met de organismen die overleven tot op het einde van het interval als met de organismen die sterven of die migreren gedurende het interval.

De productie heeft als dimensie biomassa-eenheid per ruimtelijke eenheid per tijdseenheid. De biomassa heeft als dimensie een eenheid van gewicht (gr. drooggewicht, gr. versgewicht, gr. C) of een eenheid van energie per ruimtelijke eenheid.

De berekeningsmethode is afhankelijk van de levenscyclus van het organisme. Voor soorten met een korte reproductieve periode is de productieberekening vrij eenvoudig. Men kan de populatie dan beschouwen als een cohorte individuen met ongeveer dezelfde ouderdom. De productie is dan de som van de geëlimineerde biomassa (B_E) en het verschil van de eind- (B_t) en de beginbiomassa (B_o) :

$$P = B_E + (B_t - B_o) \qquad \text{(IX.1)}$$

De geëlimineerde biomassa kan numeriek berekend worden door het aantal geëlimineerde individuen $N_e = (N_o - N_t)$ te vermenigvuldigen met het gemiddelde gewicht van een individu gedurende de beschouwde periode :

$$B_E = (N_o - N_t) \cdot \bar{W} \qquad \text{(IX.2)}$$

waarin N_o het beginaantal is, N_t het aantal op tijd t en $\bar{W}$ het gemiddeld gewicht. Als het tijdsinterval tussen twee staalnames klein is dan is :

$$\bar{W} = 1/2\ (\bar{W}_o + \bar{W}_t) \qquad \text{(IX.3)}$$

Als $B_t = \bar{W}_t N_t$ en $B_o = \bar{W}_o N_o$ dan is :

$$P = \frac{N_t + N_o}{2}\ (\bar{W}_t - \bar{W}_o) \qquad \text{(IX.4)}$$

De productie van een cohort is dus gelijk aan het gemiddeld aantal individuen vermenigvuldigd met de gewichtstoename gedurende het beschouwde tijdsinterval (Winberg *et al.*, 1971).

Bij soorten met een continue reproductiviteit (zoals nematoden) worden eieren geproduceerd gedurende een lange periode. Klassiek wordt de productie dan berekend uit de kennis van de groei van een individu (Crisp, 1971). De productie wordt dan berekend als :

$$P = \sum_{o}^{t} \sum_{e}^{ad} f_i\ G_i\ \bar{W}_i\ \Delta_t \qquad \text{(IX.5)}$$

met G_i de gewichtsspecifieke groei van stadium i, berekend als $G_i = 1/T_i\ (\ln W_{i+1} - \ln W_i)$ met T_i de duur van stadium i. Door het aanwezig aantal f_i te vermenigvuldigen met het gemiddeld gewicht $\bar{W}_i$ van het stadium en de

groeicoëfficiënt G_i krijgt men de productie per dag ; vermenigvuldigen we dit met de tijdsduur Δt dan krijgt men de productie per tijdsduur. Uitgaande van de gemiddelde duur van de stadia kan de productie per dag ook berekend worden als :

$$P = \sum_{e}^{ad} \frac{N_i \, \Delta w_i}{T_i} \qquad \text{(IX.6)}$$

waarbij Δw_i de gewichtstoename van stadium i is. Door deze productie te vermenigvuldigen met het aantal dagen in de beschouwde periode bekomt men de productie over de periode.

Om producties van verschillende soorten met elkaar te kunnen vergelijken wordt de P/B ratio of de ratio productie per gemiddelde biomassa gebruikt. Deze coëfficiënt heeft als dimensie $tijd^{-1}$ en wordt uitgedrukt per jaar of per levenscyclus van de bestudeerde soort. Met de instantaneous growth rate (G) methode (Ricker, 1946 ; Allan, 1949 in Lapchin & Neveu, 1980) is de productie:

$$P = G \, . \, \overline{B} \qquad \text{(IX.7)}$$

G = instantaneous growth rate

Hieruit volgt dat

$$G = P \, / \, \overline{B} \qquad \text{(IX.8)}$$

en dat de gewichtsspecifieke groeisnelheid gedurende de totale levenscyclus ongeveer gelijk is aan de P/B (turnover) ratio.

Volgens Herman (1982) is de meest natuurlijke tijdsbasis voor de P/B ratio de levensduur van de cohorte. Voor populaties die een gedeelte van het jaar niet productief zijn en die deze periode doormaken als ei of als ruststadium (dauerlarve bij nematoden), kan het omrekenen van de cohort P/B naar de jaarlijkse P/B aanleiding geven tot verwarring. De productieberekening gebeurt op jaarbasis. De gemiddelde biomassa kan ofwel over het gehele jaar of alleen over de productieve periode berekend worden. Beide methodes worden gebruikt en dit kan de vergelijking tussen populaties bemoeilijken.

In deze studie wordt de dagelijkse P/B ratio berekend als de dagelijkse geboortesnelheid (b). Zaika (1973) bewees namelijk dat de P/B per dag in stabiele leeftijdspopulaties gelijk is aan de dagelijkse geboortesnelheid. De dagelijke P/B ratio bij de gemiddelde temperatuur van de jaarlijkse groeiperiode wordt vermenigvuldigd met de duur van de jaarlijkse groeiperiode zodanig dat een P/B per jaarlijkse groeiperiode wordt bekomen.

Veldstudies met directe productieschattingen van vrijlevende mariene nematoden bestaan niet. Dit komt doordat directe productieschattingen een zeer hoge staalnamefrequentie vereisen. Vermits in de meeste biologische onderzoeksprogramma's en vooral voor de mariene populaties een dergelijk frequente staalname niet haalbaar is, is men aangewezen op indirecte productieschattingen. De indirecte methoden werden samengevat door Heip *et al.* (1982a) en Heip *et al.* (in druk). Ze zijn gebaseerd op respiratiemetingen (Warwick & Price, 1979), op een jaarlijkse P/B (= productie/biomassa ratio) = 9 (Gerlach, 1971) of op een empirisch verband tussen P/B en het adult gewicht (Banse & Mosher, 1980). Gerlach (1971) baseerde zijn berekeningen op een experiment van von Thun (1968) met *Chromadorita tenuis*. Een koppel van deze soort (versgewicht van ♀ = ♂ = 1 µg) produceert een 20-tal eieren van 0.025 µg versgewicht in een reproductieve periode van gemiddeld een achttal dagen. De nakomelingen ontwikkelen zich binnen een periode van 26 dagen tot nieuwe adulten. Door een hypothetische dagelijkse mortaliteit van 10% te aanvaarden bekwam Gerlach (1971) een stationaire populatie ($R_o = 1$; $r_m = 0$). Deze populatie met een gemiddelde biomassa van 3.3 µg produceerde 9.8 µg versgewicht. Dit komt overeen met een levenscyclus P/B van ongeveer 3. Een jaarlijkse P/B = 9 werd vervolgens bekomen door de levenscyclus P/B te vermenigvuldigen met het aantal generaties per jaar. Voor de meiofauna schatte Gerlach (l.c.) dit aantal op 3. Gerlach's redenering is gebaseerd op de studie van Waters (1969). Hieruit bleek dat de levenscyclus P/B (turnover), onafhankelijk van het groei- of mortaliteitsmodel, niet sterk afweek van een modale waarde van 3.5 (2.5-5). Het gebruik van Waters' (1969) levenscyclusturnover concept is echter niet zo vanzelf sprekend voor vrijlevende mariene nematoden (Herman *et al.*, 1984b). Waters (1969) modelleerde de levenscyclusturnover van cohortpopulaties en niet de generatietijdturnover van zich continu reproducerende populaties. Voor stationaire cohortpopulaties is de levenscyclusturnover gelijk aan de P/B van de periode tussen de reproductiepieken (Waters, 1969). Nematoden reproduceren continu aan een hoge snelheid (deze studie) en hun reproductieve productie mag zeker niet worden verwaarloosd (Tietjen, 1980 ; Schiemer, 1982a; Herman *et al.*,1984b) zoals bij de hypothetische modelpopulaties van Waters (1969). Herman *et al.*(1984b) wezen er daarom op dat voordat de klassieke jaarlijkse P/B = 9 verder wordt gebruikt er moet nagegaan worden of een generatietijdturnover van 3 reëel is en of we de generatietijd exact kunnen definiëren. Dit zal verder worden uitgewerkt aan de hand van een levenscyclusanalyse van *Monhystera disjuncta*. De methode vereist nauwkeurige schattingen van het aantal generaties per jaar (D(t)).

Voor de zich traag ontwikkelende grote soorten kan dit geschat worden uit veldobservaties. De kleine snelgroeiende soorten moeten gekweekt worden om D(t) te bekomen. Dit induceert extrapolatiefouten omdat de soorten opgekweekt worden in optimale condities. De grootte van deze fout kan niet bepaald worden omdat er weinig vergelijkbare data uit het laboratorium en het veld bestaan. De bestaande gegevens zijn nochtans hoopgevend (zie Hoofdstuk V.8.h.).

Zaika & Makarova (1979) berekenden dagelijkse specifieke producties (C) van vrijlevende mariene nematoden als $C = (2.3/T_{min})$. Zaika (1973) bewees dat in stabiele leeftijdsverdeling de geboortesnelheid gelijk is aan de dagelijkse P/B ratio (= C). Daarom is het theoretisch niet correct om de specifieke productie (C) gelijk te stellen aan de natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid r_m (Zaika & Makarova, 1979). Wanneer de preadulte mortaliteit klein is, is deze fout verwaarloosbaar en kan r_m als benadering van de gewichtsspecifieke dagelijkse productie, wel gebruikt worden (deze studie). Bij vrijlevende nematoden wordt het verband tussen C (= P/B dag^{-1}) en de temperatuur (T in ° Celcius) beschreven door $C = 0.0078\ T^{0.9650}$ ($R^2 = 0.972$) (Zaika & Makarova, 1979). Dit voorspelt bij 12°C (gemiddelde jaartemperatuur in Dievengat en Spuikom) een specifieke productie van 0.0858 dag^{-1} wat overeenkomt met een P/B = 31 op jaarbasis. Deze schatting, wat in vergelijking met Gerlach's P/B = 9 $jaar^{-1}$ hoog is, zal vergeleken worden met de resultaten van onze studie.

Een andere indirecte methode is gebaseerd op het empirisch verband tussen de jaarlijkse P/B ratio en het gewicht van een adult zich reproducerend individu (M_s) (Banse & Mosher, 1980). Voor invertebraten werd de volgende vergelijking vooropgesteld : P/B (per jaar) = $0.65\ M_s^{-0.37}$, waarbij M_s is uitgedrukt in Kcal. Voor nematoden en voor de meiofauna in het algemeen werd voorspeld dat de lijn 3 tot 5 maal lager ligt dan die van andere (vnl. terrestrische) invertebraten van dezelfde grootte. Een mogelijke verklaring voor de lagere productiviteit van de meiofauna zou volgens Banse & Mosher (1980) de ontwikkeling van mechanismen om aan predatie te ontkomen, zijn. Dit past in Warwick's (1980) stelling dat de meiofauna voornamelijk conservatieve levenscycluskenmerken heeft ontwikkeld. Heip *et al.* (1982a) onderzochten het verband tussen log P/B en log M_s van vertegenwoordigers van het meiobenthos (vnl. nematoden en crustaceeën). Zij bevestigden de door Banse & Mosher(1980) speculatief vooropgestelde "lagere reproductiviteitshypothese". Heip *et al.* (1982a) stelden verder dat de lagere P/B van de meiofauna eerder veroorzaakt wordt door tragere ontwikkeling dan door geringere effi-

ciëntie (gemeten als P/(P+R) waarbij R de respiratie is). Zeer hoge efficiënties, in bepaalde gevallen hoger dan 80% (Warwick, 1981a) worden gemeld voor laboratoriumomstandigheden. In het veld werden lagere efficiënties van 0.36 voor *Tachidius discipes* (Herman *et al.*, 1984a), 0.37 voor *Paronychocamptus nanus* (Herman *et al.*, 1984b) en 0.38 voor *Cyprideis torosa* (Herman *et al.*, 1983) waargenomen. Door Warwick & Price (1979) werd een indirecte productieschatting gemaakt met de vergelijking van McNeill & Lawton (1970), die het verband tussen productie en respiratie van kortlevende poikilotherme organismen geeft : log P = 0.8262 log R - 0.0948 (in kcal m^{-2} $jaar^{-1}$). Warwick & Price (1979) bepaalden door middel van 'cartesian diver microrespirometrie' de respiratie van 16 nematodensoorten en zij vonden hiermee een gemiddelde P/B van 8.4 per jaar. Dit bevestigde Gerlach's cijfer 9. De respiratie werd niet bepaald in dit werk en omdat met de benaderende vergelijkingen opgesteld voor de verschillende voedingstypes (Heip *et al.*, in druk b) onrealistisch hoge efficiënties (meer dan 99%) werden bekomen voor *M. disjuncta*, zal deze methode niet verder besproken worden.

3. PRODUCTIE GEDURENDE DE VERSCHILLENDE LEVENSSTADIA

3.a. *MONHYSTERA DISJUNCTA*

De productieberekeningen worden geïllustreerd aan de hand van de levenscyclus van *M. disjuncta*. Het verloop van de levenscyclus wordt gegeven in Fig. IX.1. Bij 12°C ontwikkelt de soort zich op 17 dagen tot het adulte stadium. De postembryonale periode duurt ongeveer 13.5 dagen. De somatische groei van de juvenielen kan bij 17°C beschreven worden door een exponentiële vergelijking : $W_t = W_o\ e^{Gt}$, waarbij W_t het versgewicht is op tijd t en W_o en G zijn constanten. De parameters van de vergelijking zijn N_o = 0.014 µg versgewicht en G = 0.365 dag^{-1} (R^2 = 0.995 ; F = 1135). Bij 12°C is de groeisnelheid G = 0.213 dag^{-1}. Daar de groei exponentieel is, is G = juveniele P/B (eenheid : $\mu g.\mu g^{-1}\ dag^{-1}$). De reproductieve periode begint onmiddellijk nadat de wijfjes het adulte stadium hebben bereikt. Gedurende de eerste 40 dagen van deze periode wordt er geproduceerd aan een constante snelheid van 5.1 eieren per wijfje in leven per dag. Na 40 dagen vermindert de reproductiviteit drastisch. In agnotobiotische kweekomstandigheden weegt een adult wijfje ongeveer 0.26 µg versgewicht. Gedurende haar fertiele levensperiode produceert een wijfje gemiddeld 200 eieren met een versgewicht van 23 ng. Een volwassen wijfje produceert dus ongeveer 18 maal haar eigen gewicht aan eieren. De leeftijdsspecifieke overleving van de wijfjes bij 12°C

wordt gegeven in Fig. IX.1c). De sterke val van de overleving in het begin is te wijten aan embryonale en postembryonale sterfte. Vanaf het adulte stadium is de mortaliteit bijna verwaarloosbaar totdat de wijfjes de leeftijd van 37 dagen bereiken. Vanaf deze leeftijd is de sterfte een lineaire functie van de ouderdom. Het langst levend ♀ bereikte bij deze temperatuur een ouderdom van meer dan 100 dagen.

3.b. PRODUKTIEBEREKENING

Zaika (1973) bewees dat voor populaties met een stabiele leeftijdsverdeling P/B = de geboortesnelheid b. Voor *M. disjuncta* berekenden we met de methode van Nisbet & Gurney (1982) een b = 0.18 dag^{-1}, wat overeenkomt met een jaarlijkse P/B = 65 $jaar^{-1}$. Deze P/B kan over de verschillende levensstadia als het volgt verdeeld worden (Herman *et al.*,1984b) : de juveniele P/B is 0.21 dag^{-1}. In stabiele leeftijdsdistributie bestaat de populatie voor 48.4% uit juvenielen. De juvenielen vertegenwoordigen 50.7% van de totale biomassa van de populatie. De adulte P/B van deze soort werd berekend door de adulte somatische groei te verwaarlozen. Dit is aanvaardbaar omdat de meeste adulten van deze soort (50% van de adulten bestaat uit de leeftijdsklasse tussen 17 en 21 dagen) zeer jong zijn. De adulte P/B kan bijgevolg berekend worden met de formule :

P/B= (1/gewicht gemiddeld adult) x aantal eieren/wijfje dag x gewicht ei x fractie wijfjes

Dit geeft een adulte P/B van 0.33 dag^{-1}. Uit Tabel IX.1. blijkt dat het versgewicht van een pas afgezet ei beduidend groter is dan dat van een pas uit het ei gekomen juveniel. De negatieve productie in het eistadium is -0.13 dag^{-1}. De adulte P/B reduceert tot 0.20 dag^{-1} als we rekening houden met de

Tabel IX.1. : Biometrische karakteristieken in een populatie met stabiele leeftijdsverdeling. Voor ieder stadium wordt het versgewicht in ng gegeven. J_1 is een juveniel dat pas uit het ei is gekomen.

Soort	pas afgezet ei	gemidd. ei	J_1	gemidd. juveniel	gemidd. adult
M. disjuncta	23	20	14	47	259
M. microphthalma	19	17	13	50	350
M. parva	15	14	11	37	275
M. parelegantula	12	8	4	11	70
C. nudicapitata	34	31	26	93	535

negatieve productie in het eistadium. Hierdoor is de adulte P/B ongeveer gelijk aan de juveniele P/B. Deze productiedefinitie is echter niet consistent met de klassieke definitie waarbij productie staat voor een hoeveelheid energie die beschikbaar is voor hogere trofische niveau's (Herman *et al.*, 1984b). In stabiele leeftijdsdistributie bestaat de populatie voor 46.7% uit eieren die 20.8 gewichtspercent van de populatie uitmaken. Het gewichtspercentage van de adulten bedraagt 28.5% (Tabel IX.2.). Bijgevolg kan de P/B van de populatie op de volgende manier worden opgesplitst :

Tabel IX.2. : Gewichtspercentige samenstelling van de populatie in stabiele leeftijdsverdeling.

Soort	eieren	juven.	adult.
M. *disjuncta*	20.8	50.7	28.5
M. *microphthalma*	17.6	28.2	54.2
M. *parva*	27.1	37.0	35.9
M. *parelegantula*	17.5	31.1	51.4
C. *nudicapitata*	26.5	47.7	25.8

populatie P/B = (gewichtspercent eieren x ei P/B)
+ (gewichtspercent juvenielen x juveniele P/B)
+ (gewichtspercent adulten x adulte P/B) (IX.9)
= (0.208 x -0.125) + (0.507 x 0.213) + (0.285 x 0.331)

populatie P/B $\approx$ 0.18 dag^{-1} (Tabel IX.3.).

Bij M. *disjuncta* is de adulte P/B (na incorporatie van de negatieve eiproductie) gelijk aan de juveniele P/B (Tabel IX.5.). Bijgevolg kan de leeftijdsstructuur van de populatie de P/B van de populatie enkel beïnvloeden door adulte somatische groei. Bij M. *disjuncta* is dit verwaarloosbaar (zie Fig. VIII.1 ; Tabel IX.3. (zie p. 232)). Hierdoor is de P/B van de populatie gelijk aan de juveniele P/B, die door de exponentiële somatische groei in het juveniele stadium kan berekend worden als :

$$\text{P/B per ontwikkelings-periode} = \ln (W_T / W_o) = GT \qquad \text{(IX.10)}$$

W_T en W_o zijn de lichaamsgewichten (vers) op het begin en het einde van de juveniele periode en T is de postembryonale ontwikkelingstijd (minimum generatietijd min de embryonale ontwikkelingsduur).

De volgende tabel (gemodifieerd naar Herman *et al.*,1984b) geeft benaderende waarden van ln (W_T / W_o) voor enkele vrijlevende nematoden (zie p. 233).

Tabel IX.3. : Somatische en reproductieve gewichtsspecifieke productie in een populatie met stabiele leeftijdsverdeling. De gewichtsspecifieke producties worden uitgedrukt in Joule.Joule^{-1}.dag^{-1}.

	M. microphthalma 20°C, 20°/$_{oo}$ S	*M. parelegantula* 30°C, 30°/$_{oo}$ S	*M. parva* 12°C, 30°/$_{oo}$ S	*M. disjuncta* 12°C, 30°/$_{oo}$ S	*C. nudicapitata* 12°C, 30°/$_{oo}$ S
P/B (geboortesnelheid)	0.257	0.347	0.156	0.181	0.135
P/B (compositie)	0.247(-4%)	0.374(8%)	0.163(5%)	0.176(-3%)	0.143(6%)
P/B groei adulten	0.064	0.091	0.030	-	0.008
P/B groei juvenielen	0.101	0.113	0.075	0.108	0.080
P/B negatieve groei eieren	-0.016	-0.116	-0.013	-0.026	-0.010
Σ somatische groei/gewichtseenheid	0.149	0.088	0.092	0.082	0.078
P/B eieren	0.098	0.286	0.071	0.094	0.065
P/B somatische groei (%)	60.3	23.5	56.4	46.6	54.6
P/B reproductie (%)	39.7	76.5	43.6	53.4	45.4
P/B reproductie (%) vertrekkend van J_1	33.2	45.5	35.6	38.6	38.5

Tabel IX.4. : Natuurlijke logaritmen van de ratio van het versgewicht op T (T_{min}-E_{min}) (W_T) en het versgewicht bij hatching (W_o). Getallen tussen haakjes voor *C. briggsae* en *P. palustris* verwijzen naar voedselconcentraties (naar Herman *et al.*, 1984b).

Soort	ln (W_T / W_o)	Temp.(°C)	Auteurs
M. disjuncta	2.9	17	Herman *et al.*, 1984b
C. nudicapitata	2.8	12	deze studie
M. parelegantula	2.3	25	idem
M. parva	2.8	17	idem
M. microphthalma	2.9	20	idem
C. briggsae	3.5	($5x10^8$)	Schiemer, 1982a
	4.0	(10^{10})	idem
P. palustris	3.4	(1K)	Schiemer *et al.*, 1980
	3.6	(10K)	idem
E. pararmatus	4.1	12	Romeyn *et al.*, 1983
	2.3	21	idem
D. bruciei	3.6	20	Warwick, 1981a

De waarden van ln (W_T / W_o) variëren tussen 2.3 en 4.1 met een modale waarde van 3.15 wat goed overeenkomt met een levenscyclus P/B van 3. De levenscyclusanalyse van *M. disjuncta* rechtvaardigt het gebruik van een levenscyclus P/B van 3. De formule P/B = ln (W_T / W_o) is niet vooringenomen wanneer aan de volgende voorwaarden is voldaan (Herman *et al.*, 1984b) :

(1) pas afgezette eieren moeten zwaarder zijn dan pas uitgeslopen juvenielen ;

(2) somatische juveniele groei moet exponentieel zijn ;

(3) adulte somatische groei mag niet te belangrijk zijn ;

(4) de productie van de jonge adulten moet ongeveer even groot zijn als de juveniele P/B.

Deze vier punten zullen aan de hand van levenscyclusobservaties bij vier andere soorten gecontroleerd worden. Er zal worden nagegaan of de voorgestelde functie algemeen kan gebruikt worden.

Tabel IX.5. : *M. disjuncta* : verdeling van de gewichtsspecifieke productie (Joule. $Joule^{-1}dag^{-1}$) in de verschillende levensstadia.

Stadium	sG	sE	sP
embryonaal	-0.1253	-	-0.1253
postembryonaal	0.2132	-	0.2132
adult (uren)			
0-960	-	0.3308	0.3308
960-1752	-	0.0534	0.0534

3.c. *MONHYSTERA MICROPHTHALMA*

Bij deze soort werd de levenscyclus geanalyseerd bij 20°C en 20°/$_{oo}$ S. Uit Tabel IX.1. en Tabel VIII.1. blijkt dat voldaan is aan de eerste twee van de vier punten : pas afgezette eieren zijn 1.5 maal zwaarder dan hatchlings en de juveniele somatische groei is exponentieel, wat maakt dat de juveniele gewichtsspecifieke productie constant is. De juveniele P/B = 0.358 dag^{-1}. De ontwikkeling tot het adulte stadium duurt bij 20°C ongeveer 10 dagen. De wijfjes beginnen onmiddellijk te reproduceren. Gedurende de eerste 23 dagen van de reproductieve periode, waarin ongeveer 90% van de totale fecunditeit wordt gerealiseerd, worden er 6.5 (SE : 0.2) eieren per dag per wijfje in leven geproduceerd. In het begin van de adulte periode groeien de wormen sterk. De adulte groei wordt een achttal dagen aangehouden. Hierbij groeien de wijfjes meer dan de mannetjes. De adulte mortaliteit in deze periode is verwaarloosbaar. Door de gewichtstoename van de adulten gedurende de eerste acht dagen moet de gewichtsspecifieke adulte productie (sP = P/B) opgesplitst worden in een gewichtsspecifieke groeiterm (sG) en een gewichtsspecifieke reproductiviteitsterm (sE). sG en sE zijn in het begin van de adulte fase hoog en nemen af naarmate de adulten toenemen in gewicht. Dit wordt in Tabel IX.6 geïllus-

Tabel IX.6. : *Monhystera microphthalma* : gewichtsspecifieke productie (Joule.Joule^{-1} dag^{-1}) gedurende de levensstadia van *M. microphthalma* bij 20°C en 20°/$_{oo}$ S.

Stadium	sG	sE	sP
embryonaal	-0.0924	-	-0.0924
postembryonaal	0.3578	-	0.3578
adult (uren)			
0-10	0.3595	0.2520	0.6115
10-34	0.2328	0.1958	0.4286
34-58	0.0397	0.1795	0.2192
58-82	0.0362	0.1726	0.2088
82-106	0.0321	0.1670	0.1991
106-130	0.0334	0.1618	0.1952
130-154	0.0596	0.1536	0.2132
154-178	0.0299	0.1462	0.1761
178-552	-	0.1453	0.1453
552-768	-	0.0221	0.0221

treerd voor een gemiddeld individu van *M. microphthalma* zonder rekening te houden met de proportionele verdeling van de individuen over de verschillende leeftijdsklassen. De dagelijkse adulte P/B in de stabiele leeftijdsverdeling werd berekend als :

$$\text{adulte P/B} = \text{adulte sP} = (\text{sG} + \text{sE}) \qquad \text{(IX.11)}$$

waarbij $sG = \{ [\Delta W(1) / (\Delta t(1) \times \overline{W}(1))] \times pA(1) \} + ...$

$.... + \{ [\Delta W(max) / (\Delta t(max) \times \overline{W}(max))] \times pA(max) \}$ (IX.12)

en $SE = \{ [(1 / \overline{W}(1)) \times pA(1)] + ... + [(1 / \overline{W}(max)) \times pA(max)] \} \times$

[aantal eieren.wijfje^{-1}dag^{-1} x eigewicht

x fractie wijfjes] (IX.13)

$\Delta W = W_1 - W_o$, waarbij W_1 en W_o het adult versgewicht op t_1 en t_o zijn.

$\Delta t = t_1 - t_o$, waarbij t_1 en t_o respectievelijk het eind- en het beginpunt van het interval zijn.

$\overline{W}$ = gemiddeld adult versgewicht.

(1) = 1ste interval.

(max) = laatste interval met adulte gewichtstoename.

pA(1) = fractie adulten in het 1ste interval.

pA(max) = fractie adulten in het laatste interval met somatische groei.

Rekening houdend met de verdeling van de individuen over de verschillende leeftijdsklassen bekomen we voor *M. microphthalma* een gewichtsspecifieke adulte groei van 0.12 dag^{-1} en een gewichtsspecifieke reproductie van 0.18 dag^{-1}. Dit geeft een adulte P/B van 0.30 dag^{-1}. De adulte P/B reduceert tot 0.21 dag^{-1} wanneer we de negatieve gewichtsspecifieke productie in het eistadium inrekenen. De adulte P/B is bij deze soort beduidend kleiner dan de juveniele P/B. Het gewichtspercentage van de verschillende stadia bedraagt in de stabiele leeftijdsverdeling 17.6% voor de eieren, 28.2% voor de juvenielen en 54.2% voor de adulten. De P/B van de populatie in de stabiele leeftijdsverdeling is 0.26 dag^{-1}. De opsplitsing over de verschillende stadia (op een fout van 4% na) wordt gegeven in Tabel IX.3.). Uit deze berekeningen blijkt dat de gewichtsspecifieke eiproductie ongeveer 40% van de populatie P/B bedraagt.

3.d. *MONHYSTERA PARVA, MONHYSTRELLA PARELEGANTULA* EN *CHROMADORA NUDICAPITATA*

Voor deze soorten wordt dezelfde berekeningsmanier gebruikt als voor *M. microphthalma*.

3.d.1. *Monhystera parva*

Samenvatting levenscyclus

De levenscyclus werd geanalyseerd bij 12°C en 30°/$_{oo}$ S. De ontwikkeling (T_{min}) duurt in deze omstandigheden 20 dagen. De preadulte mortaliteit

in deze fase is kleiner dan 2%. De somatische groei in de juveniele periode is exponentieel. De juveniele P/B is hierdoor constant en bedraagt 0.20 dag^{-1}. De vers afgezette eieren zijn zwaarder dan de J_1's. Dit geeft een negatieve gewichtsspecifieke productie van -0.05 dag^{-1}. De adulte wijfjes beginnen onmiddellijk te reproduceren. In de eerste 20 dagen van de 58 dagen durende fertiele periode gebeurt de eiproductie aan een constante snelheid van 6.8 (SE = ±0.5) eieren per dag per ♀ in leven. In deze periode wordt er 74% van de totale fecunditeit gerealiseerd. Gedurende de eerste 13 dagen van de adulte periode groeien de wormen aanzienlijk. De gewichtsafhankelijkheid van de groei (sG) en van de reproductiviteit (E) wordt voor een gemiddeld individu gegeven in Tabel IX.7. Voornamelijk in het begin van de adulte periode wordt een hoge gewichtsspecifieke productie gerealiseerd. In de stabiele leeftijds-

Tabel IX.7. : *Monhystera parva* : gewichtsspecifieke productie (Joule.$Joule^{-1}$. dag^{-1}) bij 12°C (30°/$_{oo}$ S) gedurende de verschillende levensstadia.

Stadium	sG	sE	sP
embryonaal	-0.0468	-	-0.0468
postembryonaal	0.2033	-	0.2033
adult (uren)			
0-48	0.1857	0.2518	0.4375
48-96	0.0485	0.2021	0.2506
96-144	0.0361	0.1858	0.2219
144-192	0.0367	0.1727	0.2094
192-240	0.0329	0.1611	0.1940
240-312	0.0208	0.1511	0.1719
312-480	-	0.1465	0.1465
480-1392	-	0.0257	0.0217

verdeling bedraagt de gewichtsspecifieke adulte somatische groei sG = 0.084 dag^{-1} en de gewichtsspecifieke reproductie sE = 0.196 dag^{-1}. Dit geeft een totale adulte P/B van 0.28 dag^{-1}. Na aftrek van de negatieve P/B in de embryonale fase bekomen we een adulte P/B = 0.23 dag^{-1}. De juveniele P/B bedraagt 0.20 dag^{-1} en is iets kleiner. Bij deze soort is dus min of meer voldaan aan de vier assumpties. Dit is duidelijk voor de twee eerste punten. Voor de twee laatste punten kunnen we stellen dat de adulte somatische groei niet verwaarloosbaar is, ze bedraagt 30% van de totale adulte sP. Hierdoor is de totale adulte sP iets groter dan de juveniele sP. Het verschil is volgens mij aanvaardbaar. De populatie P/B van *M. parva* bedraagt 0.16 dag^{-1}. De opsplitsing over de verschillende stadia, rekening houdend met de gewichtsprocentuele samenstelling van de populatie (Tabel IX.2.), wordt getoond in Tabel IX.3.). De gewichtsspecifieke eiproductie bedraagt 44% van de populatie P/B.

3.d.2. *Monhystrella parelegantula*

De productieberekening bij deze soort is gebaseerd op een levenscyclusanalyse bij 30°C en 30°/$_{oo}$ S. T_{min} duurt bij 30°C en 30°/$_{oo}$ S ongeveer 7 dagen. De mortaliteit in de preadulte fase bedraagt 15% en is voornamelijk gesitueerd in de embryonale fase (13%). De negatieve groei in de embryonale fase is zeer hoog en bedraagt -0.67 dag^{-1}. Pas afgezette eieren zijn driemaal zwaarder dan de J_1's die uit het ei komen. De gewichtstoename van de juvenielen is exponentieeel en sG = 0.36 dag^{-1}. Pas adulte ♀♀ beginnen onmiddellijk te reproduceren en de eieren worden gedurende de eerste 15 dagen afgezet aan een constante snelheid van 3.3 (SE = ±0.12) ei per dag per ♀ in leven. De adulte mortaliteit in deze periode bedraagt 28%. In het begin van de adulte periode noteren we een echte groeistoot (Fig. VIII.1). Hierdoor geeft de verdeling van de gewichtsspecifieke productie over de verschillende leeftijdsklassen van de adulte fase hetzelfde beeld als bij *M. microphthalma* en *M. parva*. Bij *M. parelegantula* bereikt de gewichtsspecifieke productie van de adulten een uitgesproken piekwaarde in het begin van de adulte fase. De adulte gewichtsspecifieke groei sG = 0.178 dag^{-1} en de adulte gewichtsspecifieke reproductie bedraagt 0.556 dag^{-1}. Dit geeft een adulte P/B van 0.734 dag^{-1}. De adulte P/B reduceert tot ongeveer 0.08 dag^{-1} wanneer de negatieve productie in de embryonale fase in rekening wordt gebracht. Een waarde die beduidend kleiner is dan de juveniele P/B. De gewichtsspecifieke groei in de adulte fase maakt 24% uit van de totale gewichtsspecifieke productie van de adulten. De populatie P/B is 0.35 dag^{-1} en de reproductieve P/B van de populatie bedraagt ongeveer 0.29 dag^{-1}. Dit is ongeveer 80% van

Tabel IX.8. : Gewichtsspecifieke productie (Joule.Joule^{-1}.dag^{-1}) gedurende de levensstadia van *Monhystrella parelegantula*. sG = gewichtsspecifieke somatische productie ; sE = gewichtsspecifieke eiproductie en sP = totale gewichtsspecifieke productie.

Stadium	sG	sE	sP (=sG+sE)
embryonaal	-0.6667	-	-0.6667
postembryonaal	0.3633	-	0.3633
adult (uren)			
0-40	0.3695	0.6714	1.0409
40-88	0.0352	0.5044	0.5396
88-150	0.0324	0.4787	0.5111
150-220	0.0246	0.4484	0.4730
220-360	-	0.4124	0.4124
360-624	-	0.1101	0.1101

van de totale P/B. Wanneer we de negatieve embryonale P/B aftrekken van de reproductieve P/B van de populatie dan vermindert de reproductieve P/B tot ≈ 0.17 dag^{-1} wat ongeveer 48% van de populatie P/B is.

3.d.3. *Chromadora nudicapitata*

De levenscyclus van deze soort werd geanalyseerd bij 12°C en 30°/$_{oo}$ S: E = 7 dagen en T_{min} = 25 dagen ; de preadulte mortaliteit (+) is kleiner dan 1% ; pas afgezette eieren zijn iets zwaarder dan de J_1's - de negatieve embryonale P/B = -0.04 dag^{-1} ; de gewichtstoename van de juvenielen is exponentieel en sG (juveniel) = 0.17 dag^{-1} ; de reproductieve fase begint onmiddellijk na de juveniele fase - gedurende de eerste 43 dagen is de fecunditeit constant en bedraagt ze 7.9 (SE = 0.24) eieren per dag per ♀ in leven - in

Tabel IX.9. : *Chromadora nudicapitata* : gewichtsspecifieke productie (Joule. Joule^{-1}.dag^{-1}) bij 12°C (30°/$_{oo}$ S) gedurende de verschillende levensstadia.

Stadium	sG	sE	sP
embryonaal	-0.0386	-	-0.0386
postembryonaal	0.1677	-	0.1677
adult (uren)			
0-31	0.0299	0.2928	0.3227
31-79	0.0299	0.3070	0.3369
79-127	0.0299	0.2611	0.2910
127-175	0.0299	0.2342	0.2641
175-223	0.0299	0.2178	0.2477
223-271	0.0299	0.2093	0.2392
271-319	0.0299	0.2013	0.2312
319-391	0.0299	0.1922	0.2221
391-1032	0.0299	0.1852	0.1852
1032-2904	0.0299	0.0452	0.0452

deze periode is de mortaliteit verwaarloosbaar ; de gewichtstoename in de adulte fase kan beschreven worden met de exponentiële functie $W_t = 0.4516\ e^{0.0299t}$ ($R^2 = 0.88$; $F = 30.4^{**}$; $df = 1,4$) - de gewichtsspecifieke adulte groei sG = 0.0299 dag^{-1} ; jonge adulten realiseren een hogere gewichtsspecifieke reproductiviteit dan andere individuen, het verschil is minder uitgesproken in vergelijking met de andere soorten, de gewogen adulte sG bedraagt 0.03 per dag^{-1} en de gewogen adulte sE = 0.25 dag^{-1} ; de totale adulte sP is gelijk aan 0.28 per dag ; rekening houdend met de negatieve embryonale P/B vermindert de gewichtsspecifieke productie van de adulten tot 0.24 dag^{-1} ; bij deze soort is de juveniele P/B kleiner dan de adulte P/B.

De geboortesnelheid van C. *nudicapitata* bij 12°C is ongeveer 0.14 dag^{-1}. De reproductieve populatie P/B bedraagt 0.07 dag^{-1} wat iets minder dan de helft van de totale populatie P/B uitmaakt.

4. DISCUSSIE

Bij de bestudeerde soorten wordt voor de verdeling van de gewichtsspecifieke productie over de verschillende stadia een vrij uniform beeld verkregen : een negatieve P/B in het embryonale stadium, een constante P/B in de juveniele fase en een leeftijdsafhankelijke P/B in de adulte fase. Bij vier van de vijf soorten wordt in het begin van de adulte fase een piekwaarde voor de gewichtsspecifieke productie genoteerd. Dit is te wijten aan een groeistoot die samenvalt met het begin van de reproductieve periode. De dagelijkse gewichtsspecifieke reproductie varieert tussen 40% voor M. *microphthalma* en 77% voor de parthenogenetische soort M. *parelegantula*. Bij *Monhystera parva* is de gewichtsspecifieke productie van de adulten (als de 1ste juvenielen als reproductieve productie worden beschouwd) ongeveer gelijk aan die van de juvenielen. Bij C. *nudicapitata* is de gewichtsspecifieke productie van de adulten groter dan die van de juvenielen en bij M. *parelegantula* en M. *microphthalma* is de adulte P/B kleiner dan de P/B van de juvenielen. De formule : levenscyclus P/B = $\ln (W_T / W_0) = G.T$, die werd voorgesteld voor M. *disjuncta* kan bijgevolg enkel voor M. *parva* gebruikt worden. Dit maakt dat de duur van de postembryonale periode T ($= T_{min} - E$) niet algemeen kan gebruikt worden als concretisering van de term levenscyclus, zoals werd voorgesteld door Herman *et al.* (1984b). De duur van de levenscyclus gelijk stellen aan een periode van $2xT_{min}$ is een mogelijk alternatief, omdat de complete somatische groei binnen deze tijdsduur gerealiseerd wordt, omdat de fecunditeit in deze periode constant en representatief is voor de dagelijkse eiproductie van de populatie en omdat het aantal individuen dat ouder dan $2xT_{min}$ wordt, te verwaarlozen is. Zo wordt het maximaal gewicht van C. *nudicapitata* 41 dagen na de eiafzetting bereikt terwijl $2\ T_{min}$ gelijk is aan 49 dagen. Het maximum gewicht van M. *parelegantula* wordt bereikt na 15 dagen ($2\ T_{min}$ = 13 dagen), dat van M. *parva* na 33 dagen ($2\ T_{min}$ = 39 dagen) en dat van M. *microphthalma* na 19 dagen en $2\ T_{min}$ = 20 dagen. De jaarlijkse populatie P/B kan dan berekend worden door de dagelijkse P/B per periode van $2xT_{min}$ te vermenigvuldigen met $2xT_{min}$ en door dit product te vermenigvuldigen met het aantal cycli van $2xT_{min}$ dat in een jaar gerealiseerd wordt.

Tabel IX.10. : Jaarlijkse P/B-ratio's van enkele vrijlevende mariene nematoden berekend met vier verschillende methoden. Methode V en VI zijn varianten van methode IV.

Soort	I	II	III	IV	V	VI
M. *microphthalma*	30	35	27	113	23	38
M. *parelegantula*	19	24	22	242	48	81
M. *parva*	48	58	52	139	28	47
M. *disjuncta*	69	69	66	155	16	27
C. *nudicapitata*	39	48	49	103	21	34

I : $P/B = D(t) \times 3$

II : $P/B = (2xT_{min}) \times$ (dagelijkse P/B per periode* van $(2xT_{min})) \times$ (aantal cycli van $(2xT_{min})$ per jaar)

* het beginpunt van deze periode is het moment waarop een ei wordt afgezet.

III : de geboortesnelheid bij de gemiddelde temperatuur van de jaarlijkse groeiperiode, vermenigvuldigd met de duur van die groeiperiode.

IV : methode van Banse & Mosher (1980) :

$$P/B = 0.65\ M_s^{-0.37}$$

M_s : lichaamsgewicht van reproducerende adulten in kcal.

V : $P/B = 0.13\ M_s^{-0.37}$

VI : $P/B = 0.217\ M_s^{-0.37}$

De resultaten van deze berekeningen worden gegeven in Tabel IX.10., methode II. De levenscyclus P/B per periode van $2T_{min}$ bedraagt 7 voor C. *nudicapitata* bij 12°C, 8 voor M. *parelegantula* (12°C), 7.1 voor M. *parva* (14°C) en 7.2 voor M. *microphthalma* (16°C). Per T_{min} geeft dit P/B's variërend tussen 4 en 3.5, wat iets hoger is dan de klassieke waarde 3. De jaarlijkse P/B werd nog op twee andere manieren geschat, namelijk met geboortesnelheid (Tabel IX.11. en methode III, Tabel IX.10.) en door het aantal generaties per jaar D(t) te vermenigvuldigen met 3 (methode I, Tabel IX.10.). Uit deze be-

Tabel IX.11. : Jaarlijkse P/B-ratio's van enkele vrijlevende mariene nematoden.

Soort	Gemiddelde temp. (°C) gedurende jaarlijkse groeiperiode	Geboorte-snelheid (b)	Duur groei-periode (dagen)	P / B
M. *microphthalma*	16.0	0.135	196	26.5
M. *parelegantula*	16.3	0.108	200	21.5
M. *parva*	14.1	0.194	270	52.3
M. *disjuncta*	11.4	0.181	365	66.1
C. *nudicapitata*	11.4	0.135	365	49.3
D. bruciei	15.1	0.172	236	40.6
O. oxyuris	11.2	0.011	365	3.9

rekeningen kunnen we besluiten 1) dat de drie methoden min of meer gelijkaardige resultaten geven en 2) dat de jaarlijkse P/B beduidend groter is dan 9. De jaarlijkse P/B ligt wel beduidend onder de productiviteit van de invertebraten in het algemeen (Banse & Mosher, 1980). Deze auteurs voorspelden aan de hand van de levenscyclus van *Chromadorita tenuis* (von Thun, 1968), dat de biomassa-afhankelijkheid van de P/B-ratio van de nematoden identiek is aan die van andere invertebraten en dat de productiviteit van de meiofauna 3-5 maal kleiner is dan die van andere (terrestrische) invertebraten. Voor *M. microphthalma* gaat dit op. Voor *M. parelegantula* is deze schatting nog te hoog. Drie soorten, *M. parva*, *M. disjuncta* en *C. nudicapitata* realiseren een hogere productiviteit en de P/B van *M. disjuncta* is beduidend groter. Voor andere soorten wordt deze vergelijking gemaakt in Tabel IX.12. (zie p. 242). Deze data bevestigen de resultaten van Heip *et al.* (1982a), waar deze auteurs stellen dat het "gebruik van één enkele P/B-waarde voor meiofauna moet worden vermeden en dat een schatting van P/B uitgaande van een log-logverband tussen P/B en lichaamsgewicht betere waarden zou kunnen geven". Bij de nematoden kan het verband tussen P/B en het lichaamsgewicht (M_s in kcal) beschreven worden door de volgende vergelijking :

$$P/B = 0.05(CI:0.02\text{-}0.15)M_s^{-0.44(CI:\pm 0.08)}$$

($R = -0.8992^{**}$; $F = 118^{***}$, $df = 1,28$)

Uit deze analyse volgt dat er een hoog significante correlatie bestaat tussen M_s en P/B ($P < 0.01$), dat de gewichtsafhankelijkheid statistisch niet verschillend is van -0.37 en dat de productiviteit significant kleiner is (0.05 versus 0.65) dan die van de meeste andere invertebraten. Het verband tussen de dagelijkse P/B in stabiele leeftijdsverdeling of de geboortesnelheid en de temperatuur wordt gegeven in Fig. IX.2. Bij *O. oxyuris* is de mortaliteit in de preadulte periode klein (Heip *et al.*, 1978). Hierdoor verschil de geboortesnelheid niet sterk van r_m. r_m werd bepaald als $r_m = (1/T_{min}).\ln(pN_e)$. Dit geeft aanvaardbare overschattingen van de exacte berekening omdat r_m klein is en omdat de reproductieve fase kort duurt in vergelijking met T_{min}. Hierdoor kan *O. oxyuris*, en dit vooral bij de lagere temperaturen (5 en 10°C), als semelpaar beschouwd worden. Voor semelpare soorten is de approximatieve berekeningsmethode volledig correct. Bij de hoogste temperatuur (25°C) produceert *O. oxyuris* drie eizakjes over een periode van 21 dagen, wat duidelijk op iteroparitеit wijst. De benaderende berekening geeft hier een overschatting van 6%. We kunnen dus stellen dat met de ruwe berekeningsmethode een goed beeld wordt bekomen van het verband tussen P/B en de temperatuur. Uit Fig. IX.2 blijkt dat er twee duidelijke groepen bestaan, enerzijds de conservatieve soort (*O. oxyuris*) en anderzijds de opportunisten (al de andere soor-

Tabel IX.12. : Vergelijking tussen de jaarlijkse PB van mariene nematoden, berekend als (D(t)x3), met de door Banse & Mosher (1980) voorspelde P/B-ratio aan de hand van het gewicht van een zich reproducerend adult (M_s in kcal) : $P/B = 0.65\ M_s^{-0.37}$. Banse & Mosher (1980) voorspelden dat de P/B-ratio van de meiofauna 3 (0.65÷3) tot 5 (0.65÷5)maal lager ligt dan die van andere invertebraten.
D(t) = aantal generaties per jaar ; 3 = levenscyclus P/B ; M_s = gewicht van een adult in kcal ; WW = versgewicht van een adult in µg.

Soort	P/B= (D(t)x3	WW (µg)	$P/B = 0.22M_s^{-0.37}$	$P/B = 0.13^{-0.37}$	$P/B = 0.65M_s^{-0.37}$
Enoplus communis	3	85	6.4	3.8	19.2
Adoncholaimus thallossophygas	7.5	22	10.5	6.3	31.6
Axonolaimus demani	7.5	2.4	23.9	14.4	71.8
Anticoma limalis	6	20	10.9	6.6	32.8
Enoploides spiculohamatus	7.5	24.4	10.2	6.1	30.5
Oncholaimus brachycercus	4.5	11	13.6	8.2	40.9
Viscosia viscosa	4.5	8	15.3	9.2	46.0
Theristus setosus	9	5	18.3	6.8	54.8
T. pertenuis	18	0.73(0.3)	37.2(51.7)	22.3(31.0)	111.6(155.1)
Monhystera disjuncta	43.5	1.77(0.3)	26.8(51.7)	16.1(31.0)	80.4(155.1)
M. denticulata	54	0.45	44.5	26.7	133.5
Pontonema vulgare	1.5	350	3.8	2.3	11.4
Chromadorina germanica	39	0.3	51.7	31.0	155.1
Oncholaimus oxyuris	4.8	20	10.9	6.6	32.8
Rhabditis marina	30	0.5	42.8	21.7	128.4
Prochromadora orleji	15	0.45	44.5	26.7	133.5
Diplolaimelloides bruciei	51	0.45	44.5	26.7	133.5
Monhystrella parelegantula	18.9	0.09	80.7	48.4	242.1
Monhystera microphthalma	30	0.7	37.8	22.7	113.3
Chromadora nudicapitata (Spuikom)	39	0.9	34.4	20.7	103.3
C. nudicapitata (Dievengat)	30	0.9	34.4	20.7	103.3
Monhystera parva	48	0.4	46.5	27.9	139.4
M. disjuncta	69	1.77(0.3)	26.8(52)	16.1(31.0)	80.4(155.1)
Paracanthonchus caecus	10.5	3.3	21.3	12.8	63.9
Atrochromadora denticulata	42.9	0.29	52.3	31.4	157.0
Monhystera sp.	43.2	0.109	75.2	45.1	225.5
M. parva	41.4	0.187	61.6	36.9	184.7
M. multisetosa	50.1	0.078	85.1	51.1	255.3
Mesacanthion diplechma	3	35.5	8	5.3	26.5
Chromadorita tenuis	27	1.3	30	18.0	90.1

$P/B = 0.0509\ M_s^{-0.4442}$ (R : -0.8992) (R^2 : 0.8086)

ten). De temperatuursafhankelijkheid van de gewichtsspecifieke productie van de opportunistische soorten (b = 0.013) is 10x groter dan die van *O. oxyuris* (b = 0.0013). Voor de opportunistische soorten wordt bij 10°C een jaarlijkse P/B = 47 voorspeld en voor *O. oxyuris* wordt bij de gemiddelde jaarlijkse temperatuur (11.2°C) in het Dievengat een jaarlijkse P/B van 3.9 voorspeld.

Twee eigenschappen die kenmerkend zijn voor de verdeling van de gewichtspecifieke productie over de levenscyclus zijn 1) een hogere reproductiviteit

van de adulten, en bijgevolg een veel grotere productiviteit van ♀♀, dan van de juvenielen en 2) een min of meer constante energetische investering in de reproductiviteit. Alleen bij de parthenogenetische *M. parelegantula* wordt een beduidend hogere reproductieve inspanning genoteerd (ongeveer 77%). In verband met het eerste punt stelden Herman *et al.*(1984b) dat het moeilijk begrijpbaar is waarom de hoogste reproductieve inspanning relatief laat in het verloop van de levenscyclus wordt gerealiseerd. Het mechanisme waardoor dit mogelijk wordt is al evenmin gekend. Wel is het geweten dat in het darmweefsel van de wijfjes van *Panagrellus redivivus* grote reserves aan vrije aminozuren aanwezig zijn (Samoiloff,1980b) en dat hongering gedurende een beperkte periode (3-tal dagen) geen invloed heeft op de fecunditeit. De mannetjes van *Panagrellus redivivus* hebben zeer beperkte reserves van vrije aminozuren. Mogelijk is dit een verklaring voor de veel lagere productiviteit van de mannetjes. Bij *P. redivivus* wordt de populatiegroei geregulariseerd door de voedingsconditie van de ♂♂ : bij lage voedselconcentraties geraken de voedselreserves van de ♂♂ snel uitgeput en met één copulatie kan de continuïteit van de reproductie slechts gedurende drie dagen verzekerd worden. De eiwitbiosynthese gebeurt sneller en meer continu bij de ♀♀. Als mogelijke verklaring voor de hogere productiviteit van de ♀♀ refereren Herman *et al.*(1984b) naar Jennings & Deutsch (1975) en Warwick (1981a), die aannemen dat sperma bijdraagt tot de reproductiviteit van de wijfjes.

De soorten werden bestudeerd in optimale omstandigheden. Of deze hoge reproductiviteit in het veld gerealiseerd wordt, is niet geweten. Bij andere soorten, namelijk *Caenorhabditis briggsae* en *Plectus palustris* (Schiemer, 1983) is de reproductiviteit nog meer uitgesproken, respectievelijk 84 en 94% van de totale productiviteit. Tietjen (1980) geeft een iets lagere reproductiviteit, variërend tussen 64 en 66% voor de soorten *Chromadorina germanica*, *Monhystera disjuncta* en *Rhabditis marina*. Warwick (1981a) geeft veel lagere waarden voor *Diplolaimelloides bruciei*. Bij al de bestudeerde temperaturen (5-30°C) bedraagt de reproductiviteit ongeveer 12%. Warwick (1981a) vergeleek de eiproductie van de populatie en niet de gewichtsspecifieke eiproductie met de P/B van de populatie. De gewichtsspecifieke reproductiviteit (berekend als $sP_r = f.W.pB.[\overline{W}(A)]^{-1}$ met f de dagelijkse fecunditeit, W het eigewicht ; pB de proportionele biomassa van de ♀♀ in de totale populatie en $\overline{W}(A)$ = gemiddeld gewicht van een adult) varieert tussen 29% bij 10°C en 31% bij 30°C. De herrekende waarden komen veel beter overeen met de in deze studie gevonden percenten. De voedselconcentratie bepaalt in welke mate deze hoge reproductiviteit gerealiseerd wordt. Schiemer (1983) bepaalde de voedselconcentratie waarbij de assimilatie gelijk is aan de respiratie en waarbij

de productie gelijk is aan nul. Deze minimale bacteriënconcentratie bedroeg 0.1 mg dwt .ml^{-1} voor *C. briggsae* en 0.025 mg dwt . ml^{-1} voor *P. palustris*. In oligotrofe meren is de bacteriële concentratie kleiner dan 0.01 mg dwt.ml^{-1} en in eutrofe waters varieert dit tussen 0.02 en 1 mg dwt.ml^{-1} (Heip *et al.*, in druk). Gerlach (1978) schat de gemiddelde bacteriële biomassa in mariene sedimenten op 0.1 mg organisch dwt.ml^{-1} sediment. Joint (1978) geeft voor een intergetijde slikke bacteriële densiteiten variërend tussen 1.10^6 en 1.10^9 cellen g^{-1} nat sediment. Dit varieert tussen het noodzakelijke minimum en voedselrijke condities. Fallon *et al.* (1983) geven densiteiten tussen 1.0 10^9 cellen ml^{-1} nat sediment in de open zee en 8.10^9 cellen ml^{-1} nat sediment in een schorre. Vermits *C. briggsae* productiever is dan mariene nematoden, wat inhoudt dat de soort hogere voedselconcentraties nodig heeft, lijkt het weinig waarschijnlijk dat in ondiepe- en in kustwateren de productiviteit van mariene nematoden sterk wordt gelimiteerd (Heip *et al.*, in druk).

X. ALGEMENE SAMENVATTING

De levenscyclus van zeven nematodensoorten, *Monhystera microphthalma*, *M. disjuncta*, *M. parva*, *Monhystrella parelegantula*, *Chromadora nudiciapitata*, *Neochromadora poecilosomoides* en *Rhabditis marina*, werd bestudeerd in laboratoriumomstandigheden. Voor iedere soort werd een eenvoudige kweekmethodiek ontwikkeld.

De embryonale ontwikkeling van drie monhysteriden, *Monhystera disjuncta*, *M. microphthalma* en *Monhystrella parelegantula* werd bestudeerd. Deze ontwikkeling volgt eenzelfde algemeen schema. In het begin van de klieving wordt bij de drie soorten een celsequentie van 1, 2, 3 en 4 cellen waargenomen. Dit wijst op systematische verwantschap. De grootste lengtegroei gebeurt in het actief vermiform stadium.

Voor al de soorten samen werd een globale mortaliteit van 13% waargenomen. De preadulte mortaliteit van drie soorten, *Chromadora nudicapitata* (30°/$_{oo}$ S), *Monhystera parva* (30°/$_{oo}$ S) en *Monhystrella parelegantula* (30°/$_{oo}$ S), is kleiner dan 10%. De hoogste mortaliteit in normale omstandigheden (i.e. bij de gemiddelde jaarsaliniteit) bedraagt 28% (*M. parva* bij 20°/$_{oo}$ S). Bij *Monhystera microphthalma* is de mortaliteit groter bij hogere temperaturen. Bij 35°C bedraagt de sterfte bij deze soort ongeveer 50%. *Monhystrella parelegantula* is ongevoelig voor temperatuursstijgingen tot 35°C. Bij *Monhystera parva* (Dievengat-populatie) en *Neochromadora poecilosomoides* is de mortaliteit zoals bij *M. microphthalma* groter bij de hogere temperaturen. Bij *N. poecilosomoides* werd bij 25°C een mortaliteit van 57% waargenomen. Bij *M. disjuncta* varieert de preadulte mortaliteit tussen 8 en 23% en bestaat er geen duidelijk verband tussen de sterfte en de temperatuur. Bij één soort, *M. microphthalma*, werd de mortaliteit bij drie verschillende saliniteiten nagegaan. Bij 20°/$_{oo}$ saliniteit geven drie van de vier bestudeerde temperaturen (15, 20 en 25°C) de kleinste mortaliteit. Bij 11°/$_{oo}$ saliniteit en 30°C is de preadulte mortaliteit hoog en bedraagt 50% in het juveniele stadium. Bij 11°/$_{oo}$ is de mortaliteit laag bij 20 en 25°C. Bij 30°/$_{oo}$ saliniteit induceert de hoogste temperatuur de kleinste mortaliteit.

De sex-ratio van de meeste soorten is onafhankelijk van de temperatuur. Bij *M. microphthalma* bestaat er bij twee van de drie saliniteiten een kleine maar significante dominantie van de ♀♀. De sex-ratio van de andere soorten, uitgezonderd *M. disjuncta* komt overeen met de (1:1) ratio. Bij *M. disjuncta* is

de sex-ratio afhankelijk van de temperatuur en is de ratio (2.3:1) in het voordeel van de ♀♀.

De temperatuur heeft een hoog significante invloed op de ontwikkelingsduur. Binnen iedere soort is de temperatuursafhankelijke ontwikkelingsacceleratie van de drie stadia (embryonaal, ♂♂ en ♀♀) identiek. Tussen de soorten bestaan er duidelijke verschillen. De ontwikkeling van de koudwatersoorten is in vergelijking met de warmwatersoorten minder temperatuursafhankelijk. De mariene soort M. *disjuncta* realiseert in vergelijking met brakwatersoorten van dezelfde breedtegraad een significante kleinere ontwikkelingsacceleratie. De parthenogenetische soort *Monhystrella parelegantula* heeft een zeer hoge temperatuursacceleratie en een temperatuursoptimum van 35°C. Dit komt overeen met de geografische distributie van de soort. Bij de meeste temperaturen zijn de embryonale ontwikkeling en de ontwikkeling van ♀♀ en ♂♂ significant scherp en scheef verdeeld, met een staart van zich trager ontwikkelende individuen. Bij lagere temperaturen verandert de unimodale frequentiedistributiecurve in een multimodale curve.

Bij M. *microphthalma* werd de invloed van en de temperatuur en de saliniteit nagegaan op de ontwikkeling. De kortste ontwikkelingstijden werden gerealiseerd bij de gemiddelde jaarsaliniteit (20°/$_{oo}$ S). De temperatuur verklaart een significant groter gedeelte van de ontwikkelingsvariabiliteit dan de saliniteit. Zonder rekening te houden met de jaarlijkse saliniteitsvariatie bedraagt de fout op de schatting van het aantal generaties dat per jaar geproduceerd wordt, ongeveer 10%.

Tussen de embryonale ontwikkelingsduur en het eigewicht en de totale ontwikkelingsduur en het adult gewicht bestaan er hoog significante correlaties. Het verband tussen de minimale generatietijd bij 20°C (T_{min} 20°C) en het gewicht van een pas adult individu kan beschreven worden met de volgende vergelijking :

$$T_{min}\ (20°C) = 1.537\ dwt^{0.651}$$, met T_{min} in dagen en het drooggewicht(dwt) in nanogram. Het gemiddeld aantal generaties per jaar van de tot nu toe bestudeerde nematodensoorten is 8. Het aantal generaties per jaar D(t) kan voorspeld worden uit het adult versgewicht (µg) met de volgende vergelijking :

$$D(t) = 7.118\ WW^{-0.439}$$ (WW is versgewicht in µg).

Aan de hand van de levenscyclus van *Rhabditis marina* bij 25°C en 20°/$_{oo}$ S wordt de berekening van een aantal demografische parameters geïllustreerd. Benaderende berekeningsmethoden van de natuurlijke intrinsieke toenamesnel-

heid r_m worden vergeleken met de exacte berekening volgens de formule van Lotka :

$$\sum_{x=0}^{\text{max.ouderdom}} l^{-r_m x}\, l_x\, m_x = 1.$$

Eén van de benaderende formules is foutief. De volgende levenscycluskarakteristieken voor *R. marina* werden bepaald $r_m = 0.914$ dag^{-1} ; de nettoreproductiviteit $R_o = 400$; de minimum generatietijd $T_{min} = 4.5$ dagen ; de cohortgeneratietijd, $T_c = 7.2$ dagen ; de gemiddelde generatietijd, $T = 6.6$ dagen en de ouderdom van een wijfje dat de helft van haar eieren heeft afgezet in een exponentieel groeiende populatie, $\bar{T} = 6.1$ dagen. Nematoden reproduceren continu en daarom is T_{min} niet geschikt als maat voor de gemiddelde generatietijd. T_{min} geeft enkel indicaties over de ontwikkelingstijd.

Twee modellen werden gebruikt om de populatiegroei te beschrijven. Van de twee geeft het logistische model de beste fit. De populatiegroei in de culturen is densiteitsafhankelijk omdat de dagelijkse populatiegroeisnelheden (r's) bekomen met het logistisch model groter zijn dan de r's van de exponentiële vergelijking. Gedurende de groei is de populatiesamenstelling niet constant en wordt de stabiele leeftijdsverdeling niet gerealiseerd. De populatiegroei is het grootst in het begin van het experiment en verkleint naarmate de experimentele tijd toeneemt. Deze vermindering van de groeisnelheid is afhankelijk van de temperatuur. Doordat de stabiele leeftijdsverdeling niet wordt gerealiseerd is de toenamesnelheid ('r') slechts een benadering van de natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid. Bij *M. microphthalma*, *M. parva* en *C. nudicapitata* geeft de hoogste temperatuur de hoogste waarde van 'r'. Dit is 0.350 dag^{-1} voor *M. microphthalma* (30°C, 20°/$_{oo}$ S), 0.443 dag^{-1} voor *M. parva* (22°C, 30°/$_{oo}$ S) en 0.448 dag^{-1} voor *C. nudicapitata* (22°C, 30°/$_{oo}$S). *M. disjuncta* en *R. marina* realiseren de hoogste 'r' bij respectievelijk 15°C en 25°C. Dit is 0.260 dag^{-1} voor *M. disjuncta* en 1.567 dag^{-1} voor *R. marina*. Voor *M. parelegantula* gaf het exponentiële model de meest bevredigende fit. Bij deze soort varieert 'r' tussen 0.053 dag^{-1} bij 15°C en 0.360 dag^{-1} bij 30°C. De toename bij 35°C is kleiner dan die bij 30°C.

De regressie van 'r' tegen de temperatuur (T) is in vier van de zeven gevallen niet significant. Bij *M. disjuncta*, *M. microphthalma* en *M. parelegantula* bestaat er een temperatuursoptimum waarboven 'r' afneemt. Het saliniteitsoptimum van *M. microphthalma* voor 'r' is 20°/$_{oo}$ saliniteit. Hogere en lagere saliniteiten geven een kleinere 'r'. Tussen 'r' en het adult versgewicht (WW in µg) bestaat er een hoog significante relatie. Ze kan worden beschreven met : $'r' = 0.141\ WW^{-0.429}$. De gewichtsafhankelijkheid van 'r' is onge-

veer 1.6x hoger dan die voorspeld met de vergelijking van Fenchel (1974). Dit bevestigt de stelling dat de reproductieve potentiaal van nematoden klein is voor hun gewicht. Enkel rhabditiden realiseren 'r''s die men verwacht voor heterotherme organismen.

De gewichtsonafhankelijke populatiegroeiparameter $r/\hat{r}$ is gecorreleerd met opportunisme en conservatisme. Rhabditiden hebben hoge $r/\hat{r}$'s en dominante soorten zoals *Oncholaimus oxyuris*, *Eudiplogaster pararmatus* en *Monhystera disjuncta* hebben lage waarden. Sommige soorten die dominant zijn in de "Aufwuchs" zoals *Chromadora nudicapitata* of die dominant zijn in schorre vegetaties zoals *Diplolaimelloides bruciei* hebben intermediaire waarden van $r/\hat{r}$. De positie van andere soorten wordt bediscussieerd.

De somatische groei van de juvenielen is exponentieel. De fecunditeit is beduidend hoger dan 20 eieren per wijfje. In optimale omstandigheden produceert M. *microphthalma* ongeveer 300 eieren, M. *disjuncta* ongeveer 220 eieren, M. *parva* 170 eieren, M. *parelegantula* 50 eieren en *Chromadora nudicapitata* meer dan 400 eieren per wijfje in leven. De dagelijkse fecunditeit is constant in het begin van de reproductieve periode. Bij M. *microphthalma* en M. *disjuncta* is de dagelijkse fecunditeit afhankelijk van de temperatuur. De eerste soort zet bij hogere temperaturen in totaal meer eieren af, de tweede soort zet bij de drie temperaturen ongeveer evenveel eieren af.

De gemiddelde levensduur is sterk afhankelijk van de temperatuur en van het geslacht. De levensduur is groter bij lagere temperaturen en de wijfjes leven minder lang dan de mannetjes. Dit geldt voor alle soorten.

De natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid r_m is sterk afhankelijk van de temperatuur. Bij M. *microphthalma* varieert r_m tussen 0.08 dag^{-1} bij 15°C en 0.37 dag^{-1} bij 30°C. Tussen 15 en 25°C is r_m een lineaire functie van de temperatuur (T_m °C) : $r_m = -0.305 + 0.026\ T$. Bij M. *disjuncta* is r_m tussen 3°C ($r_m = 0.06$ dag^{-1}) en 17°C ($r_m = 0.29$ dag^{-1}) een lineaire functie van de temperatuur : $r_m = 0.003 + 0.016\ T$. Bij 12°C is de r_m van C. *nudicapitata* gelijk aan 0.135 dag^{-1}, die van M. *parva* is bij 12°C gelijk aan 0.156 dag^{-1} en die van M. *parelegantula* bedraagt bij 30°C 0.307 dag^{-1}.

Het verschil tussen de geboortesnelheid en de natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid is te verwaarlozen in kweekomstandigheden. Relatief jonge wijfjes hebben, behalve bij de lagere temperaturen, de hoogste reproductieve waarde.

De gewichtsspecifieke productie van de juvenielen is constant. Bij M. *disjuncta* is de juveniele P/B gelijk aan de adulte P/B, dit als het gewicht van uit het ei gekomen juvenielen en niet dat van de eieren als reproductieve productie wordt genomen. Bij M. *parva* is de adulte P/B ongeveer gelijk aan de

juveniele P/B. Bij M. *parelegantula* en M. *microphthalma* is de adulte P/B kleiner dan de juveniele en bij C. *nudicapitata* is de adulte P/B het grootst. De adulte P/B is, uitgenomen bij M. *disjuncta*, sterk afhankelijk van de leeftijd. In het begin van de adulte fase wordt een piek gerealiseerd, de P/B neemt dan sterk af met de ouderdom. De gewichtsspecifieke reproductie is vrij constant en varieert tussen 40% bij M. *microphthalma* en 77% bij M. *parelegantula*. De jaarlijkse P/B varieert tussen 22 voor M. *parelegantula* en 66 voor M. *disjuncta*. Het verband tussen het lichaamsgewicht (M_s in kcal) en de jaarlijkse P/B is hoog significant en kan beschreven worden met $P/B = 0.05\ M_s^{-0.44}$. De gewichtsafhankelijkheid van de P/B van nematoden is gelijk aan die van andere invertebraten. De productiviteit van nematoden is kleiner. De temperatuursafhankelijkheid van de dagelijkse P/B van O. *oxyuris* is 10x kleiner dan die van de andere soorten. Dit bevestigt dat O. *oxyuris* een conservatieve soort is.

LITERATUUR

ABDULRAHMAN, M. & M.R. SAMOILOFF (1975). Sex-specific aging in the nematode *Panagrellus redivivus*. *Can.J.Zool.* 53 : 651-656.

ADDINK, A.D.F. & D.I. ZANDEE (1978). Temperatuur, pp. 236-260, in : Dijkgraaf, S. & D.I. Zandee (Eds), *Vergelijkende dierfysiologie*. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht. 524 pp.

AHMAD, I. & M.S. JAIRAJPURI (1981). Ageing and reproduction in *Cruznema lambdiensis* (Nematoda : Rhabditidae). *Nematologica* 27 : 28-33.

ALLAN, D.J. (1976). Life-history patterns in zooplankton. *Am.Natur.* 110: 165-180.

ALONGI, D. & J.H. TIETJEN (1980). Population growth and trophic interactions among free-living marine nematodes, pp. 151-166, in : Tenore, K.R. & B.C. Coull (Eds), *Marine benthic dynamics*. The Belle W. Baruch library Mar.Sci. N° 11. Univ. South Carolina Press, 451 pp.

ANDERSON, J.N. (1978). Competition between two unrelated species of soil cryptostigmata (Acari) in experimental microcosms. *J.Anim.Ecol.* 47 : 787-803.

ANDERSON, R.V. & D.C. COLEMAN (1981). Population development and interaction between two species of bacteriophagic nematodes. *Nematologica* 27 : 6-19.

ANDERSON, R.V. & H.M. DARLING (1964). Embryology and reproduction of *Ditylenchus destructor* Thorne, with emphasis on gonad development. *Proc.helminth.Soc.Wash.* 31(2) : 240-256.

ANDRASSY, I. (1956). The determination of volume and weight of nematodes. *Acta Zool. (Hungarian Academy of Science)* 2 : 1-15.

ANDRASSY, I. (1981). Revision of the order Monhysterida (Nematoda) inhabiting soil and inland waters. *Opusc.Zool. Budapest* XVII-XVIII : 13-47.

ANDRASSY, I. (1983). *A taxonomic review of the surborder Rhabditina (Nematoda : Secernentia)*. Editions de l'office de la recherche scientifique et technique outre-mer, O.R.S.T.O.M., Paris, 241 pp.

ANDREWARTHA, H.G. & L.C. BIRCH (1954). *The distribution and abundance of animals*. Univ. of Chicago Press, Chicago, 782 pp.

APELT, G. (1969). Fortpflanzungsbiologie, Entwicklungszyklen und vergleichende Frühentwicklung acoeler Turbellarien. *Mar.Biol.* 4 : 267-325.

ARLT, G. (1973). Jahreszeitliche Fluktuationen der Meiofauna im Greifswalder Bodden. *Wiss.Z.Univ. Rostock* 22, math.naturw.R. : 685-692.

ARLT, G. & J. HOLTFRETER (1975). Verteilung, Zusammensetsung und jahreszeitliche Fluktuationen der Meiofauna in Barther Bodden (Darz-Zingster Boddenkette). *Wiss.Z.Univ. Rostock* 24, math.-naturw.R. : 743-751.

ARNTZ, W.E. (1979). Predation of demersal fish and its impact on the dynamics of macrobenthos, pp. 121-149, in : Tenore, K.R. & B.C. Coull (Eds), *Marine Benthic Dynamics*, 451 pp.

AYALA, F.J., M.E. GILPIN & J.G. EHRENFELD (1973). Competition between species : theoretical models and experimental tests. *Theor.pop.biol.* 4 : 331-356.

BANSE, K. (1979). On Weight Dependence of the Net Growth Efficiency and Specific Respiration Rates among field Populations of Invertebrates. *Oecologia (Berl.)* 38 : 111-126.

BANSE, K. (1982). Mass-scaled rates of respiration and intrinsic growth in very small invertebrates. *Mar.Ecol.Progr.Ser.* 9 : 281-297.

BANSE, K. & S. MOSHER (1980). Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecol.Monogr.* 50 : 355-379.

BARNETT, P.R.O. (1968). Distribution and ecology of harpacticoid copepods of an intertidal mudflat. *Int. Revue ges.Hydrobiol.Hydrogr.* 53 : 177-209.

BARNETT, P.R.O. (1970). The life cycle of two species of *Platychelipus* Brady (Harpacticoida) on a intertidal mudflat. *Int. Revue ges.Hydrobiol.Hydrogr.* 55 : 169-195.

BASTIAN, M.C. (1865). Monograph on the Anguillulidae, or free Nematoids, marine, land, and freshwater ; with descriptions of 100 new species. *Trans.Linn.Soc. London* 25 : 73-184.

BELEHRADEK, J. (1935). Temperature and living matter. *Protoplasma Monogr.* 8. Borntraeger, Berlin, 277 pp.

BELL, G. (1976). On breeding more than once. *Am.Nat.* 110 : 57-77.

BELL, S.S. & B.C. COULL (1978). Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia (Berl.)* 35 : 141-148.

BELUGOROVA, L.S. (1977). Nematoda, Oncholaimidae. *Zoologicheskii Zhurnal* 56 : 1587-1604.

BERGHOLZ, E. & U. BRENNING (1978). Studies on the reproductive cycles of marine nematodes (*Rhabditis marina* and *Prochromadora orleji*). *Wiss. Z.Univ. Rostock* 27, math.-naturw.R. : 393-398.

BERGMANS, M. (1981). A demographic study of the life cycle of *Tisbe furcata* (Baird, 1837) (Copepoda : Harpacticoidea). *J.mar.biol.Ass.U.K.* 61 : 691-705.

BERGMANS, M. (1983). *Population biology of the harpacticoid copepod* Tisbe furcata *(Baird, 1837)*. Doctoraatsthesis, Vrije Universiteit Brussel, 213 pp.

BERGMANS, M. (1984). Critique of some practices in life-history studies, with special reference to harpacticoid copepods. *Aust.J.Mar.Freshw. Res.* 35 : 375-383.

BERNARD, M. (1971). La forme elliptique de la relation température-durée de développement embryonnaire chez les copépodes pélagiques et ses propriétés, pp. 203-209, in : Crisp, D.J. (Ed.), *Fourth European Marine Biology Symposium*. Cambridge University Press, 599 pp.

BILIO, M. (1966). Die aquatische Bodenfauna von Salzwiesen der Nord- und Ostsee. II. Ökologische Faunenanalyse : Hydrozoa, Nematodes, Rotatoria, Gastrotricha, Nemertinii, Polychaeta, Oligochaeta, Halacaridae, Ostracoda, Copepoda. *Int. Revue ges.Hydrobiol.* 51 : 147-195.

BIRCH, L.C. (1948). The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J.Anim.Ecol.* 17 : 15-26.

BIRCH, L.C. (1953). Experimental background to the study of the distribution and abundance of Insects. 1. The influence of temperature, moisture and food on the innate capacity for increase of three grain beetles. *Ecology* 34 : 698-711.

BIRD, A.F. (1970). The effect of nitrogen deficiency on the growth of *Meloidogyne javanica* at different population levels. *Nematologica* 16 : 13-21.

BIRD, A.F. (1971). *The structure of nematodes*. Academic Press, New York & London, 318 pp.

BIRD, A.F. (1976). The development and organization of skeletal structures in nematodes, pp. 107-137, in : Croll, N.A. (Ed.), *The organization of nematodes*. Academic Press, London-New-YOrk, 439 pp.

BIRD, A.F. (1980). The nematode cuticle and its surface, pp. 213-236, in: Zuckerman, B.M. (Ed.), *Nematodes as biological models*, Vol. 2, Aging and other model systems. Academic Press, New-York, London, 306 pp.

BOLLA, R. (1979). Developmental nutrition of nematodes : the biochemical role of sterols, heme compounds and lysosomal enzymes. *J.Nematol.* 11 : 250-259.

BOTTRELL, H.H. (1975a). The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from the river Thames, Reading, with a discussion of temperature functions. *Oecologia (Berl.)* 18 : 63-84.

BOTTRELL, H.H. (1975b). Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in eight species of Cladocera from the river Thames, Reading. *Oecologia (Berl.)* 19 : 129-140.

BOUCHER, G. (1976). Nematodes des sables fins infralittoraux de la Pierre Noire (Manche occidentale). II. Chromadorida. *Bull.Mus.natn. Hist.nat., Paris* : 25-61.

BOUWMAN, L.A. (1983). Systematics, ecology and feeding biology of estuarine nematodes. BOEDE. Publicaties en Verslagen, nummer 3.

BOUWMAN, L.A., K. ROMEYN & W. ADMIRAAL (1983). On the ecology of meiofauna in an organically polluted estuarine mudflat. BOEDE. Publicaties en verslagen 3 : 128-155.

BRENNING, U. (1973). The distribution of littoral nematodes in the Wismar-Bucht. *Oikos* 15 : 98-104.

BROOKS, J.L. & S.T. DODSON (1965). Predation, body size and composition of plankton. *Science* 105 : 28-55.

BRIDGEMAN, M.R. & B.R. KERRY (1980). The sex ratios of cyst-nematodes produced by adding single second-stage juveniles to host roots. *Nematologica* 26 : 209-213.

BROWNING, T.O. (1952). The influence of temperature on the rate of development of insects, with special refrence to the eggs of *Gryllulus commodus* Walker. *Austral.J.Scient.Res.*, B, 5 : 96-111.

BULMER, N.G. & P.D. TAYLOR (1980). Sex ratio under the Haystack model. *J.Theor.Biol.* 86 : 83-89.

CALOW, P. (1977). Ecology, evolution and energetics : a study in metabolic adaptation. *Adv.Ecol.Res.* 10 : 1-61.

CASPER, M. (1952). Untersuchungen über die Tierwelt von Meeressalinen an der Bulgarischen Küste des Schwarzen Meeres. *Zool.Ann.* 148 : 243-259.

CAUGHLEY, G. & L.C. BIRCH (1971). Rate of increase. *J. Wildlife Mgmt* 35 : 658-663.

CHARNOV, E.L. (1982). *The theory of sex allocation.* Princeton, New Jersey, 355 pp.

CHARNOV, E.L. & J. BULL (1977). When is sex environmentally determined? *Nature* 266 : 828-830.

CHIA, F. & R.M. WARWICK (1969). Assimilation of labelled glucose from seawater by marine nematodes. *Nature* 224 : 720-721.

CHITWOOD, B.G. (1935). Nematodes parasitic in, and associated with, Crustacea, and descriptions of some new species and a new variety. *Proc. helminth.Soc.Wash.* 2 : 93-96.

CHITWOOD, B.G. (1951). North American marine nematodes. *Tex.J.Sci.* 3 : 671-672.

CHITWOOD, B.G. & H.B. CHITWOOD (1950). *An introduction to nematology.* Monumental Printing Co. Baltimore, USA, 213 pp.

CHITWOOD, B.G. & D.G. MURPHY (1964). Observations on two marine Monhysterids-their classification, cultivation and behaviour. *Trans.am. microsc.Soc.* 83 : 311-329.

CHRISTIE, J.R. (1929). Some observations on sex in Mermithidae. *J.Exp. Zool.* 53 : 59-76.

CHU, S. (1942). The influence of the mineral composition of the medium on the growth of planktonic algae. *J.Ecol.*30 : 284-325.

CHUANG, S.H. (1962). The embryonic and postembryonic development of *Rhabditis teres* (A. Schneider). *Nematologica* 7 : 317-330.

CLARK, A.B. (1978). Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science* 201 : 163-165.

CLARK, S.A. (1967). The development and life-history of the false root-knot nematodes, *Nacobbus serendipiticus*. *Nematologica* 13 : 91-101.

CLARK, W.C. (1978). Metabolite-mediated density-dependent sex determination in a free-living nematode, *Diplenteron potohikus*. *J.Zool., Lond.* 184 : 245-254.

CLARKE, A. (1982). Temperature and embryonic development in polar marine invertebrates. *Int.J.Invert.Reprod.* 5 : 71-82.

COBB, N.A. (1917). The Mononchs (*Mononchus* BASTIAN, 1866) a genus of free-living predatory nematodes. *Soil Sci.* 3(5) : 431-486.

COGNARD, C. (1973). Influence de la température sur les développements embryonnaire et postembryonnaire du copépode diaptomide *Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863). *Crustaceana* 24 : 323-331.

COLWELL, K.R. (1981). Group selection is implicated in the evolution of female biased sex-ratios. *Nature* 290 : 401-404.

COOLEY, J.M. & C.K. MINNS (1978). Prediction of egg development times of freshwater Copepods. *J.Fish.Res.Bd.Can.* 35 : 1322-1329.

COPPIETERS, V. (1980). *Invloed van de temperatuur op enkele aspecten van de levenscyclus van een brakwaternematode* : Monhystera parva *Bastian 1865*. Licentiaatsthesis R.U.G., 50 pp.

CORKETT, C.J. (1972). Development rate of copepod eggs of the genus *Calanus*. *J.Exp.mar.Biol.Ecol.* 10 : 171-175.

CORKETT, C.J. & I.A. McLAREN (1970). Relationships between development rate of eggs and older stages of Copepods. *J.mar.biol.Ass.U.K.* 50 : 161-168.

COULL, B.C., R.L. ELLISON, J.W. FLEEGER, R.D. HIGGINS, W.D. HOPE, W.D. HUMMON, R.M. RIEGER, W.E. STERRER, H. THIEL & J.H. TIETJEN (1977). Quantitative estimates of the meiofauna from the deep sea off North Carolina, U.S.A. *Mar.Biol.* 39 : 233-240.

COULL, B.C. & M.A. PALMER (1984). Field experimentation in meiofaunal ecology. *Hydrobiologia* 118 : 1-19.

CROLL, N.A., J.M. SMITH & B.M. ZUCKERMAN (1977). The aging process of the nematode *Caenorhabditis elegans* in bacterial and axenic culture. *Exper. Aging Res.* 3 : 175-189.

CROLL, N.A. & D.R. VIGLIERCHIO (1969). Osmoregulation and the uptake of ions in a marine nematode. *Proc.Helminth.Soc.Wash.* 36 : 1-9.

CROW, J.F. & M. KIMURA (1965). Evolution in sexual and asexual populations. *Am.Nat.* 909 : 439-450.

CUELLAR, O. (1977). Animal parthenogenesis. *Science* 197 : 837-843.

CULLEN, D.J. (1973). Bioturbation of superficial marine sediments by interstitial meiobenthos. *Nature* 242 : 323-324.

DAJOZ, R. (1975). *Précis d'écologie*. Dunod-Paris, 549 pp.

DASGUPTA, D.R. & D.J. RASKI (1968). The biology of *Rotylenchus parvus*. *Nematologica* 14 : 429-440.

DE CONINCK, L.A. (1943). Sur quelques espèces nouvelles de nématodes libres des eaux et des terres saumâtres de l'Islande. *Biol.Jaarb. Dodonaea* 10 : 193-220.

DE CONINCK, L.A. (1965). Classe des Nématodes. Systématique des nématodes et sous-classe des Adenophorea, pp. 1-217 in : Grassé, P. (Ed.), *Traité de Zoologie*, Tome IV, fasc. II. Masson-Paris.

DE CONINCK, L.A. & J.H. SCHUURMANS STEKHOVEN (1933). The free-living marine nemas of the Belgian coast. II. *Mém.Mus.r.Hist.nat. Belge* 58 : 1-163.

DE CUYPER, C. (1978). *Een studie over de kweek van twee carnivore nematoden*. Licentiaatsthesis, R.U.G., 78 pp.

DE CUYPER, C. & J.R. VANFLETEREN (1982). Nutritional alteration of life-span in the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Age* 6 : 42-45.

DEEVEY, S.E. jr. (1947). Life tables for natural populations of animals. *Quart.Rev.Biol.* 22 : 283-314.

DE GRISSE, A.T. (1969). Redescription ou modifications de quelques techniques utilisées dans l'étude des nématodes phytoparasitaires. *Meded.Rijksfac.LandbWet.Gent* 34 : 315-359.

DE GRISSE, A. (1970). *Phytonematology*, Volume III : *Methodology* (Practica). Fac.Agr.Sci., State Univ.-Gent, 21 pp.

DE MAN, J.G. (1889). Troisième note sur les nématodes libres de la mer du Nord et de la Manche. *Mém.Soc.zool. de France* 2 : 1-35;

DE MAN, J.G. (1922). Vrijlevende nematoden, pp. 214-261, in : Redeke, H. C. (Ed.), *Flora en fauna der Zuiderzee, Monografie van een brakwatergebied*. C. De Boer Jr., Helder.

DEN OUDEN, H. (1960). A note on parthenogenesis and sex determination in *Heterodera rostochiensis* Woll. *Nematologica* 5 : 215-216.

DITLEVSEN, Hj. (1911). Danish freeliving nematodes. *Vid.Medd. Dansk Naturh.For. Köbenhavn* 63 : 213-256.

DOUGHERTY, E.C. (1960). Cultivation of aschelminthes, especially rhabditid nematodes, pp. 297-318, in : Sasser, J.N. & W.R. Jenkins, *Nematology. Fundamentals and recent advances, with emphasis on plant parasitic forms*. Chapel Hill, Univ. Nth Carolina Press.

DUGGAL, C.L. (1978a). Copulatory behaviour of male *Panagrellus redivivus*. *Nematologica* 24 : 257-268.

DUGGAL, C.L. (1978b). Initiation of copulation and its effect on oocyte production and life span of adult female *Panagrellus redivivus*. *Nematologica* 24 : 269-276.

DUMONT, H.J., I. VAN DE VELDE & S. DUMONT (1975). The dry weight estimate of biomass, in a selection of Cladocera, Copepoda & Rotifera from the plankton, periphyton & benthos of continental waters. *Oecologia (Berl.)* 19 : 75-97.

EDMONDSON, W.T. & G.G. WINBERG (1971). A manual on methods for the assessment of second productivity in fresh waters. *IBP Handbook* n° 17, Blackwell, Oxford.

ELLENBY, C. (1954). Environmental determination of the sex ratio of a plant parasitic nematode. *Nature, Lond.* 174 : 1016-1017.

ELLIS, W.G. (1933). Calcium and the resistance of *Nereis* to brackish water. *Nature, Lond.* 132 : 748.

ELOFSON, O. (1942). Zur Kenntnis der mariner Ostracoden Schwedens mit besonderer Berücksichtiging des Skageraks. *Zool.Bidr. Uppsala* 19 : 215-534.

ELSETH, G.D. & K. BAUMGARDNER (1981). *Population biology.* D. Van Nostrand, New-York, 623 pp.

EVANS, F.C. & F.E. SMITH (1952). The intrinsic rate of natural increase for the human louse, *Pediculus humanus* L. *Am.Natur.* 86 : 299-310.

FALLON, R.D., S.Y. NEWELL & C.S. HOPKINSON (1983). Bacterial production in marine sediments : will cell-specific measures agree with whole-system metabolism? *Mar.Ecol.Progr.Ser.* 11 : 119-127.

FAUBEL, A., E. HARTWIG & H. THIEL (1983). On the ecology of benthos of sublittoral sediments, Fladen Ground, North Sea. I. Meiofauna standing stock and estimation of production. *Meteor Forsh.-Ergebnisse* 36 : 35-48.

FELLER, R.J. (1980). Development of the sand-dwelling meiobenthic harpacticoid copepod *Huntemannia jadensis* Poppe in the laboratory. *J. exp.mar.Biol.Ecol.* 46 : 1-15.

FELLER, R.J. (1984). Serological tracers of meiofaunal food webs. *Hydrobiologia* 118 : 119-125.

FENCHEL, T. (1968). The ecology of marine microbenthos. III. The reproductive potential of ciliates. *Ophelia* 5 : 123-136.

FENCHEL, T. (1974). Intrinsic rate of natural increase : the relationship with body size. *Oecologia (Berl.)* 14 : 317-326.

FERRIS, V.R. & J.H. FERRIS (1979). Thread worms (Nematoda), pp. 1-13, in : Hart, C.W. Jr. & S.L.H. Fuller (Eds), *Water pollution series of monographs.* Academic Press Inc., New-York, London.

FINDLAY, S.E.G. (1982). Effect of detrital nutritional quality on population dynamics of a marine nematode (*Diplolaimella chitwoodi*). *Mar. Biol.* 68 : 223-227.

FINDLAY, S.E.G. & K.R. TENORE (1982). Effect of a free-living marine nematode (*Diplolaimella chitwoodi*) on detrital carbon mineralization. *Mar.Ecol.Progr.Ser.* 8 : 161-166.

FISHER, J.M. (1969). Investigations on fecundity of *Aphelenchus avenae*. *Nematologica* 15 : 22-28.

FISHER, J.M. (1972). Observations on the effect of males on reproduction and fecundity of *Aphelenchus avenae*. *Nematologica* 18 : 179-189.

FISHER, R.A. (1930). *The genetical theory of natural selection.* The Clarendon Press, Oxford. 2nd ed. 1958. Dover Pub. New-York.

FRANK, P.W. (1952). A laboratory study of interspecies and intraspecies competition in *Daphnia pulicaria* (Forbes) and *Simocephalus vetulus* O.F. Müller. *Physiol.Zool.* 25 : 178-204.

GARCIA, N. (1982). *Cycles biologiques et évolution de la production de nématodes libres marins.* Thèse présenté à l'université d'Aix-Marseille-II, 82 pp.

GEHAN, E.A. & M.M. SIDDIQUI (1973). Simple regression methods for survival time studies. *J.am.statist.Ass.* 68 : 848-856.

GEILING, W.T. & R.S. CAMPBELL (1972). The effect of temperature on the development rate of the major life stages of *Diaptomus pallidus* Herrick. *Limnol.Oceanogr.* 17 : 304-306.

GERLACH, S.A. (1951). Nematoden aus der Familie der Chromadoridae von den deutschen Küsten. *Kieler Meeresforsch.* 8(1) : 106-132.

GERLACH, S.A. (1953a). Die biozönotische Gliederung der Nematodenfauna an den deutschen Küsten. *Z.Morph.Ökol. Tiere* 41 : 411-512.

GERLACH, S.A. (1953b). Nématodes marins libres des eaux souterraines littorales de Tunisie et d'Algérie. *Vie et Milieu* 4 : 221-237.

GERLACH, S.A. (1956). Die Nematodenbesiedlung des tropischen Brandungsstrandes von Pernambuco (Brasilianische Meeres-Nematoden II). *Kieler Meeresforsch.* 12 : 202-218.

GERLACH, S.A. (1964). Freilebenden Nematoden aus dem Roten Meer. *Kieler Meeresforsch.* 20 : 18-34.

GERLACH, S.A. (1971). On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia (Berl.)* 6 : 176-190.

GERLACH, S.A. (1977). Attraction to decaying organisms as a possible cause for patchy distribution of nematodes in a Bermuda beach. *Ophelia* 16 : 151-165.

GERLACH, S.A. (1978. Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia (Berl.)* 33 : 55-69.

GERLACH, S.A. & F. RIEMANN (1973/1974). The Bremerhaven checklist of aquatic nematodes. *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.*, supp. 4 : 1-404 (1973) ; 405-734 (1974).

GERLACH, S.A. & M. SCHRAGE (1969). Freilebenden Nematoden als Nahrung der Sandgarnele *Crangon crangon*. Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung der Meiofauna als Nahrung für das marine Makrobenthos. *Oecologia (Berl.)* 2 : 362-375.

GERLACH, S.A. & M. SCHRAGE (1971). Life cycles in marine meiobenthos. Experiments at various temperatures with *Monhystera disjuncta* and *Theristus pertenuis* (Nematoda). *Mar.Biol.* 9 : 274-280.

GERLACH, S.A. & M. SCHRAGE (1972). Life cycles at low temperatures in some freeliving marine nematodes. *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.* 14 : 5-11.

GERRITSEN, J. (1980). Sex and parthenogenesis in sparse populations. *Am. Natur.* 115 : 718-742.

GILL, D.E. (1972). Intrinsic rates of increase, saturation densities, and competitive ability. I. An experiment with *Paramecium*. *Am. Natur.* 106 : 461-471.

GILL, D.E. (1974). Intrinsic rate of increase, saturation density and competitive ability. II. The evolution of competitive ability. *Am. Natur.* 108 : 103-116.

GLESENER, R.R. & D. TILMAN (1978). Sexuality and the components of environmental uncertainty : clues from geographic parthenogenesis in terrestrial animals. *Am.Natur.* 112 : 659-673.

GOVAERE, J.C.R. & L.K. THIELEMANS (1979). A simple device for taking undisturbed sediment cores in shallow water. *Biol.Jaarb. Dodonaea* 47 : 137-139.

GOVAERE, J.C.R., D. VAN DAMME, C. HEIP & L.A.P. DE CONINCK (1980). Benthic communities in the Southern Bight of the North Sea and their use in ecological monitoring. *Helgoländer Meeresunters.* 33 : 507-521.

GOVAERT, M. (1979). *Analyse van een Nematodengemeenschap uit een brakwater-habitat.* Licentiaatsthesis, R.U.G., 90 pp.

GOWEN, S.R. (1970). Observations on the fecundity and longevity of *Tylenchus emarginatus* on sitka spruce seedlings at different temperatures. *Nematologica* 16 : 267-272.

GRACE, T.C.C. (1962). Establishment of four strains of cells from insect tissues grown in vitro. *Nature* 195 : 788-789.

GRAY, J.S. (1966). The response of *Protodrilus symbioticus* (Giard)(Archiannelida) to light. *J.Anim.Ecol.* 35 : 55-64.

GREEN, C.D. (1980). Nematode sex attractans. *Helminth.Abs.* Ser. B, 49 (3) : 81-93.

GREEN, C.D. & D.N. GREET (1972). The location of the secretions that attract male *Heterodera schachtii* and *H. rostochiensis* to their females. *Nematologica* 18 : 347-352.

GREET, D.N. (1964). Observations on sexual attraction and copulation in the nematode *Panagrolaimus rigidus* (Schneider). *Nature, Lond.* 204 : 96-97.

GROOTAERT, P. (1976). The biology of *Mesodiplogaster lheritieri* Maupas (Nematoda : Rhabditida). *Biol.Jaarb. Dodonaea* 44 : 191-202.

GROOTAERT, P. & A. JACQUES (1979). Description of *Butlerius degrissei* n. sp. (Nematoda : Diplogasteridae) with notes on its culture. *Nematologica* 25 : 203-214.

GROOTAERT, P. & D. MAERTENS (1976). Cultivation and the life cycle of *Mononchus aquaticus*. *Nematologica* 22 : 173-181.

GROOTAERT, P. & R.W. SMALL (1982). Aspects of the biology of *Labronema vulvapapillatum* (Meyl) (Nematoda, Dorylaimidae) in laboratory culture. *Biol.Jaarb. Dodonaea* 50 : 135-148.

GULLENTOPS, F. (1973). Recente sedimenten in de Spuikom. *IZWO Meded.Inf.* Bredene, Belg. 3(1) : 40-56.

GUNDERSON, D.R. (1980). Using r-K selection theory to predict natural mortality. *Can.J.Fish.aquat.Sci.* 37 : 2266-2271.

HAIGHT, M., T. MUDRY & J. PASTERNAK (1982). Toxicity of seven heavy metals on *Panagrellus silusiae* : the efficacy of the free-living nematode as an invivo toxicological bioassay. *Nematologica* 28 : 1-11.

HAIRSTON, N.G., D.W. TINKLE & H.M. WILBUR(1970). Natural selection and the parameters of population growth. *J. Wildlife Manage* 34 : 681-690.

HALBACH, U. (1973). Life table data and population dynamics of the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas as induced by periodically oscillating temperature, pp. 217-228, in : Wieser, W. (Ed.), *Effects of temperature on ectothermic organisms*. Springer Verlag-Berlin, 298 pp.

HALL, D.J. (1964). An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology* 45 : 94-112.

HAMILTON, W.O. (1967). Extraordinary sex ratios. *Science* 156 : 477-487.

HANSEN, E., E.J. BUECHER & E.A. YARWOOD (1964). Development and maturation of *Caenorhabditis briggsae* in response to growth factor. *Nematologica* 10 : 623-630.

HANSEN, E.L. & W.S. CRYAN (1966). Variation in sex ratio of *Panagrellus redivivus* in response to nutritional and heat stress. *Nematologica* 12 : 355-358.

HAQ, S.M. (1972). Breeding of *Euterpina acutifrons*, a harpacticoid copepod, with special reference to dimorphic males. *Mar.Biol.* 15 : 221-235.

HART, R.C. & I.A. McLAREN (1978). Temperature acclimation and other influences on embryonic duration in the copepod *Pseudocalanus* sp. *Mar. Biol.* 45 : 23-30.

HEINLE, D.R. (1969). Temperature and zooplankton. *Chesapeake Sci.* 10 : 186-209.

HEINLE, D.R. & D.A. FLEMER (1975). Carbon requirements of a population of the estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Mar.Biol.* 31 : 235-247.

HEIP, C. (1971). The succession of benthic micrometazoans in a brackish water habitat. *Biol.Jaarb. Dodonaea* 39 : 191-196.

HEIP, C. (1972). The reproductive potential of copepods in brackish water. *Mar.Biol.* 12 : 219-221.

HEIP, C. (1973). *Een populatiedynamische studie over de benthale Ostracoda en Copepoda van een brakwaterhabitat.* Doctoraatsverhandeling, R.U.G., 429 pp.

HEIP, C. (1974a). A note on the life-span of r-strategists. *Biol.Jaarb. Dodonaea* 42 : 117-120.

HEIP, C. (1974b). A comparison between models describing the influence of temperature on the development rate of copepods. *Biol.Jaarb. Dodonaea* 42 : 121-125.

HEIP, C. (1976). The life-cycle of *Cyprideis torosa* (Crustacea, Ostracoda). *Oecologia (Berl.)* 24 : 229-245.

HEIP, C. (1977a). *Diversiteit, stabiliteit en de niche van Copepoda van een brakwaterhabitat.* Aggregaatsverhandeling, R.U.G., 471 pp.

HEIP, C. (1977b). On the evolution of reproductive potentials in a brackish water meiobenthic community. *Mikrofauna Meeresboden* 61 : 105-112.

HEIP, C., P.M.J. HERMAN & A. COOMANS (1982a). The productivity of marine meiobenthos. *Acad.Anall.* 44 : 1-20.

HEIP, C., P.M.J. HERMAN, N. SMOL, D. VAN BRUSSEL & G. VRANKEN (1985). Benthic studies of the Southern Bight of the North Sea and its adjacent continental estuaries. III. Energy flow through the meiobenthos. 11-95. *Progr.pol.scient. Bruxelles.*

HEIP, C. & R. HERMAN (1979). Production of *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Polychaeta) in a shallow brackish-water Pond. *Estuar.coast.mar.Sci.* 8 : 297-305.

HEIP, C., R. HERMAN & M. VINCX (1984). Variability and productivity of meiobenthos in the Southern Bight of the North Sea. *Rapp.P.-v.Réun. Cons.int.Explor. Mer* 183 : 51-56.

HEIP, C. & N. SMOL (1976a). Influence of temperature on the reproductive potential of two brackish-water Harpacticoids (Crustacea : Copepoda). *Mar.Biol.* 35 : 327-334.

HEIP, C. & N. SMOL (1976b). On the importance of *Protohydra leuckarti* as a predator of meiobenthic populations, pp. 285-296, in : Persoone, G. & E. Jaspers (Eds), *Proc. 10th eurp.Symp.Mar.Biol.*, Vol. 2 : *Population dynamics.* Universa Press Wetteren, 712 pp.

HEIP, C., N. SMOL & V. ABSILLIS (1978). Influence of temperature on the reproductive potential of *Oncholaimus oxyuris* (Nematoda, Oncholaimidae). *Mar.Biol.* 45 : 255-260.

HEIP, C., M. VINCX, N. SMOL & G. VRANKEN (1982). The systematics and ecology of free-living nematodes. *Helminth.Abs.* Ser. B, Plant Nemat. 51 (1) : 1-31.

HEIP, C., M. VINCX & G. VRANKEN (in druk). *Oceanogr.Mar.Biol.Ann.Rev.*

HELLER, R. (1968). *Manuel de statistique biologique.* Gauthier-Villars, Paris, 296 pp.

HERMAN, P.M.J. (1982). *Respiratie, productie en temporele patronen van meiobenthische Crustacea van een brakwaterhabitat.* Doctoraatsthesis, R.U.G., 250 pp.

HERMAN, P.M.J. & C. HEIP (1982). Growth and respiration of *Cyprideis torosa* Jones 1850 (Crustacea, Ostracoda). *Oecologia (Berl.)* 54:300-303.

HERMAN, P.M.J., C. HEIP & B. GUILLEMIJN (1984a). Production of *Tachidius discipes* (Copepoda : Harpacticoida). *Mar.Ecol.Progr.Ser.* 17 : 271-278.

HERMAN, P.M.J., C. HEIP & G. VRANKEN (1983). The production of *Cyprideis torosa* Jones 1850 (Crustacea : Ostracoda). *Oecologia (Berl.)* 58 : 326-331.

HERMAN, P.M.J., G. VRANKEN & C. HEIP (1984b). Problems in meiofauna energy-flow studies. *Hydrobiologia* 118 : 21-28.

HERMAN, R. (1976). *Productiebepaling van twee macrobenthische brakwaterorganismen* : Nereis diversicolor O.F. *Müller en* Hydrobia stagnorum *Gmelin*. Licentiaatsverhandeling, R.U.G., 34 + 45 pp.

HEUNERT, H.H. (1969) Die vielseitigen Anwendungsmöglichkeiten des umgekehrten Mikroscops. *Zeiss Informationen* 71.

HICKS, G.R.F. (1979). Pattern and strategy in the reproductive cycles of benthic harpacticoid copepods, pp. 139-147, in : Naylor, E. & R.G. Hartnoll (Eds), *Cyclic phenomena in marine plants and animals*. Proc. 13th Mar.Biol.Symp., Pergamon Press Oxford.

HICKS, G.R.F. & B.C. COULL (1983). The ecology of marine meiobenthic Harpacticoid copepods. *Oceanogr.Mar.Biol.Ann.Rev.* 21 : 67-175.

HIEB, W.F. & M. ROTHSTEIN (1968). Sterol requirement for reproduction of a free-living nematode. *Science* 160 : 778-779.

HIGGINS, R.F. & J.W. FLEEGER (1980). Seasonal changes in the population structure of *Echinoderes coulli* (Kinorhyncha). *Estuar.coast.mar. Sci.* 10 : 495-505.

HOAR, W.S. (1975). *General and comparative physiology*. Second Edition. Prentice-Hall biological science series. Englewood Cliffs, New Jersey, 848 pp.

HODGMAN, M.S. (1948). *Handbook of chemistry and physics. A ready reference book of chemical and physical data*. Chemical Rubber Publishing Co. Cleveland, Ohio.

HOPPER, B.E. (1970). *Diplolaimelloides bruciei* n.sp. (Monhysteridae : Nematoda), prevalent in marsh grass, *Spartina alterniflora* Loisel. *Can. J.Zool.* 48 : 573-575.

HOPPER, B.E., J.W. FELL & R.C. CEFALU (1973). Effect of temperature on life cycles of nematodes associated with the mangrove (*Rhizophora mangle*) detrital system. *Mar.Biol.* 23 : 293-296.

HOPPER, B.E. & S.P. MEYERS (1966a). Observations on the bionomics of the marine nematode, *Metoncholaimus* sp. *Nature* 209 : 899-900.

HOPPER, B.E. & S.P. MEYERS (1966b). Aspects of the life cycle of marine nematodes. *Helogländer wiss.Meeresunters.* 13 : 444-449.

HOPPER, B.E. & S.P. MEYERS (1967a). Foliicolous marine nematodes on turtle grass, *Thalassia testudinum* König, im Biscayne Bay, Florida. *Bull. mar.Sci.* 17 : 471-517.

HOPPER, B.E. & S.P. MEYERS (1967b). Population studies on benthic nematodes within a subtropical seagrass community. *Mar.Biol.* 1 : 85-96.

HORN, H.S. (1978). Optimal tactics of reproduction and life-history, pp. 411-429, in : Krebs, J.R. & N.B. Davis (Eds), *Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific Publications Oxford.

HOWELL, R. (1983). Heavy metals in marine nematodes : uptake, tissue distribution and loss of copper and zinc. *Mar.Poll.Bull.* 14 : 263-268.

HUMMON, W.D. (1974). Effects of DDT on longevity and reproductive rate in *Lepidodermella squammata* (Gastrotricha, Chaetonotidae). *Am.Midl.Nat.* 92(2) : 327-339.

HUMMON, W.D. (1975). Respiration and osmoregulatory physiology of a meiobenthic marine Gastrotrich *Turbanella ocellata* Hummon 1974. *Cah.Biol. mar.* 16 : 255-268.

HUMMON, W.D. & M.R. HUMMON (1975). Use of life table data in tolerance experiments. *Cah.Biol.mar.* 16 : 743-749.

INGLIS, W.G. & J.W. COLES (1961). The species of *Rhabditis* (Nematoda) found in rotting seaweed on British beaches. *Bull.brit.Mus.(nat. Hist.)* 7 : 320-333.

IVLEVA, I.V. (1980). The dependence of Crustacean respiration rate on body mass and habitat temperature. *Int. Revue ges.Hydrobiol.* 65 : 1-47.

JACOBS, J. (1977). Coexistence of similar zooplankton species by differential adaptation to reproduction and escape, in an environment with fluctuating food and enemy densities. I. A model. *Oecologia (Berl.)* 29 : 233-247.

JENNINGS, J.B. & A. DEUTSCH (1975). Occurence and possible adaptive significance of β-glucoronidase and arylamidase (Leucine aminopeptidase) activity in two species of marine nematodes. *Comp.Biochem.Physiol.* 52A : 611-614.

JENSEN, P. (1982a). Diatom-feeding behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis*. *Nematologica* 28 : 71-76.

JENSEN, P. (1982b). Reproductive behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis*. *Mar.Ecol.Progr.Ser.* 10 : 89-95.

JENSEN, P. (1983). Life history of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis* (Nematoda : Chromadorida). *Nematologica* 29 : 335-345.

JENSEN, P. (1984a). Ecology of benthic and epiphytic nematodes in brackish waters. *Hydrobiologia* 108 : 201-217.

JENSEN, P. (1984b). Food ingestion and growth of the diatom-feeding nematode *Chromadorita tenuis*. *Mar.Biol.* 81 : 307-310.

JOHNSON, R.G. (1967). Salinity of interstitial water in a sandy beach. *Limnol.Oceanogr.* 12 : 1-7

JOHNSON, S.R., J.M. FERRIS & V.R. FERRIS (1974). Nematode community structure of forest woodlots : III. Ordinations of taxonomic groups and biomass. *J.Nematol.* 6 : 118-126.

JOINT, I.R. (1978). Microbial production of an estuarine mud flat. *Estuar.cstl.mar.Sci.* 7 : 185-195.

JONES, F.G.W. (1975). Accumulated temperature and rainfall as measures of nematode development and activity. *Nematologica* 21 : 62-70.

JONES, F.G.W. (1977). Temperature and the development of *Mononchus aquaticus*. *Nematologica* 23 : 123-125.

JUARIO, J.V. (1975). Nematode species composition and seasonal fluctuation of a sublittoral meiofauna community in the German Bight. *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.* 15 : 283-337.

KAMPS, D.M. (1978). The effect of temperature on the development time and brood size of *Diaptomus pallidus* Sherrick. *Hydrobiologia* 61 : 75-80.

KENNETH, J.H. (1975). *Henderson's dictionary of biological terms*. 8th Ed., Longman, London, 640 pp.

KERFOOT, W.C. (1977). Competition in cladoceran communities : the cost of evolving defences against copepod predation. *Ecology* 58 : 303-313.

KHAN, R.F. & B.A. McFADDEN (1980). A rapid method for synchronizing developmental stages of *Caenorhabditis elegans*. *Nematologica* 26 : 263-268.

KILLIAN, K. (1911). Beiträge zur Kenntnis der Laminarien. *Z.Bot.* 3 : 433-494.

KIMBLE, J. & W.J. SHARROCK (1983). Tissue-specific synthesis of yolk proteins in *Caenorhabditis elegans*. *Dev.Biol.* 96 : 189-196.

KING, C.E. (1982). The evolution of lifespan, pp. 320-333, in : Dingle, H. & J.P. Hegmann (Eds), *Evolution and genetics of life histories*. Springer-Verlag, New-York.

KINNE, O. (1963). The effects of Temperature and salinity on marine and brackish water animals. I. Temperature. *Oceanogr.Mar.Biol.Ann.Rev.* 1 : 301-340.

KINNE, O. (1964). The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. II. Salinity and temperature-salinity interactions. *Oceanogr.Mar.Biol.Ann.Rev.* 2 : 281-339.

KINNE, O. (1970). Temperature, animals, invertebrates, pp. 407-514, in : Kinne, O. (Ed.), *Marine ecology*, Vol. I, *Environmental factors*, part 1. Wiley-Interscience, London, 681 pp.

KINNE, O.(1971). Salinity, animals, invertebrates, pp. 821-996, in : Kinne, O. (Ed.), *Marine Ecology*, Vol. I, *Environmental factors*, part 2. Wiley-Interscience, London : 683-1244.

KINNE, O. (1977). Cultivation of animals : research cultivation, (7) Nematoda, pp. 691-709, in : Kinne, O. (Ed.), *Marine Ecology*, Vol. III, *Cultivation*, part 2. Wiley, Chichester : 579-1293.

KIRCHNER, W.P. (1969). Zur Biologie und Ökologie von *Halacarus basteri basteri* Johnson 1836. *Oecologia (Berl.)* 3 : 56-69.

KITO, K. (1982). Phytal marine nematode assemblage on *Sargassum confusum* Agardh, with reference to the structure and seasonal fluctuations. *J.Fac.Sci. Hokkaido Univ., VI, Zool.* 23 : 143-161.

KLASS, H.R. (1977). Aging in the nematode *Caenorhabditis elegans* : major biological and environmental factors influencing life span. *Mech. Ageing and Devel.* 6 : 413-429.

KOGURE, K., U. SIMIDU & N. TAGA (1979). Effect of *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve on the growth of marine bacteria. *J.Exp.mar.Biol. Ecol.* 36 : 201-215.

KOOP, K. & C.L. GRIFFITHS (1982). The relative significance of bacteria, meio- and macrofauna on a exposed sandy beach. *Mar.Biol.* 66 : 295-300.

KRAUS, M.G. & B.W. FOUND (1975). Preliminary observations on the salinity and temperature tolerances and salinity preferences of *Derocheilocaris typica* Pennak and Zinn, 1943. *Cah.Biol.mar.* 16 : 751-762.

KREBS, C.J. (1972). *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance.* 1st edition. Harper International Edition, 694 pp.

KREBS, C.J. (1978). *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance.* 2nd edition. Harper International Edition, 678 pp.

LANDRY, M.R. (1975a). Seasonal temperature effects and predicting development rates of marine copepod eggs. *Limnol.Oceanogr.* 20 : 434-440.

LANDRY, M.R. (1975b). The relationship between temperature and the development of life stages of the marine copepod *Acartia clausi* Giesbr. *Limnol.Oceanogr.* 20 : 854-857.

LASKER, R., J.B.J. WELLS & A.D. McINTYRE (1970). Growth, reproduction and carbon utilization of the sand-dwelling harpacticoid copepod, *Asellopsis intermedia*. *J.Mar.Biol.Assoc.U.K.* 50 : 147-160.

LASSERRE, P. (1976). *Osmoregulatory responses to estuarine conditions : chronic stress and competition.* pp.395-413. *Estuarine processes*, Vol.I. *Uses, stresses and adaptation to the estuary*. Academic Press, New York.

LASSERRE, P., J. RENAUD-MORNANT & J. CASTEL (1975). Metabolic activities of meiofaunal communities in a semi-enclosed lagoon. Possibilities of trophic competition between meiofauna and mugilid fish, pp. 393-414, in : Persoone, G. & E. Jaspers (Eds), *Proc. 10th Eur.Symp.Mar. Biol.*, Vol. 2 : Population dynamics. Universa Press Wetteren, 712pp.

LAUGHLIN, R. (1965). Capacity for increase : a useful population statistic. *J.Anim.Ecol.* 34 : 77-91.

LAURENCE, G.C. & W. HUNTING HOWELL (1981). Embryology and influence of temperature and salinity on early development and survival of Yellowtail Flounder *Limanda ferruginea*.

LEE, D.L. H.J. ATKINSON (1976). *Physiology of nematodes*. 2nd Edition. MacMillan Press Ltd, London, Basingstoke, 215 pp.

LEE, J.J. & W.A. MULLER (1975). Culture of salt marsh micro-organisms and Micrometazoa, pp. 87-109, in : Smith, W.L. & M.H. Chanley (Eds), *Culture of marine invertebrate animals*. Plenum, New-York, London, 388 pp.

LEE, J.J., J.H. TIETJEN & J.R. GARRISON (1976). Seasonal switching in the nutritional requirements of *Nitocra typica*, a harpacticoid copepod from salt marsh aufwuchs communities. *Trans.amer.microsc.Soc.* 95 : 628-637.

LEE, J.J., J.H. TIETJEN, R.J. STONE, W.A. MULLER, J. RULLMAN & M. McENERY (1970). The cultivation and physiological ecology of members of salt marsh epiphytic communities. *Helgoländer wiss.Meeresunters.* 20: 136-156.

LELOUP, E. & O. MILLER (1940). La flore et la faune du bassin de chasse d'Ostende (1937-1938). *Mém.Mus.r.Hist.nat.Belg.* 94 : 1-122.

LELOUP, E. & P. POLK (1967). La flore et la faune du bassin de chasse d'Ostende (1960-1961). III. Etude zoologique. *Mém.Inst.Roy.Sci. Natur.Belg.* 157 : 1-114.

LELOUP, E. & L. VAN MEEL (1965). La flore et la faune du bassin de chasse d'Ostende. *Mém.Inst.Roy.Sci.Nat.Belg.* 154 : 1-189.

LESLIE, P.H. (1966). The intrinsic rate of increase and overlap of successive generations in a population of guillemots (*Uria aalge* Pont.). *J.Anim.Ecol.* 35 : 291-301.

LESLIE, P.H. & R.M. RANSON (1940). The mortality, fertility and rate of natural increase of the vole (*Microtus agrestis*) as observed in the laboratory. *J.Anim.Ecol.* 9 : 27-52.

LEVANDOWSKY (1977). Multispecies cultures and microcosms, pp. 1399-1458, in : Kinne, E. (Ed.), *Marine Ecology, A comprehensive, integrated treatise of life in Oceans and Coastal Waters*, Vol. III, *Cultivation*, part 3. Wiley-Interscience, Chichester : 1295-1518.

LEWONTIN, E.C. (1965). Selection for colonizing ability, pp. 77-91, in : Baker, H.G. & G.L. Stebbins (Eds), *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New-York.

LOGAN, J.A., D.J.WOLLKIND, S.C. HOYT & L.K. TANIGOSHI (1976). An analytical model for description of temperature-dependent rate phenomena in arthropods. *Environ.Entomol.* 5 : 1133-1140.

LOPEZ, G., F. RIEMANN & M. SCHRAGE (1979). Feeding biology of the brackish water Oncholaimid nematode *Adoncholaimus thalassophygas*. *Mar.Biol.* 54 : 311-318.

LORENZEN, S. (1969). Freilebende Meeresnematoden aus dem Schlickwatt und den Salzwiesen der Nordseeküste. *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.* 11 : 195-238.

LORENZEN, S. (1974). Die Nematodenfauna der sublittoralen Region der Deutschen Bucht, insbesonderere im Titan-Abwassergebied bei Helgoland. *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.* 14 : 305-327.

LOUW, G. (1979). Biological 'strategies'. *Science* 203 : 955.

LUC, M. & L.A. DE CONINCK (1959). Nématodes libres de la région de Roscoff. *Archs.Zool.exp.gén.* 98 : 103-165.

LUCKINBILL, S.L. (1979). Selection and the r/K continuum in experimental populations of Protozoa. *Am.Natur.* 113 : 427-437.

McARTHUR, R.H. & E.O. WILSON (1967). *The theory of island biogeography.* Princeton Univ. Press, Princeton, New-york, 203 pp.

McCLOSKEY, L.R. (1970). The dynamics of the community associated with a marine scleractinian coral. *Int.Rev.ges.Hydrobiol.Hydrogr.* 55 : 13-81.

McLAREN, I.A. (1963). Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. *J.Fish.Res.Bd. Canada* 20 : 685-727.

McLAREN, I.A. (1965). Some relationships between temperature and egg size, body size, development rate, and fecundity, of the copepod *Pseudocalanus*. *Limnol.Oceanogr.* 10 : 528-538.

McLAREN, I.A. (1966). Predicting development rate of copepod eggs. *Biol. Bull.* 131 : 457-469.

McLAREN, I.A. (1974). Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod. *Am.Natur.* 108 : 91-102.

McLAREN, I.A. (1978). Generation lengths of some temperate marine copepods : estimation,prediction, and implications. *J.Fish.Res.Bd.Can.* 35 : 1330-1342.

McLAREN, I.A. & J.M. COOLEY (1972). Temperature adaptation of embryonic development rate among frogs. *Physiol.Zool.* 45 : 223-228.

McLAREN, I.A. & C.J. CORKETT (1981). Temperature-dependent growth and production by a marine copepod. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 38 : 77-83.

McLAREN, I.A., C.J. CORKETT & E.J. ZILLIOUX (1969). Temperature adaptation of copepod eggs from the artic to the tropics. *Biol.Bull.* 137 : 486-493.

McLAREN, I.A., D.A. WALKER & C.J. CORKETT (1968). Effects of salinity on mortality and development rate of eggs of the copepod *Pseudocalanus minutus*. *Can.J.Zool.* 46 : 1267-1269.

McNEILL, S. J.H. LAWTON (1970). Annual production and respiration in animal populations. *Nature* 225 : 472-474.

MAELFAIT, J.P. (1984). *Een evolutionaire benadering van de habitat en het levenscycluspatroon bij enige terrestrische Arthropoda.* Doctoraatsthesis, R.U.G., 156 pp.

MAERTENS, D. (1975). Observations on the life cycle of *Prionchulus punctatus* (Cobb, 1917) (Nematoda) and some culture conditions. *Biol. Jaarb. Dodonaea* 43 : 197-218.

MALAKHOV, V.V. (1974a). Life-cycle of the free-living nematode *Pontonema vulgare* in the White Sea. *Vest.mosk.Univ.*, Ser. VI, Biol., Pochvoved 1 : 10-14.

MALAKHOV, V.V. (1974b). Postembryonic development of the free-living marine nematode *Pontonema vulgare*. *Biologiya Belogo Morya* 4 : 148-153.

MALAKHOV, V.V. & V.G. CHERDANTSEV (1974). Early stages of the embryonic development of the free-living marine nematode *Anoplostoma vivipara*. *Biologiya Belogo Morya* 4 : 154-161.

MALAKHOV, V.V. & V.G. CHERDANTSEV (1975). Embryogenesis of the free-living marine nematode, *Pontonema vulgare*. *Zool.Zh.* 54 (2) : 165-174.

MALAKHOV, V.V. & M.I. AKIMUSHKINA (1976). Embryogenesis of the free-living nematode *Enoplus brevis*. *Zool.Zh.* 55 (12) : 1788-1799.

MAY, R.M. (1976). Models for single populations, pp. 4-25, in : May, R.M. (Ed.), *Theoretical ecology*. Blackwell, Oxford, 317 pp.

MAY, R.M. (1976). Estimating r : a pedagogical note. *Am.Natur.* 110 : 469-499.

MAYNARD SMITH, J. (1958). *The theory of evolution*. Penguin Books Ltd, Harmondsworth, Middlesex, 320 pp.

MAYNARD SMITH, J. (1964). Group selection and kin selection. *Nature* 201 : 1145-1147.

MAYNARD SMITH, J. (1978). The ecology of sex, pp. 159-179, in : Krebs, J.R. & N.B. Davis (Eds), *Behavioural Ecology*. Blackwell, Oxford, 494 pp.

MERTENS, J. & G. PERSOONE (1972). The flow-through column. A simple multipurpose rearing device. *Biol.Jaarb. Dodonaea* 40 : 271-275.

MERTZ, D.B. (1970). Notes on methods used in life-history studies, pp. 4-17, in : Connell, J.H., D.B. Mertz & W.W. Murdoch (Eds), *Readings in ecology and ecological genetics*. Harper & Row, New-York, 421 pp.

MEYERS, S.P., W.A. FEDER & K.M. TSUE (1963). Nutritional relationships among certain filamentous fungi and a marine nematode. *Science* 141 : 520-522.

MEYERS, S.P., W.A. FEDER & K.M. TSUE (1964). Studies of relationships among nematodes and filamentous fungi in the marine environment. *Devs.ind.Microbiol.* 5 : 354-364.

MEYERS, S.P. & B.E. HOPPER (1966). Attraction of the marine nematode, *Metoncholaimus* sp., to fungal substrates. *Bull.mar.Sci.* 16(1) : 142-150.

MEYERS, S.P. & B.E. HOPPER (1967). Studies on marine fungal-nematode associations and plant degradation. *Helgoländer wiss.Meeresunters.* 15 : 270-281.

MEYERS, S.P., B.E. HOPPER & R. CEFALU (1970). Ecological investigations of the marine nematode *Metoncholaimus sciccus*. *Mar.Biol.* 6 : 43-47.

MEYL, A.H. (1953a). Beiträge zur Kenntnis der Nematodenfauna vulkanisch erhitzter Biotope. I. Die Terrikolen Nematoden im Bereich von Fumarolen auf der Insel Ischia. *Z.Morph.Ökol. Tiere* 42 : 67-116.

MEYL, A.H. (1953b). Beiträge zur Kenntnis der Nematodenfauna vulkanisch erhitzter Biotope. II. Die in Thermalgewässern der Insel Ischia vorkommenden Nematoden. *Z.Morph.Ökol. Tiere* 42 : 159-208.

MEYL, A.H. (1954a). Die Fadenwürmer (Nematoda) einiger Salzstellen südöstlich von Braunschweig und Magdeburg. *Abh.Braunschw.Wiss.Ges.* VI : 84-106.

MEYL, A.H. (1954b). Beitrage zur Kenntnis der Nematodenfauna vulkanisch erhitzter Biotope. III. Nematoden aus der Mischungzonestrand naher, heisser Süsswasserquellen mit dem Meerwasser auf der Insel Ischia. *Z.Morph.Oekol. Tiere* 42 : 421-448.

MEYL, A.H. (1955). Freilebende Nematoden aus binnenländischen Salzbiotopen zwischen Braunschweig und Magdeburg. *Arch.f.Hydrobiol.* 50 : 508-614.

MILNE, A. (1950). The ecology of the sheep tick *Ixodes ricinus* (L.) spatial distribution. *Parasitology* 40 : 35-45.

MÖLLER, S., U. BRENNING & G. ARLT (1976). Untersuchungen über die Meiofauna des Barther Boddens unter besonderer Berücksichtigung der Nematoden. *Wiss.Zeitschr.Univ. Rostock* 25, math.-nat.R. : 271-281.

MOREIRA, G.S., J.B. JILLETT, W.B. VERNBERG & M. WEINRICH (1982). The combined effects of temperature and salinity on the survival of *Euterpina acutifrons* (Dana)(Copepoda, Harpacticoida) from the New Zealand and Brazilian Coasts. *J. Plankton Res.* 4 : 85-91.

MUENCHOV, G. (1978). A note on the timing of sex in asexual/sexual organisms. *Am.Natur.* 112 : 774-779.

MUKAI, M. (1971). The phytal animals on the thalli of *Sargassum serratifolium* in the Sargassum region, with reference to their seasonal fluctuations. *Mar.Biol.* 8 : 170-182.

MURPHY, G.I. (1968). Pattern in life history and the environment. *Am. Natur.* 102 : 391-403.

MUNRO, G.I. (1974). The effect of temperature on the development of egg, naupliar and copepodite stages of two species of copepods, *Cyclops vicinus* Uljamin and *Eudiaptomus gracilis* Sars. *Oecologia (Berl.)* 16 : 355-367.

MUUS, B.J. (1967). The fauna of Danish estuaries and lagoons. *Meddr.Dann. Fisk. og Havunders.*, N.S. 5 : 1-316.

NAIR, K.R. (1964). The fitting of growth curves, pp. 119-132, in : Kempthorne, O., Th. Bancroft, J.W. Gowen & J.L. Lush (Eds). Hafner Publ. Comp. New-York, 632 pp.

NEWELL, R.C. (1976). Adaptations to intertidal life, pp. 1-83, in : Newell, R.C. (Ed.), *Adaptation to environment : essays on the physiology of marine animals*. Butterworths, London, Boston, 539 pp.

NICHOLAS, W.Z. (1984). *The biology of free-living nematodes*. 2nd Ed., Clarendon Press, Oxford, 251 pp.

NIENHUIS, P.H. (1984). Japans bessenwier. Aanwinst of plaag? *Natuur en Techniek* 52 : 730-743.

NISBET, R.M. & W.S.C. GURNEY (1982). *Modelling fluctuating populations.* John Wiley and Sons Ltd.

ODUM, E.P. (1971). *Fundamentals of ecology.* W.B. Saunders, 574 pp.

OSCHE, G. (1954). Ein Beitrag zur Kenntnis mariner *Rhabditis*-Arten. *Zool.Anz.* 152 : 242-251.

OVERGAARD, C. (1948). Studies on the soil microfauna. I. The moss inhabiting nematodes and rotifers. *Naturvid.Skr.*, Aarhus (København) : 98 pp.

OVERGAARD NIELSEN, C. (1949). Studies on the soil microfauna. II. The soil inhabiting nematodes. *Natura Jutlandica*, vol. 2, 131 pp.

PAETZOLD, D. (1955). Untersuchungen an freilebenden Nematoden der Salzwiese bei Aseleben. *Wiss.Z.Univ. Halle, Math.-Nat.* 4 : 1057-1090.

PAETZOLD, D. (1958). Beiträge zur Nematodenfauna mitteldeutscher Salzstellen im Raum von Halle. *Wiss.Z. Halle, Math.-Nat.* 8 : 17-48.

PAI, S. (1928). Die Phasen des Lebenscyclus der *Anguillula aceti* EHRBG. und ihre experimentell-morphologische Beeinflussung. *Z.wiss.Zool.* 131: 293-344.

PALMER, M.A. & B.C. COULL (1980). The prediction of development rate and the effect of temperature for the meiobenthic copepod, *Microarthridion littorale* (Poppe). *J.exp.mar.Biol.Ecol.* 48 : 73-83.

PAMATMAT, M.M. & S. FINDLAY (1983). Metabolism of microbes, nematodes, polychaetes, and their interactions in sediment, as detected by heat flow measurements. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 11 : 31-38.

PARENTI, U. (1965). Male and female influence of adult individuals on undifferentiated larvae of the parasitic nematode *Paramermis contorta.* *Nature* 207 : 1105-1106.

PARK, T. (1962). Beetles, competition and populations. *Science* 138 : 1369-1375.

PARRY, G.D. (1981). The meanings of r- and K-selection. *Oecologia (Berl.)* 48 : 260-264.

PERSOONE, G. & G. UYTTERSPROT (1975). Invloed van de kwaliteit van het kustwater ter hoogte van Nieuwpoort op de groeisnelheid van mariene ééncellige wieren, in : Ecologische en biologische studie van de kustwateren ter hoogte van Nieuwpoort in verband met het lozen van afvalwater. *Med.Rijksstation Zeevisserij - Ministerie van Landbouw*, Publicatie n° 99.

PETERSEN, J.J. (1972). Factor affecting sex ratios of a mermithid parasite of Mosquitoes. *J.Nematol.* 4 : 83-87.

PETERSEN, J.J. (1977). Effects of host size and parasite burden on sex ratio in the mosquito parasite *Octomymermis muspratti.* *J.Nemat.* 9 : 343-346.

PIANKA, E.R. (1970). On r- and K-selection. *Am.Natur.* 104 : 592-597.

PIANKA, E.R. (1972). r and K selection or b and d selection? *Am.Natur.* 106 : 581-588.

PIANKA, E.R. (1974). *Evolutionary ecology.* Harper & Row, New-York, 356 pp.

PIANKA, E.R. (1978). *Evolutionary ecology.* 2nd Ed. Harper & Row, New-York.

PIELOU, E.C. (1977). *Mathematical ecology.* John Wiley & Sons, New-York, 385 pp.

PILLAI, J.K. & D.P. TAYLOR (1968). Biology of *Paraigolaimella bernensis* and *Fictor anchicoprophaga* (Diplogasterinae) in laboratory culture. *Nematologica* 14 : 159-170.

PIMENTEL (1968). Population regulation and genetic feedback. *Science N.Y.* 159 : 1432-1437.

PINDER, J.E. III, J.G. WIENER & M.H. SMITH (1978). The Weibull distribution : a new method of summarizing survivorship data. *Ecology* 59 (1) : 175-179.

PLATT, H.M. & R.M. WARWICK (1980). The significance of free-living nematodes to the littoral ecosystem, pp. 729-759 in : Irvine, D.E.G. & W.F. Farnham (Eds), *The shore environment : methods and ecosystems.* London, Academic Press.

PLATT, H.M. & R.M. WARWICK (1983). *Freeliving marine nematodes.* Part I. *British Enoplids.* Cambridge University Press, Cambridge, 307 pp.

PODAMO, J. (1976a). Ecometabolism of a shallow marine lagoon at Ostend (Belgium). I. Phytoplankton and Phytobenthos dynamics, pp. 485-499 in Persoone, G. & E. Jaspers (Eds), *Proc. 10th Eur.Symp. on Marine Biology*, Vol. 2, Population dynamics of marine organisms in relation with nutrient cycling in shallow waters. Universa press, Wetteren, 712 pp.

PODAMO, J. (1976b). Idem. II. Zooplankton dynamics, pp. 501-515, in : Persoone, G. & E. Jaspers (Eds), *idem.* Universa Press, Wetteren, 712 pp.

PODAMO, J. (1976c). Idem. III. The role of the planktonic heterotrophic bacteria, pp. 517-530, in : Persoone, G. & E. Jaspers (Eds), *idem.* Universa Press Wetteren, 712 pp.

PODAMO, J. (1976d). Idem. IV. The role of microbial activity in sediments in the carbon and nitrogen cycles, pp. 531-548, in : Persoone, G. & E. Jaspers (Eds), *idem.* Universa Press, Wetteren, 712 pp.

PODAMO, J. (1976e). Idem. V. General discussion, pp. 549-562, in : Persoone, G. & E. Jaspers (Eds), *idem.* Universa Press Wetteren, 712 pp.

POINAR, G.O. Jr. & E. HANSEN (1983). Sex and reproductive modifications in nematodes. *Helminth.Abs.*, ser. B, Plant nematology 52 : 145-163.

POLK, Ph. (1978). The sluice-dock at Ostend. *Rapp.P.-v.Réun.Cons.int. Explor. Mer* 173 : 43-48.

POPHAM, J.D. & J.M. WEBSTER (1979). Cadmium toxicity in the free-living nematode *Caenorhabditis elegans*. *Env.Res.* 20 : 183-191.

PRECHT, H. (1958). Concepts of the temperature adaptation of unchanging reaction systems of cold blooded animals, pp. 50-77, in : Prosser, C.L. (Ed.), *Physiological adaptation*. Am.Physiol.Soc., Washington, D.C.

PRECHT, H. & A. PLETT (1979). The influence of environmental temperature and salinity on animals. III. Salinity. *Zool.Anz.*, Jena, 202 : 425-436.

PRICE, R. & R.M. WARWICK (1980). Temporal variations in annual production and biomass in estuarine populations of two polychaetes, *Nephtys hombergi* and *Ampharete acutifrons*. *J.mar.Biol.Ass.U.K.* 60 : 481-487.

PROCTER, D.L.C. (1983). Form of the individual growth curve and developmental rate of the high arctic nematode *Chiloplacus* sp. *Growth* 47 : 174-183.

PROSSER, C.L. (1958). The nature of physiological adaptation, pp. 167-180, in : Prosser, C.L. (Ed.), *Physiological adaptation*. Am.Physiol. Soc., Washington, D.C.

PROVASOLI, L. (1968). Media and prospects for cultivation of marine algae, pp. 63-75, in : Watanabe, A. & A. Hattori (Eds), *Proc.U.S. Japan Conf. Hakone September 1966*, Culture and collections of algae. Jap.Soc. Plant Physiol.

PROVASOLI, L. (1977). Cultivation of animals, research cultivation, axenic cultivation, (5). Axenic cultures of nematodes, pp. 1312-1319, in : Kinne, O. (Ed.) *Marine Ecology*, Vol. III, *Cultivation*, part 3. Wiley, Chichester : 1295-1518.

PROVASOLI, L., J.J.A. McLAUGHLIN & M.R. DROOP (1957). The development of artificial media for marine algae. *Arch.Mikrobiol.* 25 : 392-428.

RACHOR, E. (1969). Das de Mansche Organ der Oncholaimidae, eine genito-intestinale Verbindung bei Nematoden. *Z.Morph. Tiere* 66 : 87-166.

RAO, G.C. (1967). On the life history of a new sand dwelling harpacticoid copepod. *Crustaceana* 13 : 129-136.

REMANE, A. & C. SCHLIEPER (1971). *Die Binnengewässer*. Volume XXV. Biology of brackish water. 2nd Rev.Ed. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart. Wiley Interscience Division, 372 pp.

RICKLEFS, R.E. (1967). A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48 : 978-983.

RICKLEFS, R.E. (1973). *Ecology*. Nelson & Sons, London, 861 pp.

RIEMANN, F. (1970). Das Kiemenlückensystem von Krebsen als Lebensraum der Meiofauna, mit Beschreibung freilebender Nematoden aus karibischen amphibisch lebenden Decapoden. *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.* 12: 413-428.

RIEMANN, F. & M. SCHRAGE (1978). The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. *Oecologia (Berl.)* 34 : 75-88.

ROMEYN, K. & L.A. BOUWMAN (1983). Food selection and consumption by estuarine nematodes. *Hydrobiol.Bull.* 17 : 103-109.

ROMEYN, K., L.A. BOUWMAN & W. ADMIRAAL (1983). Ecology and cultivation of the herbivorous brackish-water nematode *Eudiplogaster pararmatus*. *Mar.Ecol.Progr.Ser.* 12 : 145-153.

SAMOILOFF, M.R. (1973). Nematode morphogenesis : pattern of transfer of protein to the cuticle of adult *Panagrellus silusiae* (Cephalobidae). *Nematologica* 19 : 15-18.

SAMOILOFF, M.R. (1980a). Action of chemical and physical agents on free-living nematodes, pp. 81-98, in : Zuckerman, B.M. (Ed.), *Nematodes as biological models*, Vol. 2 : *Aging and other model systems*. Academic Press, London, New-York, 306 pp.

SAMOILOFF, M.R. (1980b). Sex and tissue specific patterns of protein synthesis and turnover in the free-living nematode *Panagrellus redivivus*. *Comp.Biochem.Physiol.* 65A : 483-486.

SAMOILOFF, M.R., S. SCHULZ, Y. YORDAN, K. DENICH & E. ARNOTT (1980). A rapid simple long-term toxicity assay for aquatic contaminants using the nematode *Panagrellus redivivus*. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 37 : 1167-1174.

SANDERS, H.L. (1968). Marine benthic diversity : a comparative study. *Am.Natur.* 102 : 243-282.

SANDERS, H.L., P.C. MANGELSDORF & G.R. HAMPSON (1965). Salinity and faunal distribution in the Pocasset river, Massachusetts. *Limnol.Oceanogr.*, Suppl. 10 : 216-229.

SARVALA, J. (1979a). Effect of temperature on the duration of egg, nauplius and copepodite development of some freshwater benthic Copepoda. *Freshwat.Biol.* 9 : 515-534.

SARVALA, J. (1979b). A parthenogenetic life cycle in a population of *Canthocamptus staphylinus* (Copepoda, Harpacticoida). *Hydrobiologia* 62 : 113-129.

SCHIEMER, F. (1982a). Food dependence and energetics of free-living nematodes. I. Respiration, growth and reproduction of *Caenorhabditis briggsae* at different levels of food supply. *Oecologia (Berl.)* 54: 108-121.

SCHIEMER, F. (1982b). Food dependence and energetics of free-living nematodes. II. Life history parameters of *Caenorhabditis briggsae* (Nematoda) at different levels of food supply. *Oecologia (Berl.)* 54 : 122-128.

SCHIEMER, F. (1983). Food dependence and energetics of free-living nematodes. III. Comparative aspects with special consideration of two bacterivorous species *Caenorhabditis briggsae* and *Plectus palustris*. *Oikos* 41 : 32-43.

SCHIEMER, F., A. DUNCAN & R.Z. KLEKOWSKI (1980). A bioenergetic study of a benthic nematode *Pelodera palustris* de Man, 1880, throughout its life cycle. *Oecologia (Berl.)* 44 : 205-212.

SCHOENER, T.W. & D.H. JANZEN (1968). Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *AM.Natur.* 102 : 207-224.

SCHÜTZ, L. (1966). Ökologische Untersuchungen über die Benthosfauna im Nordostseekanal. II. Autökologie der vagilen und hemisessilen Arten im Bewuchs der Pfähle : Mikro- und Mesofauna. *Int.Rev.ges.Hydrobiol.* 51 : 633-685.

SCHÜTZ, L. & O. KINNE (1955). Über die Mikro- und Makrofauna der Holzpfähle des Nordostseekanals und der Kieler Förde. *Kieler Meeresforsch.* 11 : 110-138.

SCHUURMANS STEKHOVEN, J.H. Jr. (1935). Nematoda : Systematischer Teil/ Nem. errantia. *Tierwelt N.-u. Ostsee* 28, Teil V.b : 1-173.

SCHUURMANS STEKHOVEN, J.H. (1942). Les nématodes libres marins du bassin de chasse d'Ostende. *Bull.Inst.r.sci.nat.Belg.* 18 : 1-26.

SEINHORST, J.W. (1959). A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin. *Nematologica* 4 : 67-69.

SHARPE, P.J.H., G.L. CURRY, D.W. DE MICHELE & C.L. COLE. Distribution model of organism development times. *J.Theor.Biol.* 66 : 21-38.

SIDDIQUI, A. & D.P. TAYLOR (1970). The biology of *Meloidogyne naasi*. *Nematologica* 16 : 133-143.

SKOOLMUN, P. & S.A. GERLACH (1971). Jahreszeitliche Fluktuationen der Nematodenfauna im Gezeitenbereich des Weser-Ästuars (Deutsche Bucht). *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.* 13 : 119-138.

SMOL, N., C. HEIP & M. GOVAERT (1980). The life cycle of *Oncholaimus oxyuris* (Nematoda) in its habitat. *Annls.Soc.r.zool.Belg.* 110 : 87-103.

SMYLY, W.J.P. (1974). The effect of temperature on the development time of the eggs of three freshwater cyclopoid copepods from the English lake district. *Crustaceana* 27 : 278-284.

SNEDECOR, G.W. & W.C. COCHRAN (1967). *Statistical Methods*. 6th Ed. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa, 593 pp.

SNELL, W. (1978). Fecundity, developmental time and population growth rate. *Oecologia (Berl.)* 32 : 119-125.

SOHLENIUS, B. (1968). Influence of microorganisms and temperature upon some Rhabditid nematodes. *Pedobiologia* 8 : 137-145.

SOHLENIUS, B. (1969a). The monoxenic cultivation of some rhabditid nematodes. *Oikos* 20 : 287-293.

SOHLENIUS, B. (1969b). Studies on the population development of *Mesodiplogaster biformis* (Nematoda, Rhabditidae) in agar culture. *Pedobiologia* 9 : 243-253.

SOHLENIUS, B. (1973). Growth and reproduction of a nematode *Acrobeloides* sp. cultivated on agar. *Oikos* 24 : 64-72.

SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF (1981). *Biometry*. W.H. Freeman & Comp., San Francisco, 859 pp.

SOUTHWOOD, T.R.E. (1976). Bionomic strategies and population parameters, pp. 26-48, in : May, R.M. (Ed.), *Theoretical Ecology*. Blackwell, Oxford, 317 pp.

SOUTHWOOD, T.R.E. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *J.Anim.Ecol.* 46 : 337-365.

SOUTHWOOD, T.R.E. (1978). *Ecological Methods*. Chapman & Hall, London, 524 pp.

SOUTHWOOD, T.R.E., R.M. MAY, M.P. HASSELL & G.R. CONWAY (1974). Ecological strategies and population parameters. *Am.Natur.* 108 : 791-804.

STEARNS, S.C. (1977). The evolution of life-history traits : a critique of the theory and a review of the data. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 8 : 145-171.

STEARNS, S.C. (1980). A new view of life-history evolution. *Oikos* 35 : 266-281.

STEELE, D.H. (1977). Correlation between egg size and developmental period. *Am.Natur.* 111 : 371-372.

STEELE, D.H. & V.J. STEELE (1973). The biology of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda) in the northwestern Atlantic. VII. The duration of embryonic development in five species at various temperatures. *Can.J. Zool.* 51 : 995-999.

STEELE, D.H. & V.J. STEELE (1975). Egg size and duration of embryonic development in Crustacea. *Int.Rev.ges.Hydrobiol.* 60 : 711-715.

STRAARUP, J.O. (1968). On the life-cycle of Halacarida (Acari) from the Øresund. *Ophelia* 5 : 255-271.

STRIPP, K. (1969). Jahreszeitliche Fluktuationen von Makrofauna und Meiofauna in der Helgoländer Bucht. *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.* 12 : 65-94.

SUDHAUS, W. (1974a). Nematoden (insbesondere Rhabditiden) des Strandanwurfs und ihre Beziehungen zu Krebsen. *Faun.-ökol.Mitt.* 4 : 365-400.

SUDHAUS, W. (1974b). Zur Systematik, Verbreitung, Ökologie und Biologie neuer und wenig bekannter Rhabditiden (Nematoda). Teil 2. *Zool. Jb.* Syst.Bd. 101 : 417-465.

SUDHAUS, W. (1980). Vergleichende Untersuchungen zur oberen Grenztemperatur saprobionter Nematoden der Gattung *Rhabditis*. *Nematologica* 26: 75-82.

SUOMALAIMEN, E., A. SAURA & J. LOKKI (1976). Evolution of parthenogenetic Insects, pp. 209-257, in : Hecht, M.K., W.C. Steere & B. Wallace (Eds), *Evolutionary biology*, vol. 9. Plenum Press, New-York & London, 458 pp.

SUZUKI, K., M. HYODO, N. ISHII & Y. MORIYA (1978). Properties of a strain of free-living nematode, Rhabditidae sp. : life cycle and age-related mortality. *Exp. Gerontology* 13 : 323-333.

TAYLOR, F. (1979). Convergence to the stable age distribution in populations of insects. *Am.Natur.* 113 : 511-530.

TAYLOR, F. (1981). Ecology and evolution of physiological time in insects. *Am.Natur.* 117 : 1-23.

TAYLOR, P.D. (1981). Intra-sex and inter-sex sibling interactions as sex ratio determinants. *Nature* 291 : 64-66.

TAYLOR, W.D. (1978). Maximum growth rate, size and commonness in a community of bacterivorous Ciliates. *Oecologia (Berl.)* 36 : 263-272.

TENORE, K.R., J.H. TIETJEN & J.J. LEE (1977). Effect of meiofauna on incorporation of aged eelgrass, *Zostera marina*, detritus by the polychaete *Nephthys incisa*. *J.Fish Res. Bd Can.* 34 : 563-567.

THEISEN, F. (1966). The life history of seven species of Ostracoda from a Danish brackish water locality. *Meddr.Danm.Fisk.-og Havunders.* 4 : 215-270.

THIELEMANS, L. & C. HEIP (1977). Eerste gegevens over het benthos van de spuikom. *IZWO Meded.Inf. Bredene, Belg.* 7, FKFO-rapport 1976, deel I.

THIELEMANS, L. & C. HEIP (1984). The response of a harpacticoid community to sediment disturbance in a semi-enclosed lagoon. *Hydrobiologia* 118 : 127-133.

THIELEMANS, L., C. HEIP & D. VAN GANSBEKE (1985). Benthic studies of the Southern Bight of the North Sea and its adjacent continental estuaries. VI. A summary of benthic studies in the sluice dock of Ostend during 1976-1981, pp.89-94. *ICES-rep.Progr.pol.scient. Bruxelles.*

THIELEMANS, L. & J. VERBOVEN (1982). De vervuiling van de spuikom te Oostende : oorzaken, gevolgen, opties tot herstel. *IZWO Meded.Inf. Bredene, Belg.* 12 (3) : 3-8.

THIELEMANS, L., M. VERDONCKT & C. HEIP (1978). De vrijlevende mariene nematoden van de Spuikom. *IZWO Meded.Inf. Bredene, Belg.* 8, FKFO-rapport 1977, deel I

THOMAS, P.R. (1965). Biology of *Acrobeles complexus* Thorne, cultivated on agar. *Nematologica* 11 : 395-408.

THOMAS, W.H., H.L. SCOTTEN & J.S. BRADSHAW (1963). Thermal gradient incubators for small aquatic organisms. *Limnol.Oceanogr.* 8 : 357-360.

TIETJEN, J.H. (1967). Observations on the ecology of the marine nematode *Monhystera filicaudata* Allgén, 1929. *Trans.Am.microsc.Soc.* 86 (3) : 304-306.

TIETJEN, J.H. (1969). The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries. *Oecologia* 2 : 251-291.

TIETJEN, J.H. (1980). Microbial meiofaunal interrelationships : a review, pp. 335-338, in : *Microbiology 1980*. VIII. Conf.Amer.Soc.Microbiol. on Ecology, Feb. 7-10, 1979, Clearwater Beach, Florida. Amer.Soc. Microbiol., Washington, D.C., USA.

TIETJEN, J.H. & J.J. LEE (1972). Life cycles of marine nematodes. Influence of temperature and salinity on the development of *Monhystera denticulata* Timm. *Oecologia (Berl.)* 10 : 167-176.

TIETJEN, J.H. & J.J. LEE (1973). Life-history and feeding habits of the marine nematode *Chromadora macrolaimoides* Steiner. *Oecologia (Berl.)* 12 : 303-314.

TIETJEN, J.H. & J.J. LEE (1975). Axenic culture and uptake of dissolved organic substances by the marine nematode, *Rhabditis marina* Bastian. *Cah.Biol.Mar.* 16 : 685-693.

TIETJEN, J.H. & J.J. LEE (1977a). Feeding behavior of marine nematodes, pp. 21-35, in : Coull, B.C. (Ed.), *Ecology of marine benthos*. Univ. South Carolina Press, Colombia.

TIETJEN, J.H. & J.J. LEE (1977b). Life history of marine nematodes. Influence of temperature and salinity on the reproductive potential of *Chromadorina germanica* Bütschli. *Mikrofauna Meeresboden* 15 : 535-543.

TIETJEN, J.H. & J.J. LEE (1984). The use of free-living nematodes as a bioassay for estuarine sediments. *Mar.Environ.Res.* 11 : 233-251.

TIETJEN, J.H., J.J. LEE, J. RULLMAN, A. GREENGART & J. TROMPETER (1970). Gnotobiotic culture and physiological ecology of the marine nematode *Rhabditis marina* Bastian. *Limnol.Oceanogr.* 15 : 535-543.

TIMM, R.W. (1952). A survey of the marine nematodes of Chesapeake Bay, Maryland. *Contr. Chesapeake biol.Lab.* 95 : 3-70.

TIMM, R.W. (1963). Marine nematodes of the suborder Monhysterina from the Arabian Sea at Karachi. *Proc.helminth.Soc.Wash.* 34-39.

TOMLINSON, G.A. & M. ROTHSTEIN (1962). Nematode biochemistry. I. Culture methods. *Biochym.Biophys. Acta* 63 : 465-470.

TOMLINSON, J. (1966). The advantages of hermaphroditism and parthenogenesis. *J.Theoret.Biol.* 11 : 54-58.

TRIANTAPHYLLOU, A.C. & H. HIRSCHMANN (1973). Environmentally controlled sex expression in *Meloidodera floridensis*. *J.Nematol.* 5 : 181-185.

TROTTER, D. & J.M. WEBSTER (1983). Distribution and abundance of marine nematodes on the kelp *Macrocystis integrifolia*. *Mar.Biol.* 78 : 39-43.

TROTTER, D.B. & J.M. WEBSTER (1984). Feeding preferences and seasonality of free-living marine nematodes inhabiting the kelp *Macrocystis integrifolia*. *Mar.Ecol.Progr.Ser.* 14 : 151-157.

TRUDGILL, D.L. (1967). The effect of environment on sex determination in *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica* 13 : 263-272.

TRUDGILL, D.L. (1974). The influence of DL-Tyrosine on the sex of *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica* 20 : 34-38.

UKELESS, R. (1976). Cultivation of plants. Unicellular plants, pp. 367-416, in : Kinne, O. (Ed.), *Marine Ecology*, Vol. III, *Cultivation*. Part I. John Wiley, London, 577 pp.

VAN BRUSSEL, D. (1980). Een oekologische studie over de levenscyclus van *Diplolaimelloides oschei*. IWONL-verslag, 24 pp.

VAN BRUSSEL, D. (1982). Invloed van temperatuur en saliniteit op de levenscyclus van *Paracanthonchus caecus*. Inleidende experimenten omtrent gnotobiotische kweek met *Monhystera microphthalma*. IWONL-verslag, 35 pp.

VANFLETEREN, J.R. (1973). Amino-acid requirements of the freeliving nematode *Caenorhabditis briggsae*. *Nematologica* 19 : 93-99.

VANFLETEREN, J.R. (1978). Axenic culture of free-living, plant-parasitic, and insect-parasitic nematodes. *Ann.Rev.Phytopathol.* 16 : 131-157.

VANFLETEREN, J.R. (1980). Nematodes as nutritional models, pp. 47-79, in: Zuckerman, B.M. (Ed.), *Nematodes as biological models*. Academic Press, New-York, 2 : 312 pp.

VERNBERG, W.B. & B.C. COULL (1981). Meiofauna, pp. 147-177, in : Vernberg, F.J. & W.B. Vernberg (Eds), *Functional adaptations of marine organisms*. Academic Press, New-York.

VERNBERG, W.B. & G.S. MOREIRA (1974). Metabolic-temperature responses of the copepod *Euterpina acutifrons* (Dana) from Brazil. *Comp.Biochem. Physiol.* 49A : 757-761.

VERNBERG, F.J. & W.B. VERNBERG (1967). Thermal limits of southern hemisphere *Uca* crabs. Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus *Uca*. IX. *Oikos* 18 : 118-123.

VERNBERG, W.B. & F.J. VERNBERG (1972). *Environmental physiology of marine animals*. Springer, New-York, 346 pp.

VERSCHRAEGEN, K. (1984). Ecotoxicologische studie bij mariene nematoden. IWONL-verslag.

VIGLIERCHIO, D.R. (1974). Osmoregulation and electrolyte uptake in Antarctic nematodes. *Trans.Am.microsc.Soc.* 93 : 325-338.

VIGLIERCHIO, D.R. & R.N. JOHNSON (1971). On the maintenance of *Deontostoma californicum*. *J.Nematol.* 3(1) : 86-88.

VINCX, M. & C. HEIP (1984). Composition and seasonal fluctuations of the nematode community in a silty station off the Belgian coast. Intern Rapport : geconcerteerde onderzoeksakties oceanografie : progressrapport 1983 : 87-100.

VINCX, M., C. HEIP & L. THIELEMANS (1984). Benthic studies of the Southern Bight of the North Sea. IX. A note on marine nematodes as indicators in ecological monitoring. Intern rapport : geconcerteerde onderzoeksakties oceanografie : progressrapport 1983.

VLASBLOM, A.G. (1963). Het schelpdierlarvenonderzoek in het laboratorium te Wemeldinge van 11 juli 1955-31 juli 1963. Intern rapport, 218 pp.

VOLKMANN-ROCCO, B. & B. BATTAGLIA (1972). A new case of sibling species in the genus *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida), pp. 67-80, in : Battaglia, B. (Ed.), *Proc. 5th Eur. Marine Biology Symposium*. Piccin-Padova.

VOLKMANN-ROCCO, B. & G. FAVA (1969). Two sibling species of *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida) : *Tisbe reluctans* and *T. persimilis* n.sp. Research on their morphology and population dynamics. *Mar.Biol.* 3 : 159-164.

VON THUN, W. (1966). Eine Methode zur Kultivierung der Mikrofauna. *Veröff. Inst.Meeresforsch.Bremerh.* 2 : 277-280.

VON THUN, W. (1968). *Autökologische Untersuchungen an freilebenden Nematoden des Brackwassers*. Diss. Kiel, 72 pp.

VRANKEN, G. (1976). *Productie van* Cyprideis torosa *(Jones, 1850) (Crustacea : Ostracoda)*. Licentiaatsverhandeling, R.U.G., 32 + 35 pp.

VRANKEN, G. & C. HEIP (1983). Calculation of the intrinsic rate of natural increase, r_m with *Rhabditis marina* Bastian 1865 (Nematoda). *Nematologica* 29 : 468-477.

VRANKEN, G., L. THIELEMANS, C. HEIP & M. VANDYCKE (1981). Aspects of the life-cycle of *Monhystera parelegantula* (Nematoda, Monhysteridae). *Mar.Ecol.Progr.Ser.* 6 : 67-72.

VRANKEN, G., D. VAN BRUSSEL, R. VANDERHAEGHEN & C. HEIP (1984a). Research on the development of a standardized ecotoxicological test on marine nematodes. I. Culturing conditions and criteria for two Monhysterids, *Monhystera disjuncta* and *Monhystera microphthalma*, pp. 159-184, in : Persoone, G., E. Jaspers & C. Claus (Eds), State Univ. Ghent and Inst. Mar.Scient.Res., Bredene, Belgium. Vol. 2, 588 pp.

VRANKEN, G., R. VANDERHAEGHEN, D. VAN BRUSSEL, C. HEIP & D. HERMANS (1984b). The toxicity of mercury on the free-living marine nematode, *Monhystera disjuncta* Bastian, 1865, pp. 271-291, in : Persoone, G., E. Jaspers & C. Claus (Eds), *Ecotoxicological testing for the marine environment*. State Univ. Ghent and Inst.Mar.Scient.Res., Bredene, Belgium. Vol.2, 588 pp.

VRANKEN, G., M. VINCX & L.K. THIELEMANS (1982). The description of *Monhystrella parelegantula* (De Coninck) (Nematoda, Monhysteridae), a free-living nematode species new for the Belgian coastal area. *Biol.Jaarb. Dodonaea* 50 : 93-103.

WANG, L.H. (1971). Embryology and life cycle of *Tylenchorhynchus claytoni* Steiner, 1937 (Nematoda : Tylenchoidea). *J.Nematol.* 3(2) : 101-107.

WARWICK, R.M. (1980). Population dynamics and secondary production of benthos, pp. 1-24 in : Tenore, K.R. & B.C. Coull (Eds), *Marine benthic dynamics*. Univ. South Carolina Press.

WARWICK, R.M. (1981a). The influence of temperature and salinity on energy partitioning in the marine nematode *Diplolaimelloides bruciei*. *Oecologia (Berl.)* 51 : 318-325.

WARWICK, R.M. (1981b). Survival strategies of meiofauna, pp. 39-52 in : Jones, N.V. & W.J. Wolff (Eds), *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*. Plenum Press, New-York.

WARWICK, R.M. (1984). Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia (Berl.)* 61 : 32-41.

WARWICK, R.M. & J.M. GEE (1984). Community structure of estuarine meiobenthos. *Mar.Ecol.Progr.Ser.* 18 : 97-111.

WARWICK, R.M., I.R. JOINT & P.J. RADFORD (1979). Secondary production of the benthos in an estuarine environment, pp. 429-450, in : Jefferies, R.L. & A.J. Davey (Eds), *Ecological processes in coastal environments.* London, Blackwell.

WARWICK, R.M. & R. PRICE (1979). Ecological and metabolic studies on free-living nematodes from an estuarine mudflat. *Estuar.coast.mar.Sci.* 9 : 257-271.

WATERS, T.F. (1969). The turnover ratio in production ecology of freshwater invertebrates. *Am.Natur.* 103 : 173-185.

WEAR, R.G. (1974). Incubation in British decapod Crustacea and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development. *J. Mar.Biol.Ass.U.K.* 54 : 745-762.

WEERDT, G.L. van (1960). Studies on the biology of *Radopholus similis* (Cobb, 1893) Thorne, 1949. Part III. Embryology and post-embryonic development. *Nematologica* 5 : 43-52.

WERREN, J.H. & E.L. CHARNOV (1978). Facultative sex-ratios and population dynamics. *Nature* 272 : 349-350.

WIESER, W. (1956). Free-living marine nematodes. III. Axonolaimoidea and Monhysteroidea. *Acta Univ. Lund*, N.F., A. Vol. 2, 52 : 115 pp.

WIESER, W. (1959). Zur Ökologie der Fauna mariner Algen mit besonderer Berücksichtigung des Mittelmeeres. *Int.Rev.ges.Hydrobiol.* 44 : 137-179.

WIESER, W. (1973). Temperature relations of ectotherms : a speculative review, pp. 1-23, in : Wieser, W. (Ed.), *Effects of Temperature on Ectothermic organisms. Ecological implications and mechanisms of compensation.* Springer, Berlin, 298 pp.

WIESER, W. (1975). The meiofauna as a tool in the study of habitat heterogeneity : ecophysiological aspects, a review. *Cah.Biol.mar.* 16 : 647-670.

WIESER, W. & B. HOPPER (1967). Marine nematodes of the east coast of North America. I. Florida. *Bull.Mus.comp.Zool.Harv.* 135 : 239-344.

WIESER, W. & J. KANWISHER (1960). Growth and metabolism in a marine nematode, *Enoplus communis* Bastian. *Z.vergl.Physiol.* 43 : 29-36.

WIESER, W. & F. SCHIEMER (1977). The ecophysiology of some marine nematodes from Bermuda : seasonal aspects. *J.exp.mar.Biol.Ecol.* 26 : 97-106.

WIESER, W., J. OTT, F. SCHIEMER & E. GNAIGER (1974). An ecophysiological study of some meiofauna species inhabiting a sandy beach at Bermuda. *Mar.Biol.* 26 : 235-248.

WILSON, E.O. (1978). *Sociobiology. The new synthesis.* Belknap-Harvard, 697 pp.

WINBERG, G.G. (1971). *Methods for the estimation of production of aquatic animals.* Academic Press, London and New-York, 175 pp.

WITTE, J.J. & J.J. ZIJLSTRA (1984). The meiofauna of a tidal flat in the western part of the Wadden Sea and its role in the benthic ecosystem. *Mar.Ecol.Progr.Ser.* 14 : 129-138.

WOLFF, W.J. (1973). The estuary as an habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. *Zool.Verhand. Leiden* 126 : 1-242.

WOOLF, C.M. (1968). *Statistics for biologists. Principles of biometry.* Van Nostrand Comp.Inc., Princeton, 359 pp.

WOOMBS, M. & J. LAYBOURN-PARRY (1984). Growth, reproduction and longevity in nematodes from sewage treatment plants. *Oecologia (Berl.)* 64 : 168-172.

WRIGHT, D.J. & D.R. NEWALL (1976). Nitrogen, excretion, osmotic and ionic regulation in nematodes, pp. 163-210, in : Croll, N.A. (Ed.), *The organization of Nematodes.* Academic Press London, 439 pp.

WRIGHT, D.J. & D.R. NEWALL (1980). Osmotic and ionic regulation in nematodes, pp. 143-164, in Zuckerman, B.M. (Ed.), *Nematodes as biological models,* Volume 1, *Aging and other model systems.* Academic Press, New-York, 306 pp.

WULLF, F. (1972). Experimental studies on physiological and behavioural response mechanisms of *Nitocra spinipes* (Crustacea : Harpacticoida) from brackish-water rockpools. *Mar.Biol.* 13 : 325-329.

YEATES, G.W. (1969). Predation by *Mononchoides potohikus* (Nematoda : Diplogasteridae) in laboratory culture. *Nematologica* 15 : 1-9.

YEATES, G.W. (1970). Studies on laboratory cultures of dune sand nematodes. *J.nat.Hist. London* 4 : 119-136.

ZAIKA, V.E. (1973). *Specific production of aquatic invertebrates.* John Wiley & Sons, New-York, 154 pp.

ZAIKA, V.E. & N.P. MAKAROVA (1979). Specific production of free-living marine nematodes. *Mar.Ecol.Progr.Ser.* 1 : 153-158.

ZUCKERMAN, B.M., S. HIMMELHOCH, B. NELSON, J. EPSTEIN & M. KISIEL (1971). Aging in *Caenorhabditis briggsae.* *Nematologica* 17 : 478-487.

ZURLINI, G., I. FERRARI & A. NASSOGNE (1978). Reproduction and growth of *Euterpina acutifrons* (Copepoda : Harpacticoida) under experimental conditions. *Mar.Biol.* 46 : 59-64.

ADDENDUM

CRISP, D.J. (1971). Energy flow measurements. In : Holme, N.A. & A.O. Mc INTYRE : *Methods for the study of marine benthos*. IBP-Handbook n° 16 : 197-290. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.

HEIP, C., R. HERMAN & M. VINCX (1983). Subtidal meiofauna of the North Sea : a review. *Biol.Jaarb. Dodonaea* 51 : 116-170

HEIP, C., R. HERMAN, G. BISSCHOP, J. GOVAERE, M. HOLVOET, D. VAN DAMME, C. VANOSMAEL, K. WILLEMS & L. DE CONINCK (1979). Benthic studies of the Southern Bight of the North Sea and its adjacent continental estuaries. Progress Report. I. *ICES CM L/9* : 133-63.

LAPCHIN, L. & A. NEVEU (1980). The production of benthic invertebrates : comparison of different methods. *Acta Oecologia.Oecol.Gener.* 1 : 307-322.

SLADEN, B.K. & F.B. BANG (1969). *Biology of populations*. Elsevier. New-York-London-Amsterdam, 449 pp.

VAN BRUSSEL, D. (1979). *Bijdrage tot de kennis van de biologie van* Monhystera microphthalma *de Man 1880. Invloed van temperatuur en saliniteit op enkele aspecten van de levenscyclus*. Licentiaatsthesis, R.U.G., 64 pp.

VRANKEN, G., P.M.J. HERMAN & C. HEIP (in druk). The life history of *Monhystera disjuncta* Bastian 1865 (Nematoda, Monhysteridae) in laboratory conditions. Abstract. *1st Intern.Congr.Nemat.* Guelp Ontario, Canada.

WINBERG, G.G., K. PATALAS, J.C. WRIGHT, A. HILLBRICHT-ILKOWSKA, W.E. COOPER & K.H. MANN (1971). Methods for calculating productivity. In : Edmondson, W.T. & G.G. Winberg : *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. IBP Handbook n° 17 : 296-317. Blackwell scientific Publications. Oxford and Edinburgh.

RIJKSUNIVERSITEIT GENT

FACULTEIT DER WETENSCHAPPEN

Instituut voor Dierkunde
Laboratorium voor Morfologie en Systematiek

Academiejaar 1984 - 1985

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15

EEN AUTOECOLOGISCHE STUDIE VAN BRAKWATERNEMATODEN IN LABORATORIUMOMSTANDIGHEDEN

deel II : tabellen en figuren

door

Guido Vranken

Promotors :
Prof. Dr. A. COOMANS
Dr. C. HEIP

Verhandeling voorgelegd tot het behalen van de graad van Doctor in de wetenschappen, groep dierkunde.

13428

RIJKSUNIVERSITEIT GENT

FACULTEIT DER WETENSCHAPPEN

Instituut voor Dierkunde
Laboratorium voor Morfologie en Systematiek

Academiejaar 1984 - 1985

EEN AUTOECOLOGISCHE STUDIE VAN BRAKWATERNEMATODEN IN LABORATORIUMOMSTANDIGHEDEN

deel II : tabellen en figuren

door

Guido Vranken

Promotors :
Prof. Dr. A. COOMANS
Dr. C. HEIP

Verhandeling voorgelegd tot het behalen van de graad van Doctor in de wetenschappen, groep dierkunde.

DEEL II. Figuren en Tabellen.

INHOUD°

A. Figuren

Fig. II 1. Situering van het Dievengat (Knokke)

Fig. II 2. Situering van de Spuikom (Oostende)

Fig. II 3. Schema van de staalnamebuis

Fig. IV 2. M. *parelegantula*: minimale-maximale duur embryonale stadia

Fig. IV 3. M. *parelegantula*: gemiddelde duur embryonale stadia

Fig. V 1. M. *microphthalma*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 20 ‰S en 15°C.

Fig. V 2. M. *microphthalma*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 20 ‰S en 20°C.

Fig. V 3. M. *microphthalma*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 20 ‰S en 25°C.

Fig. V 4. M. *microphthalma*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 20 ‰S en 30°C.

Fig. V 5. M. *microphthalma*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 15°C.

Fig. V 6. M. *microphthalma*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 20°C.

Fig. V 7. M. *microphthalma*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 25°C.

Fig. V 8. M. *microphthalma*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 30°C.

Fig. V 9. M. *microphthalma*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 11 ‰S en 15°C.

Fig. V 10. M. *microphthalma*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 11 ‰S en 20°C.

Fig. V 11. M. *microphthalma*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 11 ‰S en 25°C.

Fig. V 12. M. *microphthalma*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 11 ‰S en 30°C.

° Tabellen en figuren niet opgenomen in deze lijst bevinden zich tussen de tekst (Deel I).

Fig. V 13. *M. microphthalma*: interactietermen van de driewegs-variantie-analyse (Temp.xSal.xSex), van de ontwikkelingsduur.

Fig. V 14. *M. parelegantula*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 15 °C.

Fig. V 15. *M. parelegantula*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 20 °C.

Fig. V 16. *M. parelegantula*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 25 °C.

Fig. V 17. *M. parelegantula*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 30 °C.

Fig. V 18. *M. parelegantula*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 35 °C.

Fig. V 19. *M. parva*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 8 °C.

Fig. V 20. *M. parva*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 12 °C.

Fig. V 21. *M. parva*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 17 °C.

Fig. V 22. *M. parva*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 22 °C.

Fig. V 23. *M. parva*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 20 ‰S en 18 °C.

Fig. V 24. *M. parva*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 20 ‰S en 20 °C.

Fig. V 25. *M. parva*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 20 ‰S en 25 °C.

Fig. V 26. *M. disjuncta*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 3 °C.

Fig. V 27. *M. disjuncta*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 8 °C.

Fig. V 28. *M. disjuncta*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 12 °C.

Fig. V 29. *M. disjuncta*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 15 °C.

Fig. V 30. *M. disjuncta*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 17 °C.

Fig. V 31. *M. disjuncta*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 20 °C.

Fig. V 32. *C. nudicapitata*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 8 °C.

Fig. V 33. *C. nudicapitata*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 12 °C.

Fig. V 34. *C. nudicapitata*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 17 °C.

Fig. V 35. *C. nudicapitata*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 22 °C.

Fig. V 36. *N. poecilosomoides*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 14 °C.

Fig. V 37. *N. poecilosomoides*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 20 °C.

Fig. V 38. *N. poecilosomoides*: frequentiedistributie van de ontwikkelingsduur bij 30 ‰S en 23 °C.

Fig. V 39. *M. parva*: ontwikkelingssnelheid van drie populaties.

Fig. V 41. *M. microphthalma*: verband ontwikkelingsduur - temperatuur bij 20 ‰ saliniteit.

Fig. V 42. *M. microphthalma*: verband ontwikkelingsduur - temperatuur bij 30 ‰ saliniteit.

Fig. V 43. *M. microphthalma*: verband ontwikkelingsduur - temperatuur bij 11 ‰ saliniteit.

Fig. V 44. *M. parelegantula*: verband ontwikkelingsduur - temperatuur bij 30 ‰ saliniteit.

Fig. V 45. *M. disjuncta*: verband ontwikkelingsduur - temperatuur bij 30 ‰ saliniteit.

Fig. V 46. *M. parva*: verband ontwikkelingsduur - temperatuur bij 30 ‰ S.

Fig. V 47. *C. nudicapitata*: verband ontwikkelingsduur - temperatuur bij 30 ‰ saliniteit.

Fig. V 48. waarden van de exponent b in de relatie tussen ontwikkelingsduur en de temperatuur (4 soorten).

Fig. V 49. Verband tussen de ontwikkelingssnelheid van de ♀♀ en de temperatuur (5 soorten).

Fig. V 50. Verband tussen dagelijkse ontwikkelingssnelheid en temperatuur (4 soorten).

Fig. V 51. Dagelijkse ontwikkelingssnelheid en cumulatieve ontwikkeling van drie soorten in het Dievengat.

Fig. V 52. Dagelijkse ontwikkelingssnelheid en cumulatieve ontwikkeling van vier soorten in de Spuikom.

Fig. V 53. Ontwikkelingsaccumulatie gedurende een jaar in functie van de optimale temperatuur en de spreidingsparameter (Spuikom).

Fig. V 54. Ontwikkelingsaccumulatie gedurende een jaar in functie van de optimale temperatuur en de spreidingsparameter (Dievengat).

Fig. V 55. Zelfde figuur voor de lente en de zomer (Dievengat).

Fig. V 56. Zelfde figuur voor lente, zomer en volledig jaar (Dievengat), met grotere parameter-range.

Fig. V 57. Verband tussen T_{min} en drooggewicht bij mariene en brakwater-nematoden.

Fig. V 58. Verband tussen E_{min} en eigewicht bij mariene en brakwater-nematoden.

Fig. V 59. Arrhenius plot van de ontwikkelingssnelheid gedurende de embryonale en postembryonale periode (6 soorten).

Fig. V 60. Arrhenius plot van de ontwikkelingssnelheid gedurende de embryonale periode (5 soorten).

Fig. V 61. Van 't Hoff plot van de ontwikkelingssnelheid gedurende de embryonale en postembryonale periode (6 soorten).

Fig. V 62. Van 't Hoff plot van de ontwikkelingssnelheid gedurende de embryonale periode (5 soorten).

Fig. V 63. Arrhenius plot van de ontwikkelingssnelheid gedurende de embryonale en postembryonale periode voor de soorten bestudeerd door Garcia (1982).

Fig. V 64. Waarden van de exponent b in de relatie tussen ontwikkelingsduur en de temperatuur bij mariene en brakwaternematoden.

Fig. V 65. Verband tussen de temperatuursafhankelijkheid van de ontwikkeling en de basale temperatuur bij mariene en brakwaternematoden.

Fig. V 66. *M. microphthalma*: E_{min} en T_{min} van ♀♀ bij verschillende temperaturen en drie saliniteiten.

Fig. V 67. Verband tussen het aantal juveniele perioden per jaar en het versgewicht bij mariene en brakwaternematoden.

Fig. VII 1. M. *microphthalma*: populatiegroei bij 20 ‰ S.
Fig. VII 2. M. *microphthalma*: r per tijdsinterval bij 20 ‰ S.
Fig. VII 3. M. *microphthalma*: samenstelling populatie bij 15 °C en 20 ‰ S.
Fig. VII 4. M. *microphthalma*: samenstelling populatie bij 20 °C en 20 ‰ S.
Fig. VII 5. M. *microphthalma*: samenstelling populatie bij 25 °C en 20 ‰ S.
Fig. VII 6. M. *microphthalma*: populatiegroei bij 20 ‰ S en vier temperaturen.
Fig. VII 7. M. *microphthalma*: populatiegroei bij 11 ‰ S en vier temperaturen.
Fig. VII 8. M. *microphthalma*: populatiegroei bij 30 ‰ S en drie temperaturen.
Fig. VII 9. M. *microphthalma*: r per tijdsinterval bij 11 ‰ S.
Fig. VII 10. M. *microphthalma*: r per tijdsinterval bij 30 ‰ S.
Fig. VII 11. M. *parelegantula*: populatiegroei bij 30 ‰ S.
Fig. VII 12. M. *disjuncta*: populatiegroei bij 30 ‰ S.
Fig. VII 13. M. *disjuncta*: r per tijdsinterval bij 30 ‰ S.
Fig. VII 14. M. *disjuncta*: populatiegroei bij 30 ‰ S.
Fig. VII 15. M. *parva*: populatiegroei bij 30 ‰ S.
Fig. VII 16. M. *parva*: r per tijdsinterval bij 30 ‰ S.
Fig. VII 17. C. *nudicapitata*: populatiegroei bij 30 ‰ S.
Fig. VII 18. C. *nudicapitata*: r per tijdsinterval bij 30 ‰ S.
Fig. VII 19. R. *marina*: populatiegroei bij 20 ‰ S.
Fig. VII 20. M. *microphthalma* en M. *disjuncta*: 95 % vergelijkingsintervallen voor de populatiegroei bij verschillende saliniteiten.
Fig. VII 21. M. *parelegantula*, M. *parva* en C. *nudicapitata*: 95 % vergelijkingsintervallen voor de populatiegroei.
Fig. VII 22. Vergelijking tussen populatietoenames berekend met het exponentieel en het logistisch model.
Fig. VII 23. Vergelijking tussen populatietoenames berekend met het exponentieel en het logistisch model.
Fig. VII 24. Verband tussen de reproductieve potentiaal en het versgewicht

Fig. VIII 1. Somatische groei van 5 soorten.
Fig. VIII 2. Somatische groei van C. *nudicapitata*: fitting van Gompertz en logistische groeicurves.
Fig. VIII 3. M. *microphthalma*: cumulatieve fecunditeit bij 20 ‰ S.
Fig. VIII 4. M. *disjuncta*: cumulatieve fecunditeit bij 30 ‰ S.
Fig. VIII 5. M. *parelegantula*: cumulatieve fecunditeit bij 30 ‰ S, 30 °C.
Fig. VIII 6. M. *parva*: cumulatieve fecunditeit bij 30 ‰ S, 12 °C.
Fig. VIII 7. C. *nudicapitata*: cumulatieve fecunditeit bij 30 ‰ S, 12 °C.

Fig. VIII 8. M. *microphthalma*: overlevingscurves bij 20 ‰ S en 3 temperaturen.
Fig. VIII 9. M. *disjuncta*: overlevingscurves bij 30 ‰ S en 3 temperaturen.
Fig. VIII 10. M. *parva*: overlevingscurves bij 30 ‰ S, 12 °C.
Fig. VIII 11. C. *nudicapitata*: overlevingscurves bij 30 ‰ S en 12 °C.
Fig. VIII 12. M. *parelegantula*: overlevingscurves bij 30 ‰ S en 30 °C.
Fig. VIII 13. M. *microphthalma*: risicofunctie en fitting van overlevingsdistributies door experimentele data (15 °C, 20 ‰ S) voor ♀♀ .
Fig. VIII 14. M. *microphthalma*: idem bij 15 °C en 20 ‰ S, ♂♂
Fig. VIII 15. M. *microphthalma*: idem bij 20 °C en 20 ‰ S, ♀♀
Fig. VIII 16. M. *microphthalma*: idem bij 20 °C en 20 ‰ S, ♂♂
Fig. VIII 17. M. *microphthalma*: idem bij 25 °C en 20 ‰ S, ♀♀
Fig. VIII 18. M. *microphthalma*: idem bij 25 °C en 20 ‰ S, ♂♂
Fig. VIII 19. M. *parelegantula*: idem bij 30 °C en 30 ‰ S.
Fig. VIII 20. M. *parva*: idem bij 12 °C en 30 ‰ S, ♀♀
Fig. VIII 21. M. *parva*: idem bij 12 °C en 30 ‰ S, ♂♂
Fig. VIII 22. C. *nudicapitata*: idem bij 12 °C en 30 ‰ S, ♀♀
Fig. VIII 23. C. *nudicapitata*: idem bij 12 °C en 30 ‰ S, ♂♂
Fig. VIII 24. M. *disjuncta*: idem bij 3 °C en 30 ‰ S, ♀♀
Fig. VIII 25. M. *disjuncta*: idem bij 3 °C en 30 ‰ S, ♂♂
Fig. VIII 26. M. *disjuncta*: idem bij 12 °C en 30 ‰ S, ♀♀
Fig. VIII 27. M. *disjuncta*: idem bij 12 °C en 30 ‰ S, ♂♂
Fig. VIII 28. M. *disjuncta*: idem bij 17 °C en 30 ‰ S, ♀♀
Fig. VIII 29. M. *disjuncta*: idem bij 17 °C en 30 ‰ S, ♂♂
Fig. VIII 30. M. *microphthalma*: reproductieve waarde bij 20 ‰ S en 4 temperaturen.
Fig. VIII 31. M. *disjuncta*: reproductieve waarde bij 30 ‰ S en 3 temparaturen.
Fig. VIII 32. M. *parva*: reproductieve waarde bij 30 ‰ S en 12 °C.
Fig. VIII 33. M. *parelegantula*: reproductieve waarde bij 30 °C en 30 ‰ S.
Fig. VIII 34. C. *nudicapitata*: reproductieve waarde bij 12 °C en 30 ‰ S.

Fig. IX 1. M. *disjuncta*: overzicht van de levenscyclus bij 30 ‰ S.
Fig. IX 2. Verband tussen dagelijkse gewichtsspecifieke produktie en temperatuur (7 soorten).

B. Tabellen.

Tab. II 1. Abiotische kenmerken van het Dievengat te Knokke.

Tab. II 2. Abiotische kenmerken van de Spuikom te Oostende.

Tab. II 4. Staalnameplaats en kweekmethodiek van de bestudeerde soorten.

Tab. V 1. Gepoolde mortaliteit van alle soorten bij alle temperaturen.

Tab. V 2. Preadulte, juveniele en eimortaliteit van alle soorten bij alle temperaturen.

Tab. V 3. Statistische analyse van de mortaliteiten met de G/q test.

Tab. V 4. Vergelijking van de preadulte mortaliteit bij 3 saliniteiten (*M. microphthalma*).

Tab. V 6. Statistische analyse van de ontwikkelingsduur van alle soorten + a posteriori test naar Games & Howell.

Tab. V 7. Statistische analyse van de ontwikkeling in de verschillende replicaten, alle soorten bij alle temperaturen.

Tab. V 8. Tweewegs variantieanalyse van de ontwikkelingsduur van beide sexen in de verschillende replicaten, alle soorten bij alle temperaturen.

Tab. V 9. Kruskall-Wallis analyse van de ontwikkelingsduur bij de verschillende temperaturen, alle soorten.

Tab. V 10. *M. microphthalma*: vergelijking van de embryonale ontwikkeling en van de minimale generatietijd bij 3 saliniteiten.

Tab. V 14. *M. disjuncta*: computeroutprint van de statistieken van de ontwikkelingstijd bij verschillende temperaturen, voor de afzonderlijke replicaten.

Tab. V 15. Vergelijking van T_{min} van enkele hier bestudeerde soorten met literatuurgegevens over dezelfde soorten.

Tab. V 16. Literatuuroverzicht van de levenscyclus van alle gekweekte brakwaternematoden.

Tab. V 17. Sex-ratio van brakwaternematoden.

Tab. V 18. Sex-ratio (per temperatuur) van de hier bestudeerde soorten.

Tab. V 19. Statistische analyse van de sex-ratio (G-test).

19.1. 1:1 nulhypothese (alle soorten)

19.2. *M. disjuncta*, 3 verschillende nulhypotheses

19.3. Temperatuursafhankelijkheid van de sex-ratio.

Tab. V 20. F_{max} testen naar de homogeniteit van variantie bij ontwikkelingstijden.

Tab. V 21. Statistische analyse van vergelijkingen V 7, V 16 en V 26.

Tab. V 22. Statistische analyse van de allometrische functie.

Tab. V 23. Statistische analyse van vergelijkingen V 2, V 16 en V 26.

Tab. V 24. t-test om na te gaan of de exponent b van de allometrische vergelijking verschillend is van-1 (conservatieve test).

Tab. V 25. Zelfde test, volgens Sokal & Rohlf (1981).

Tab. V 26. Statistische analyse van vergelijking V 2.

Tab. V 27. Coëfficiënten S, k en T_o van vergelijking V 2.

Tab. V 28. Q_{10}- coëfficiënten per intervallen van 5 °C (alle soorten).

Tab. V 29. T_m, T_σ en R_m berekend met de normale vergelijking (alle soorten).

Tab. V 30. T_{min} (berekende waarden) en χ^2 goodness of fit analyse.

Tab. V 31. Constanten van Bělehrádek's vergelijking.

Tab. V 32. Aantal generaties per jaar berekend met verschillende vergelijkingen.

Tab. V 33. Aantal generaties per jaar van *M. microphthalma* na correctie voor de saliniteit.

Tab. V 35. Q_{10} - waarden van de ontwikkelingstijd voor lage en hoge temperatuursintervallen.

Tab. V.36. Saliniteitstolerantie van de bestudeerde soorten.

Tab. V 38. Verband tussen de generatietijd en het versgewicht van adulte wijfjes.

Tab. VI 2. Parameters van de levenscyclus van verschillende nematodensoorten bij verschillende temperaturen. Demografische analyse.

Tab. VI 3. Berekening van de natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid met verschillende vergelijkingen.

Tab. VII 3. Coëfficiënten van de logistische populatiegroeicurve: r, K, t_o, N_{max}, toenametijd.

Tab. VII 19. *M. microphthalma*: populatiegroei bij 20 ‰ S en 4 temperaturen.

Tab. VII 20. *M. microphthalma*: populatiegroei bij 11 ‰ S en 4 temperaturen.

Tab. VII 21. *M. microphthalma*: populatiegroei bij 30 ‰ S en 4 temperaturen.

Tab. VII 22. *M. parelegantula*: populatiegroei bij 30 ‰ S en 5 temperaturen.

Tab. VII 23. *M. disjuncta*: populatiegroei bij 30 ‰ S en 6 temperaturen.

Tab. VII 24. *M. parva*: populatiegroei bij 30 ‰ S en 4 temperaturen.

Tab. VII 25. *C. nudicapitata*: populatiegroei bij 30 ‰ S en 5 temperaturen.

Tab. VII 26. *R. marina*: populatiegroei bij 20 ‰ S en 3 temperaturen.

Tab. VII 28. Invloed van de temperatuur, saliniteit en voedselsamenstelling op de reproductieve potentiaal, gemeten als 'r'.

Tab. VIII 2. Fecunditeit en eiproduktie van M. *microphthalma*.
Tab. VIII 3. Fecunditeit en eiproduktie van M. *disjuncta*.
Tab. VIII 4. Fecunditeit en eiproduktie van M. *parelegantula*, M. *parva* en C. *nudicapitata*.
Tab. VIII 5. Coëfficiënten van de risicoanalyse volgens Gehan & Siddiqui (1973).
Tab. VIII 6. Coëfficiënten van de fitting volgens Pinder *et al.* (1978).
Tab. VIII 7. Vergelijking tussen de levensverwachting (traditionele levenstabel) en de MAL berekend volgens Pinder *et al.* (1978).
Tab. VIII 8. Demografische parameters van de hier bestudeerde soorten.
Tab. VIII 9. Procentuele samenstelling van de levensstadia in de stabiele leeftijdsverdeling van de hier bestudeerde soorten.

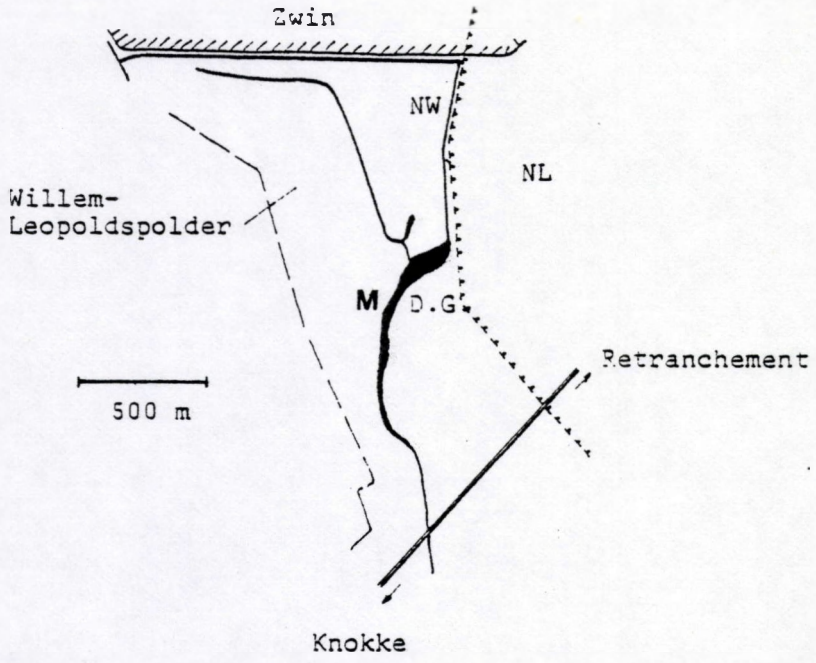


Fig. II 1. Algemene situering van het Dievengat in Knokke; M = de monsterplaats (naar Heip, 1973).

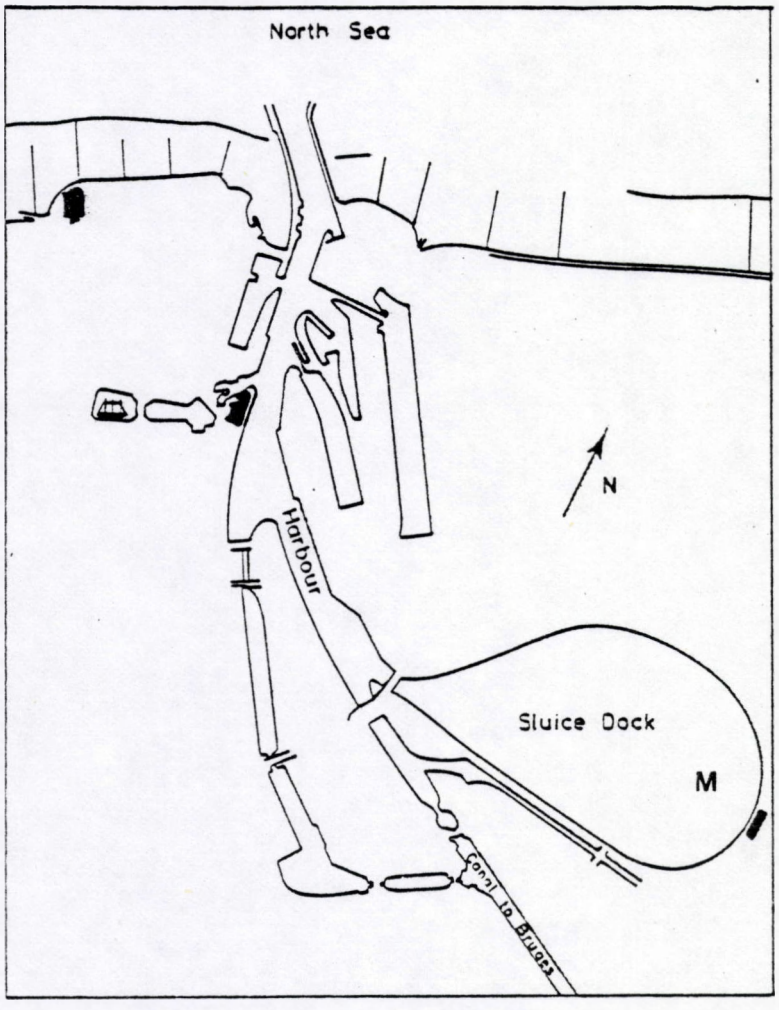


Fig. II 2. Algemene situering van de Spuikom in Oostende; M = de monsterplaats (naar Podamo, 1976a).

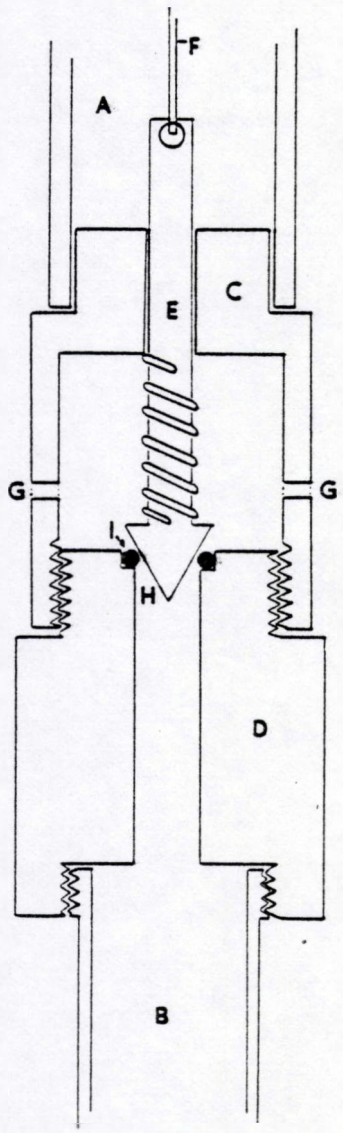


Fig. II 3. Tussenstuk waarop de core uit plexiglas wordt bevestigd voor het nemen van bodemmonsters in de Spuikom (naar Govaere en Thielemans, 1979).

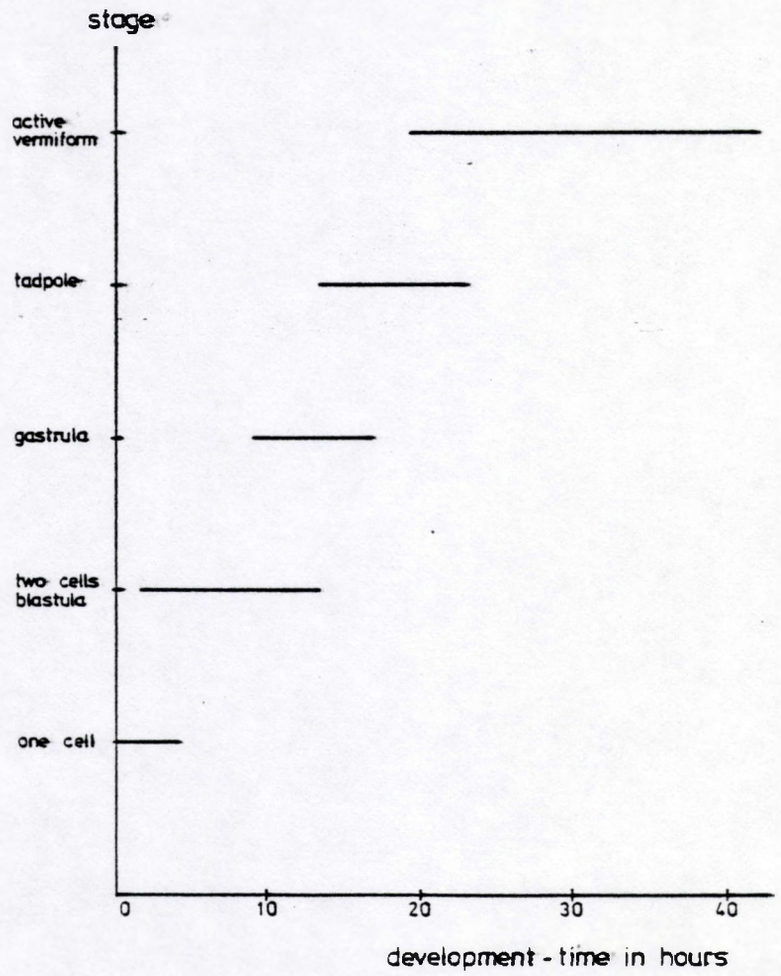


Fig. IV 2. *Monhystrella parelegantula* : minimale en maximale duur van de embryonale stadia bij 30 °C en 30 ‰ saliniteit.

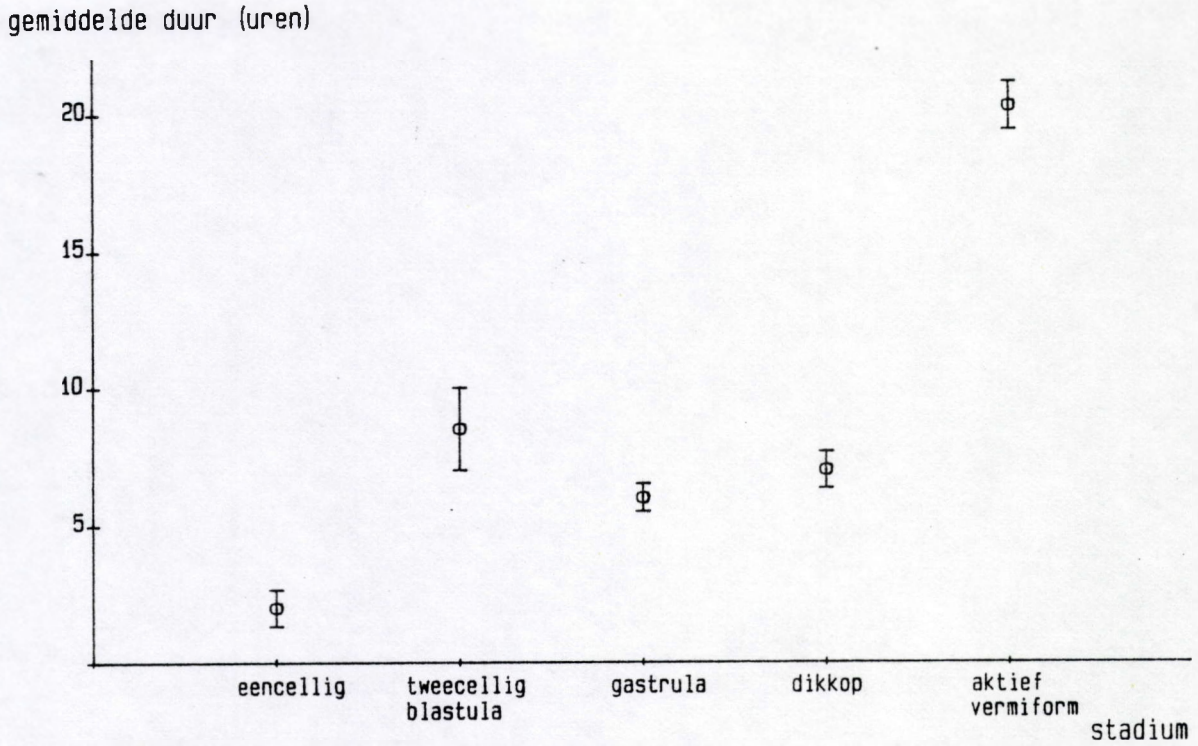


Fig. IV 3. *Monhystrella parelegantula* : gemiddelde duur van de embryonale stadia bij 30 °C en 30 ‰ saliniteit met betrouwbaarheidsgrenzen in uren.

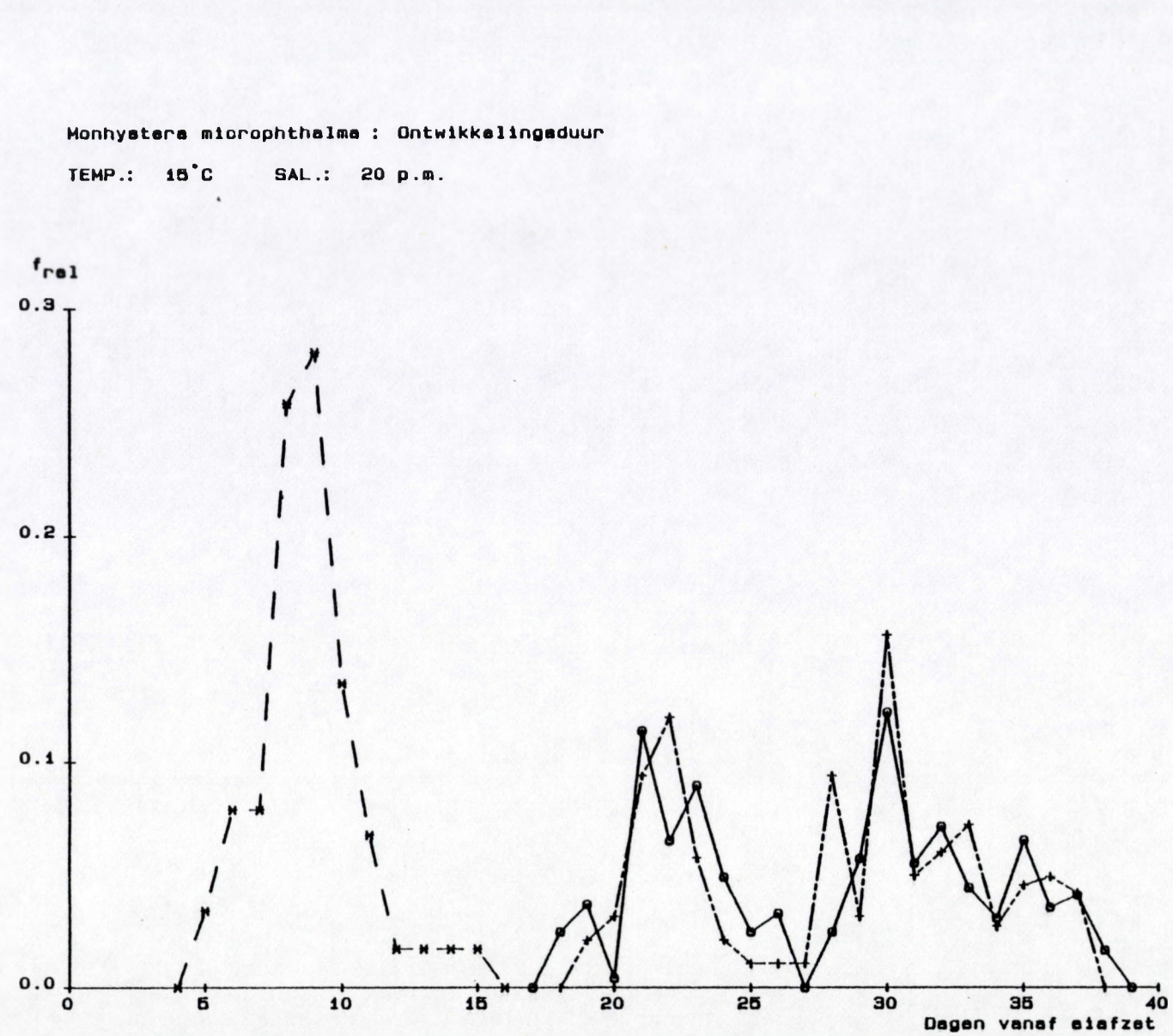


Fig. V 1. *M. microphthalma* 15 °C en 20 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

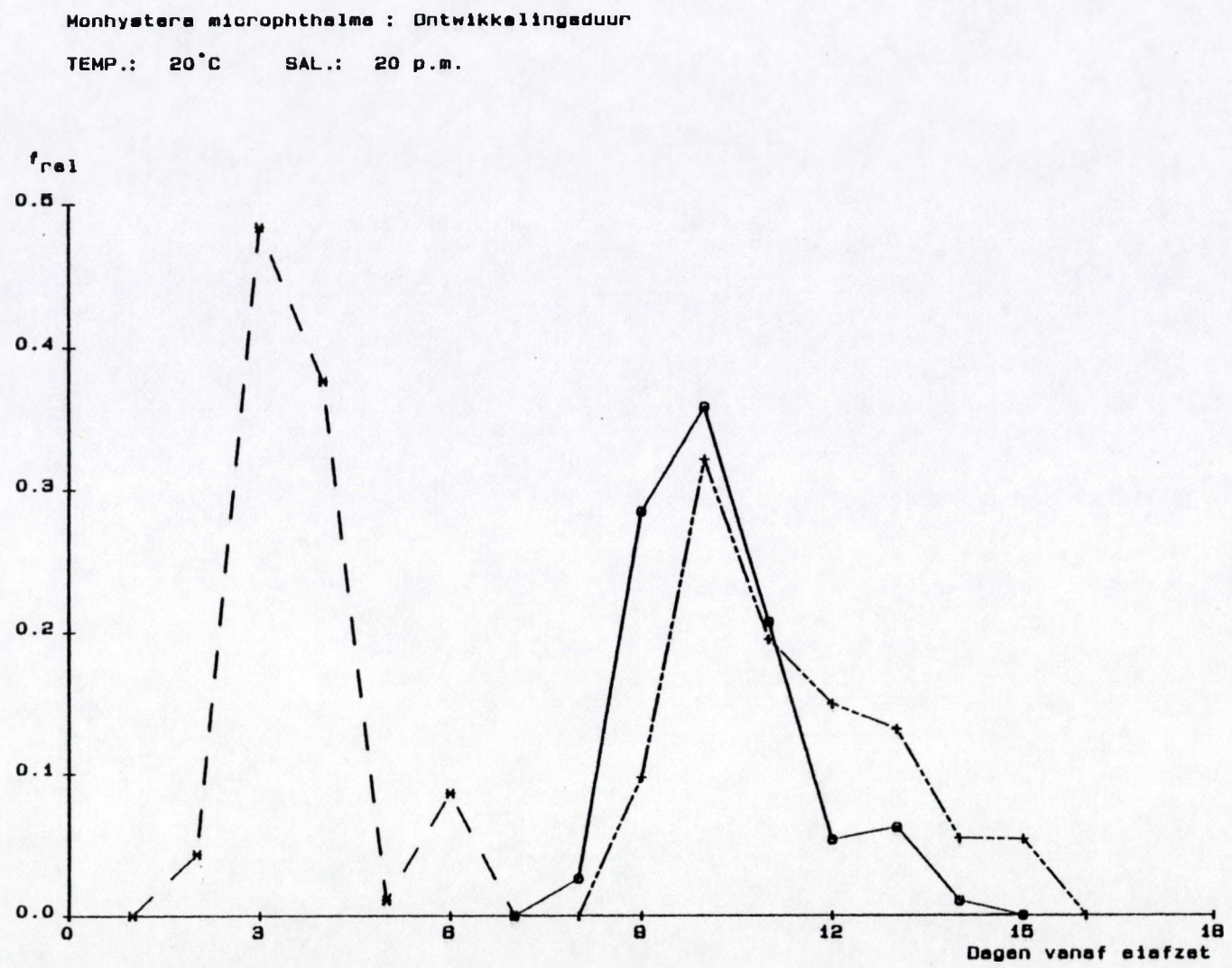


Fig. V 2. M. *microphthalma* 20 °C en 20 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

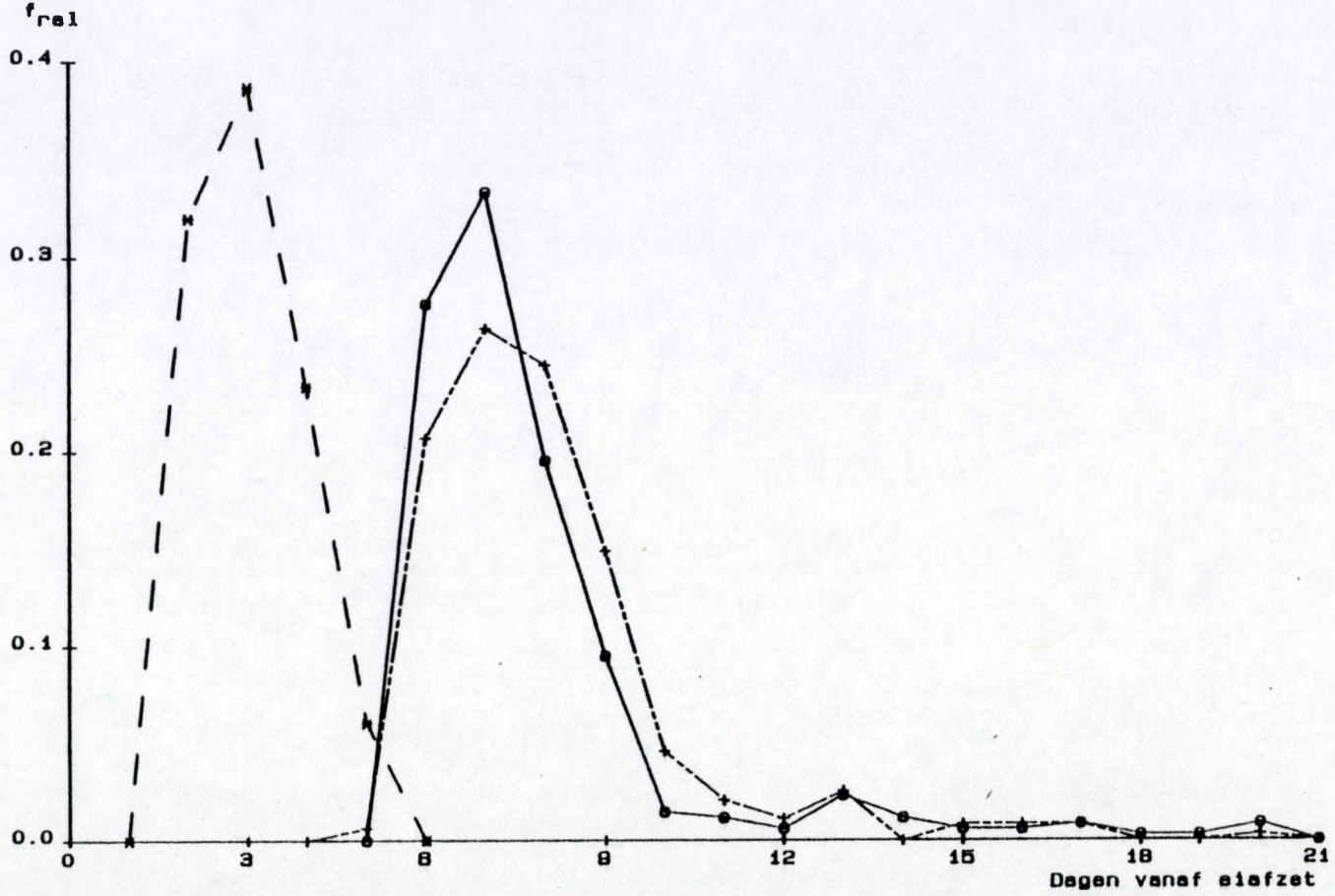


Fig. V 3. *M. microphthalma* 25 °C en 20 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

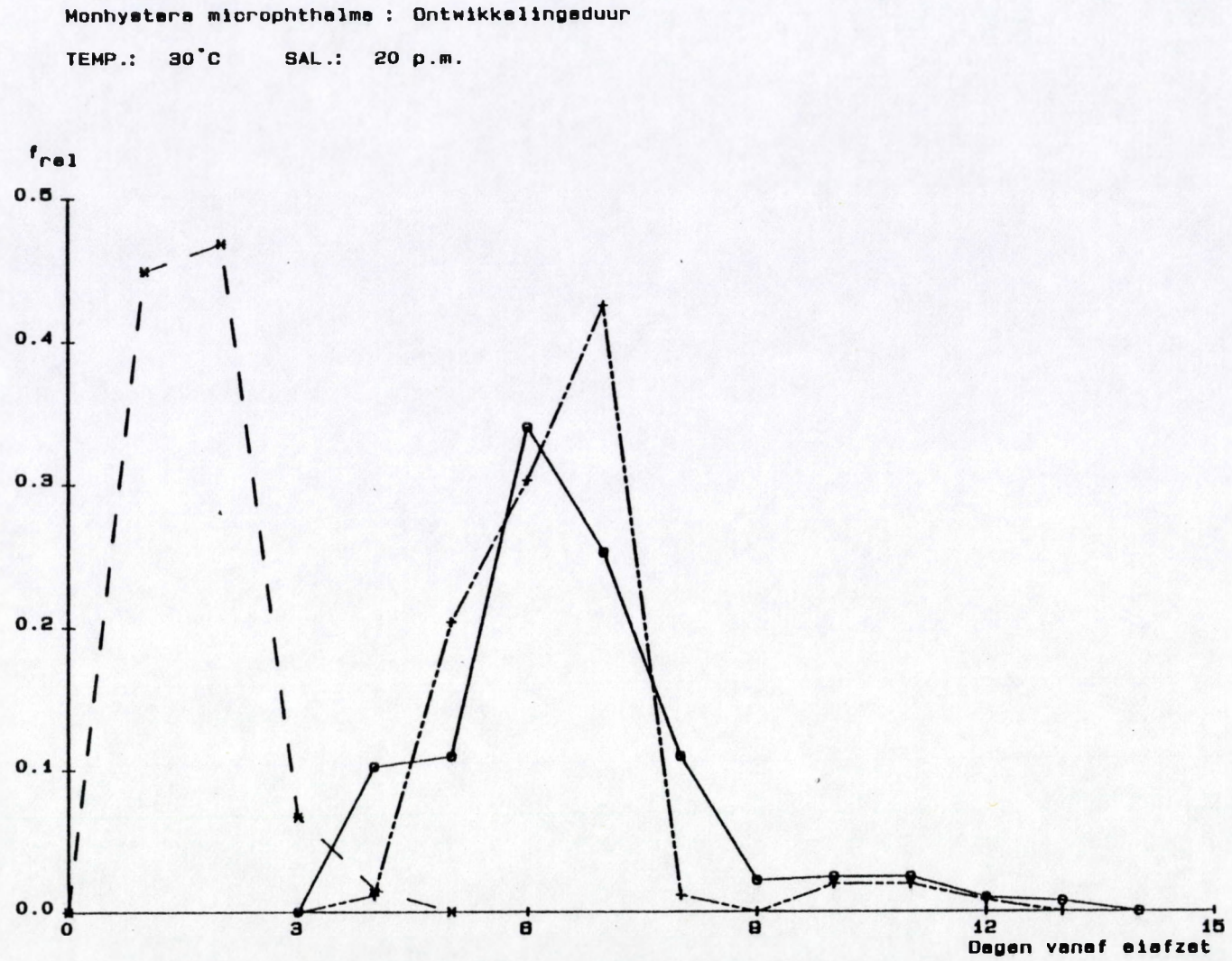


Fig. V 4. *M. microphthalma* 30 °C en 20 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+— --+).

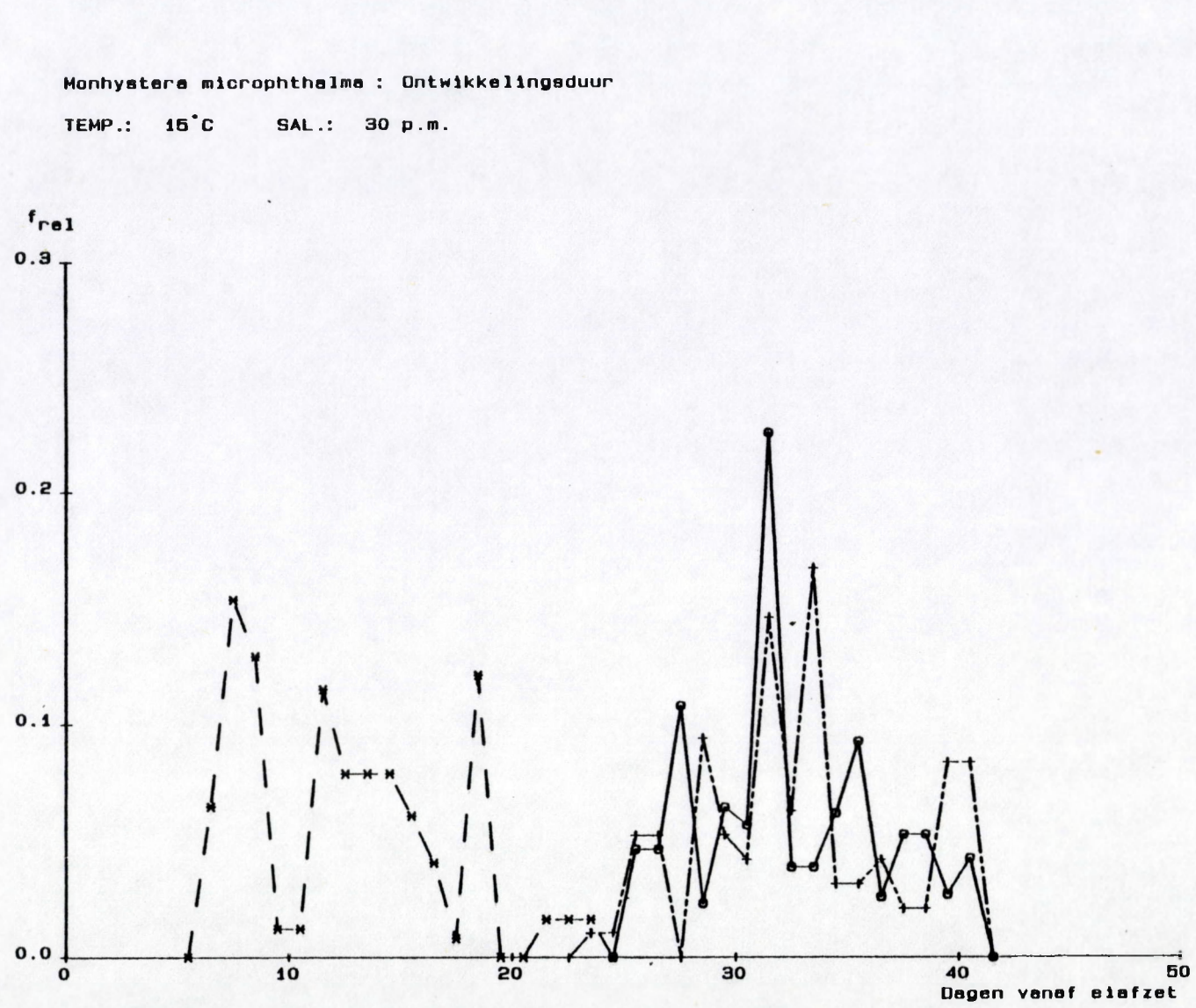


Fig. V 5. *M. microphthalma* 15 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistribution van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

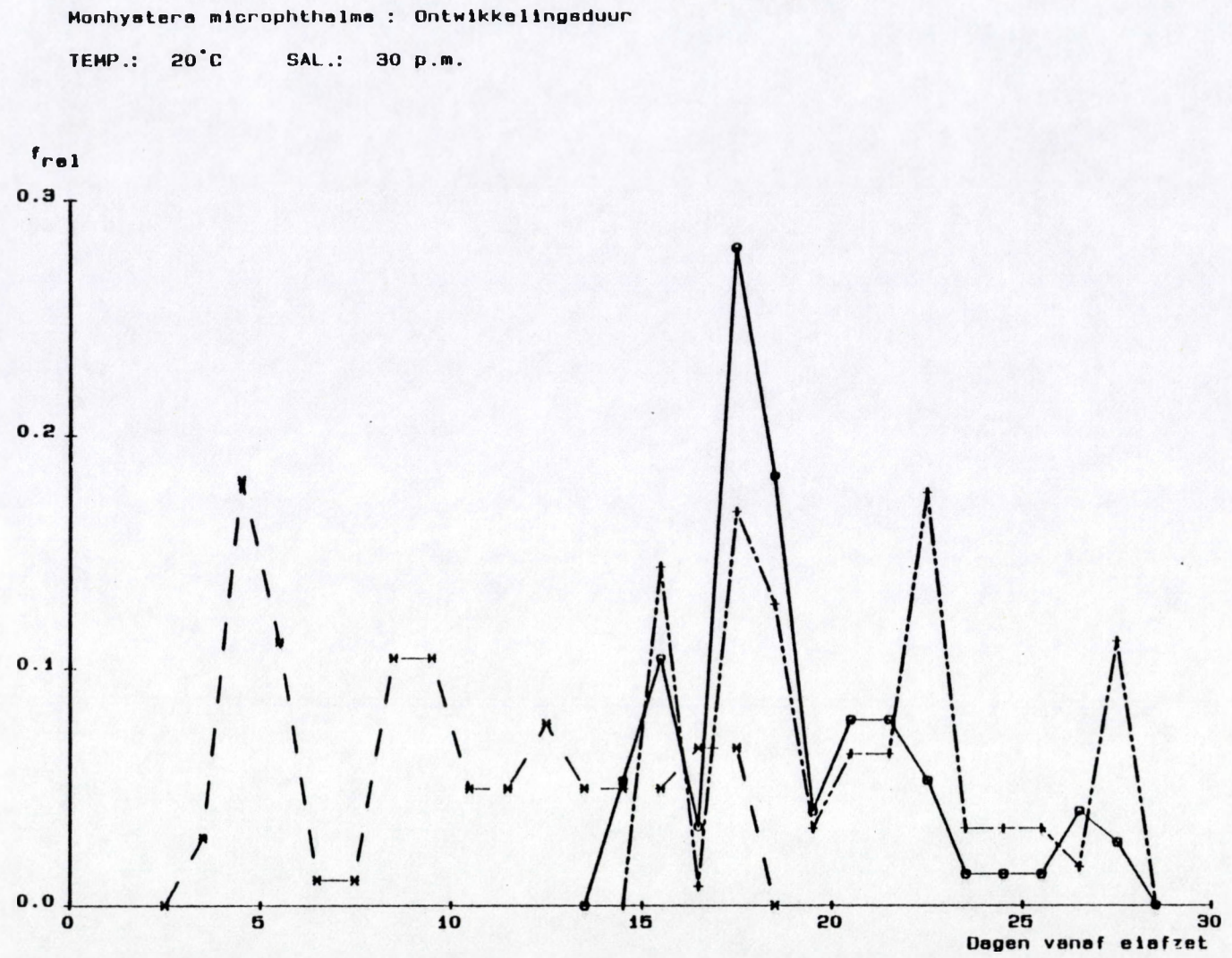


Fig. V 6. *M. microphthalma* 20 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

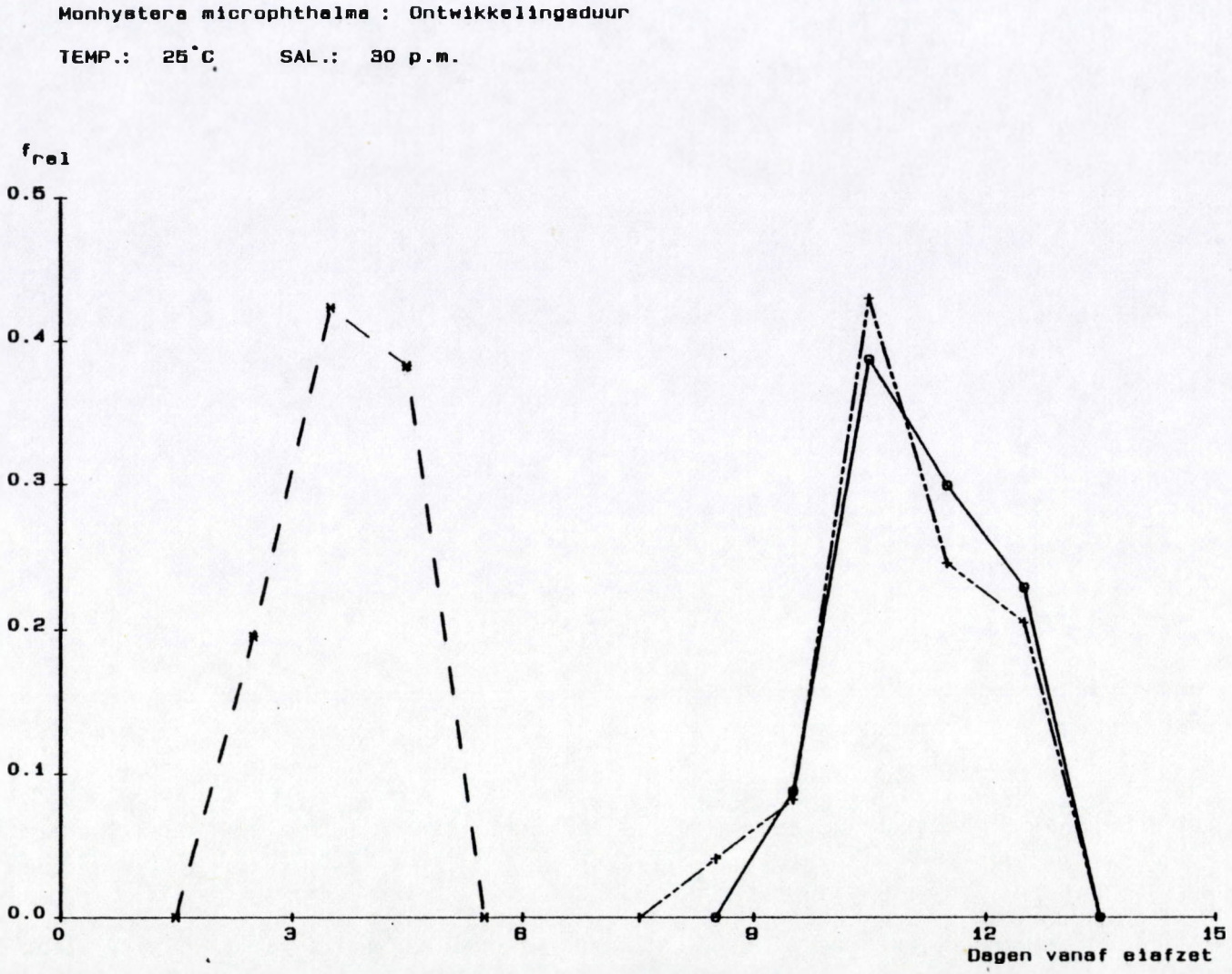


Fig. V 7. *M. microphthalma* 25 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (X---X), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

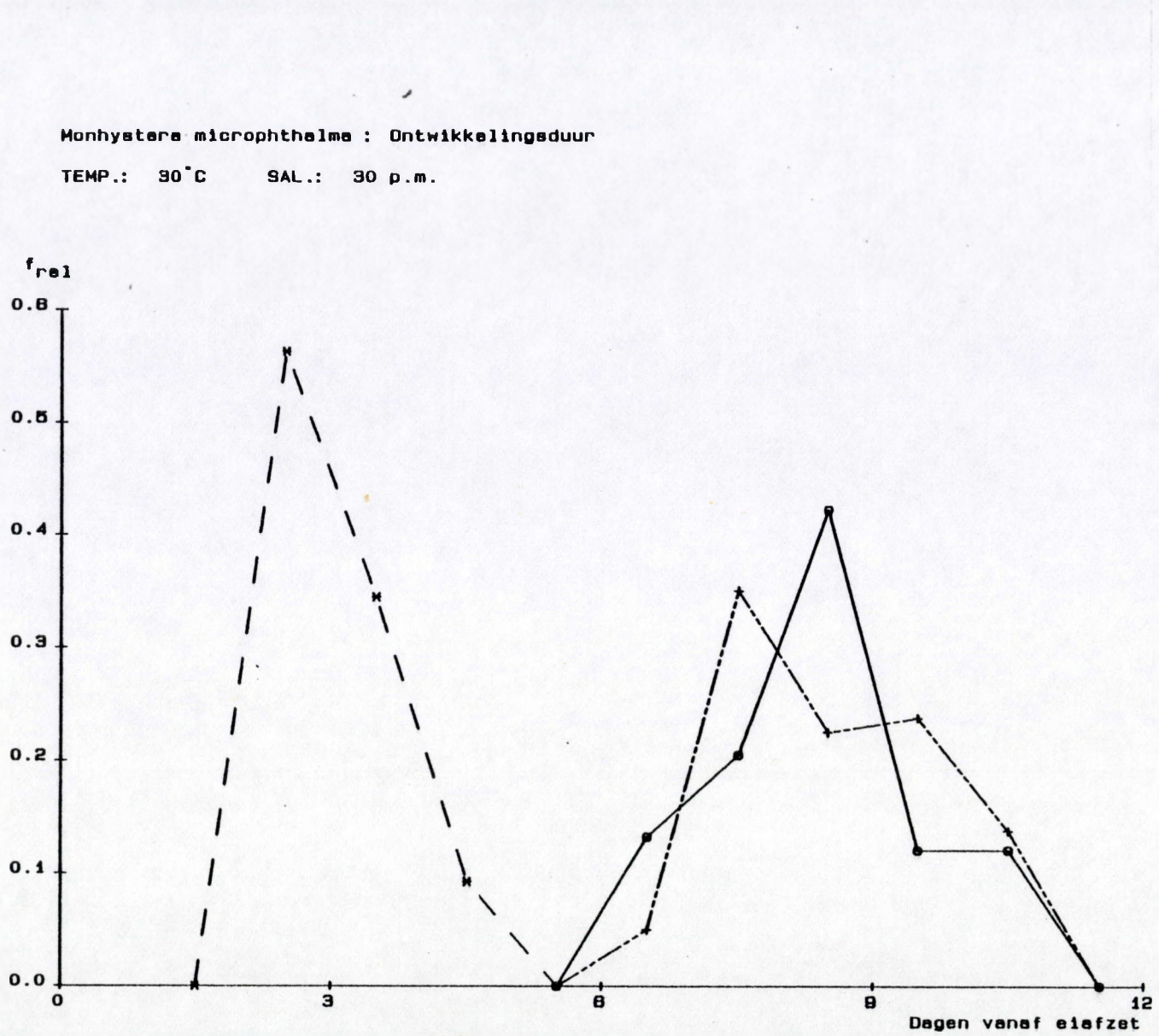


Fig. V 8. *M. microphthalma* 30 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

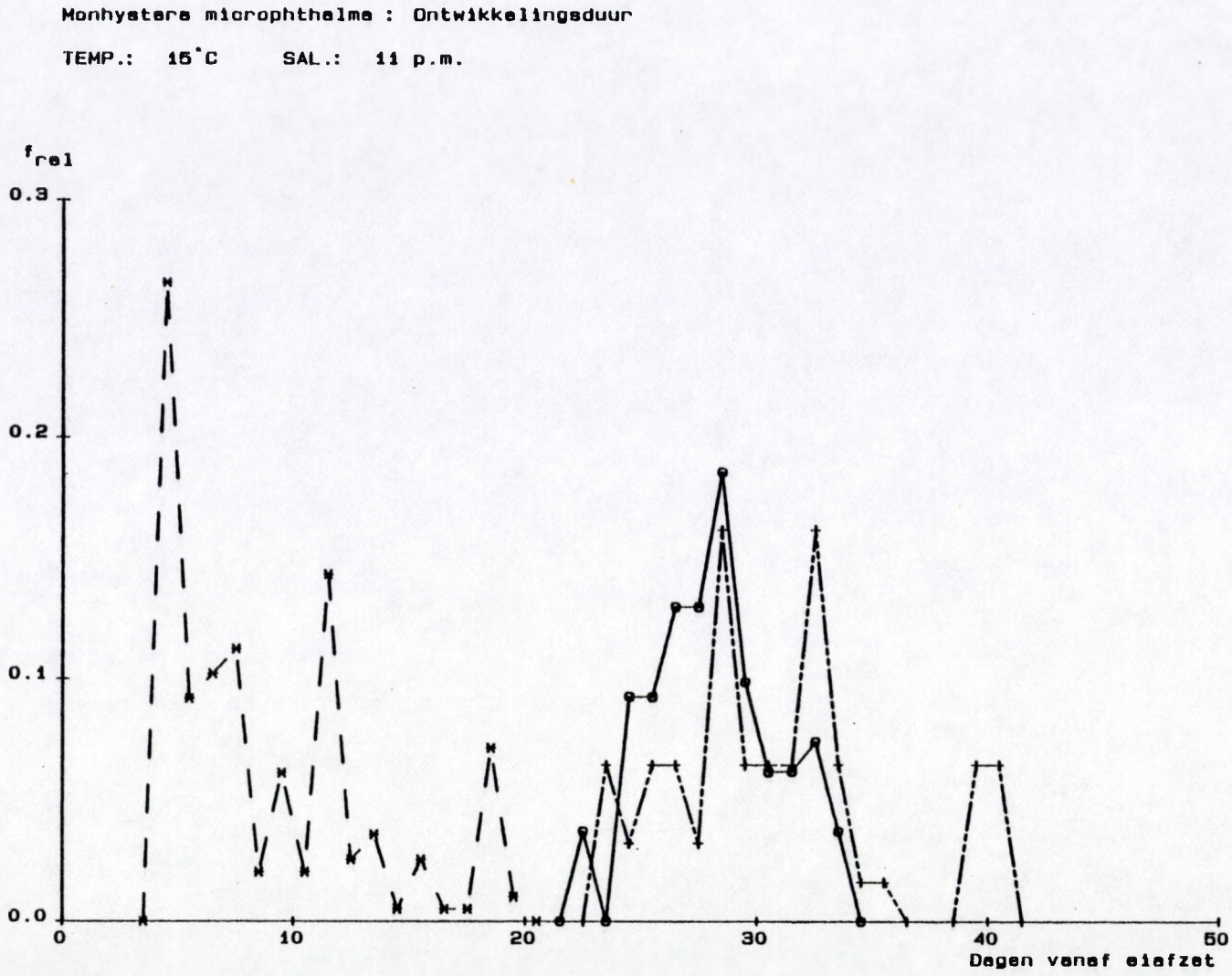


Fig. V 9. *M. microphthalma* 15 °C en 11 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

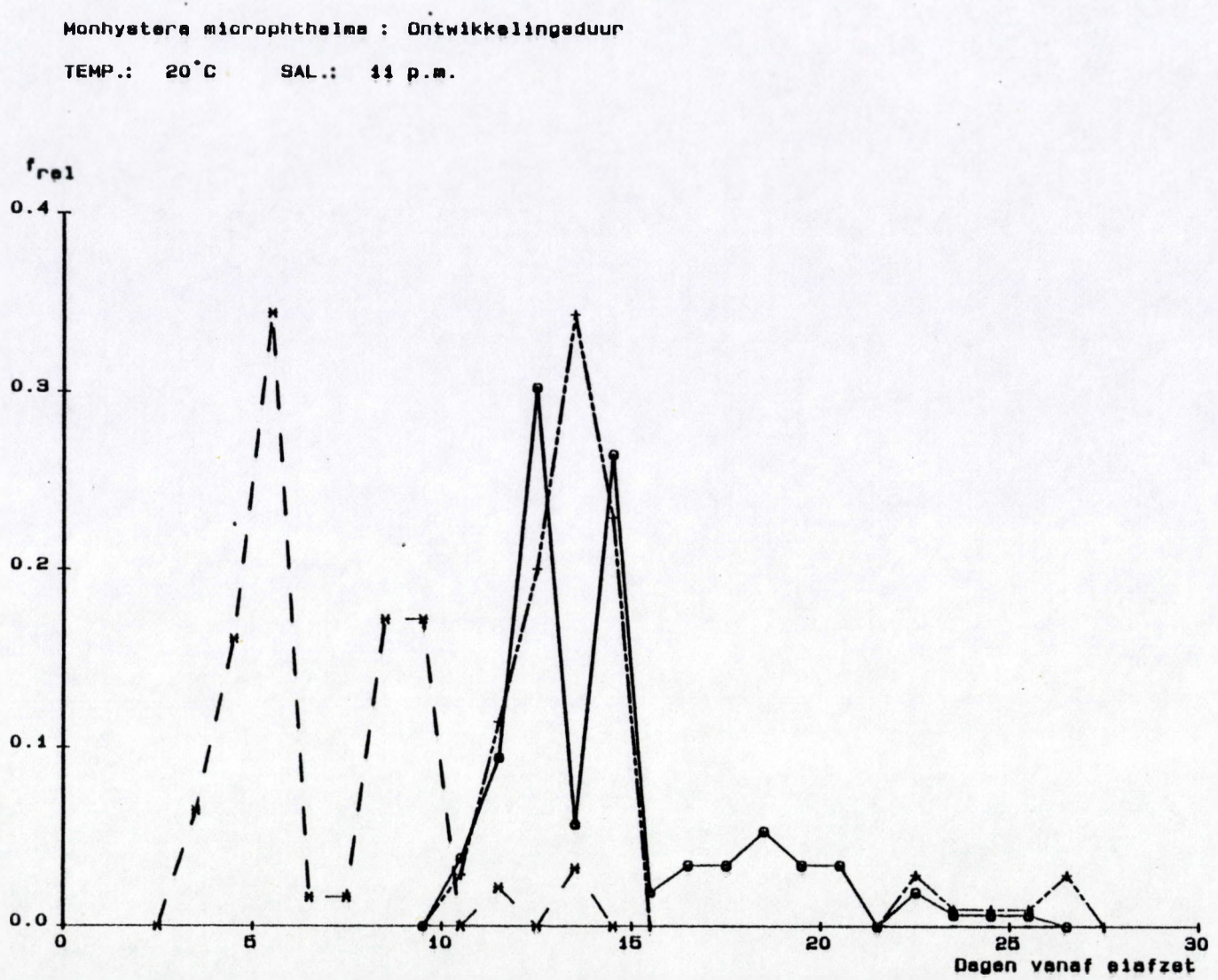


Fig. V 10. *M. microphthalma* 20 °C en 11 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

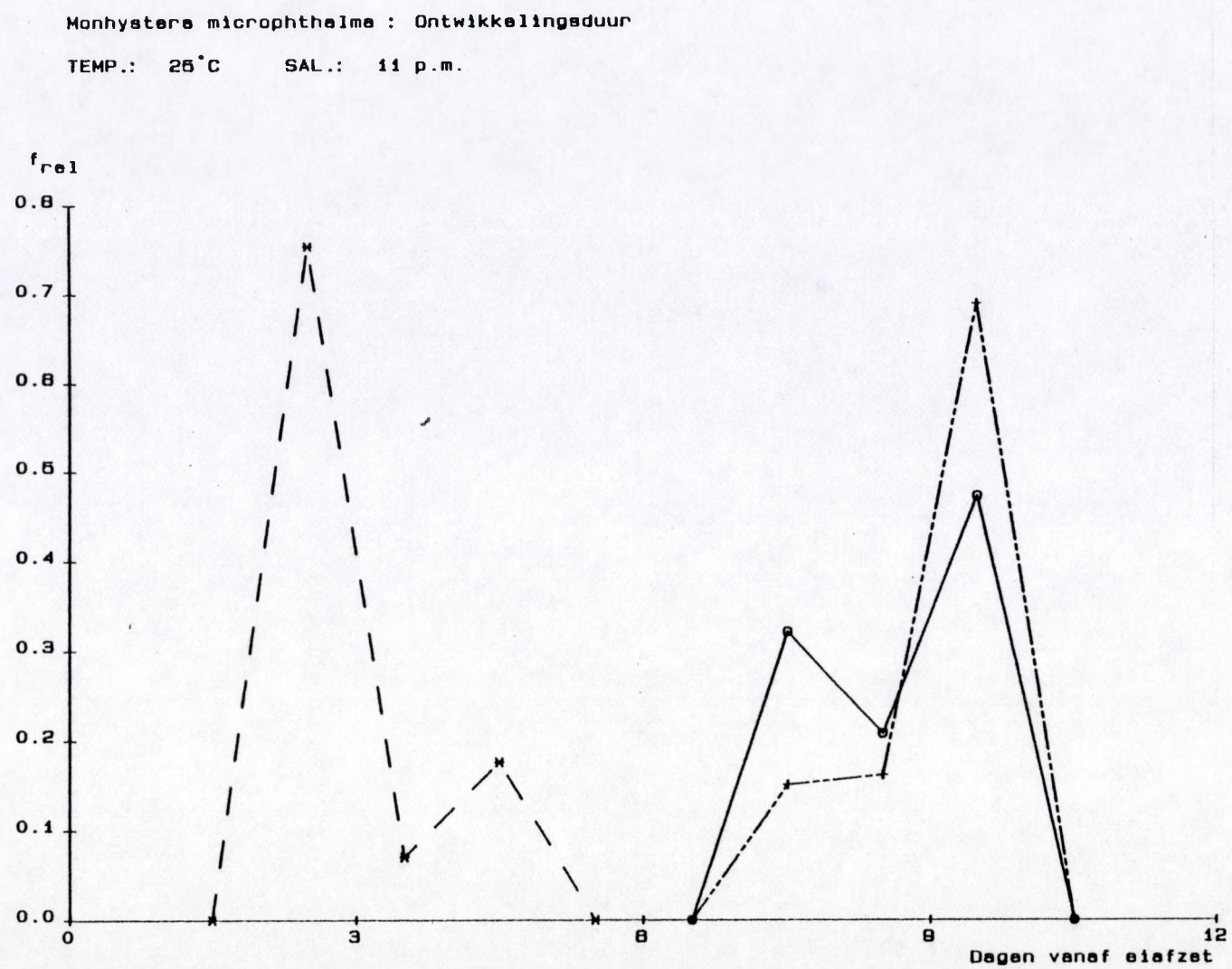


Fig. V 11. *M. microphthalma* 25 °C en 11 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

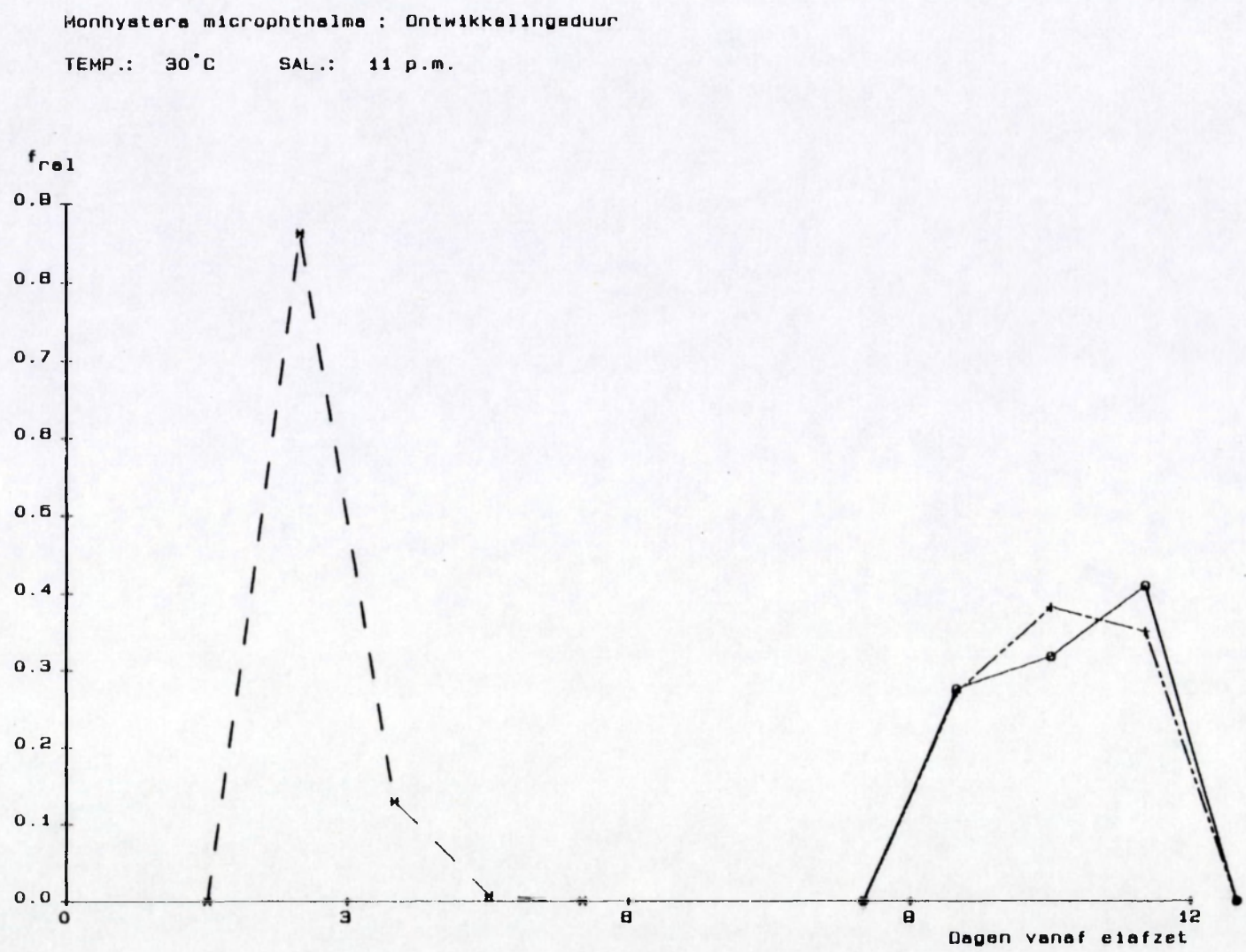


Fig. V 12. *M. microphthalma* 30 °C en 11 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

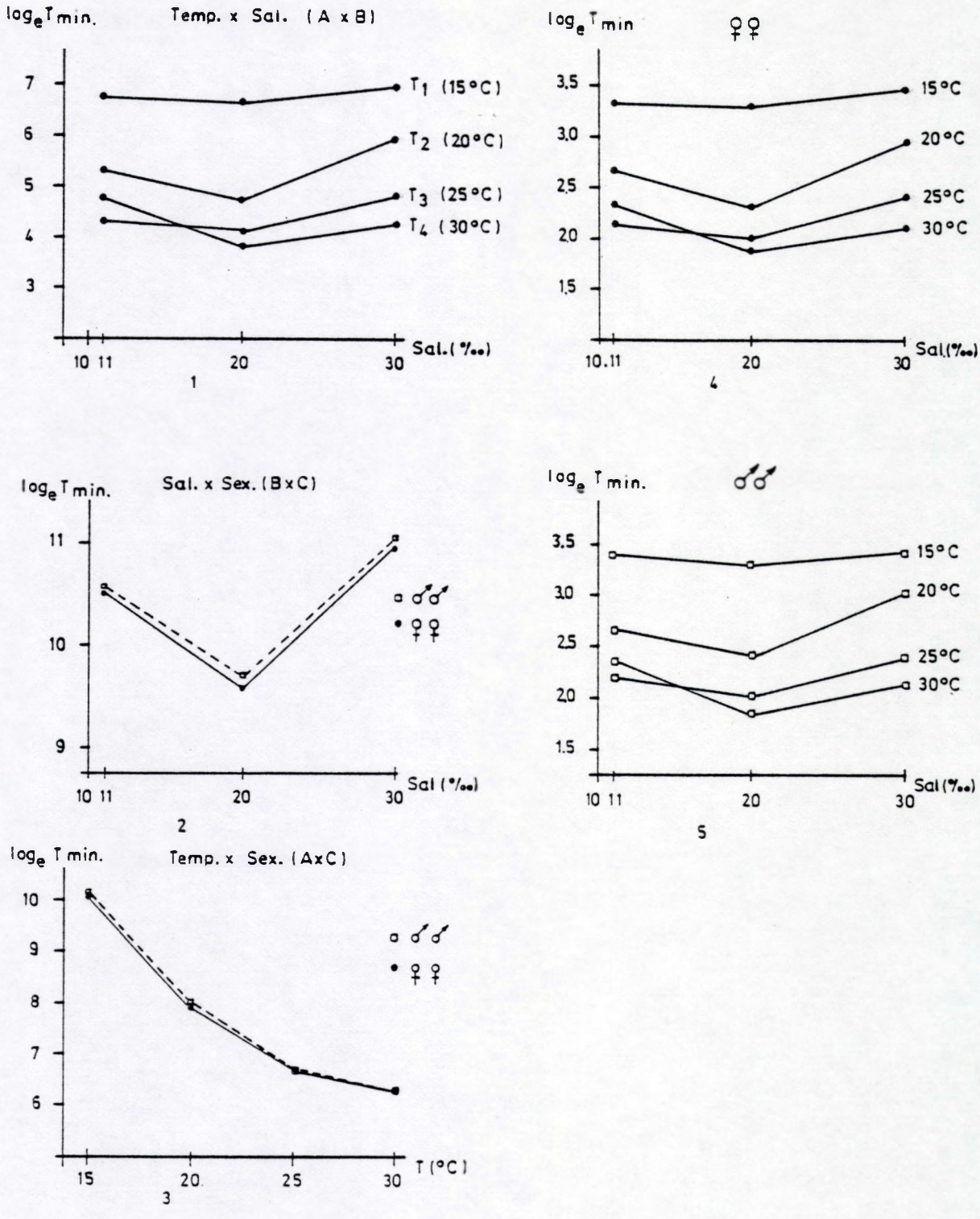


Fig. V 13. 1-5. *M. microphthalma* : invloed van de temperatuur (Temp.) en saliniteit (Sal.) op de ontwikkelingsduur van beide sexen; voorstelling van de eerste graadsinteractieterm (1-3) en van de tweede graadsinteractieterm (4-5).

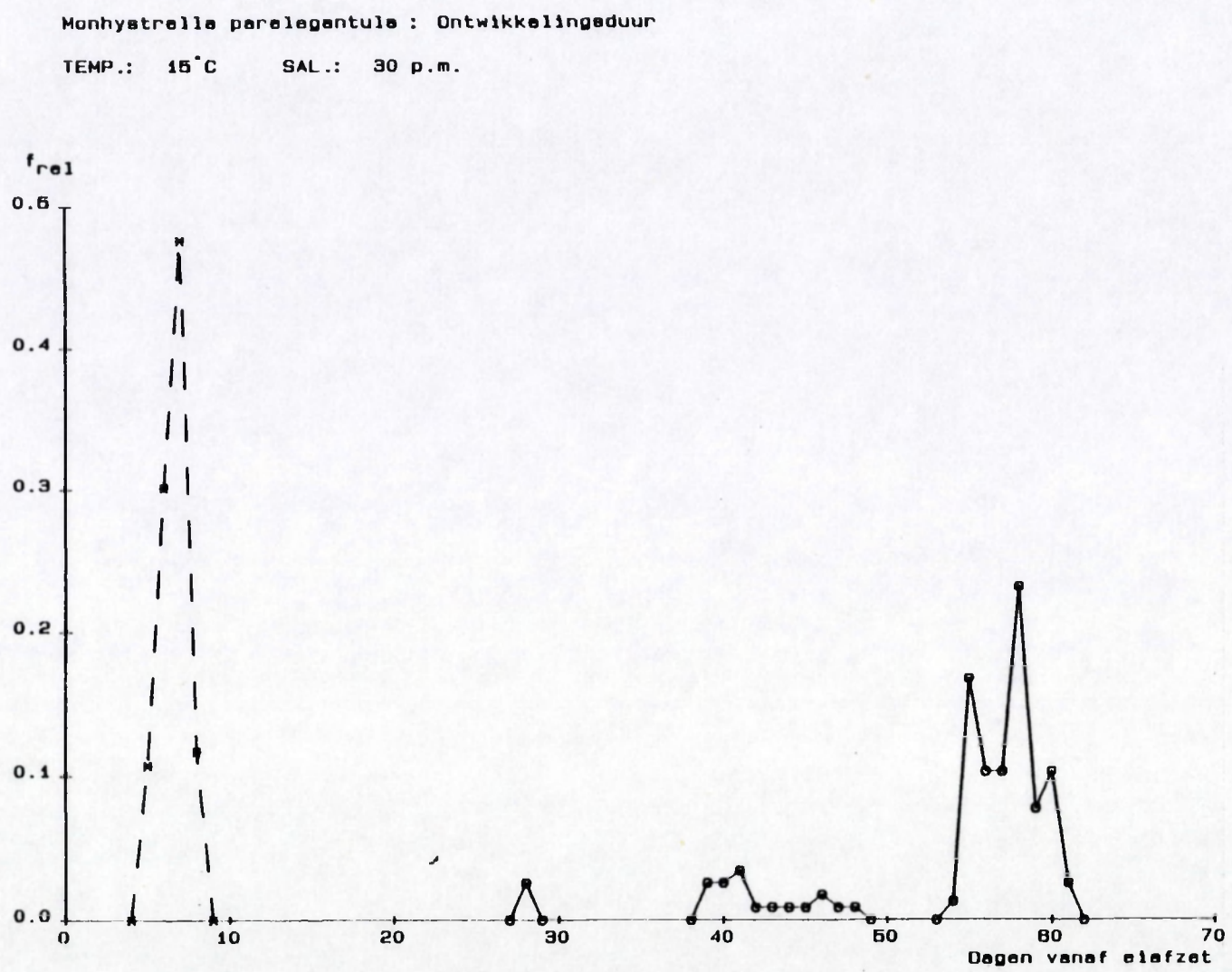


Fig. V 14. *M. parelegantula* 15 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o).

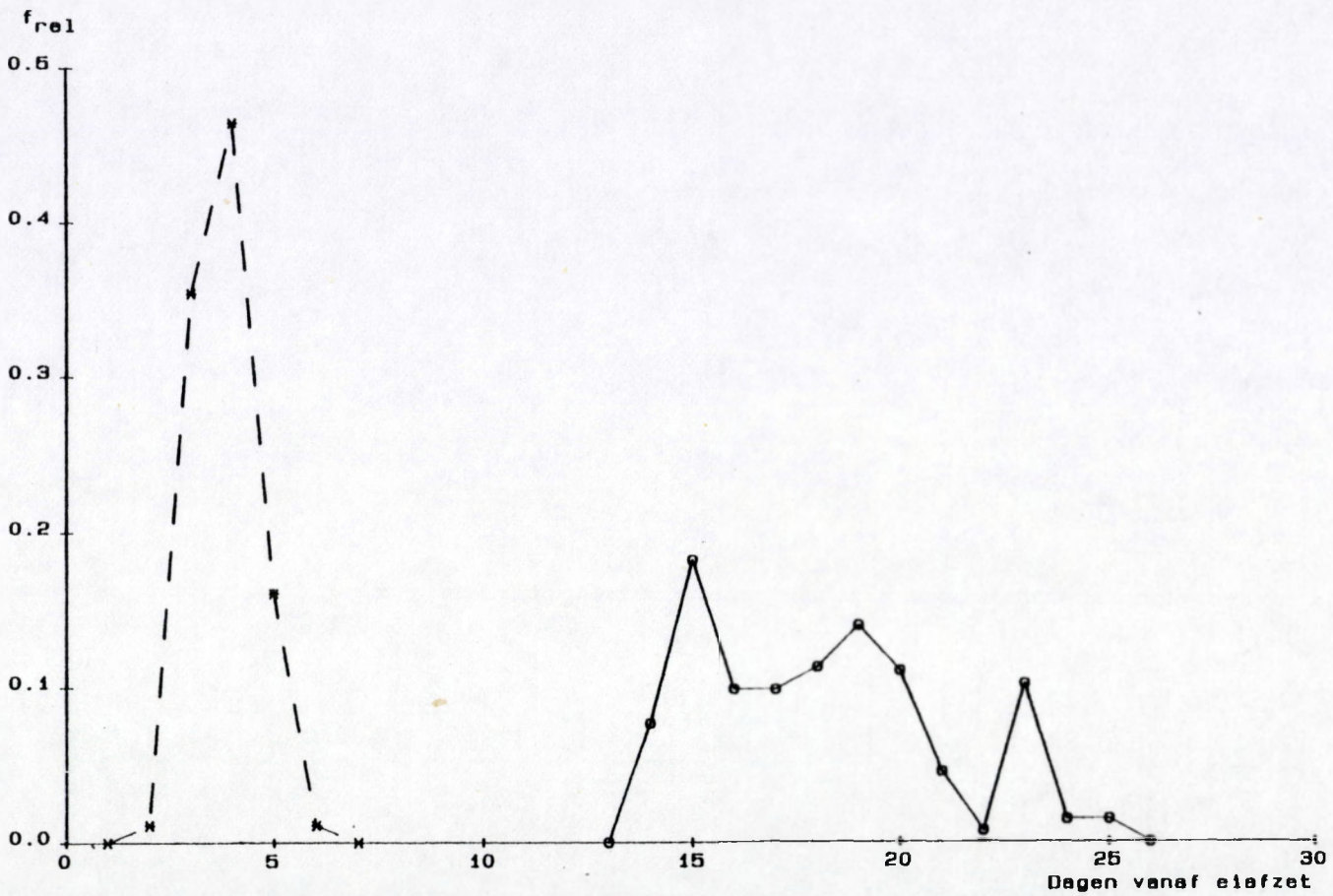


Fig. V 15. *M. parelegantula* 20 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o)

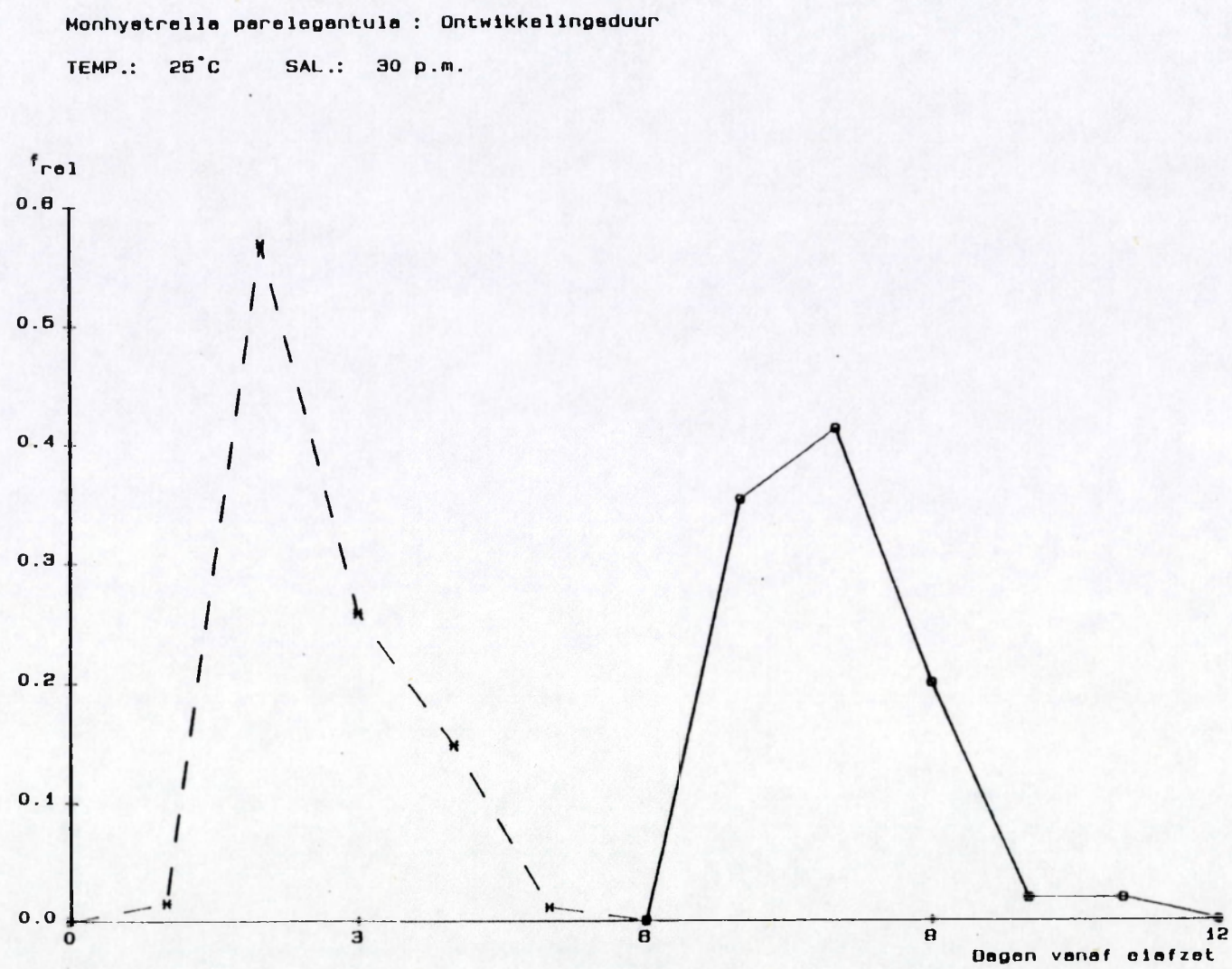


Fig. V 16. *M. parelegantula* 25 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o).

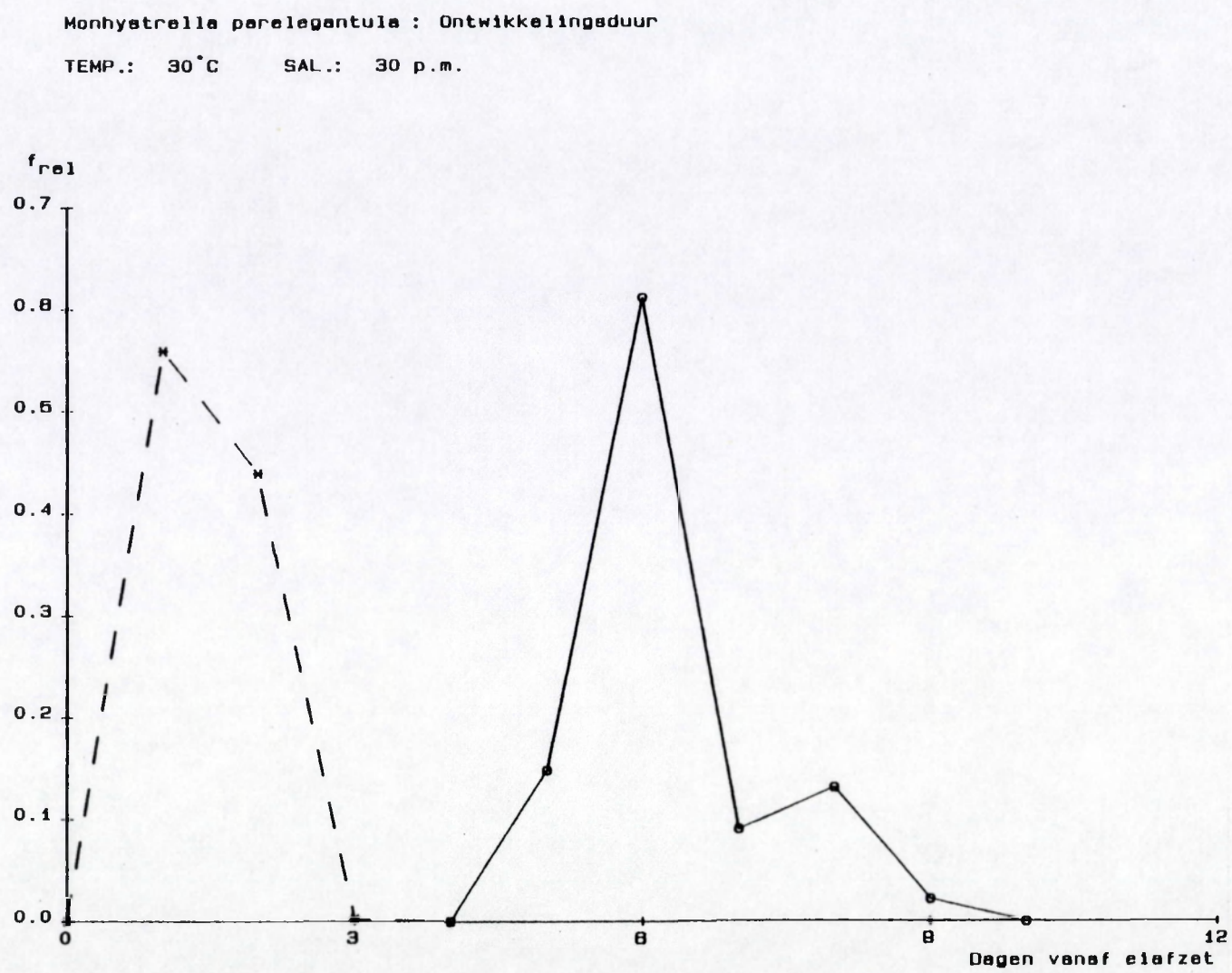


Fig. V 17. M. *parelegantula* 30 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o).

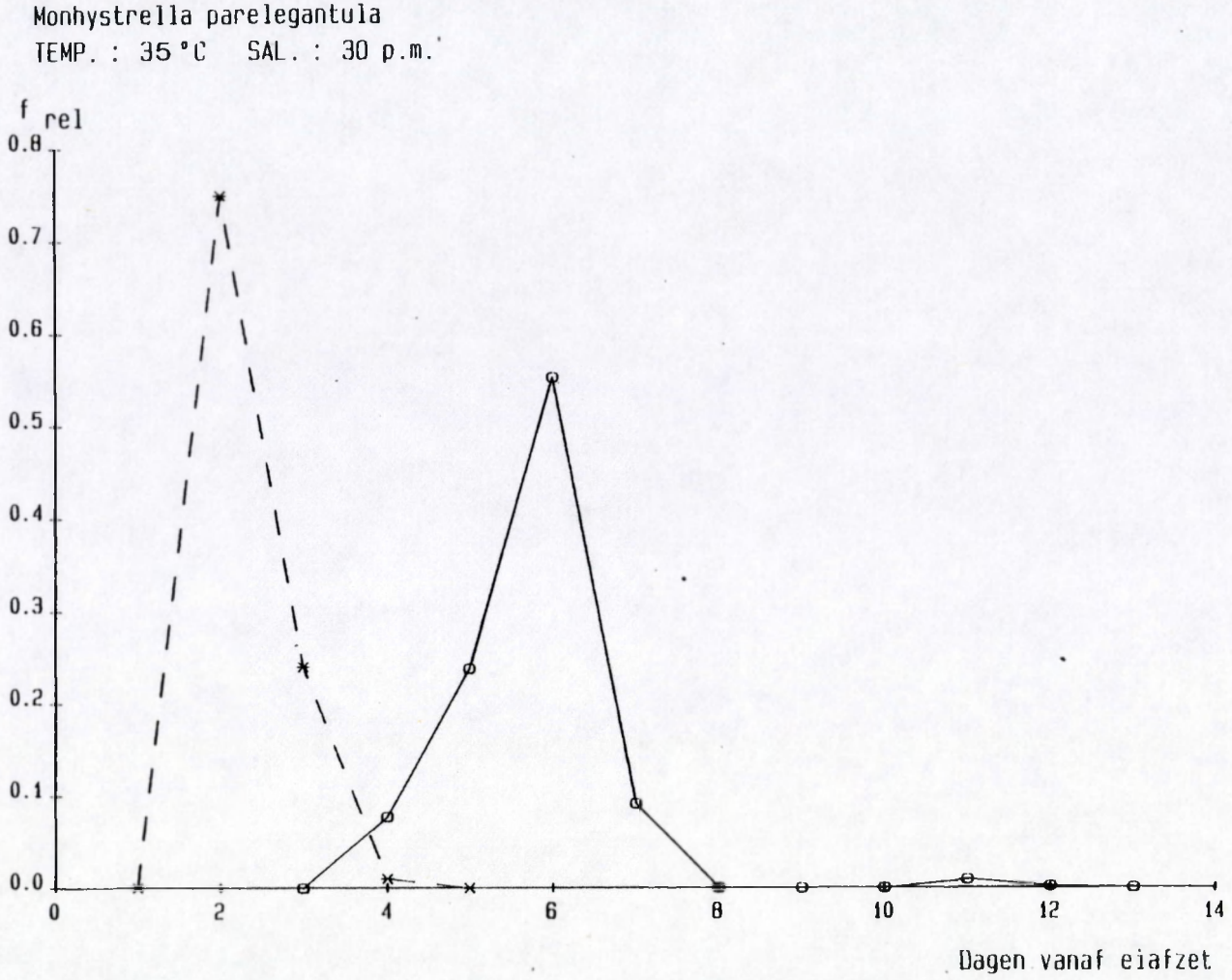


Fig. V 18. M. *parelegantula* 35 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✱---✱), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o).

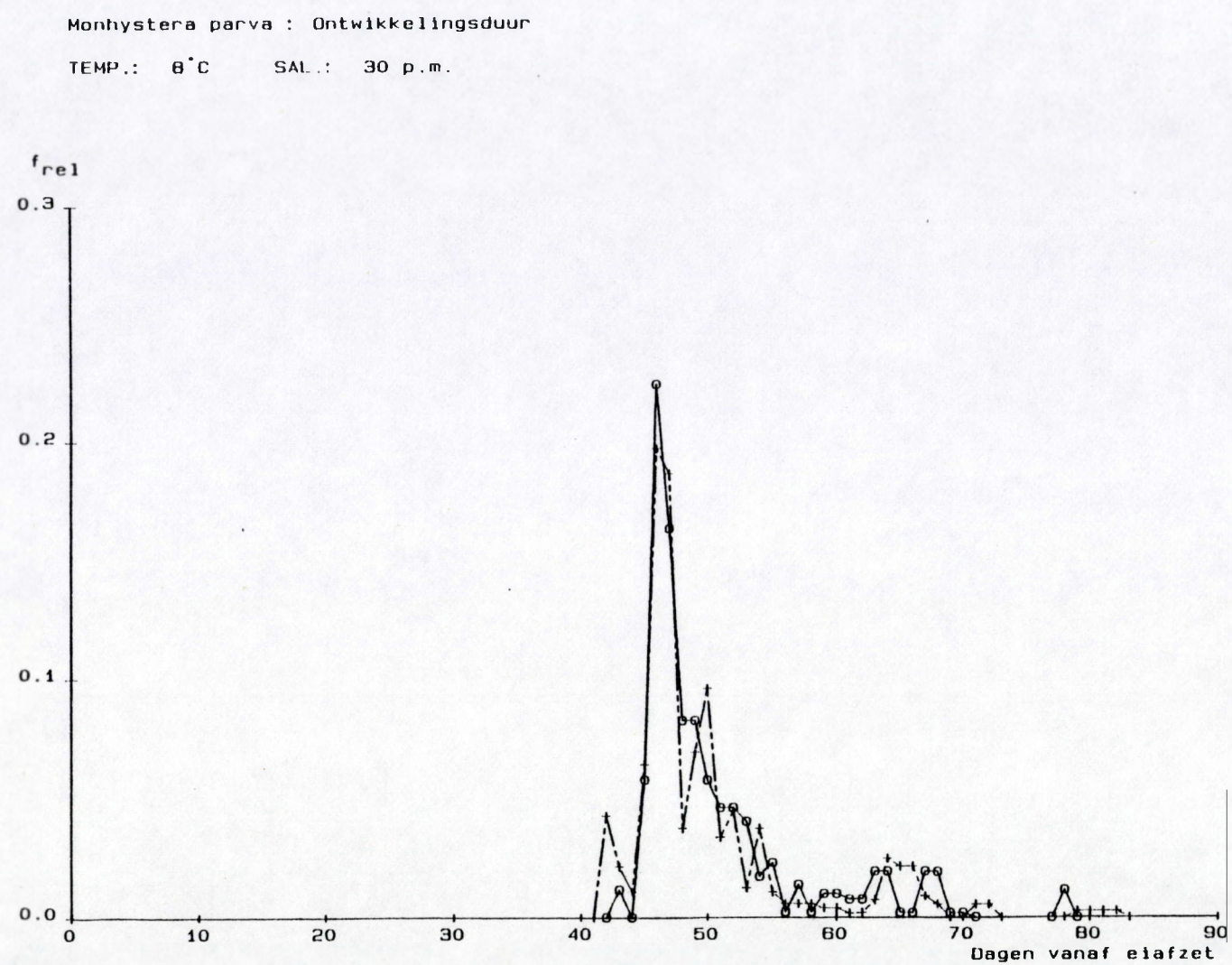


Fig. V 19. *M. parva* 8 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistribution van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

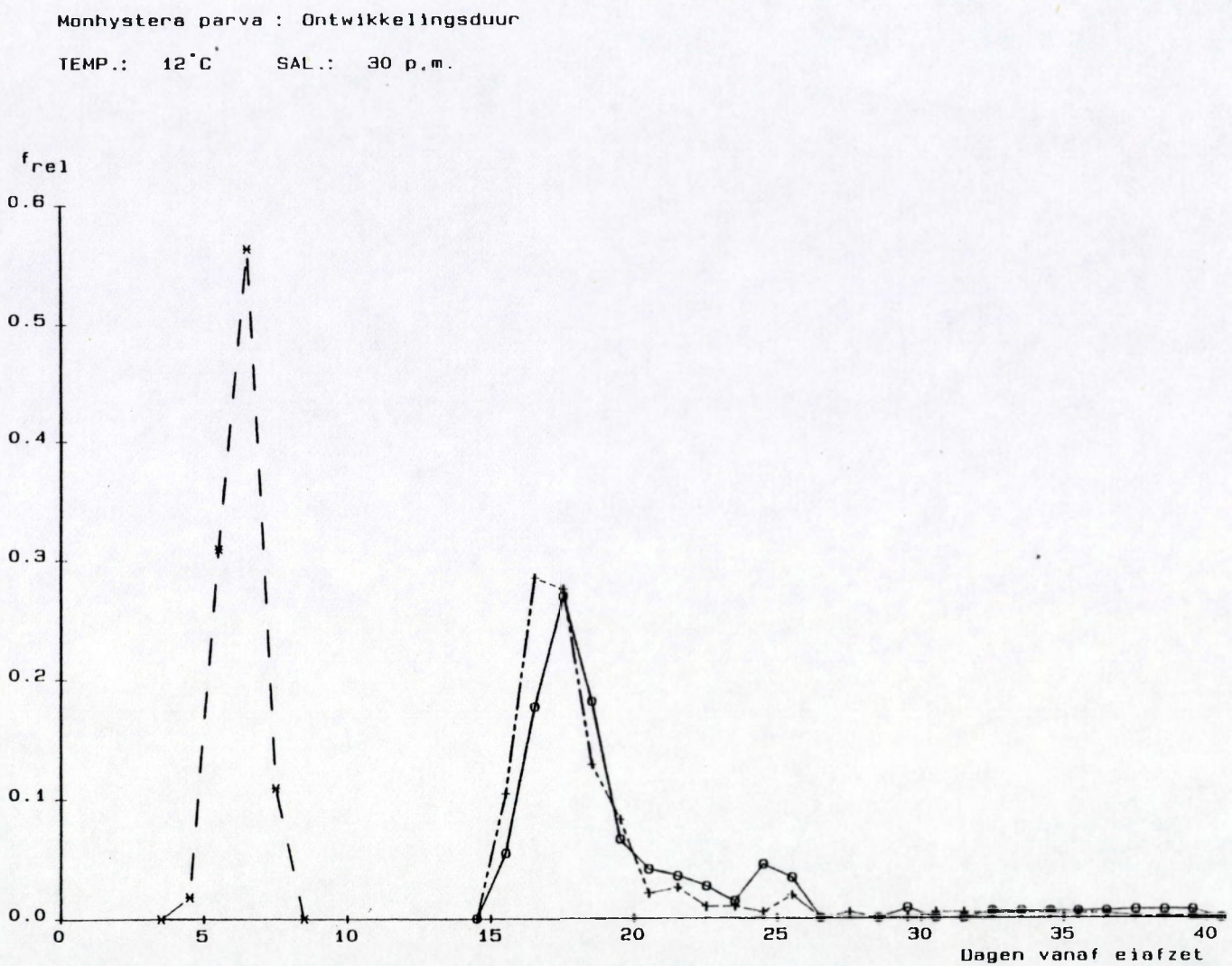


Fig. V 20. *M. parva* 12 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

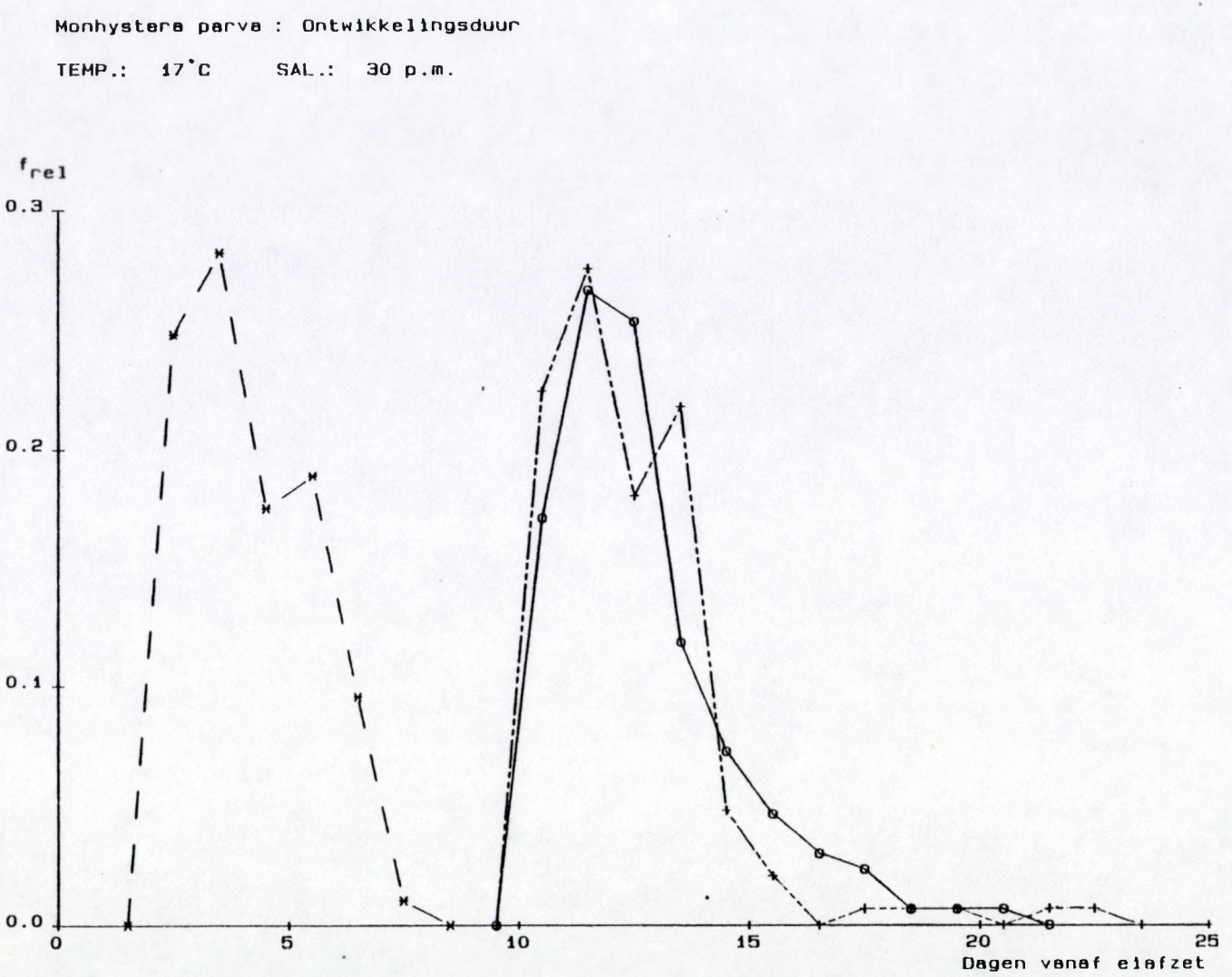


Fig. V 21. *M. parva* 17 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

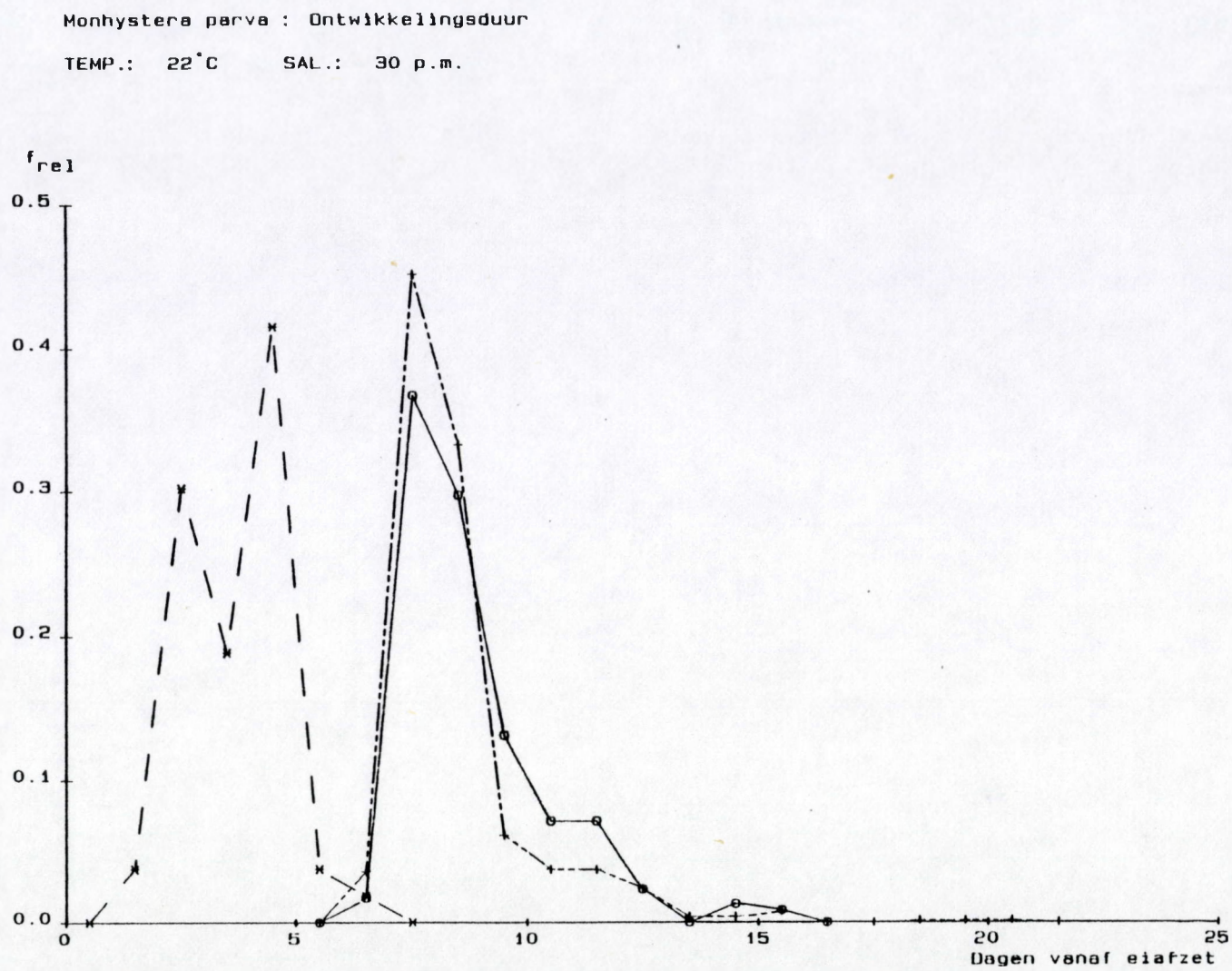


Fig. V 22. *M. parva* 22 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

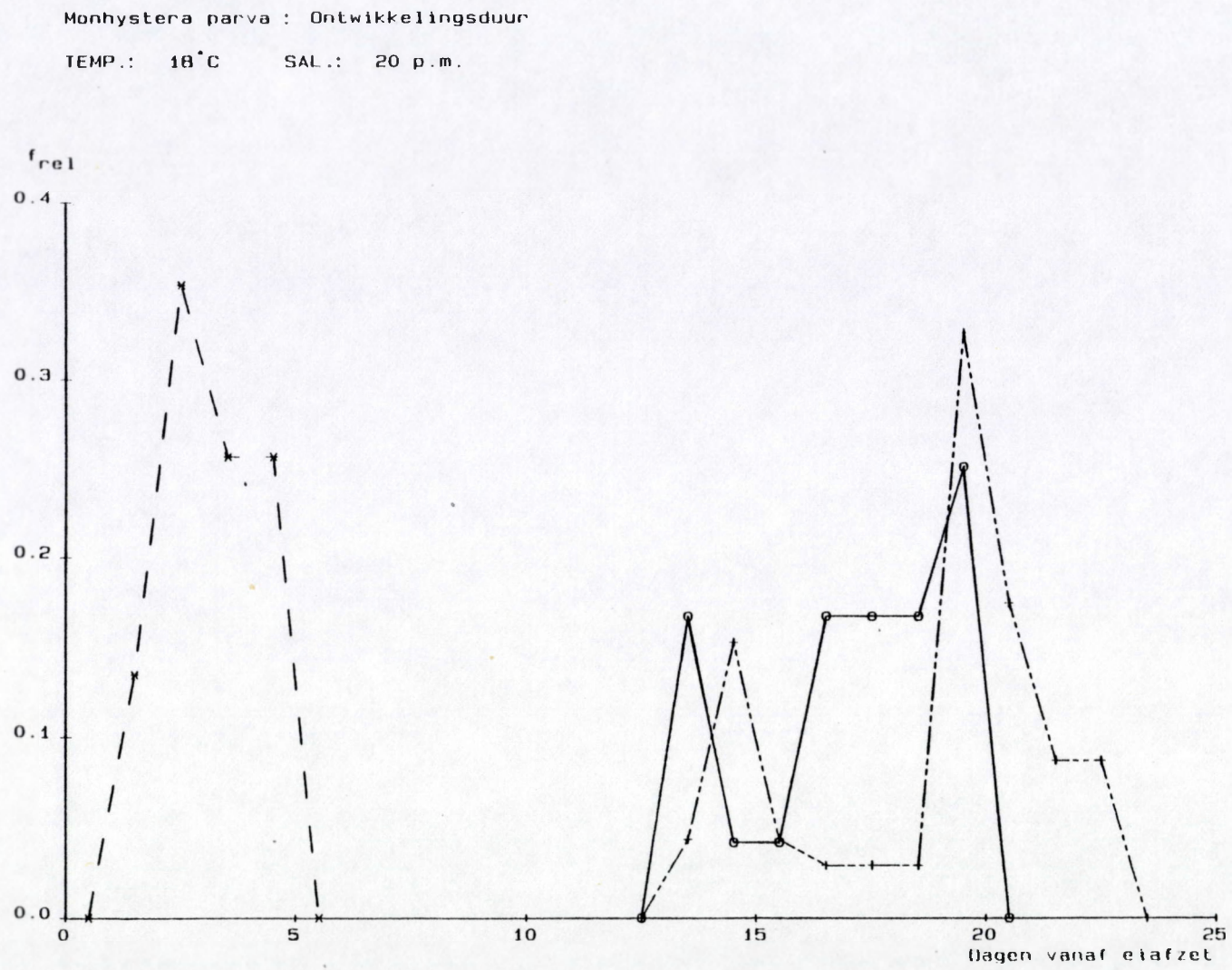


Fig. V 23. *M. parva* 18 °C en 20 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (x---x), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

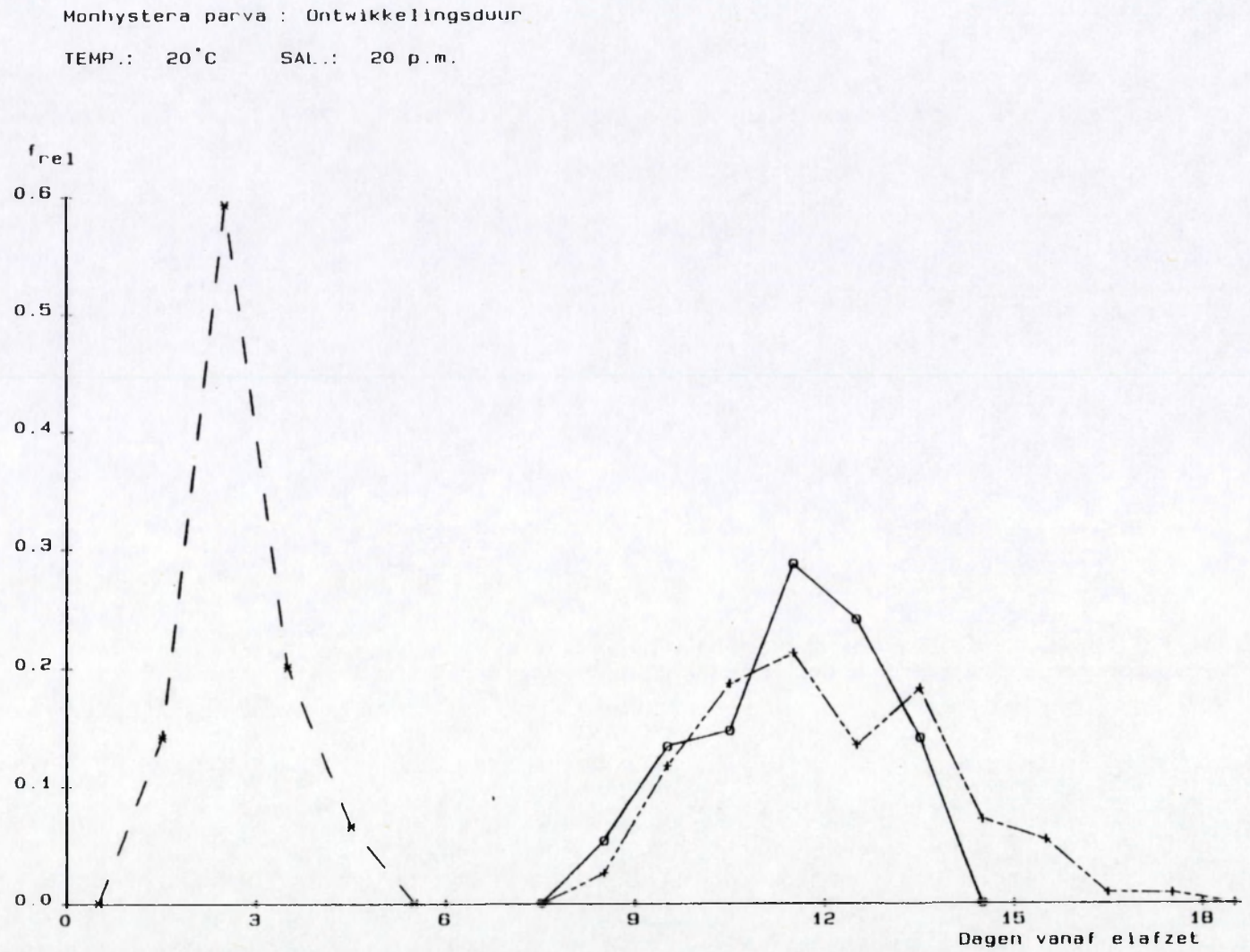


Fig. V 24. *M. parva* 20 °C en 20 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

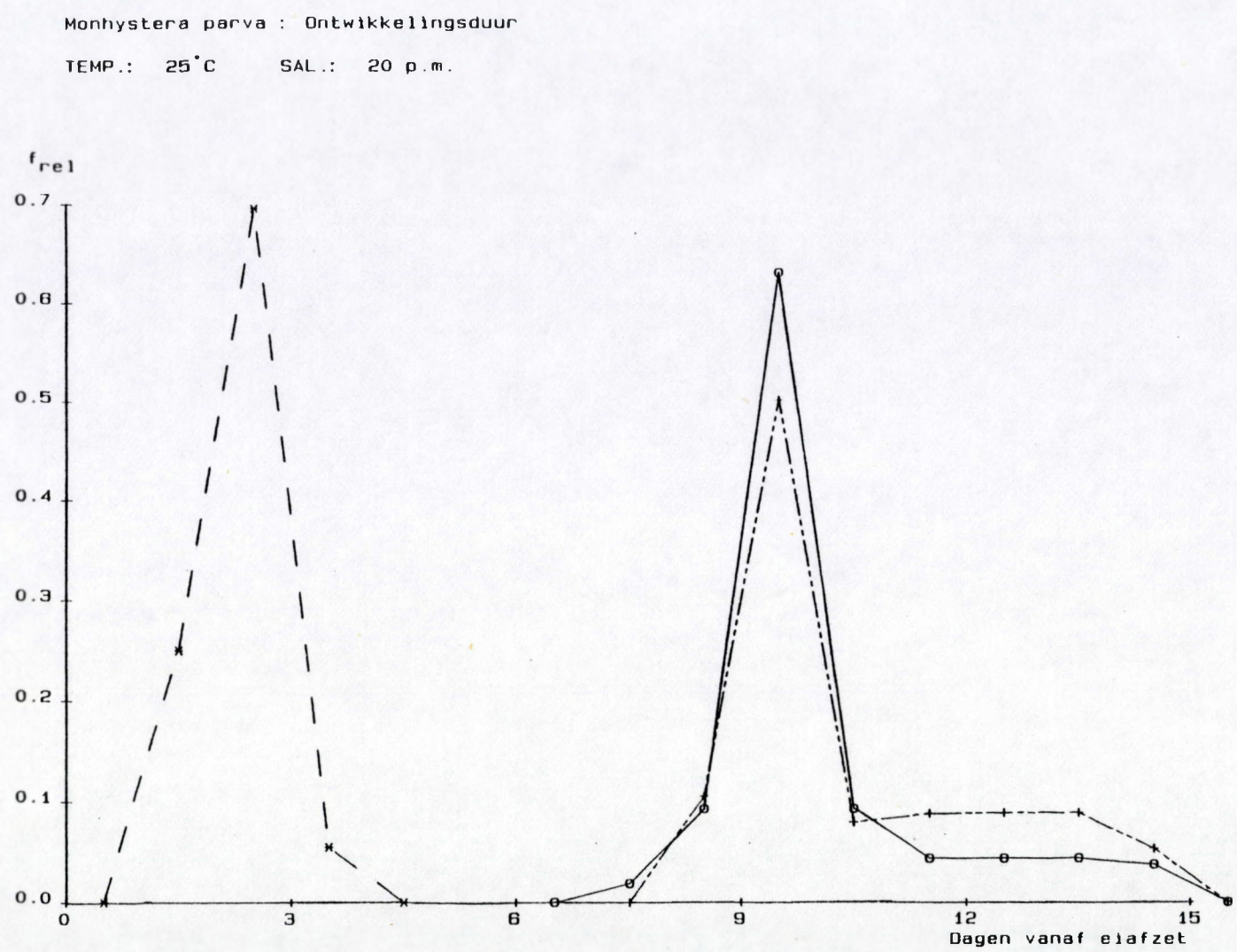


Fig. V 25. *M. parva* 25 °C en 20 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

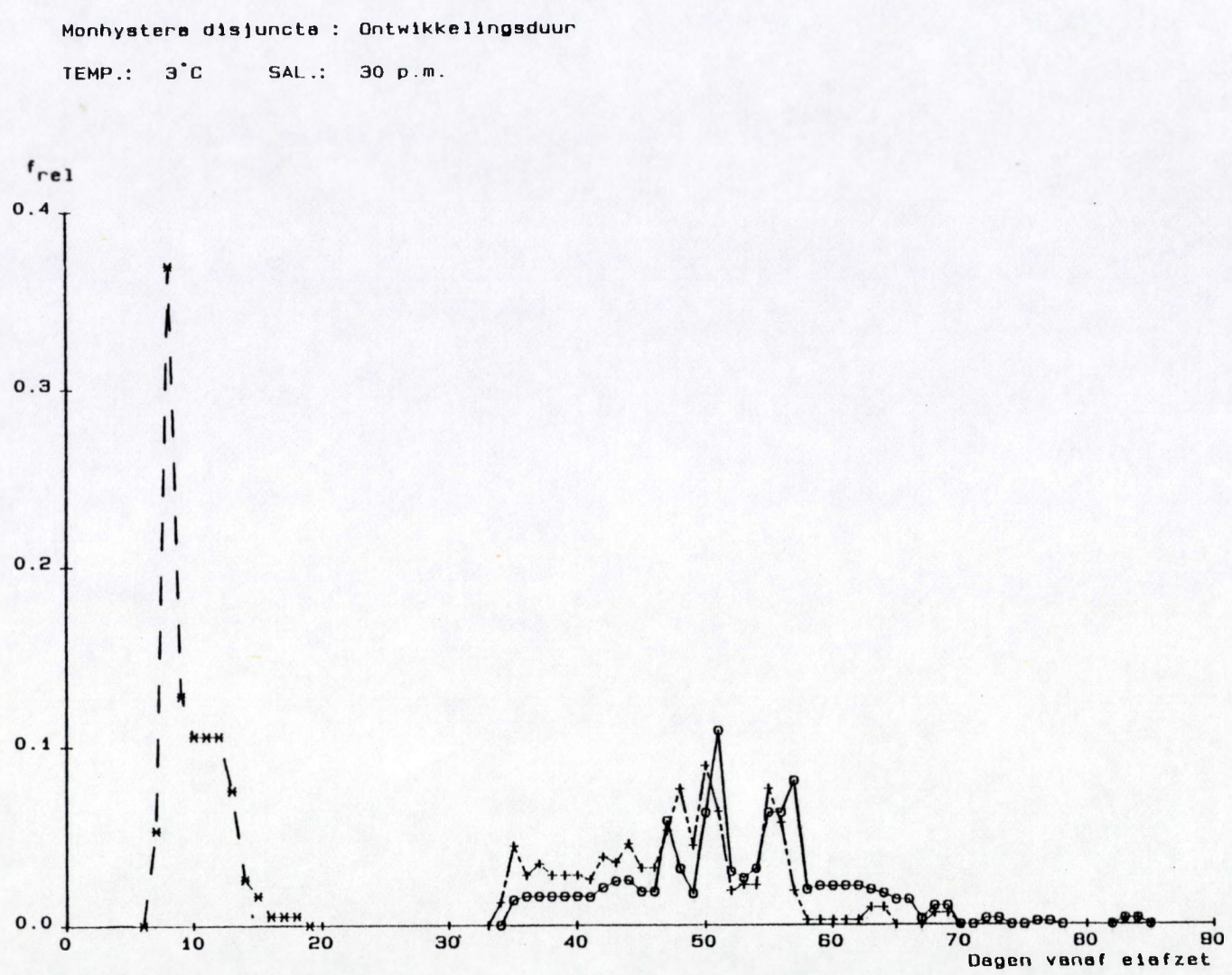


Fig. V 26. *M. disjuncta* 3°C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (x---x), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

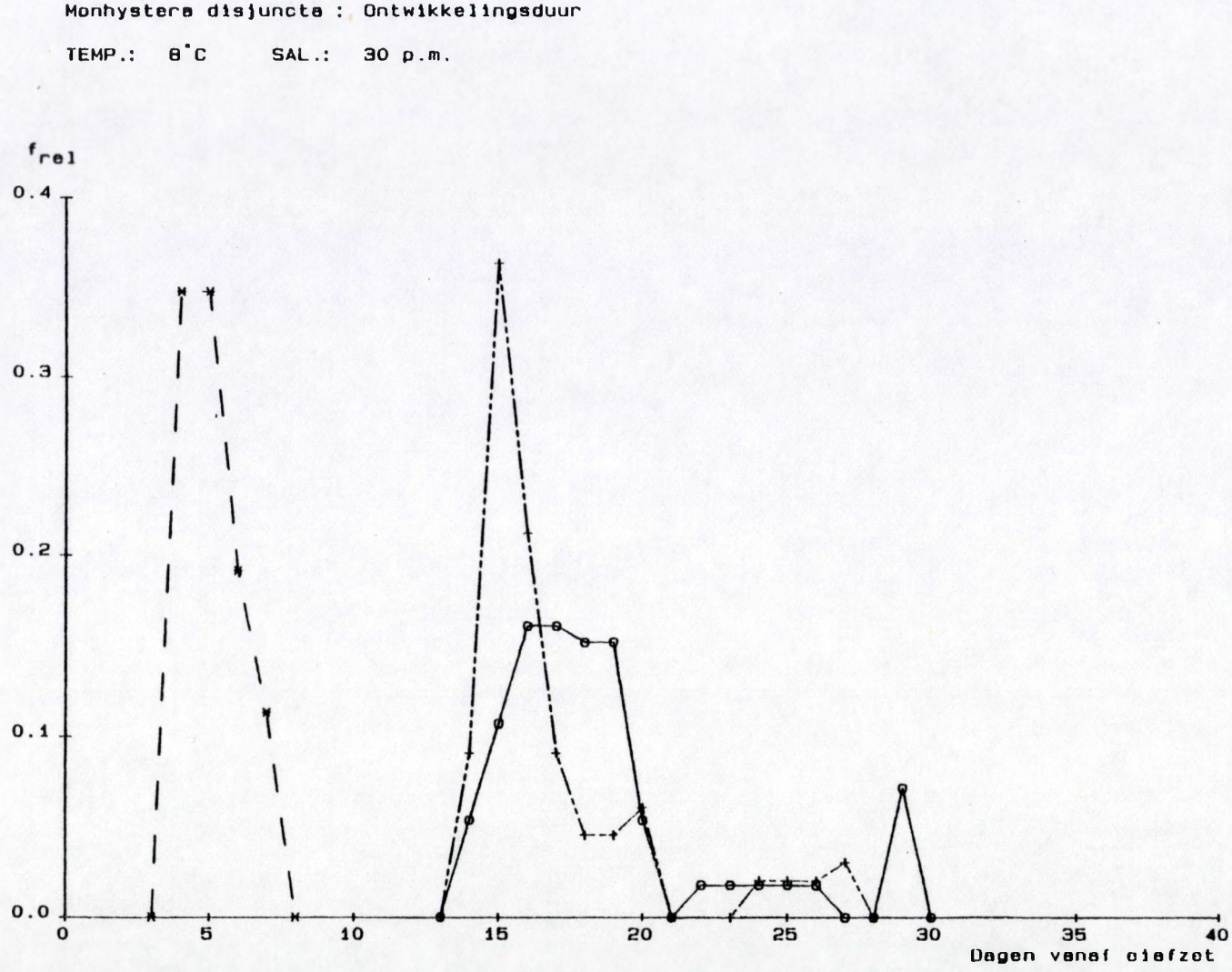


Fig. V 27. M. *disjuncta* 8 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

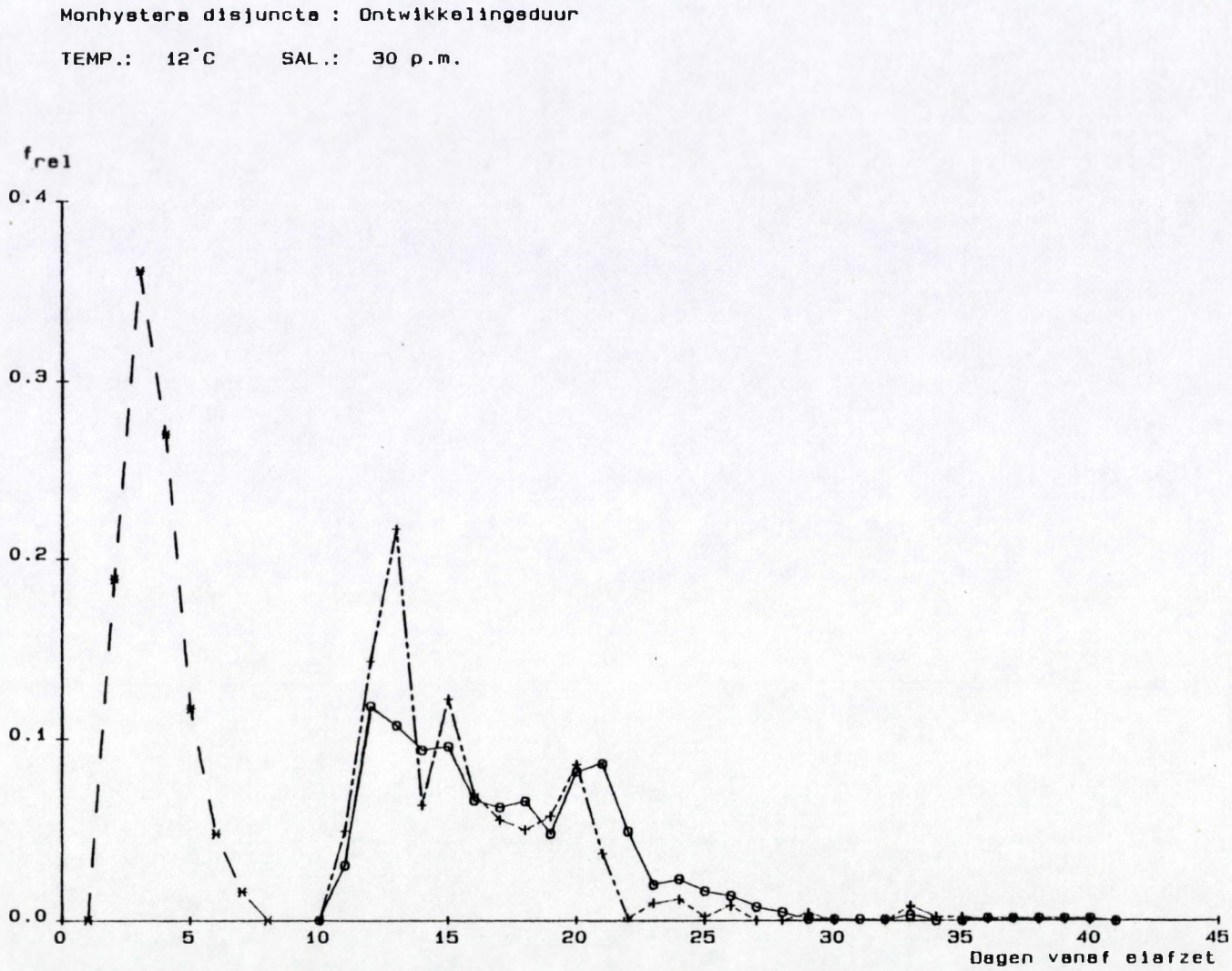


Fig. V 28. *M. disjuncta* 12 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+— --+).

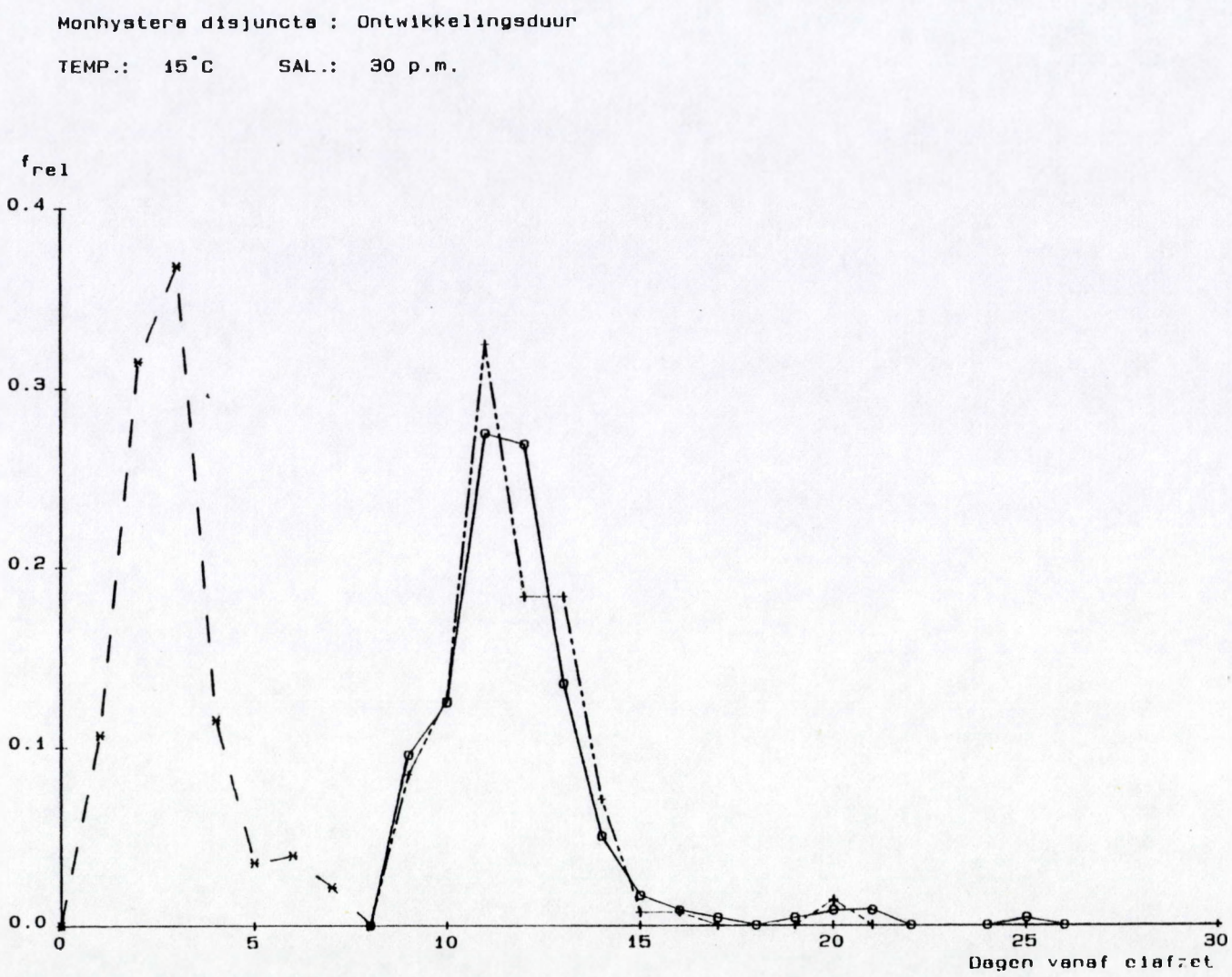


Fig. V 29. M. *disjuncta* 15 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

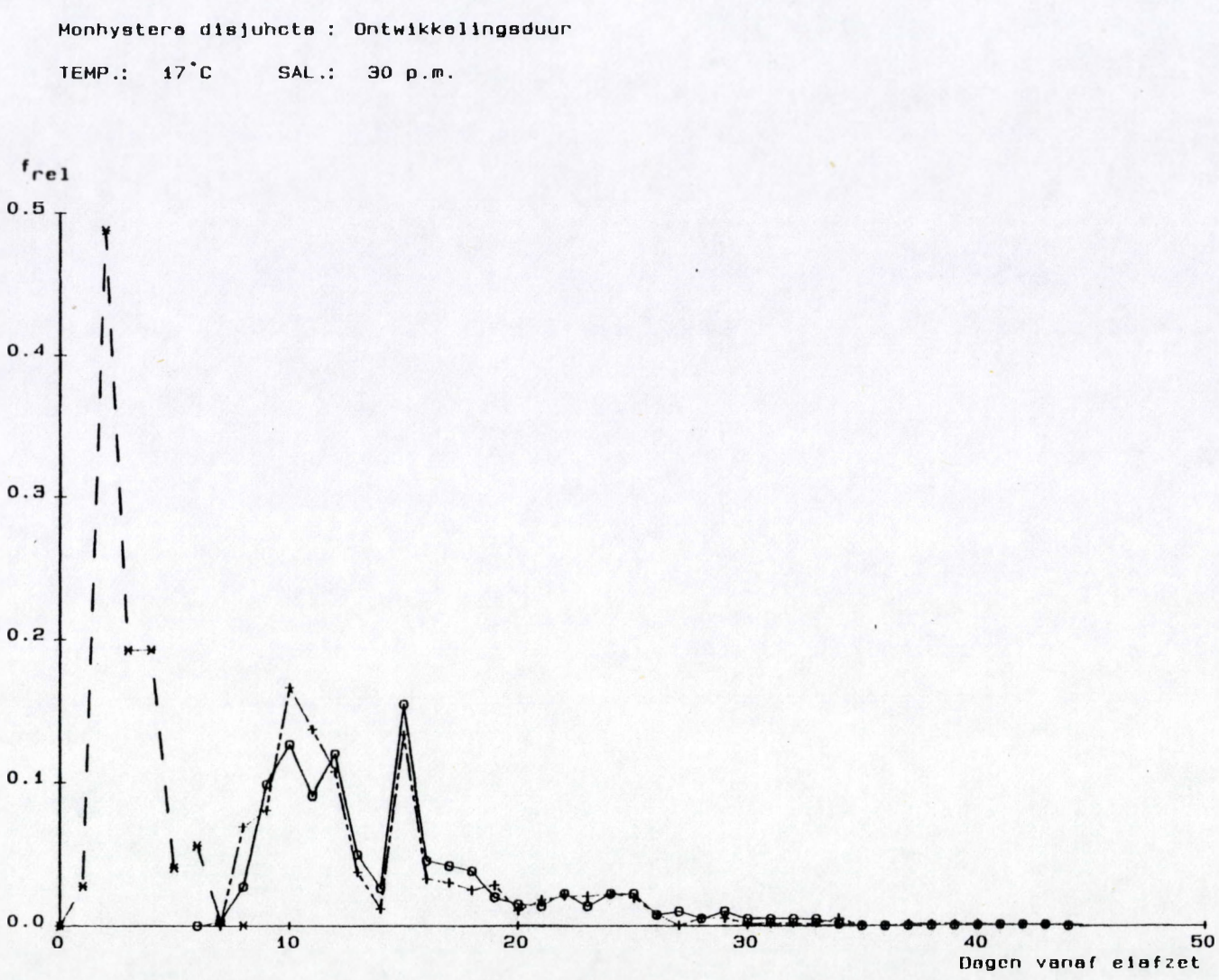


Fig. V 30. *M. disjuncta* 17 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistribution van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

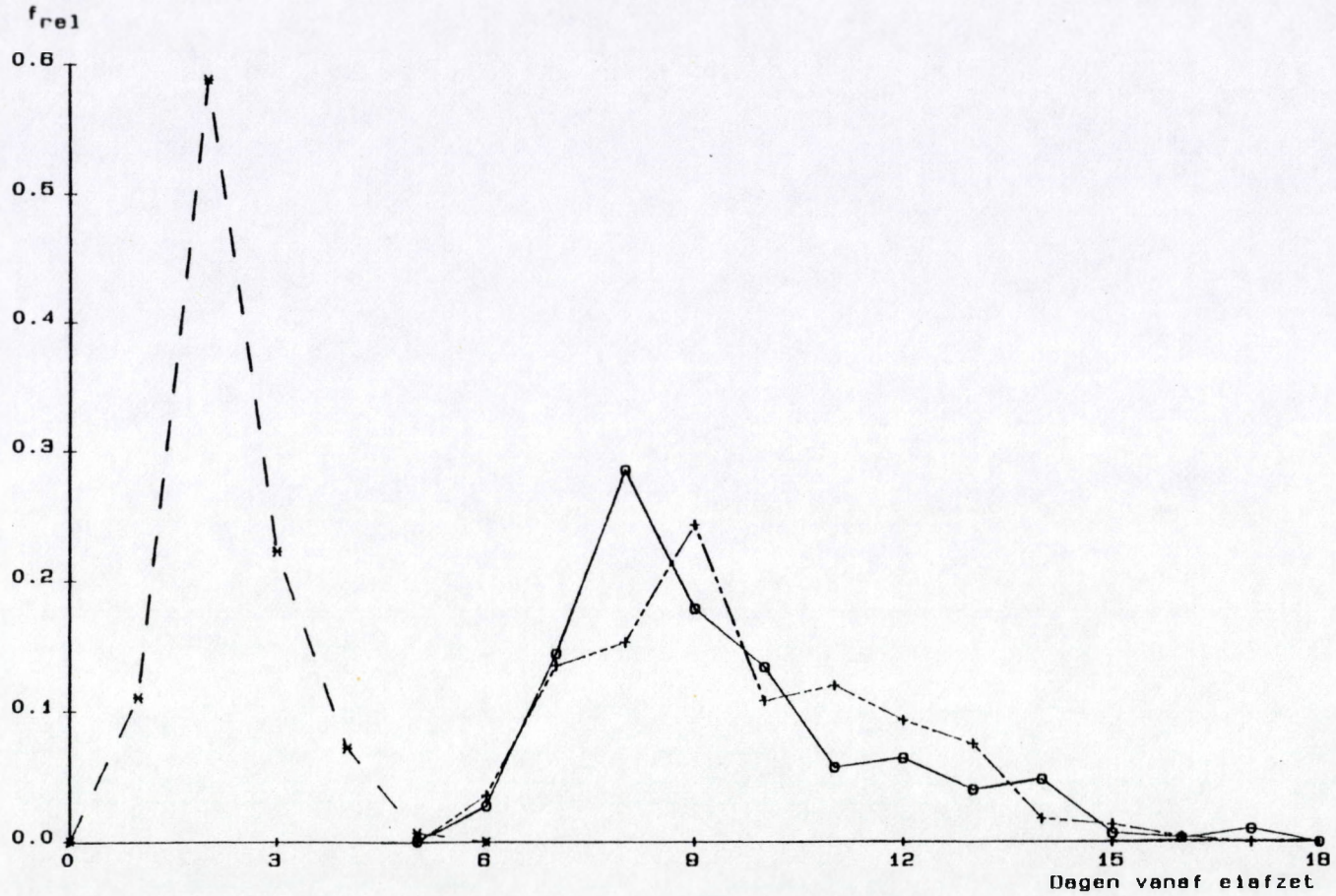


Fig. V 31. *M. disjuncta* 20 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (x---x), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

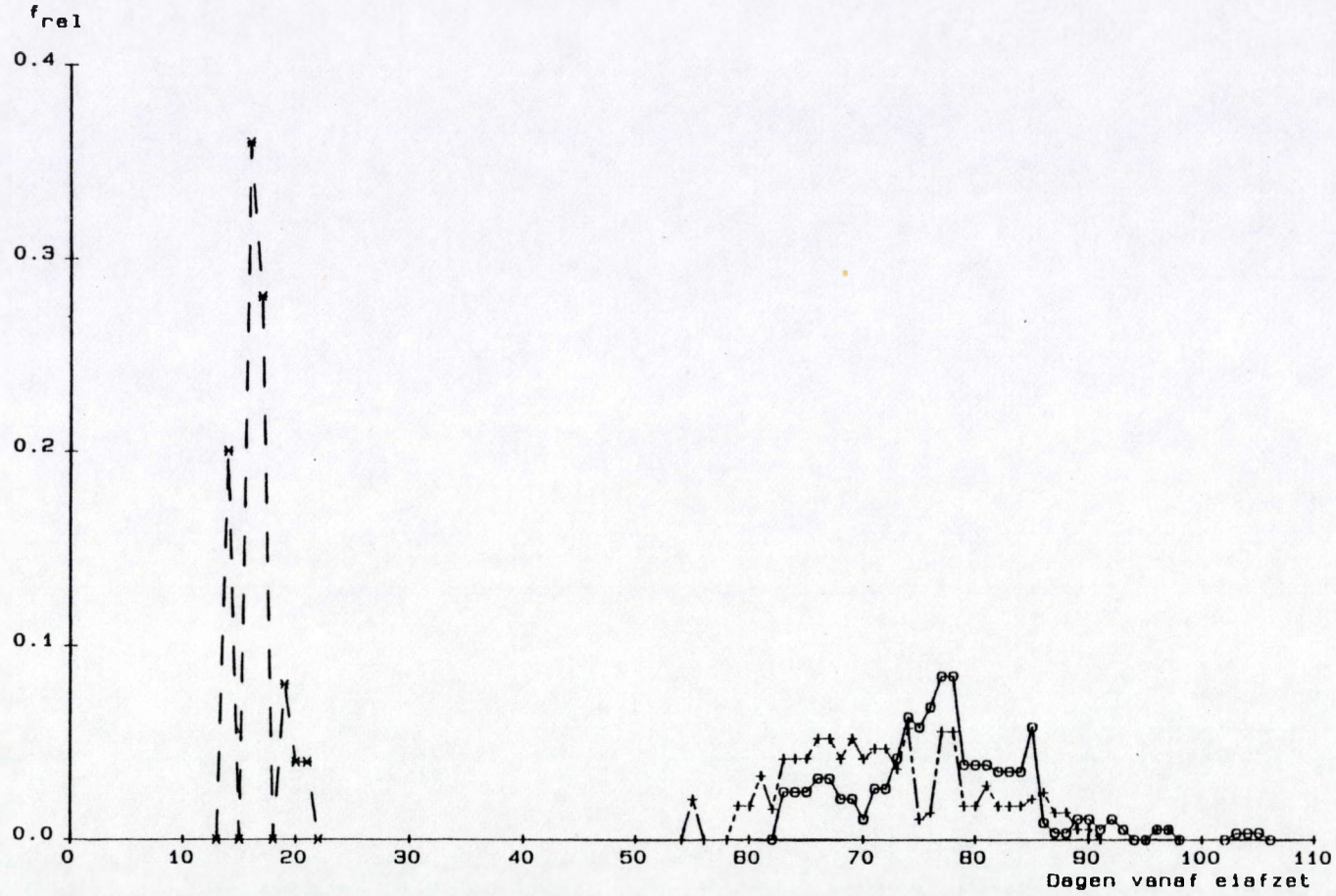


Fig. V 32. *C. nudicapitata* 8 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

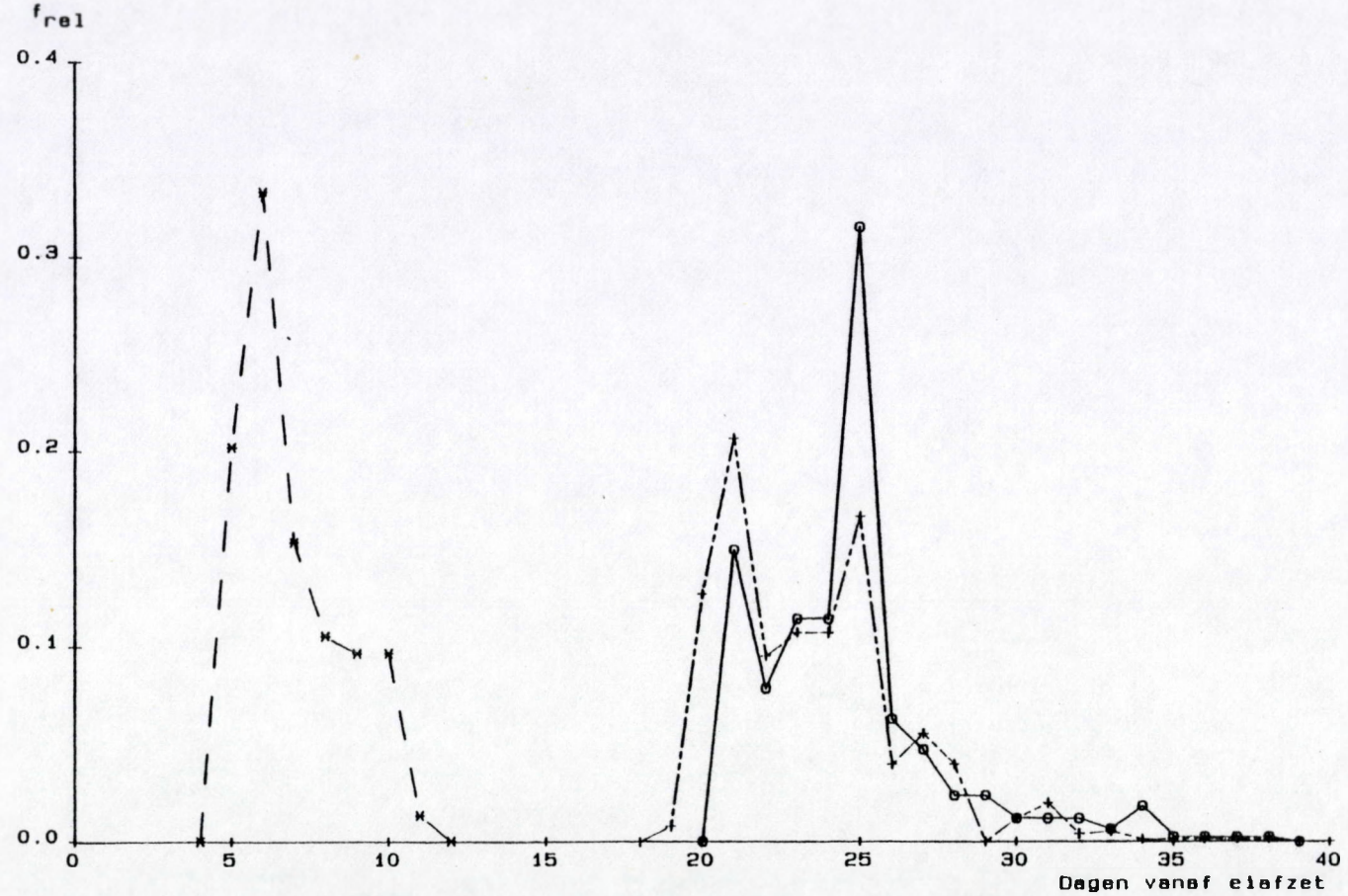


Fig. V 33. *C. nudicapitata* 12 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (X---X), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

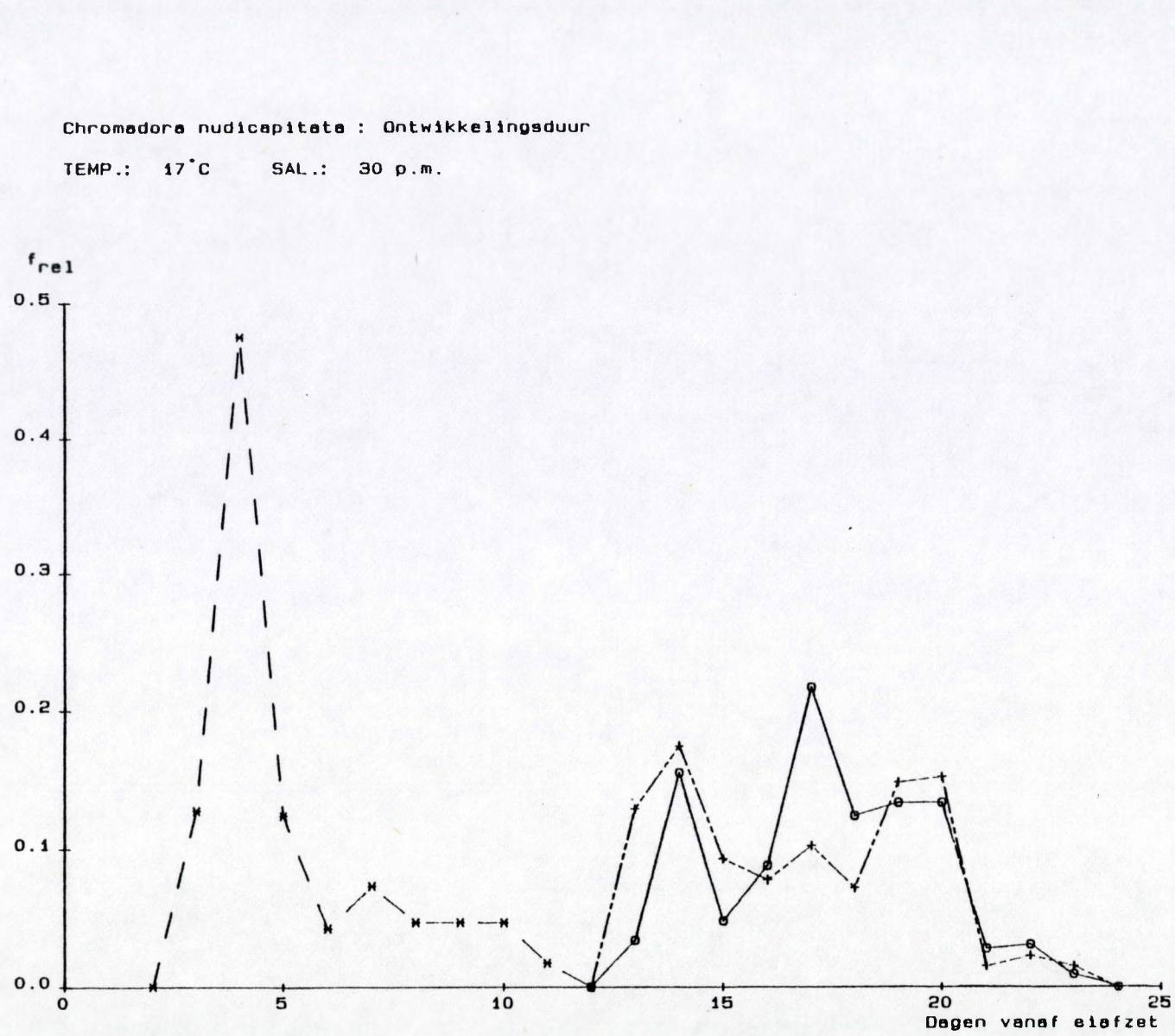


Fig. V 34. *C. nudicapitata* 17 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

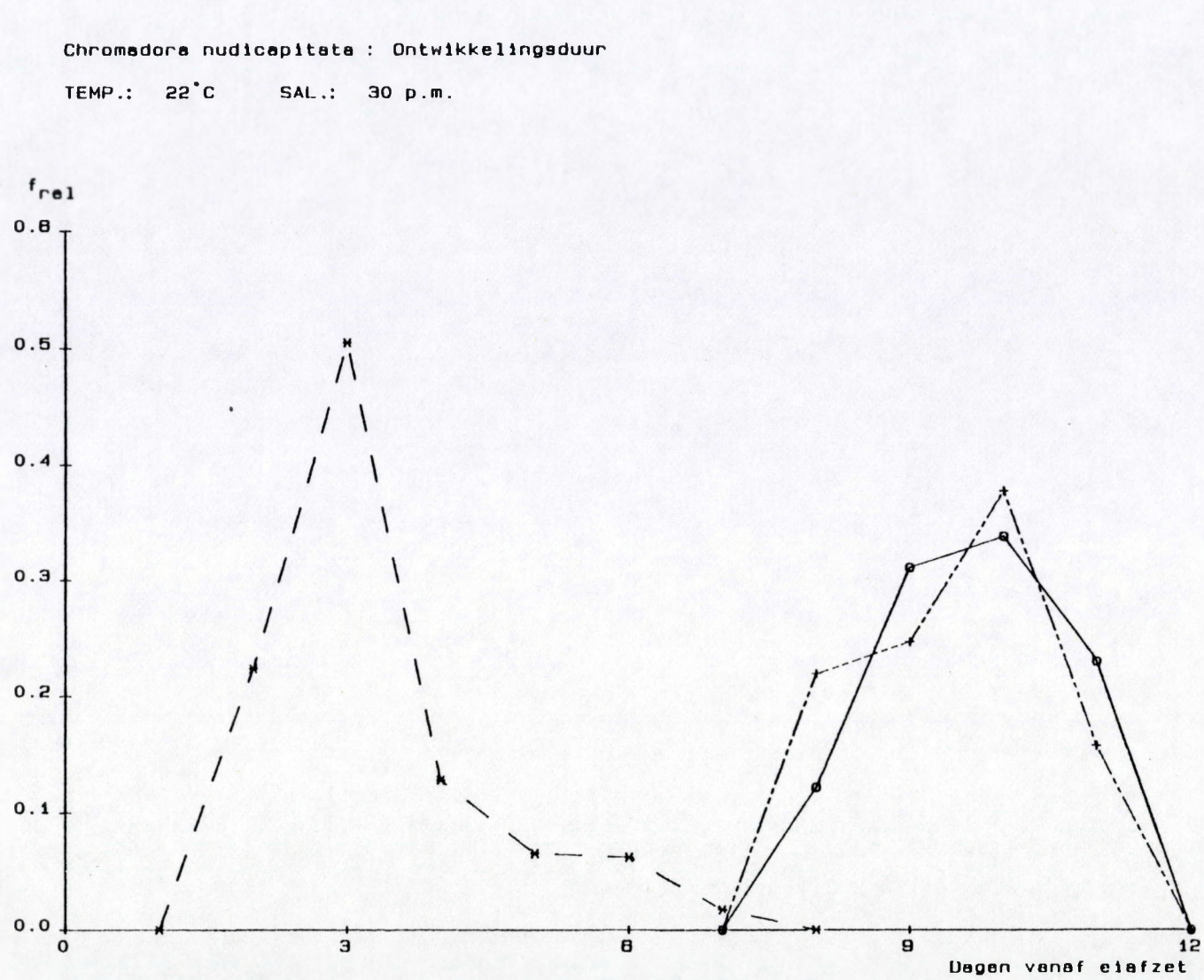


Fig. V 35. C. *nudicapitata* 22 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

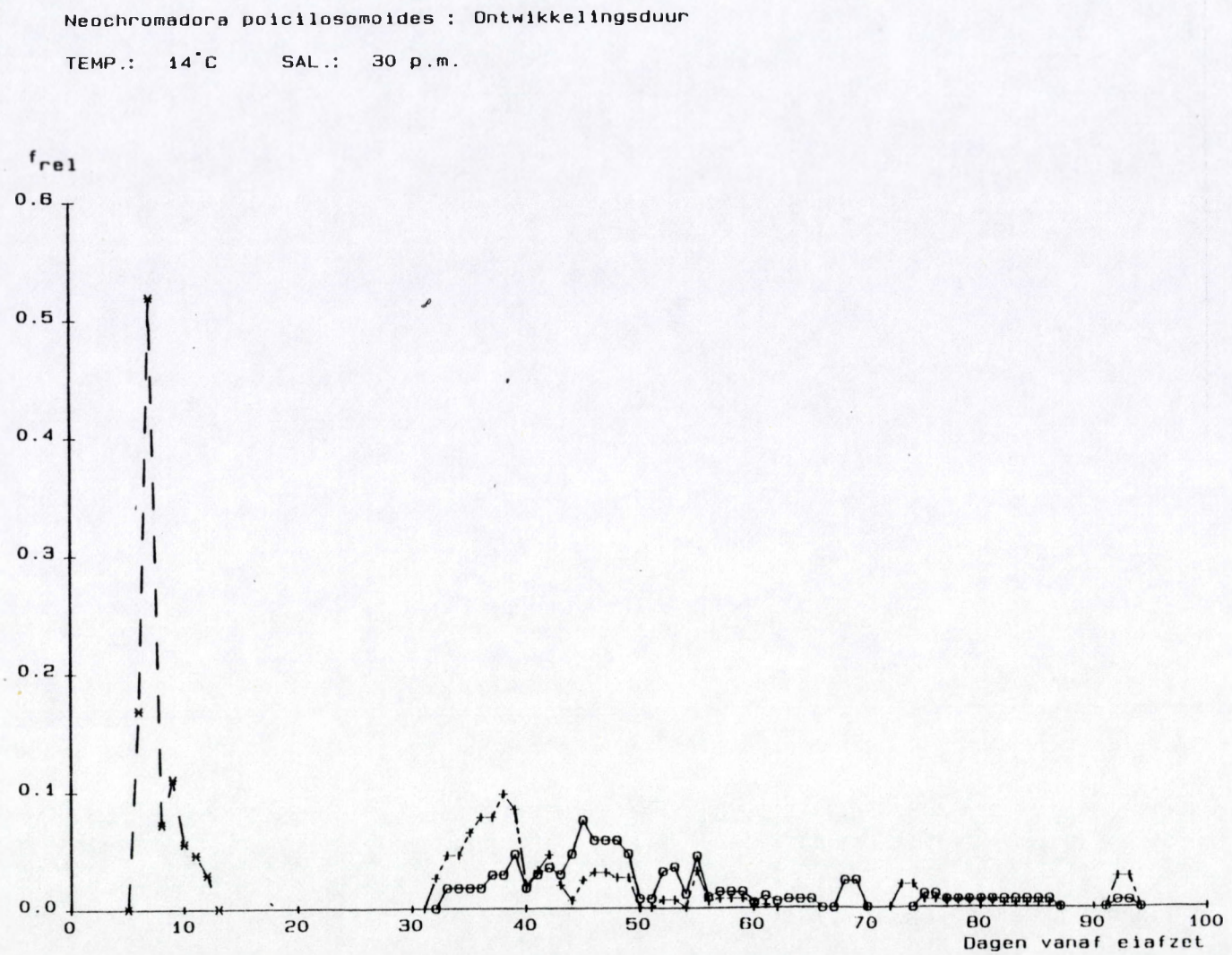


Fig. V 36. *N. poecilosomoides* 14 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (X---X), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

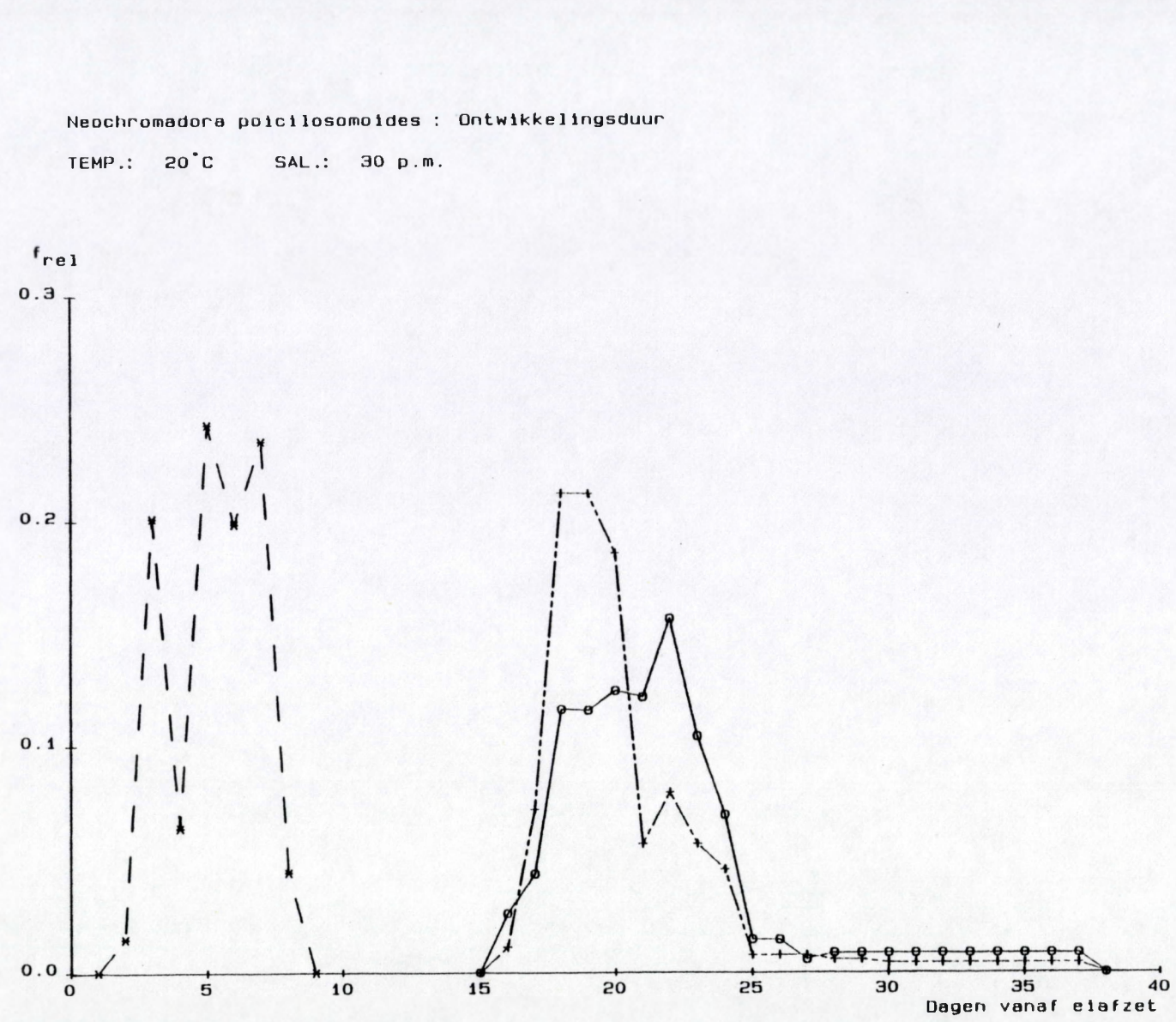


Fig. V 37. *N. poecilosomoides* 20 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

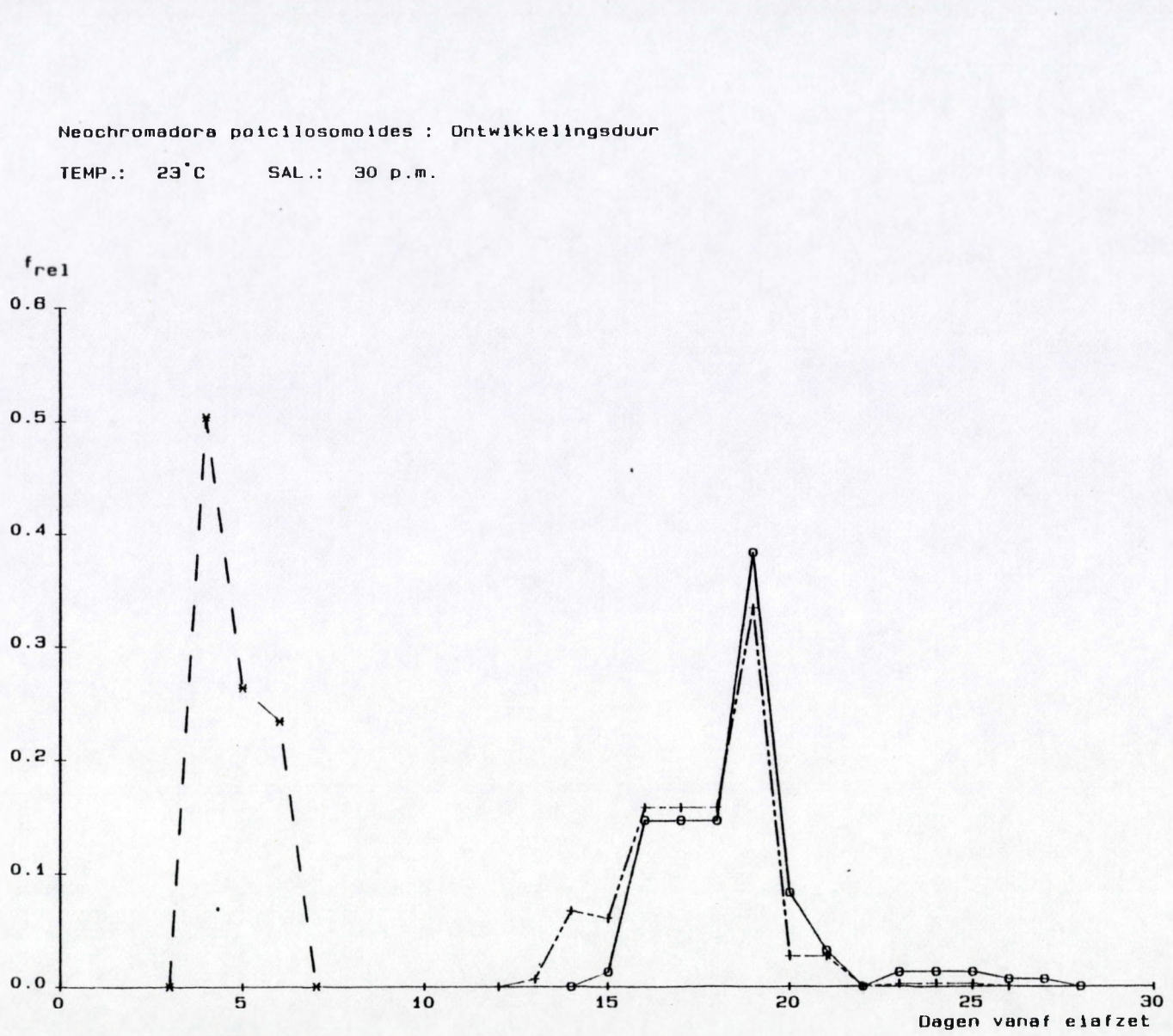


Fig. V 38. *N. poecilosomoides* 23 °C en 30 ‰ S : frekwentiedistributie van het uitsluipen van de juvenielen (✕---✕), van het ontstaan van ♀♀ m.e. (o——o) en van volwassen ♂♂ (+—— --+).

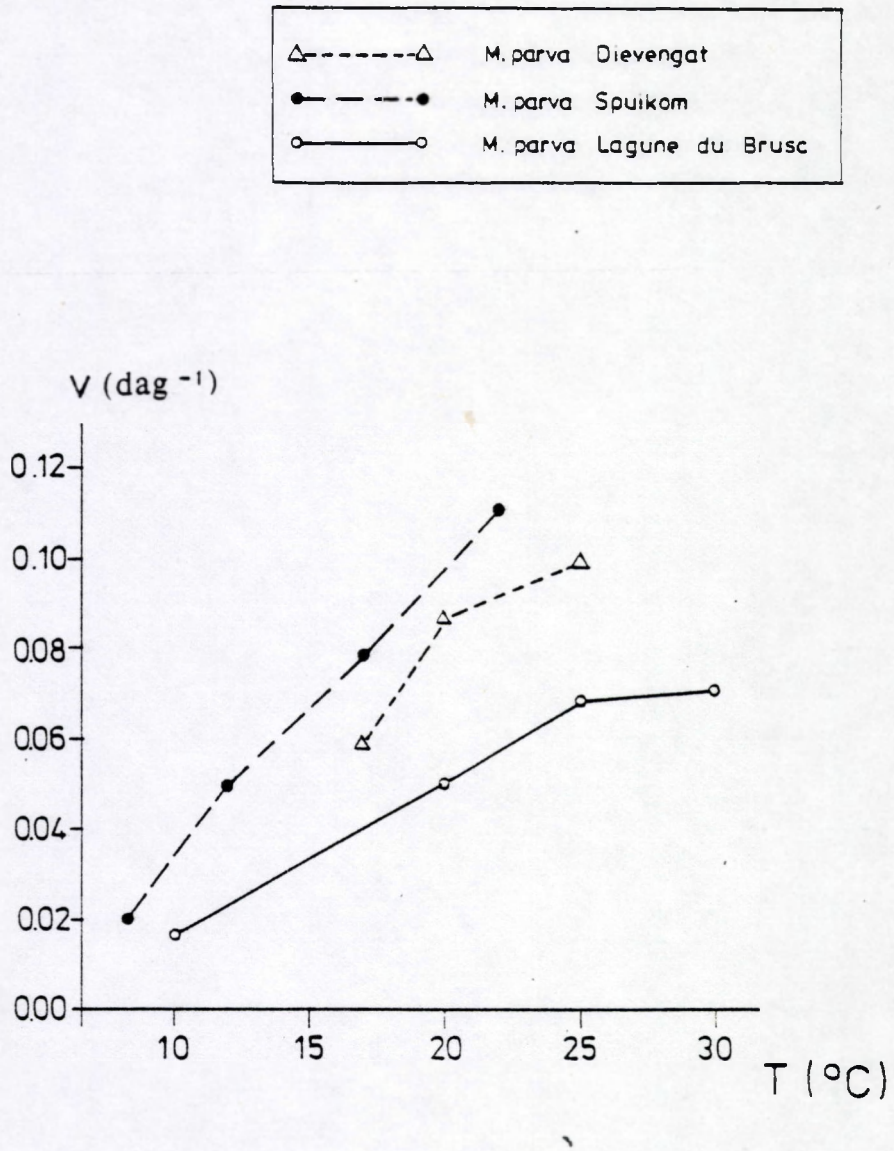


Fig. V 39. M. *parva* : de ontwikkelingssnelheid van drie geografisch geïsoleerde populaties.

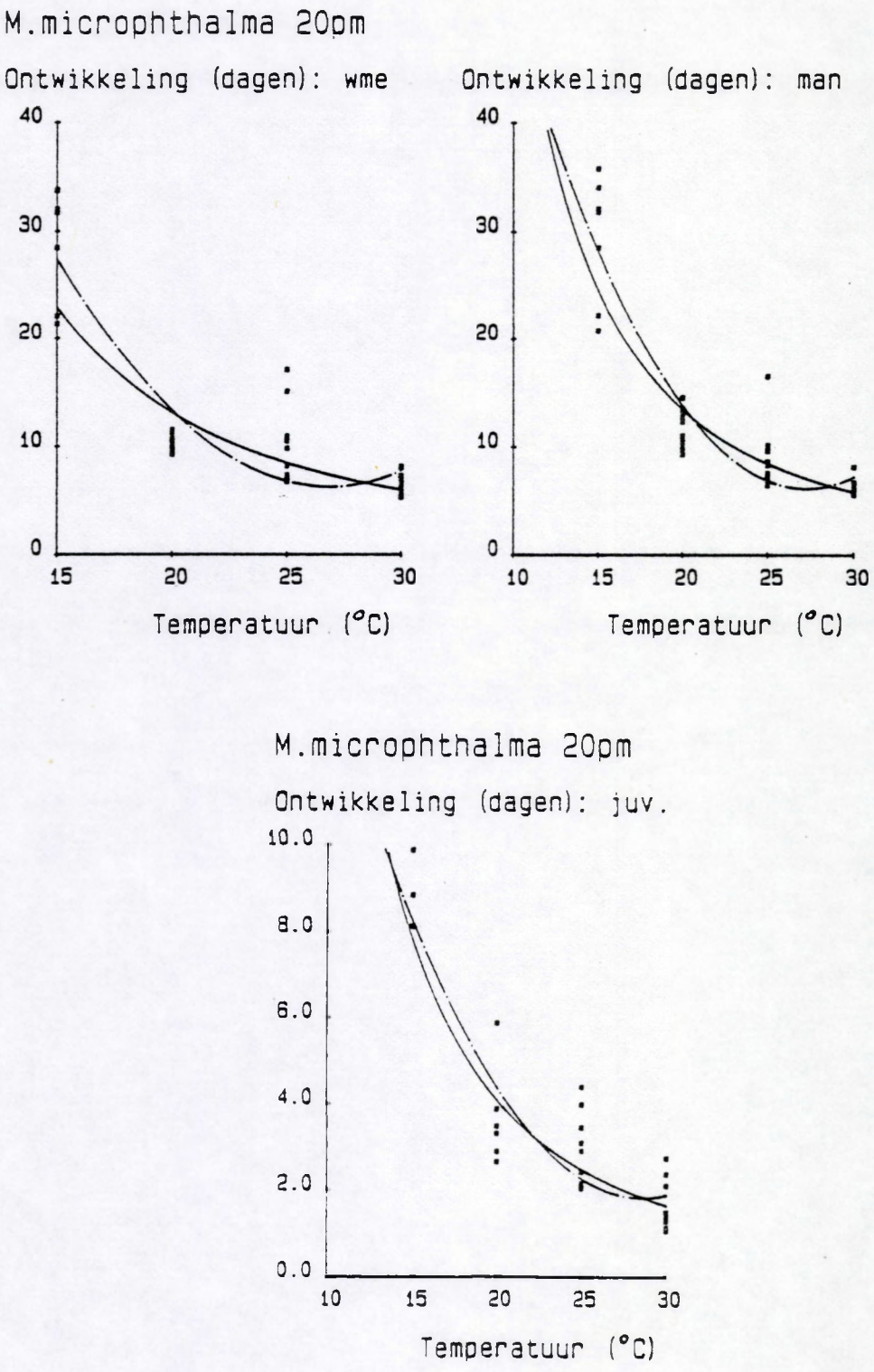
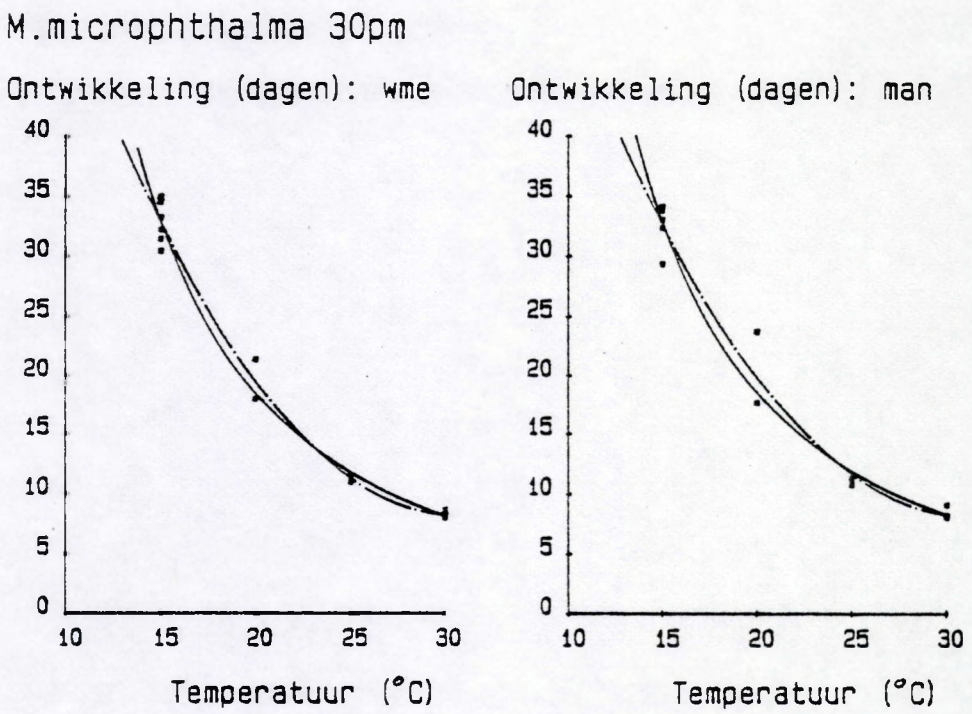


Fig. V 41. *M. microphthalma* : verband tussen de duur van de embryonale ontwikkeling (juv.), de generatietijd (w.m.e. en man.) en de temperatuur (°C) bij een constante saliniteit van 20 ‰; (——)= vgl V7 ; (——·——)= vgl V 26 .



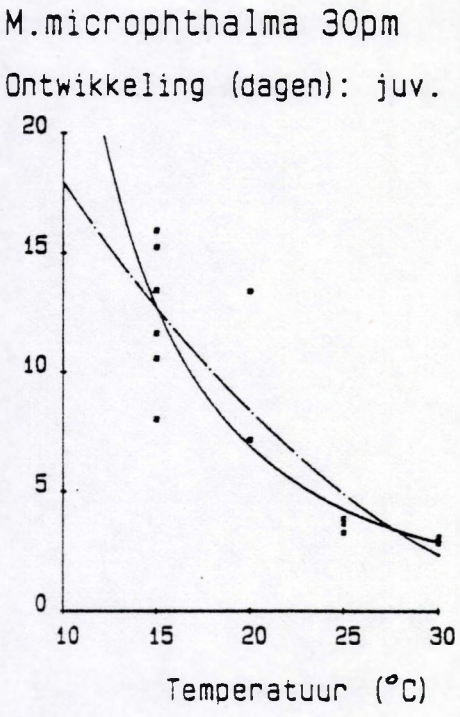
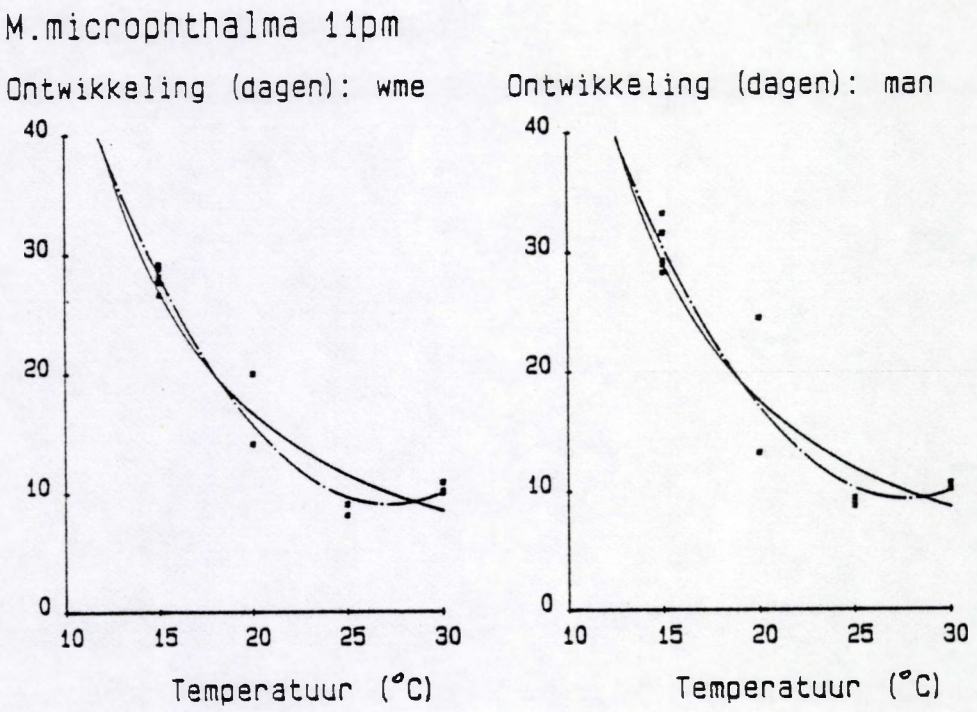


Fig. V 42. *M. microphthalma* : verband tussen de duur van de embryonale ontwikkeling (juv.), de generatietijd (w.m.e. en man.) en de temperatuur (°C) bij een constante saliniteit van 30 ‰ ; (——)= vgl V7 ; (—·—·)= vgl V26 .



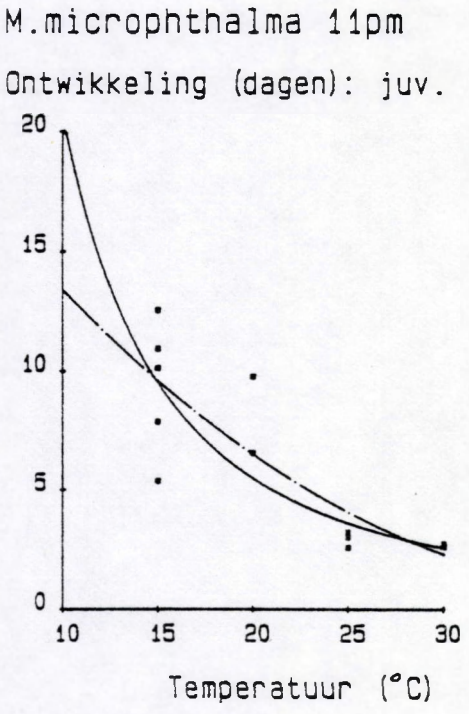


Fig. V 43. *M. microphthalma* : verband tussen de duur van de embryonale ontwikkeling (juv.), de generatietijd (w.m.e. en man.) en de temperatuur (°C) bij een constante saliniteit van 11 ‰ ; (——)= vgl V7 ; (——·——)= vgl V26 .

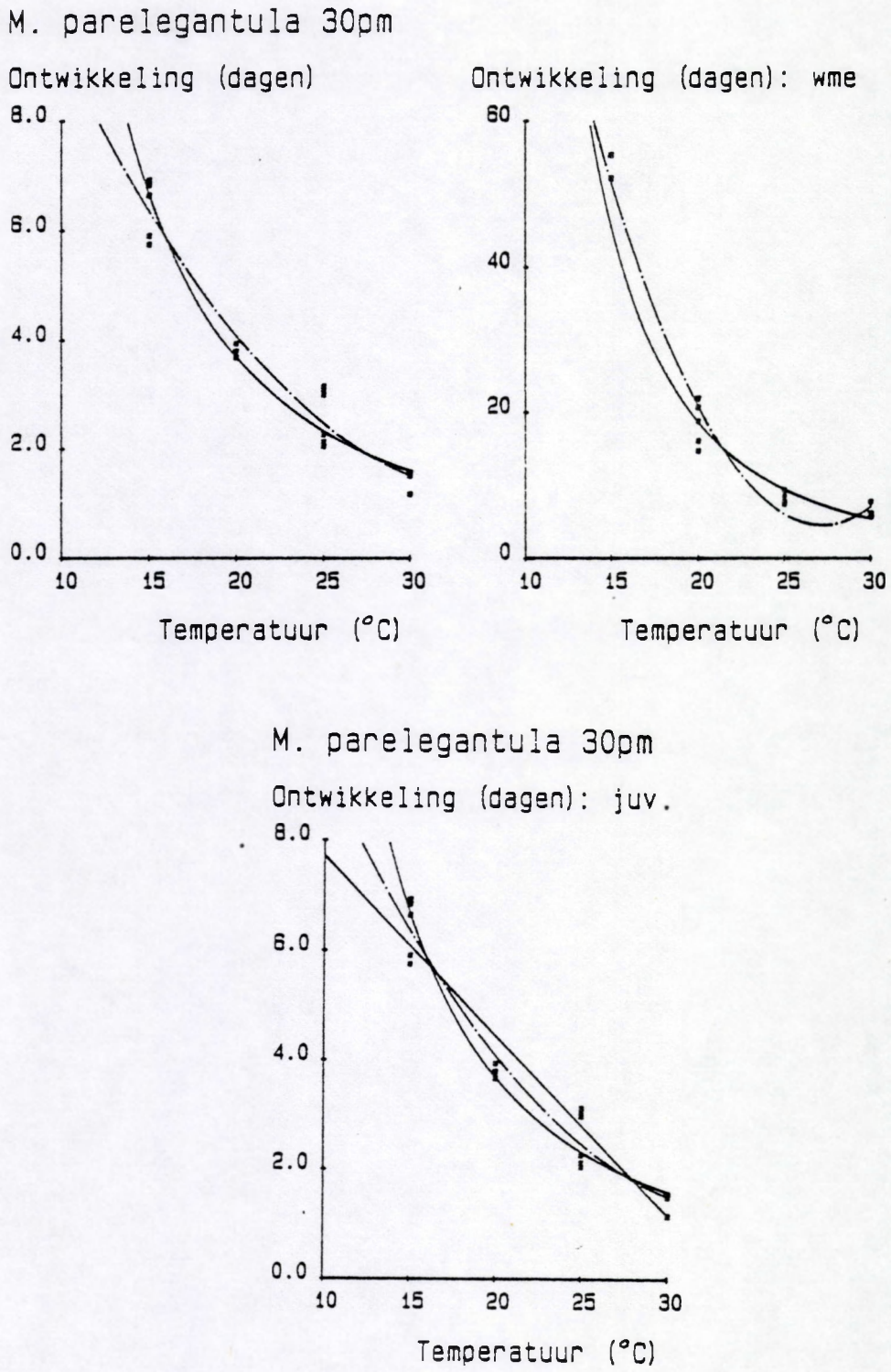


Fig. V 44. *M. parelegantula* : verband tussen de duur van de embryonale ontwikkeling (juv.), de generatietijd (w.m.e. en man.) en de temperatuur (°C) bij een constante saliniteit van 30 ‰ ; (——)= vgl V7 ; (—·—·—)= vgl V26 .

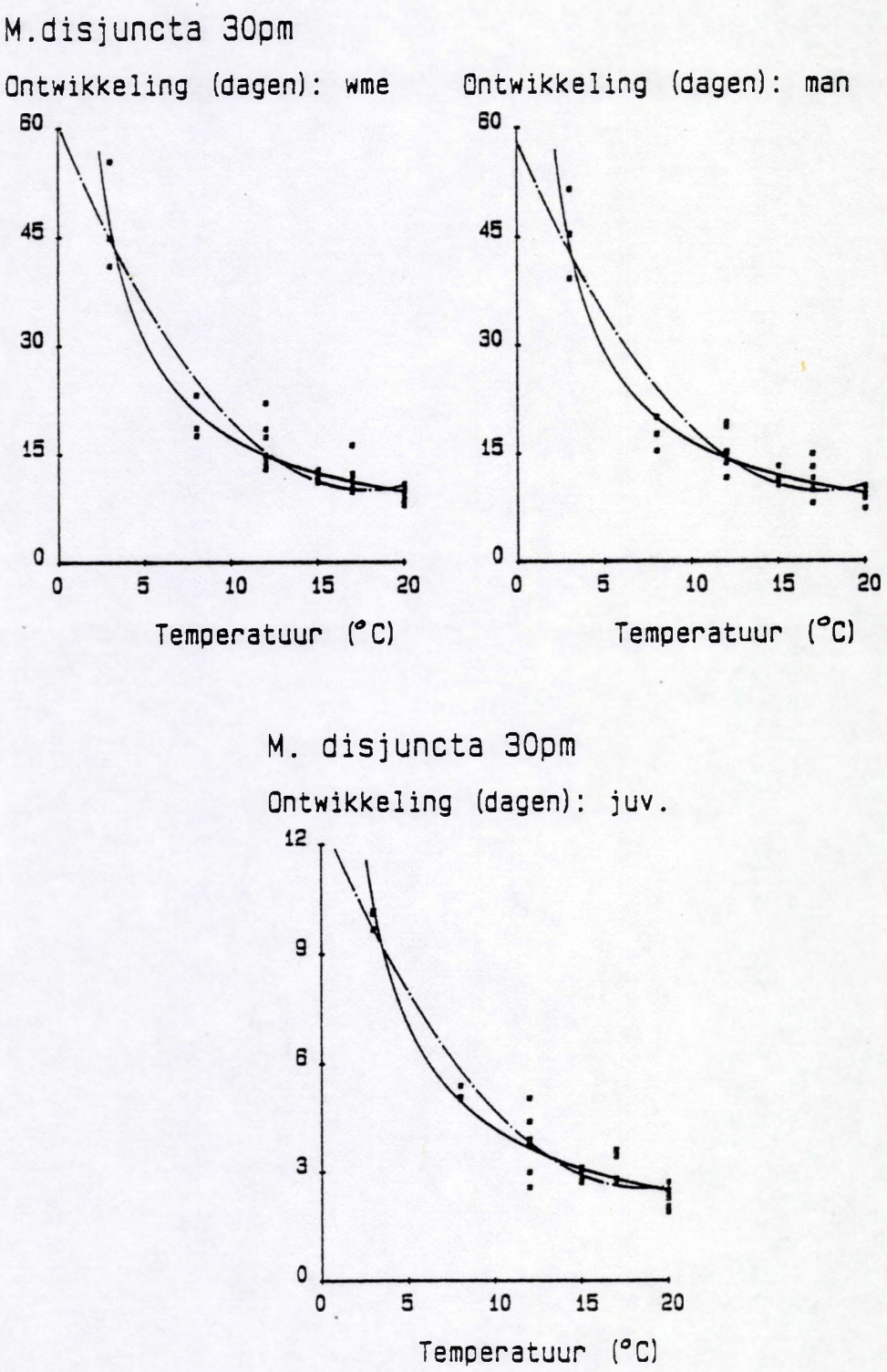


Fig. V 45. *M. disjuncta* : verband tussen de duur van de embryonale ontwikkeling (juv.), de generatietijd (w.m.e. en man.) en de temperatuur (°C) bij een constante saliniteit van 30 ‰ ; (——)= vgl V7 ; (—·—)= vgl V26 .

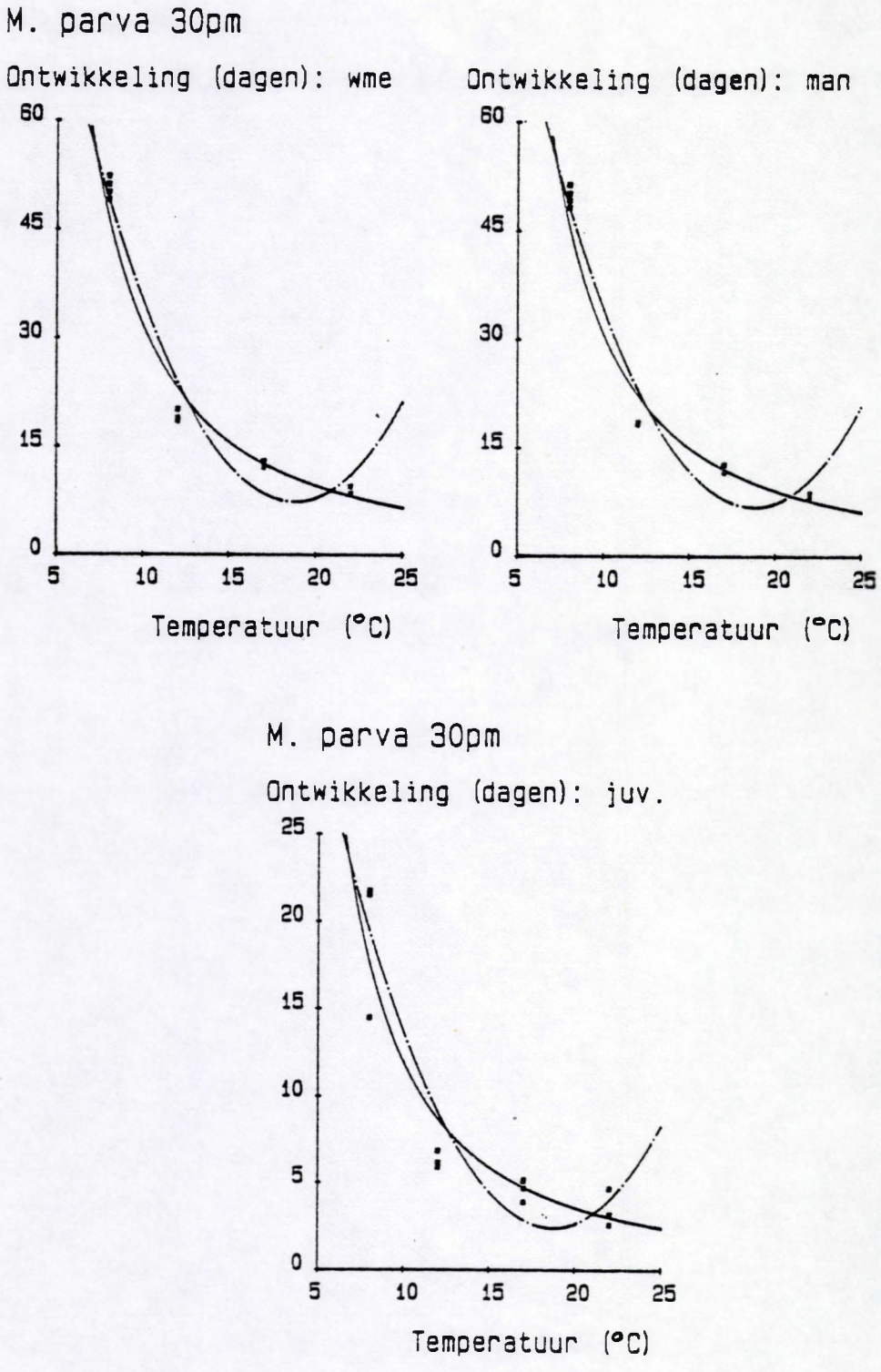


Fig. V 46. *M. parva* : verband tussen de duur van de embryonale ontwikkeling (juv.), de generatietijd (w.m.e. en man.) en de temperatuur (°C) bij een constante saliniteit van 30 ‰ ; (—)= vgl V7 ; (—·—)= vgl V26 .

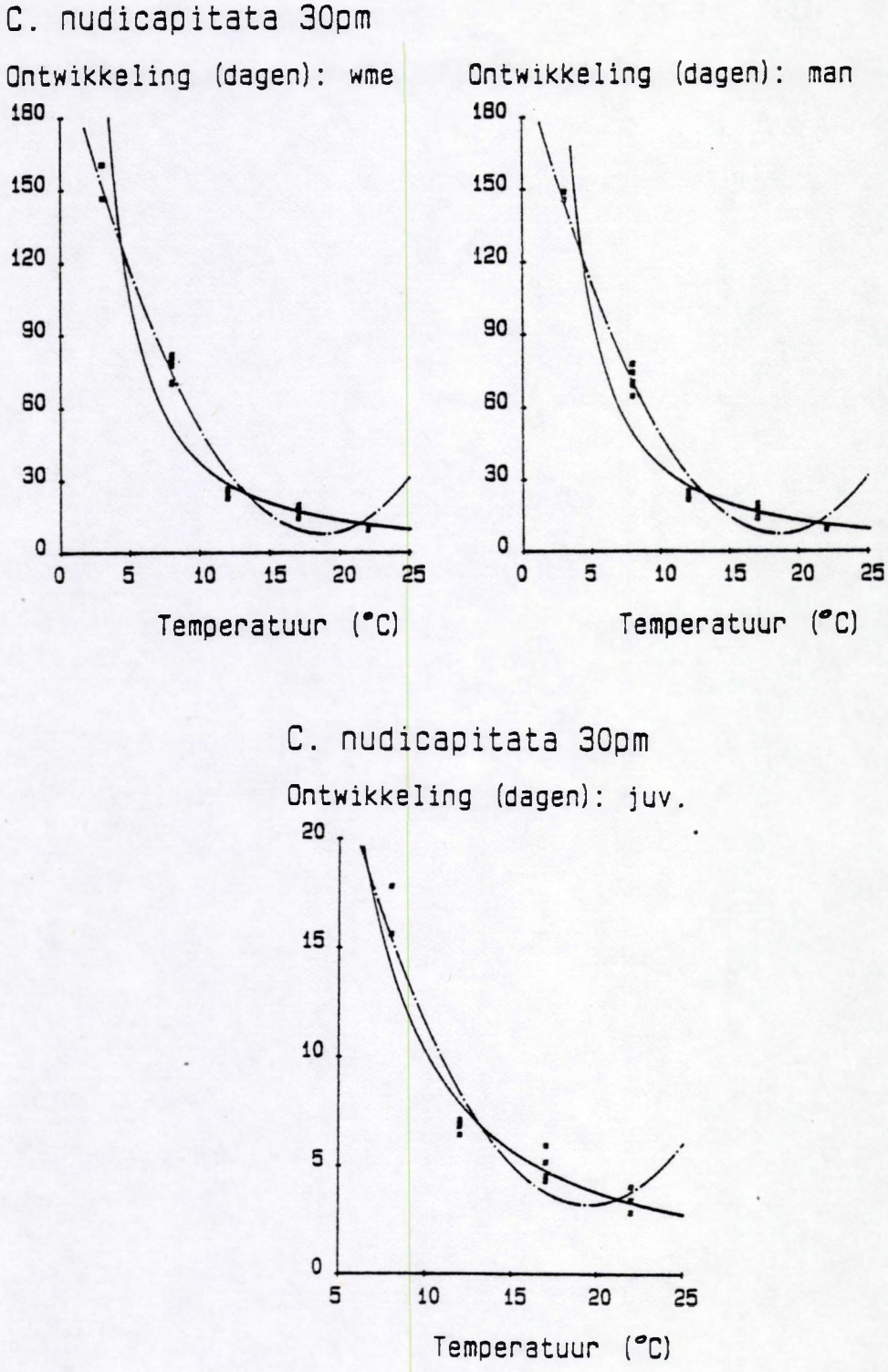


Fig. V 47. *C. nudicapitata* : verband tussen de duur van de embryonale ontwikkeling (juv.), de generatietijd (w.m.e. en man.) en de temperatuur (°C) bij een constante saliniteit van 30 ‰ ; (——)= vgl V7 ; (——·——)= vgl V26 .

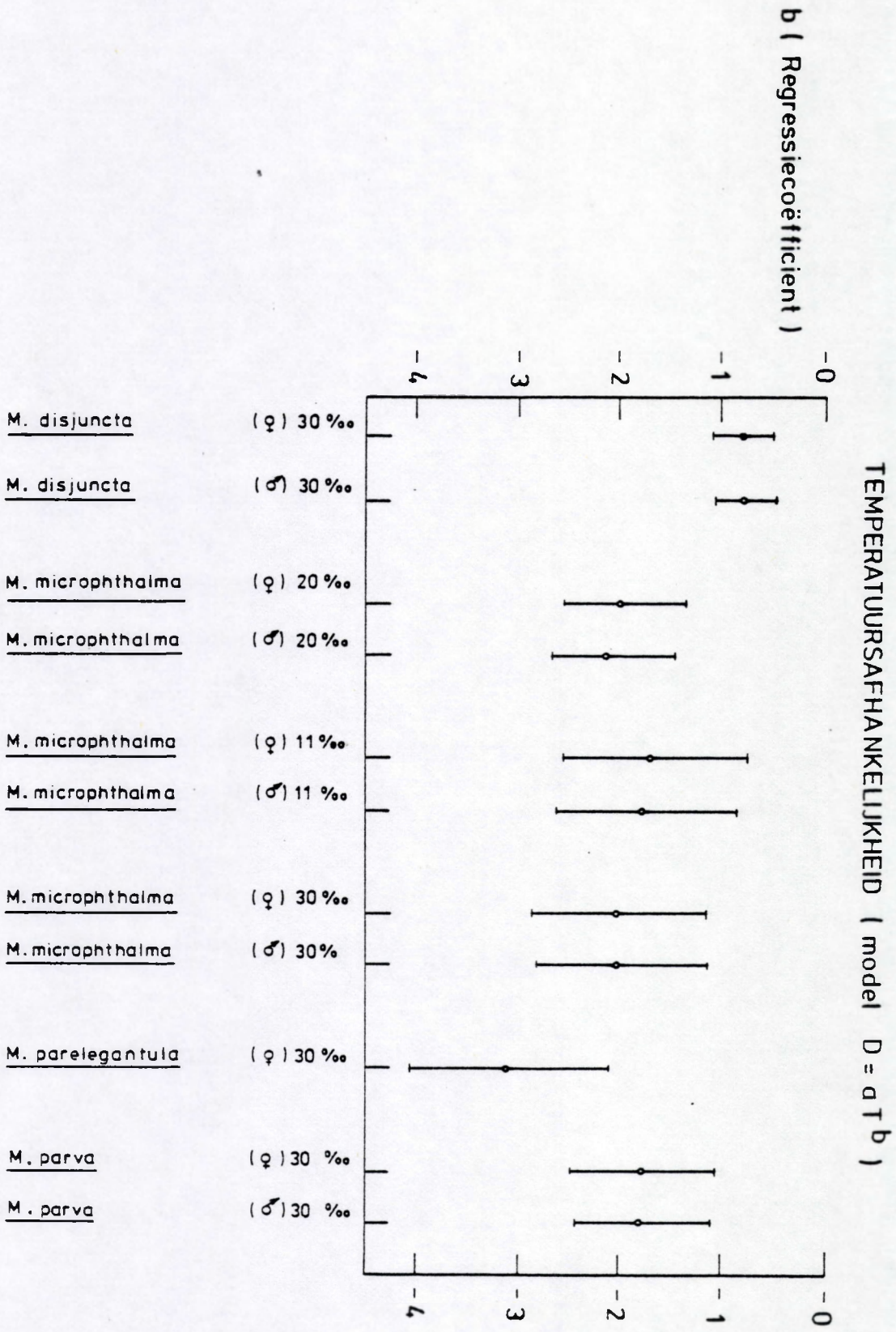


Fig. V 48. Waarden van b in de vergelijking Tmin = aT^b (V7), waarbij Tmin de minimum generatietijd en T de temperatuur (°C) is.

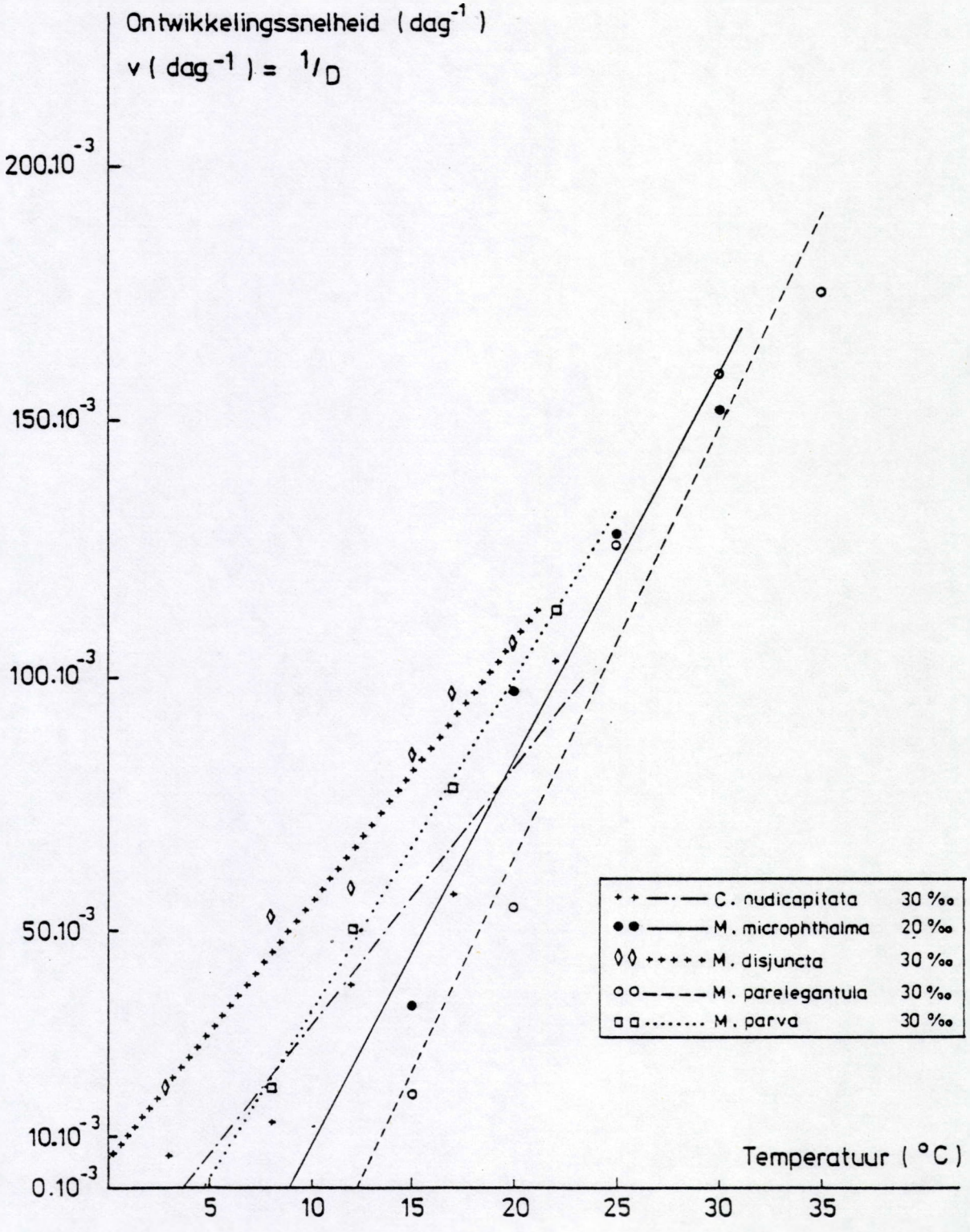


Fig. V 49. Verband (vgl V2) tussen de ontwikkelingssnelheid (dag^{-1}) van de ♀♀ en de temperatuur (°C).

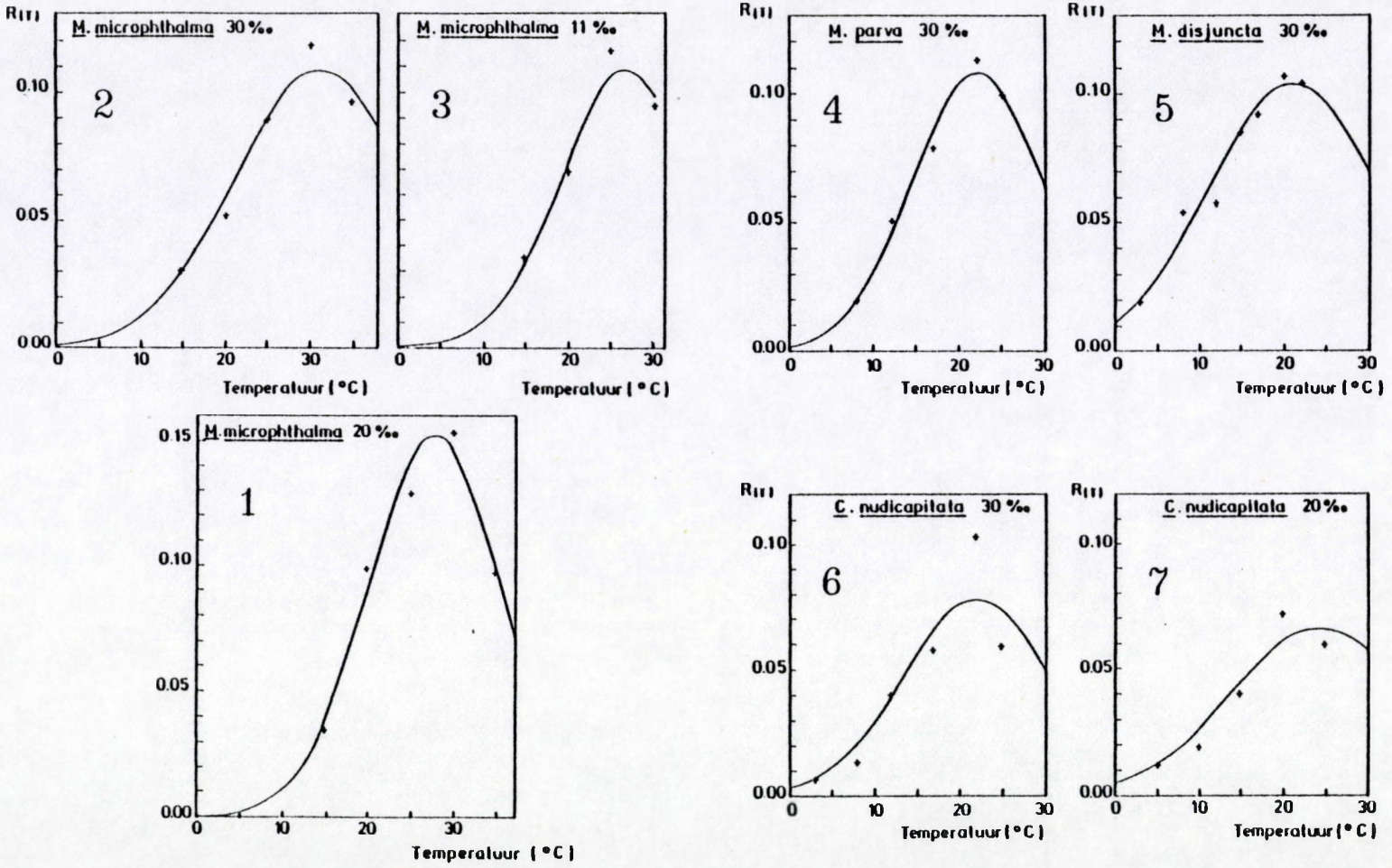


Fig. V 50. 1-7 Relatie (vgl V17) tussen de dagelijkse ontwikkelingssnelheid (R) en de temperatuur (°C).

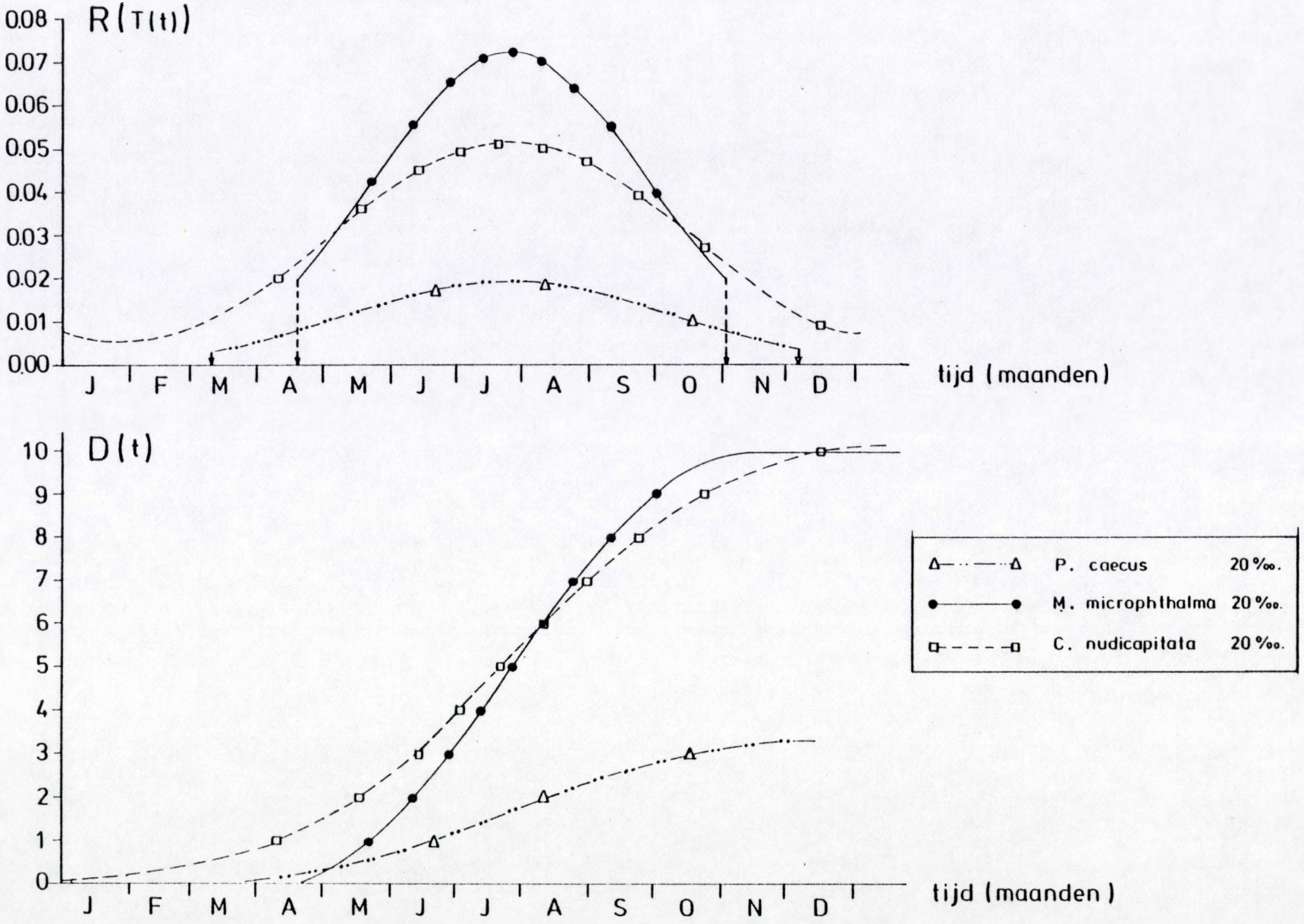


Fig. V 51. Dagelijkse ontwikkelingssnelheid (bovenaan) en cumulatieve ontwikkeling van drie brakwatersoorten in het Dievengat. De periode tussen ●——● ; □- - -□ en Δ——··——Δ is één minimum generatietijd (= 1 juveniele periode).

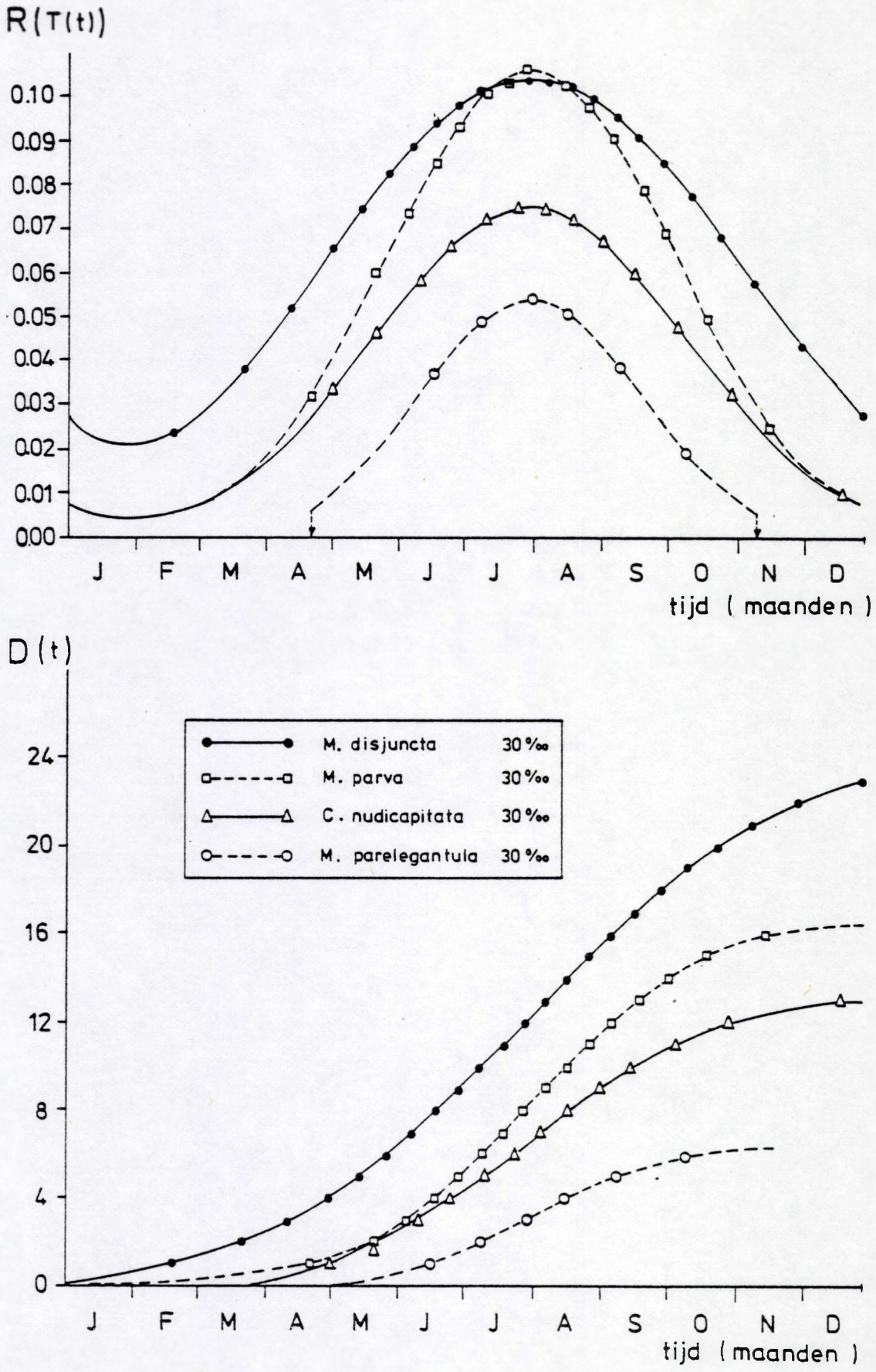


Fig. V 52. Dagelijkse ontwikkelingssnelheid (bovenaan) en cumulatieve ontwikkeling van vier brakwatersoorten in de Spuikom van Oostende. De periode begrepen tussen ●——● ; □---□ ; △——△ en ○--○ is één minimum generatietijd (= 1 juveniele periode)

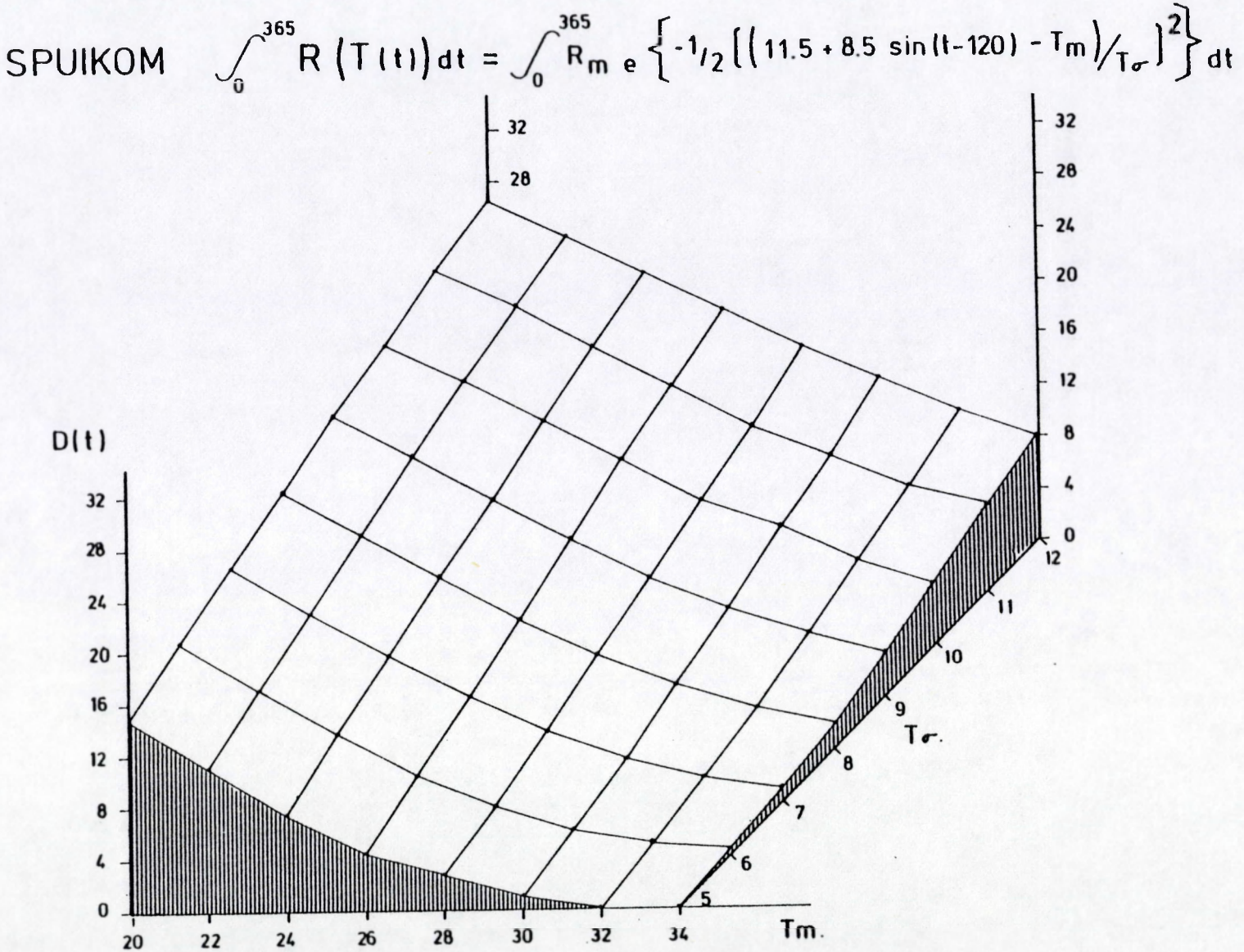


Fig. V 53. Ontwikkelingsaccumulatie gedurende één jaar in functie van de optimale temperatuur (T_m) en de spreidingsparameter (T_σ). De hypothetische nematode heeft een ontwikkelingssnelheid van 10% per dag.

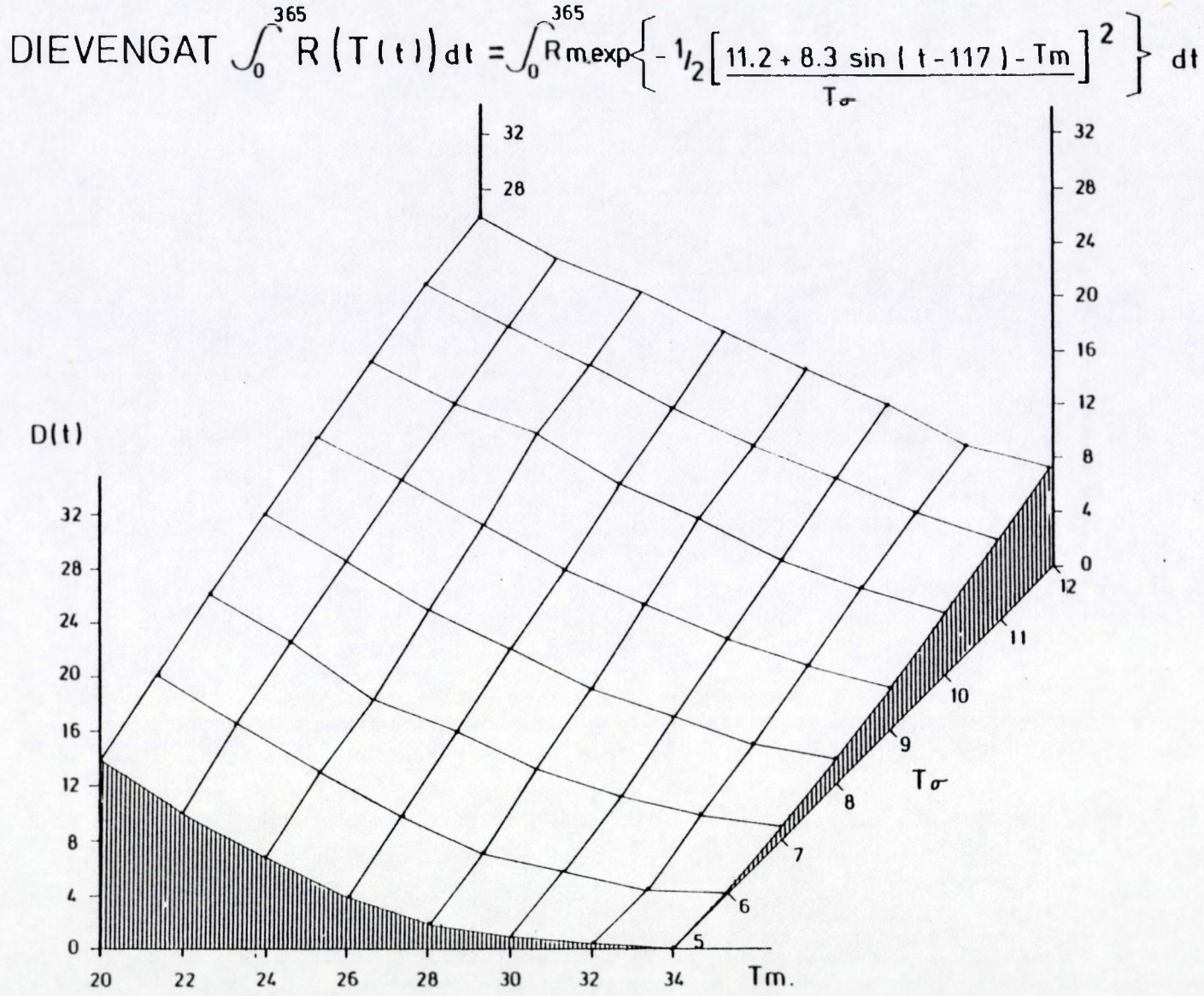


Fig. V 54. Ontwikkelingsaccumulatie in het Dievengat gedurende één jaar bij verschillende waarden van T_m en $T\sigma$. De hypothetische nematode realiseert een ontwikkelingssnelheid van 10% per dag.

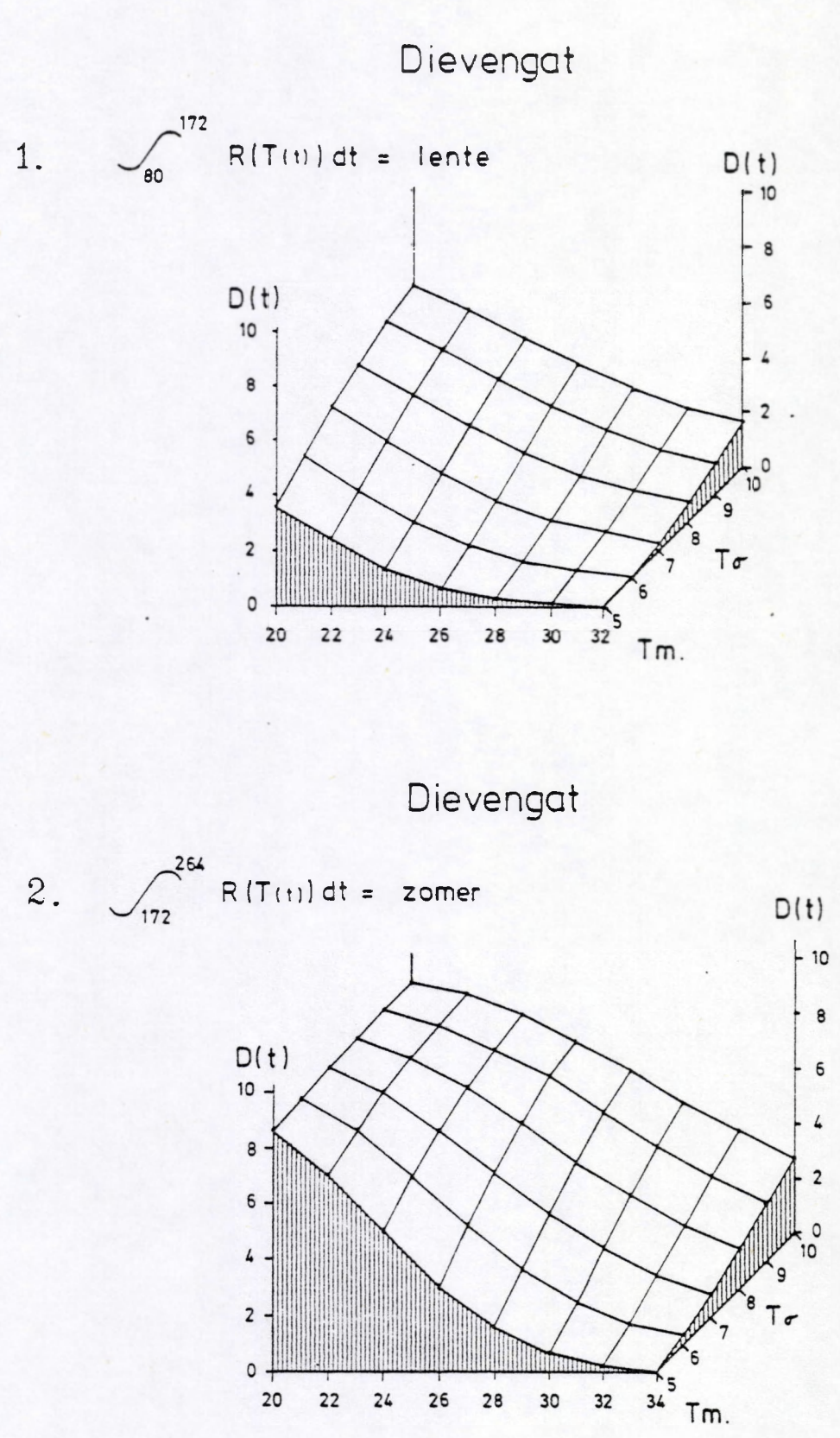
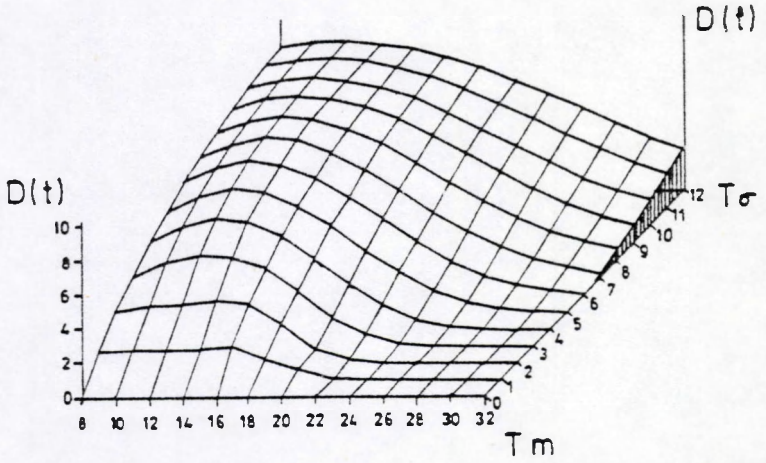
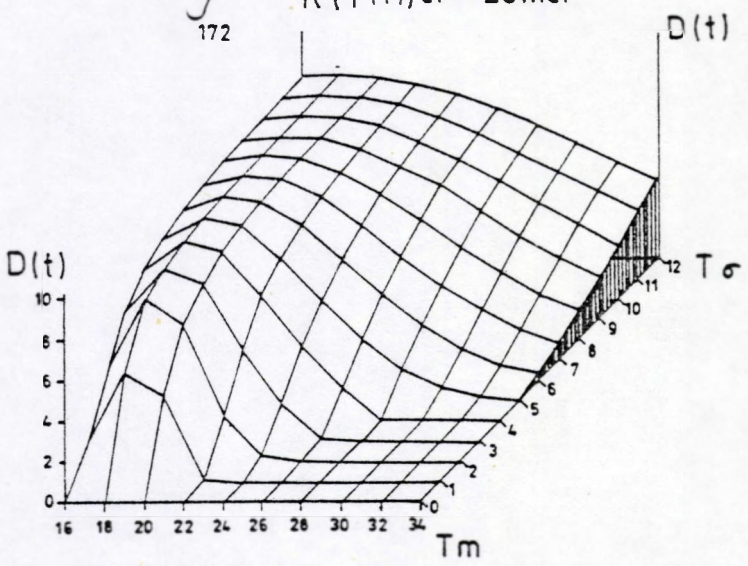


Fig. V 55. Ontwikkelingsaccumulatie in het Dievengat in de lente (1) en in de zomer (2) bij varierende waarden van T_m en $T\sigma$. R_m is 10% per dag.

1. $\int_{80}^{172} R(T(t))dt$ = lente



2. $\int_{172}^{264} R(T(t))dt$ = zomer



3. $\int_{0}^{365} R(T(t))dt$

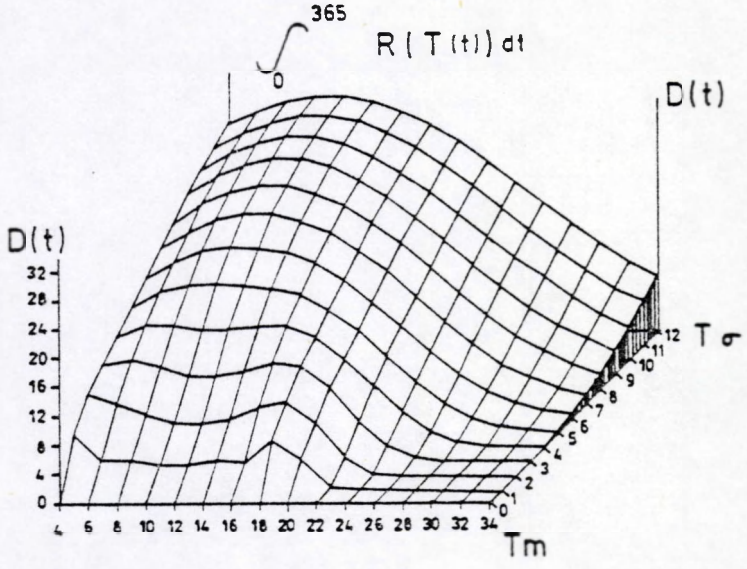


Fig. V 56. 1-3 Ontwikkelingsaccumulatie in het Dievengat in de lente (1), zomer (2) en één volledig jaar (3) bij varierende waarden van T_m en T_σ . R_m is 10% per dag.

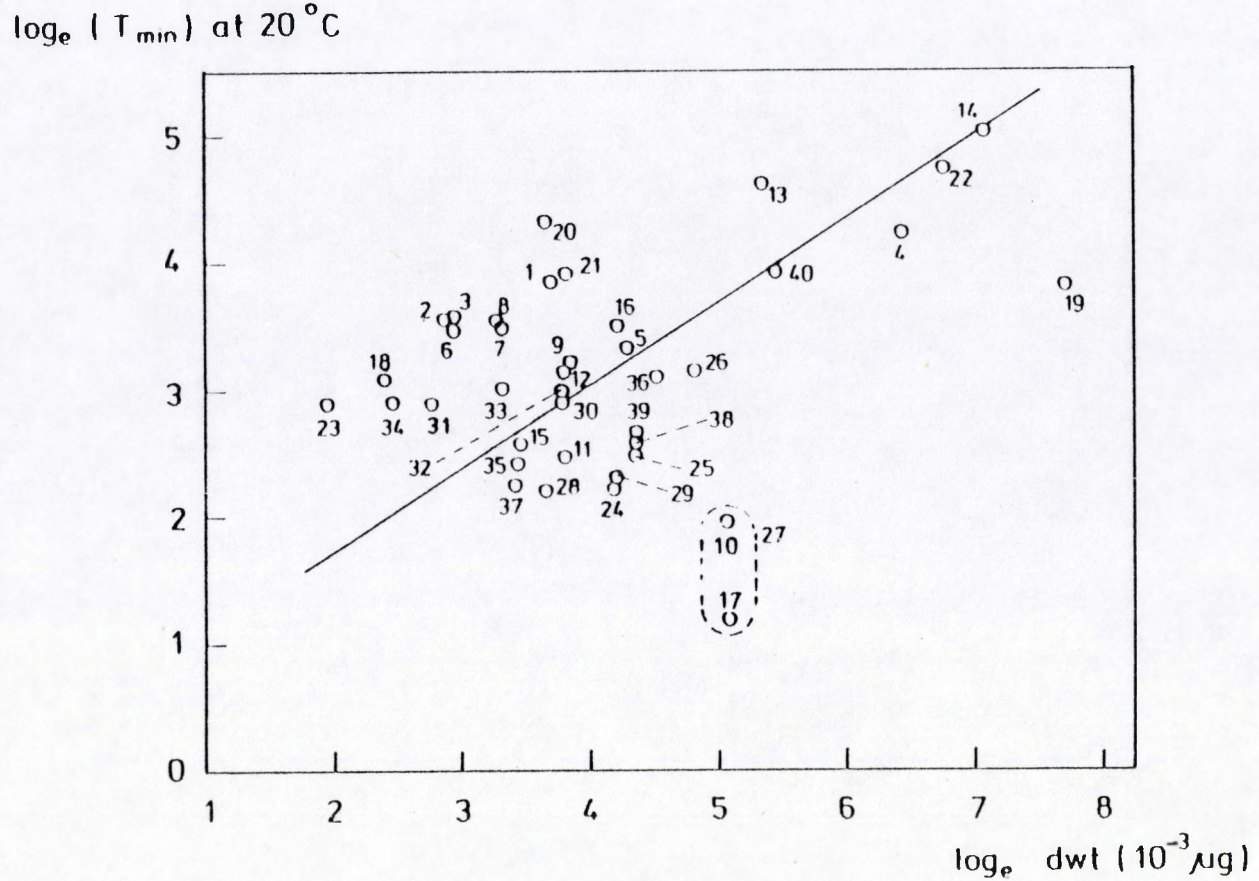


Fig. V 57. Verband tussen T_{min} bij 20°C en het drooggewicht op het ogenblik van maturatie. De T_{min}'s werden gecorrigeerd naar 20°C met Krogh's normale curve of met vgl. V7. De codenummers van de soorten worden gegeven in tabel V 16; 30 is *Chromadorina germanica*; 31, 32, 33 en 34 zijn achtereenvolgens *Monhystera* sp., *Atrochromadora denticulata*, *Monhystera parva* en *Monhystera multisetosa* (Garcia, 1982). Het drooggewicht werd geschat op 15% van het versgewicht. Het versgewicht werd berekend met Andrassy's formule met een combinatie van de kleinste lengte en de kleinste breedte. Voor andere informatie, zie tekst.

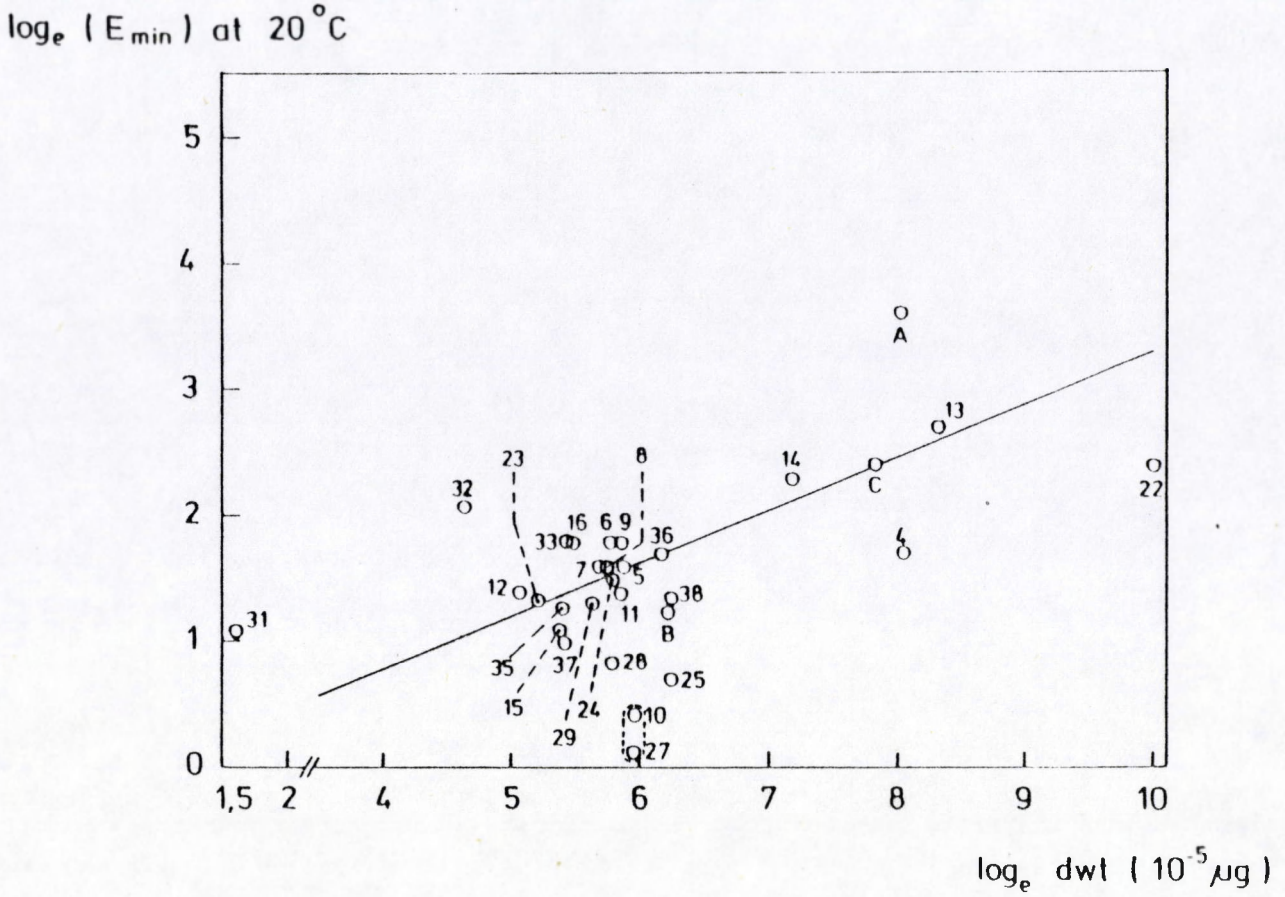


Fig. V 58. Verband tussen de embryonale ontwikkelingsduur (E_{min}) bij 20°C en het eigewicht (drooggewicht).

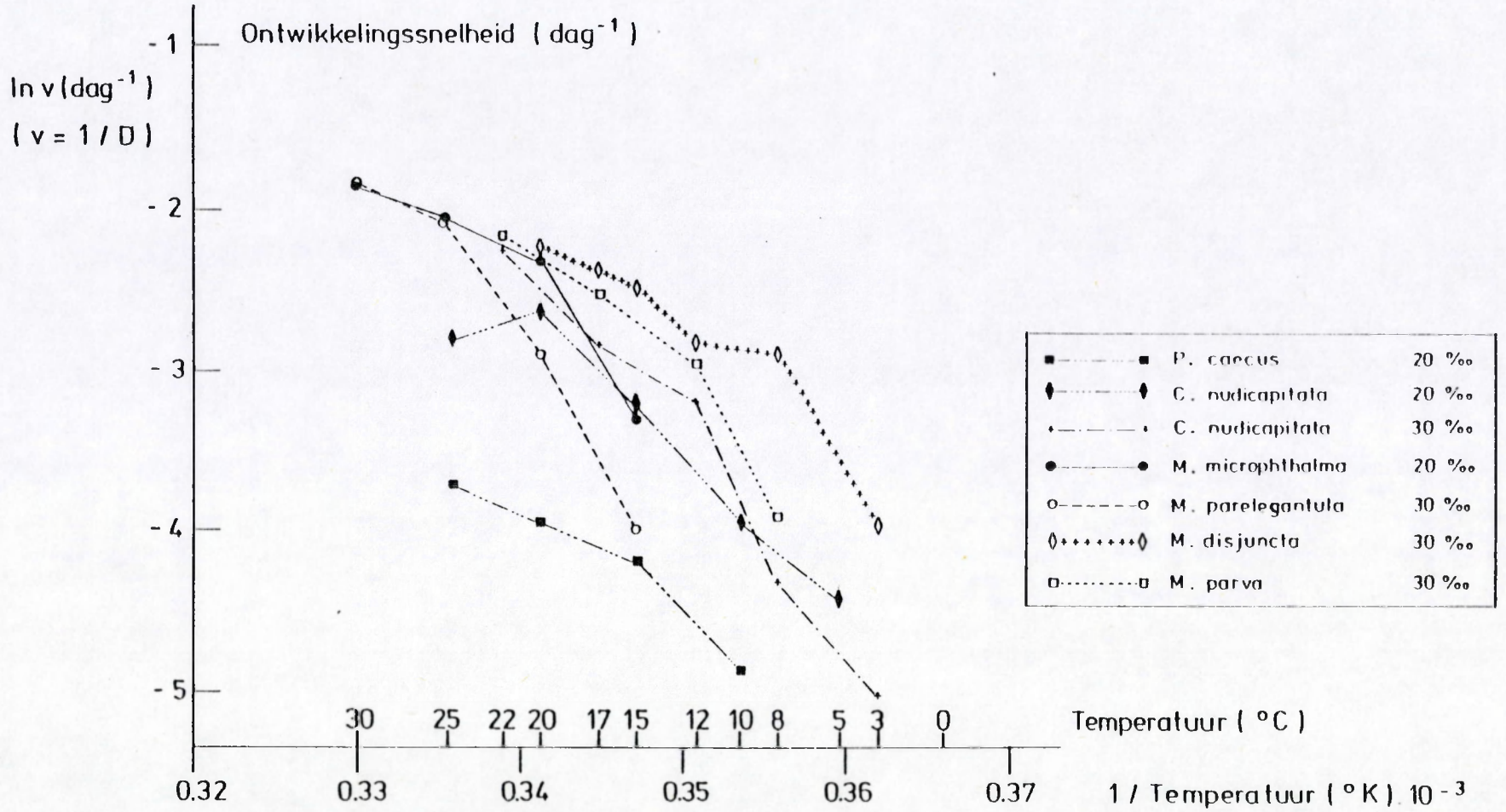


Fig. V 59. Arrhenius plot van de ontwikkelingssnelheid gedurende de embryonale en postembryonale periode.

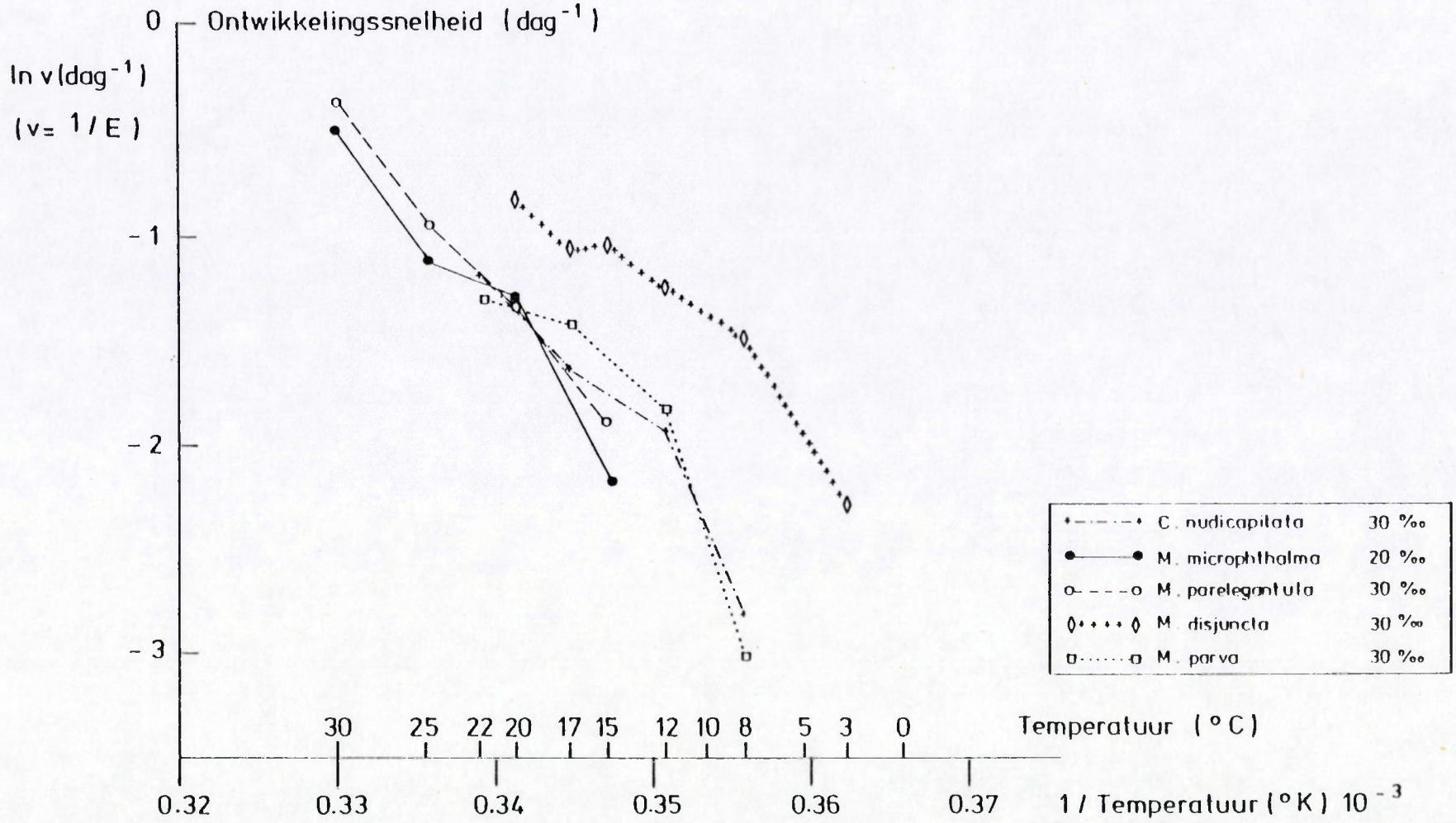


Fig. V 60. Arrhenius plot van de ontwikkelingssnelheid gedurende de embryonale periode.

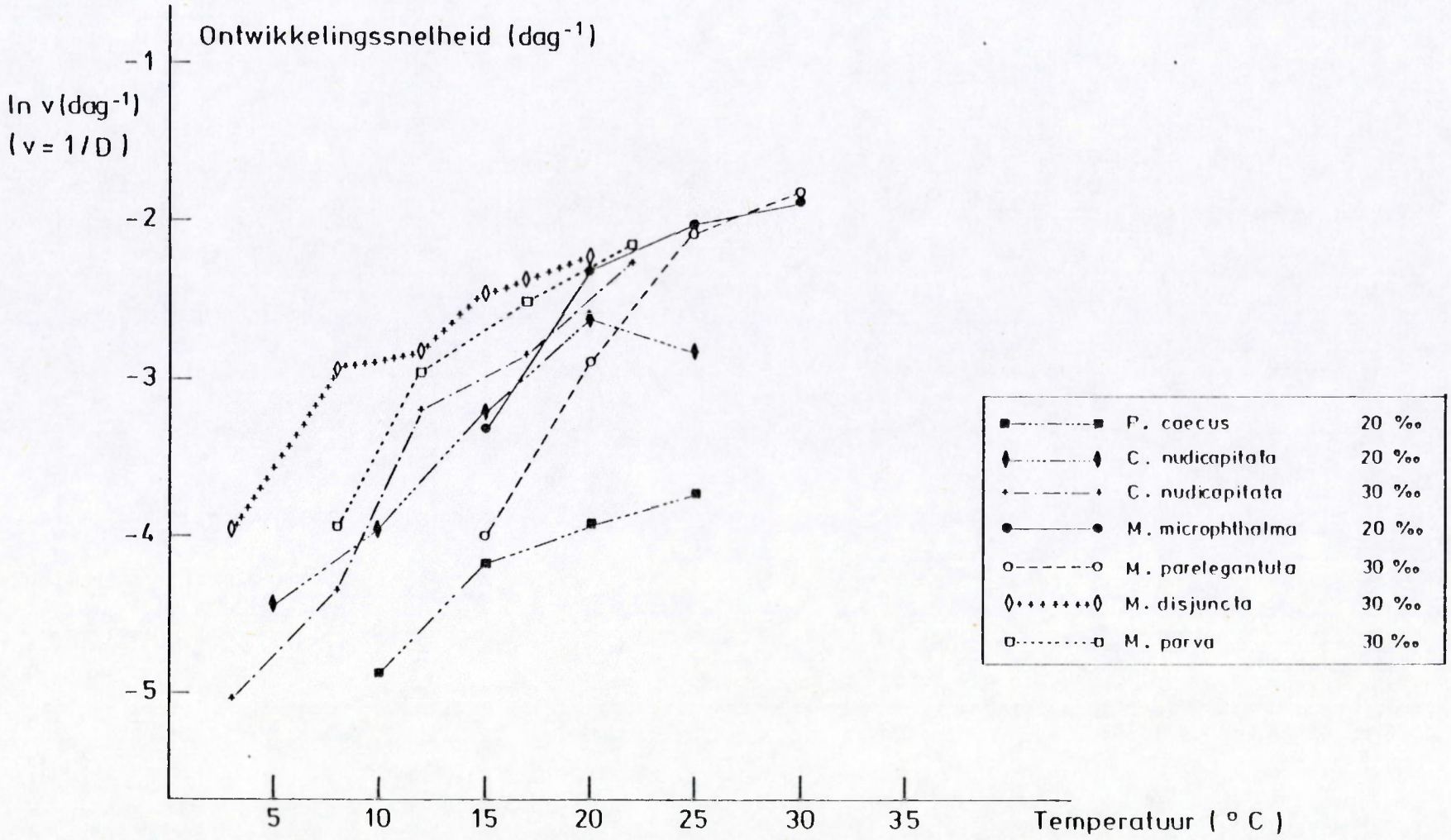


Fig. V 61. Van't Hoff plot van de ontwikkelingssnelheid gedurende de embryonale en postembryonale periode.

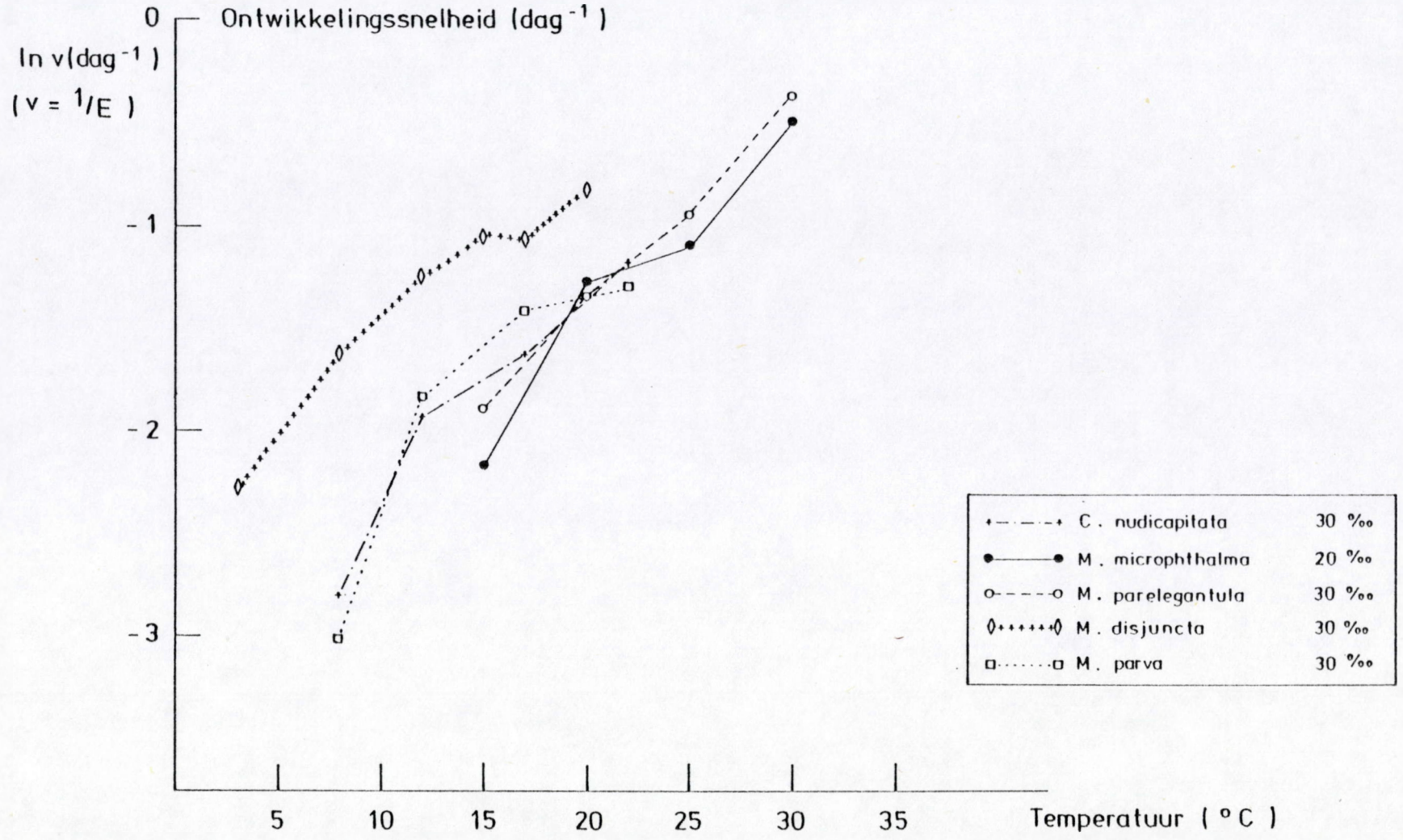


Fig. V 62. Van't Hoff plot van de ontwikkelingssnelheid gedurende de embryonale periode.

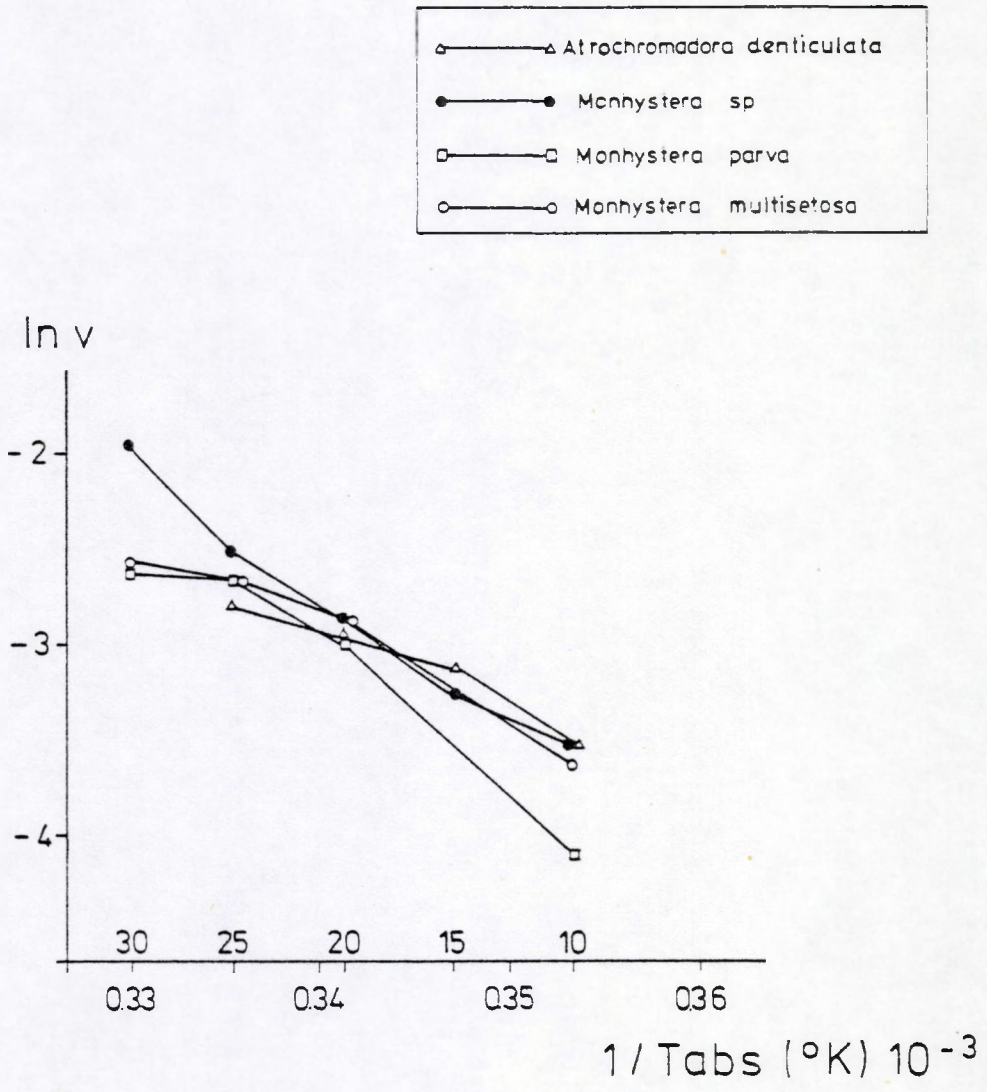


Fig. V 63. Arrhenius plot van de ontwikkelingssnelheid gedurende de de embryonale en postembryonale periode. De soorten werden bestudeerd door Garcia (1982).

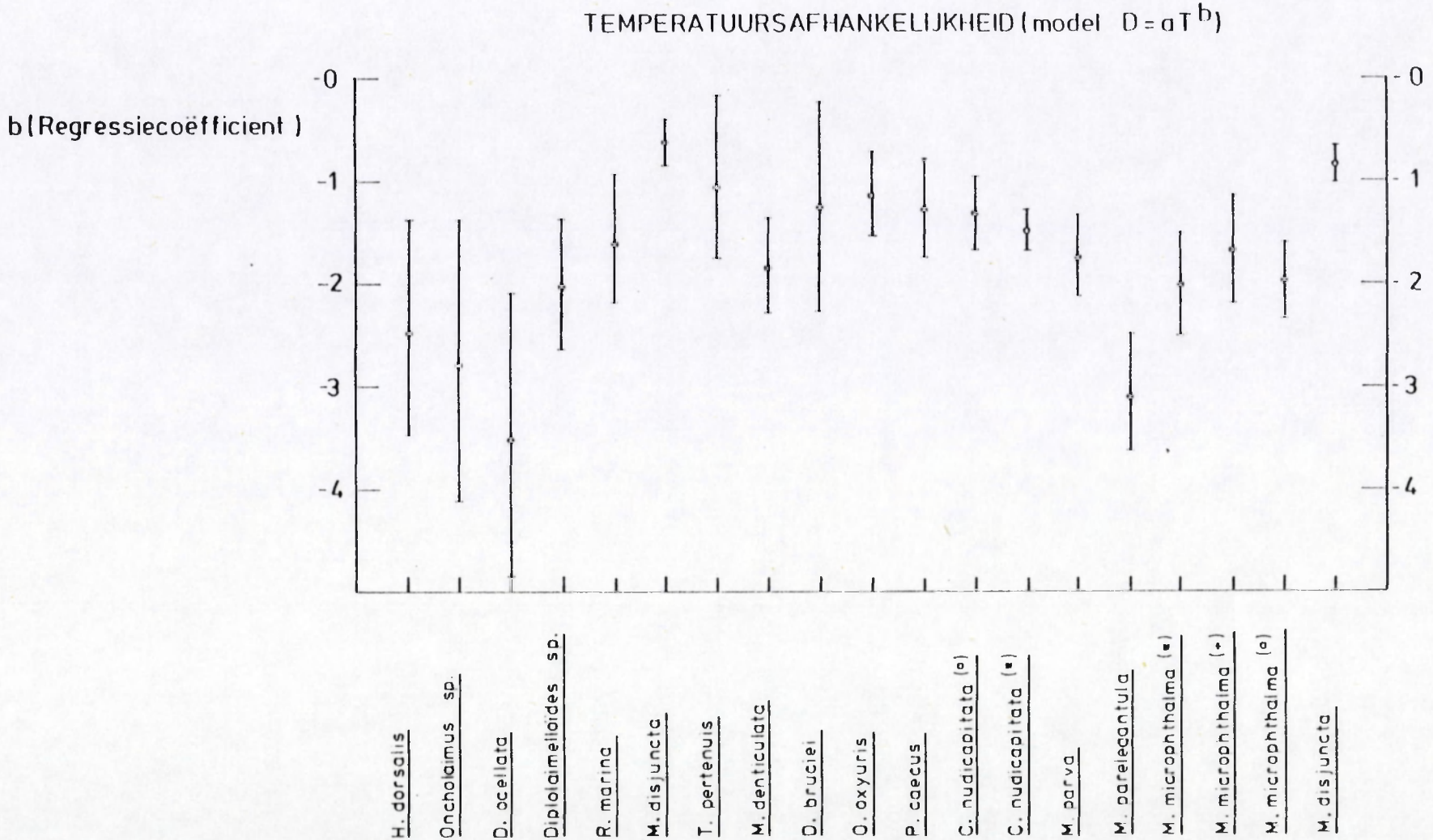


Fig. V 64. Waarden van b in de vergelijking $T_{min} = aT^b$, waarbij T_{min} de minimale generatietijd en T de temperatuur (°C) is. De referenties worden gegeven in tabel V 16. De b-waarde van *R. marina* werd berekend met de data van Hopper *et al.*, 1973; (+)= 11‰ S; (o)= 20‰ S en (x) = 30‰ S; de b's van *Paracanthonchus caecus* en *Chromadora nudicapitata* (Dievengat populatie) zijn ontleend aan lic. D. Van Brussel. De andere data zijn van deze studie.

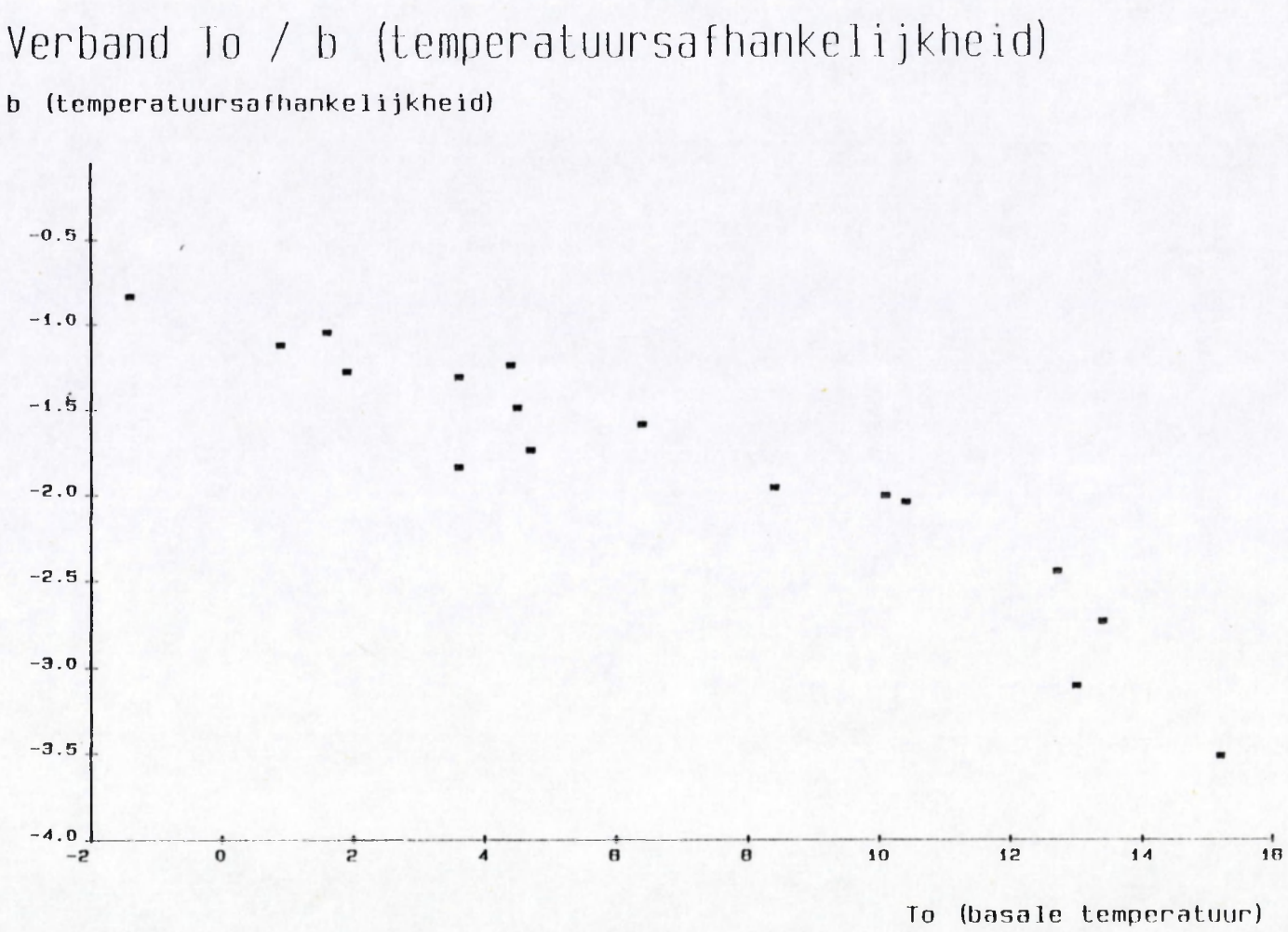


Fig. V 65. Verband tussen de temperatuursafhankelijkheid van de ontwikkeling (b uit vgl V7) en de basale temperatuur (T_o).

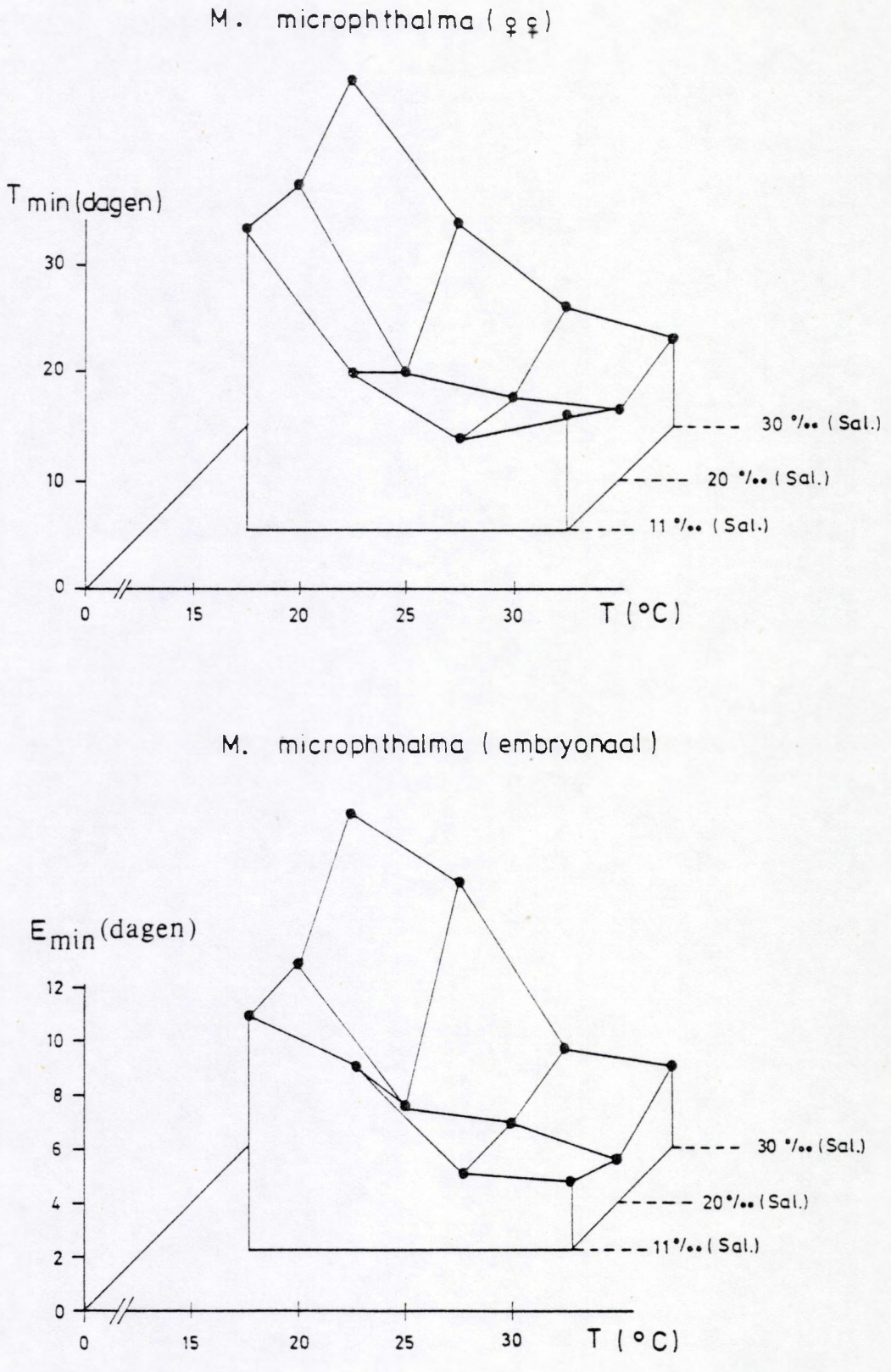


Fig. V 66. *M. microphthalma* E_{min} (onder) en T_{min} (boven) van ♀♀ bij verschillende temperaturen en 3 saliniteiten (11, 20 en 30‰).

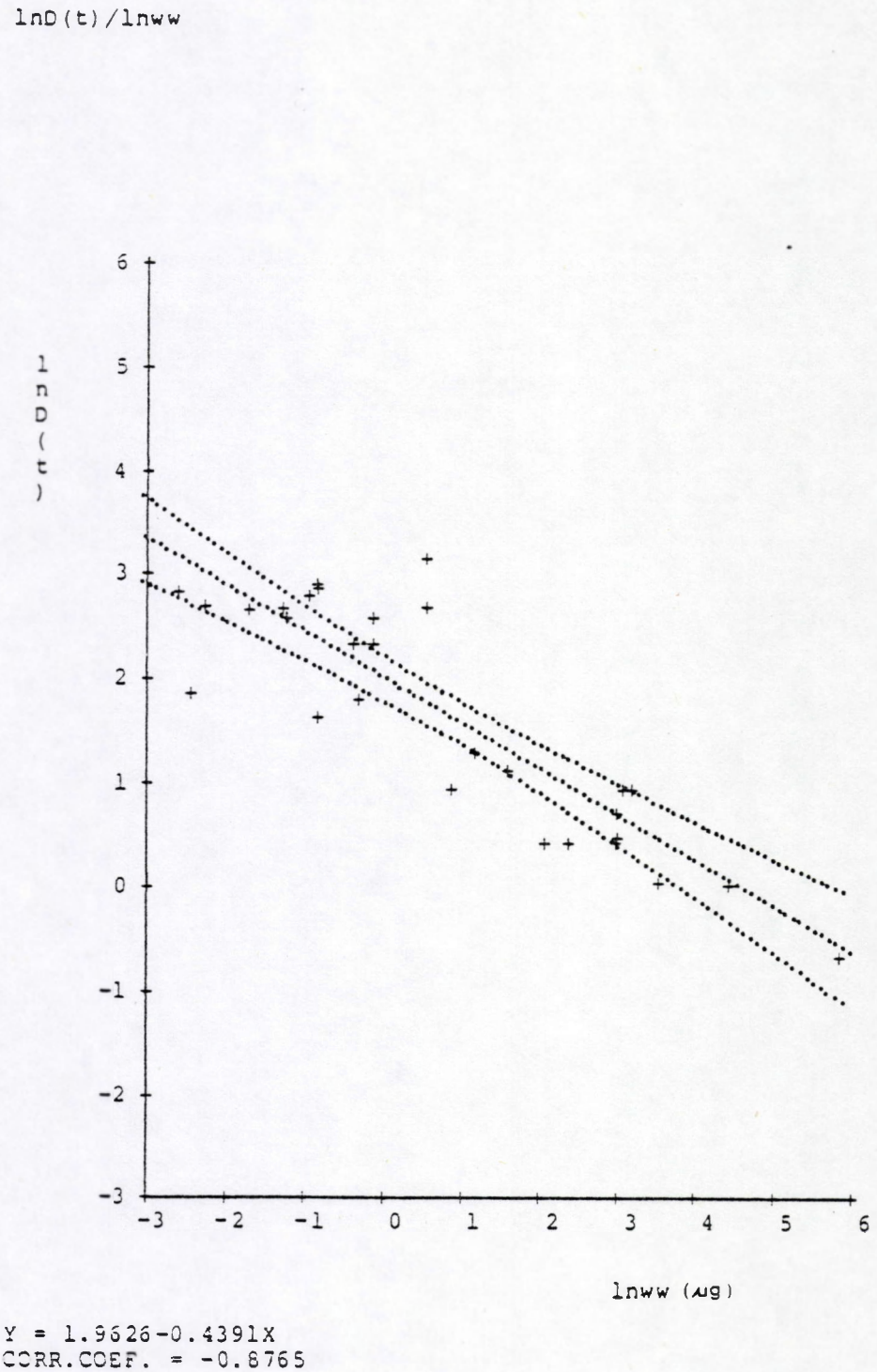


Fig. V 67. Verband tussen het aantal juveniele perioden (D(t)= maximum aantal generaties) gedurende één jaar en het versgewicht (µg) op het ogenblik van maturatie.

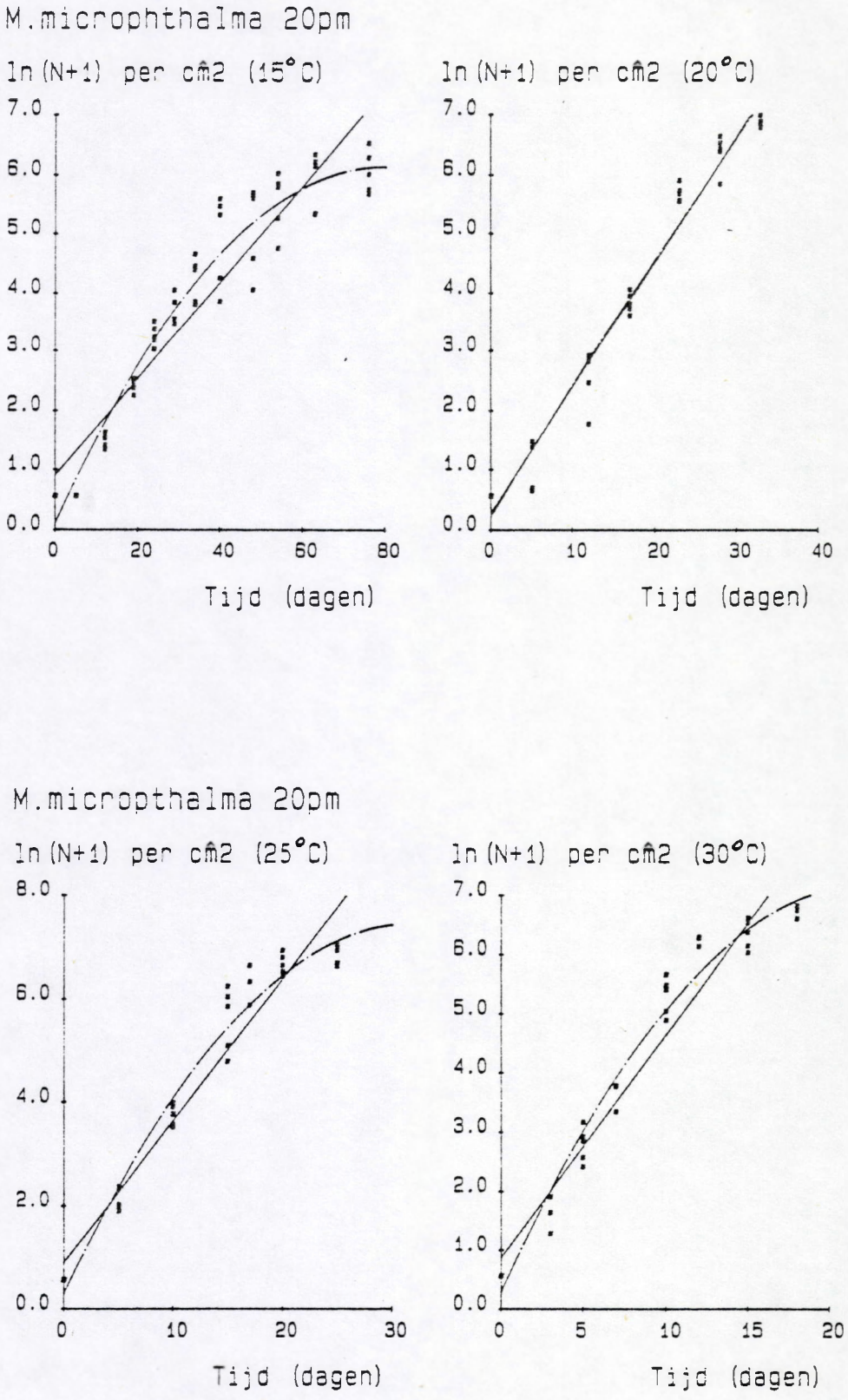


Fig. VII 1. *M. microphthalma* : populatiegroei bij 20 ‰ S en 15, 20, 25 en 30 °C. De eitjes werden niet geteld.

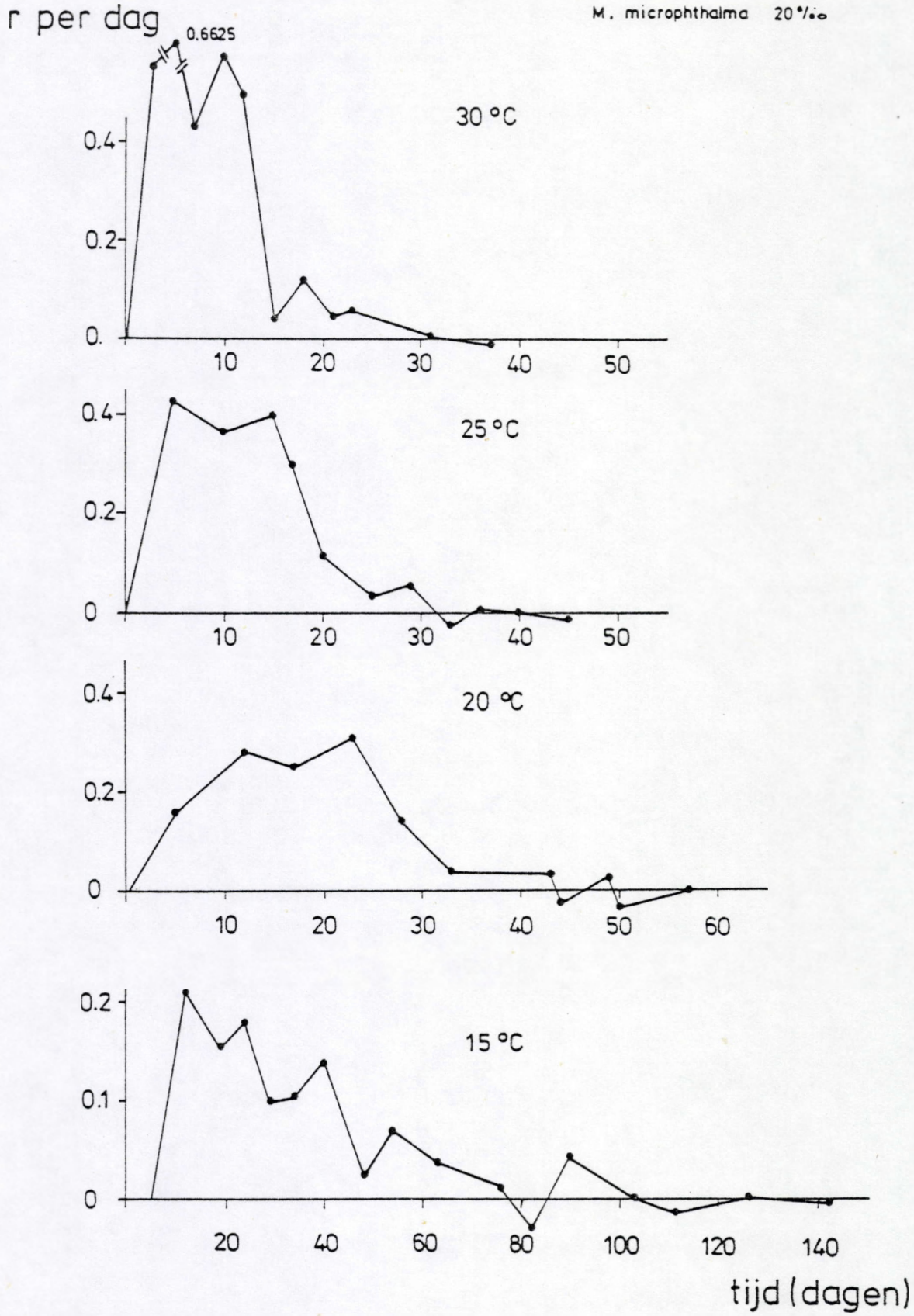


Fig. VII 2. *M. microphthalma* : r per tijdsinterval bij vier temperaturen (15, 20, 25 en 30 °C) en een constante saliniteit van 20 ‰ S.

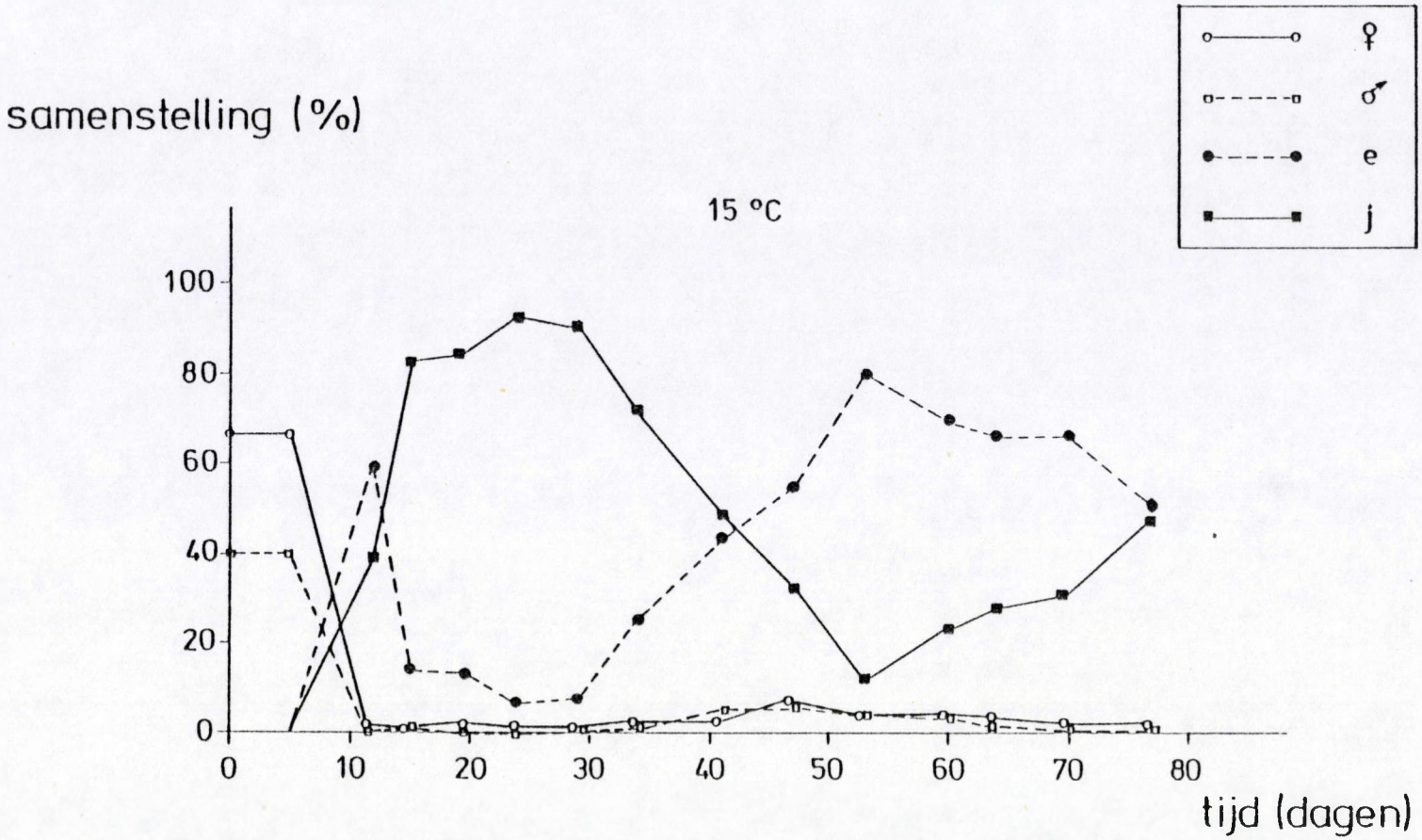


Fig. VII 3. M. *microphthalma* : procentuele samenstelling van de populatie bij 15 °C en 20 ‰ S.

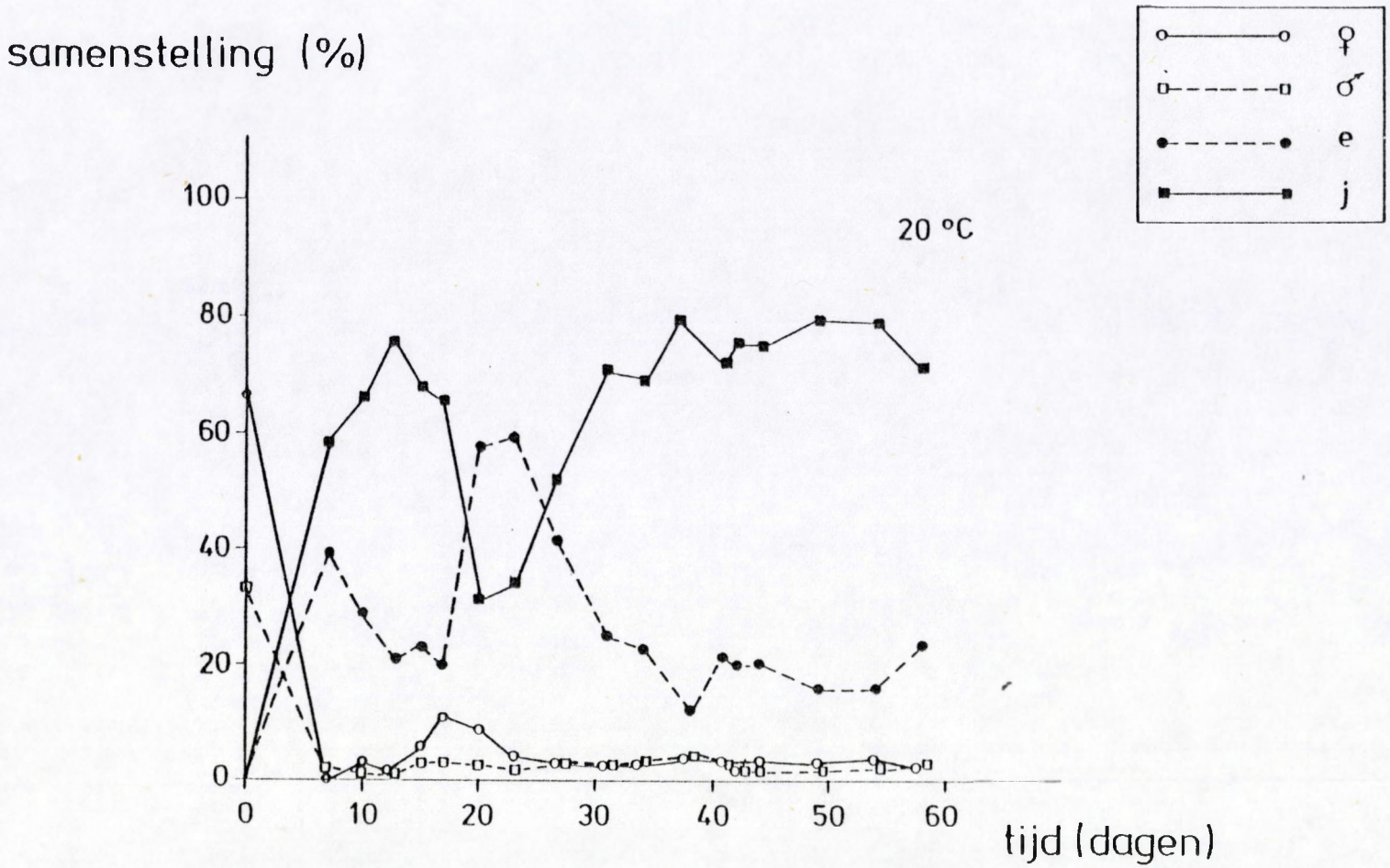


Fig. VII 4. M. *microphthalma* : procentuele samenstelling van de populatie bij 20 °C en 20 ‰ S.

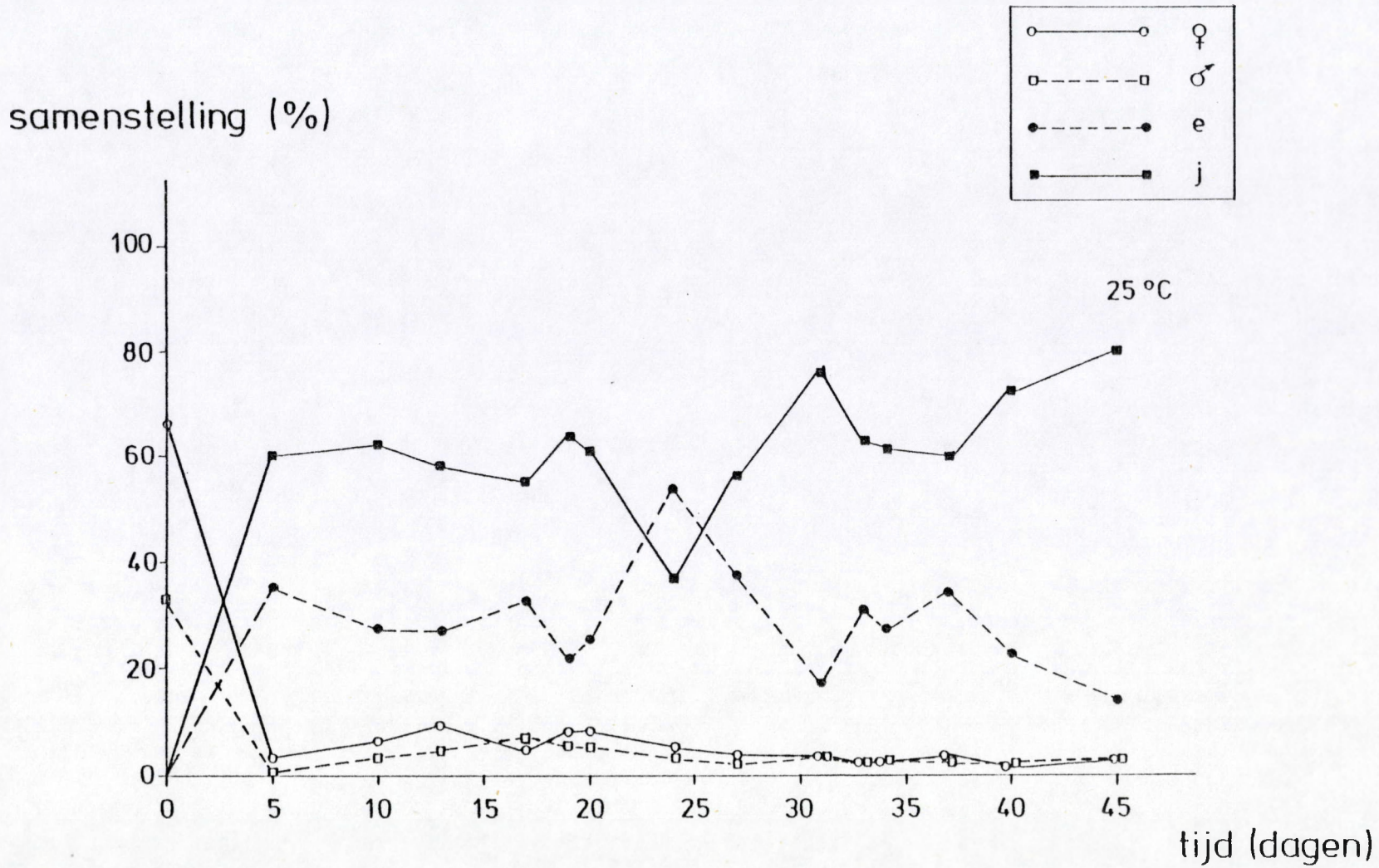


Fig. VII 5. *M. microphthalma* : procentuele samenstelling van de populatie bij 25 °C en 20 ‰ S.

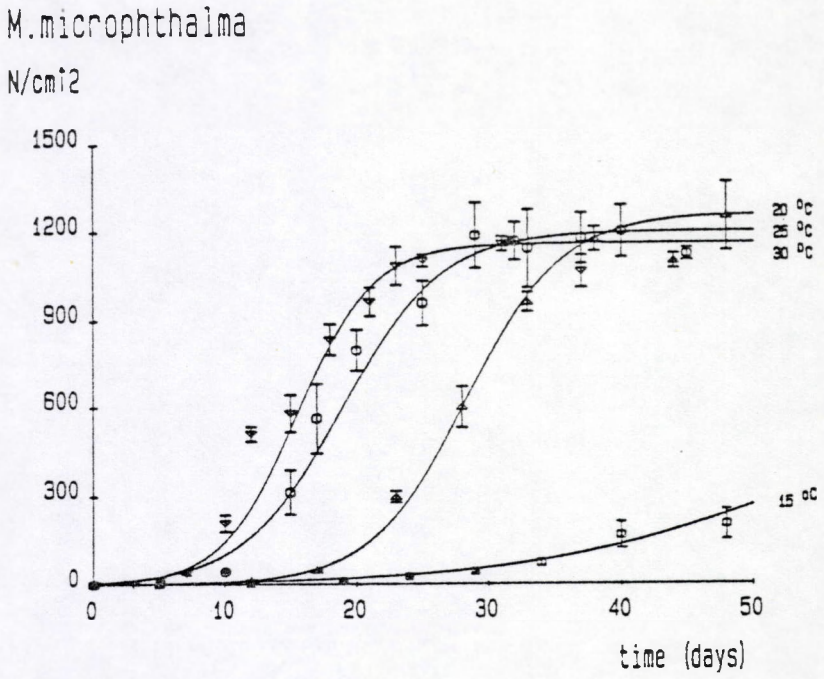


Fig. VII 6. *M. microphthalma* : populatiegroeicurves bij 20 ‰ S en vier temperaturen : □——□ = 15 °C; △——△ = 20 °C; ○——○ = 25 °C en ▽——▽ = 30 °C. De curves werden gefit met de logistische vergelijking. Elk punt is het gemiddelde van vijf simultane experimenten; de fouten zijn standaardfouten.

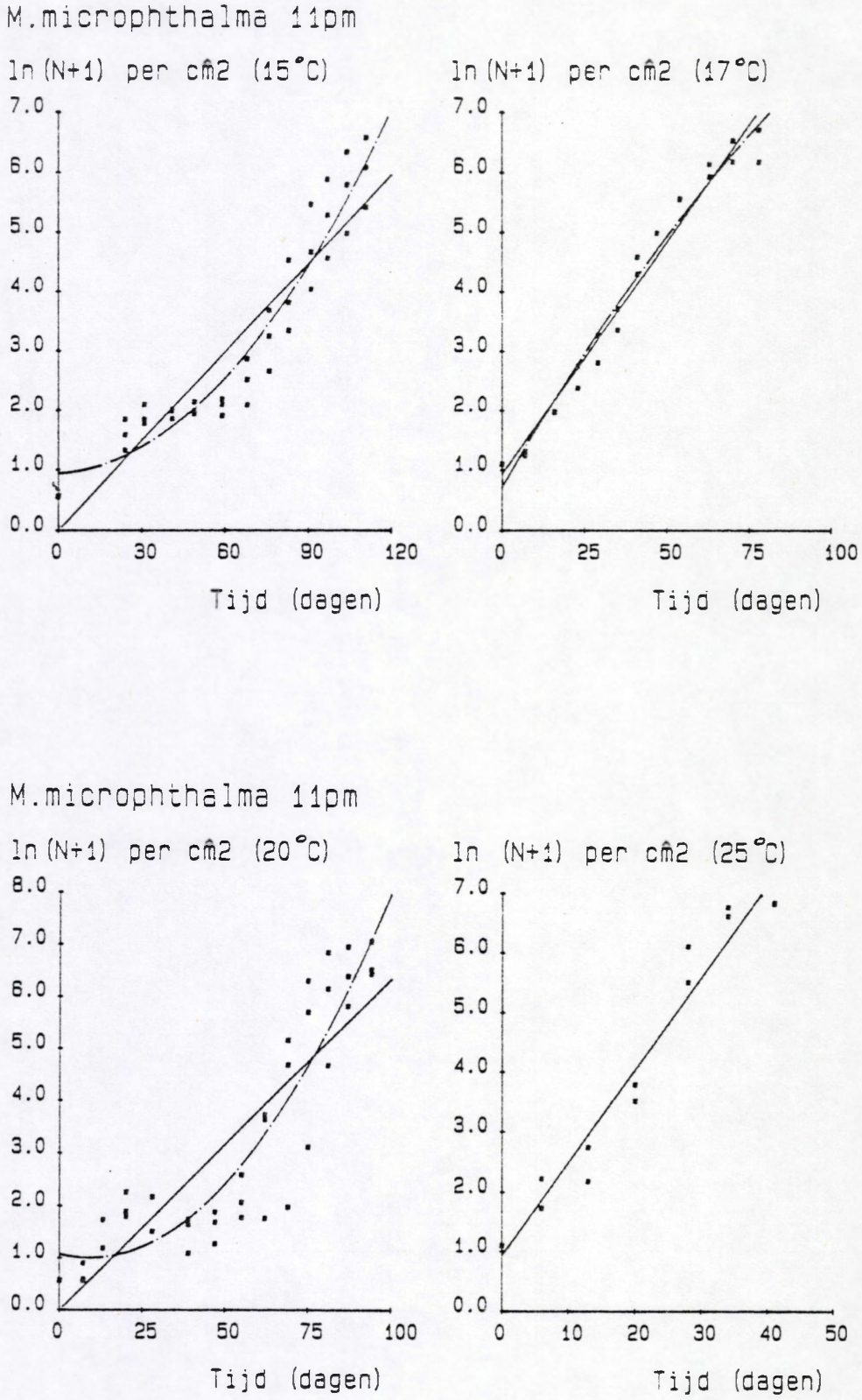


Fig. VII 7. *M. microphthalma* : populatiegroei bij 15, 17, 20 en 25 °C en bij een constante saliniteit van 11 ‰ S.

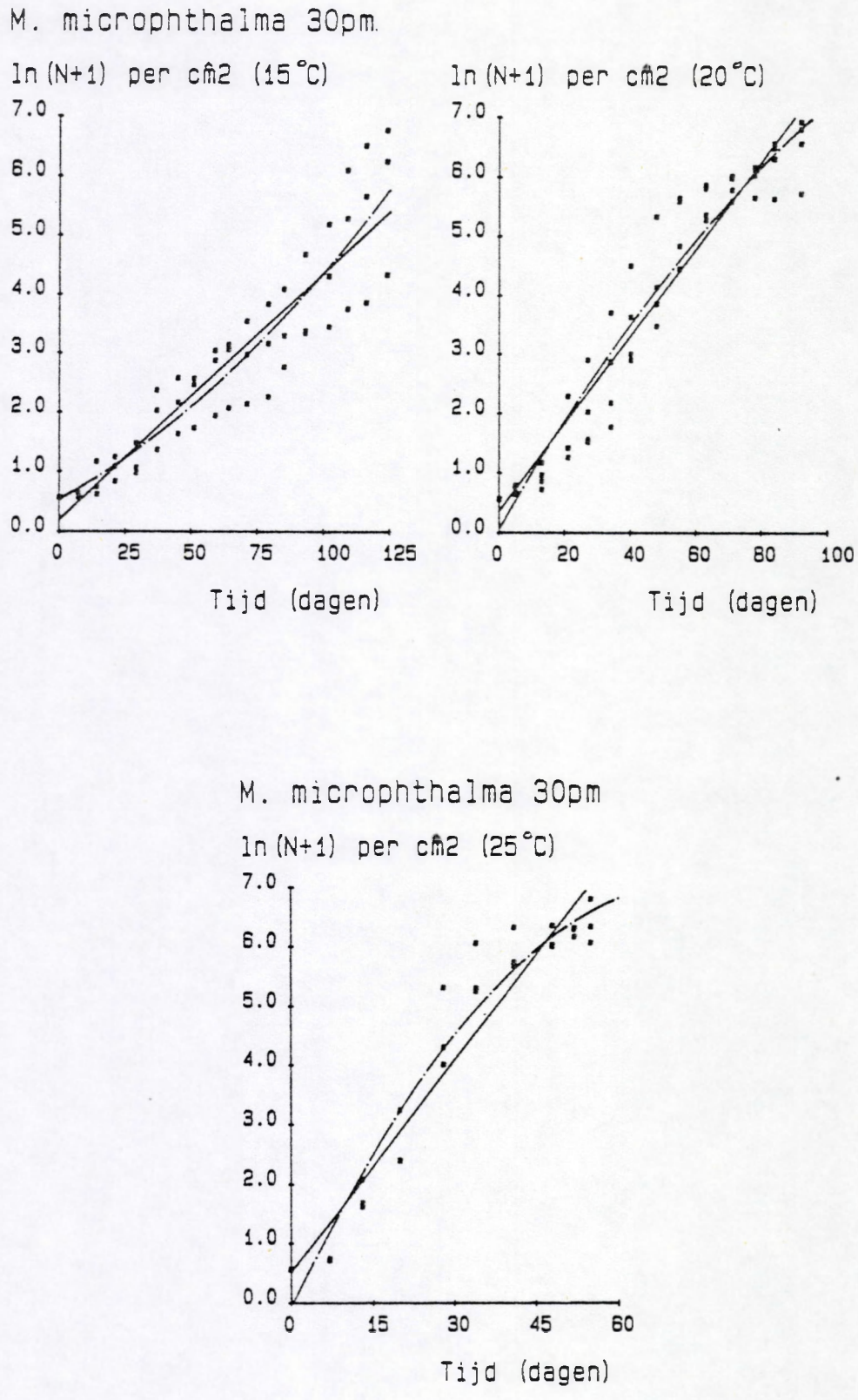


Fig. VII 8. *M. microphthalma* : populatiegroei bij 30 ‰ S en bij drie temperaturen: 15, 20 en 25 °C.

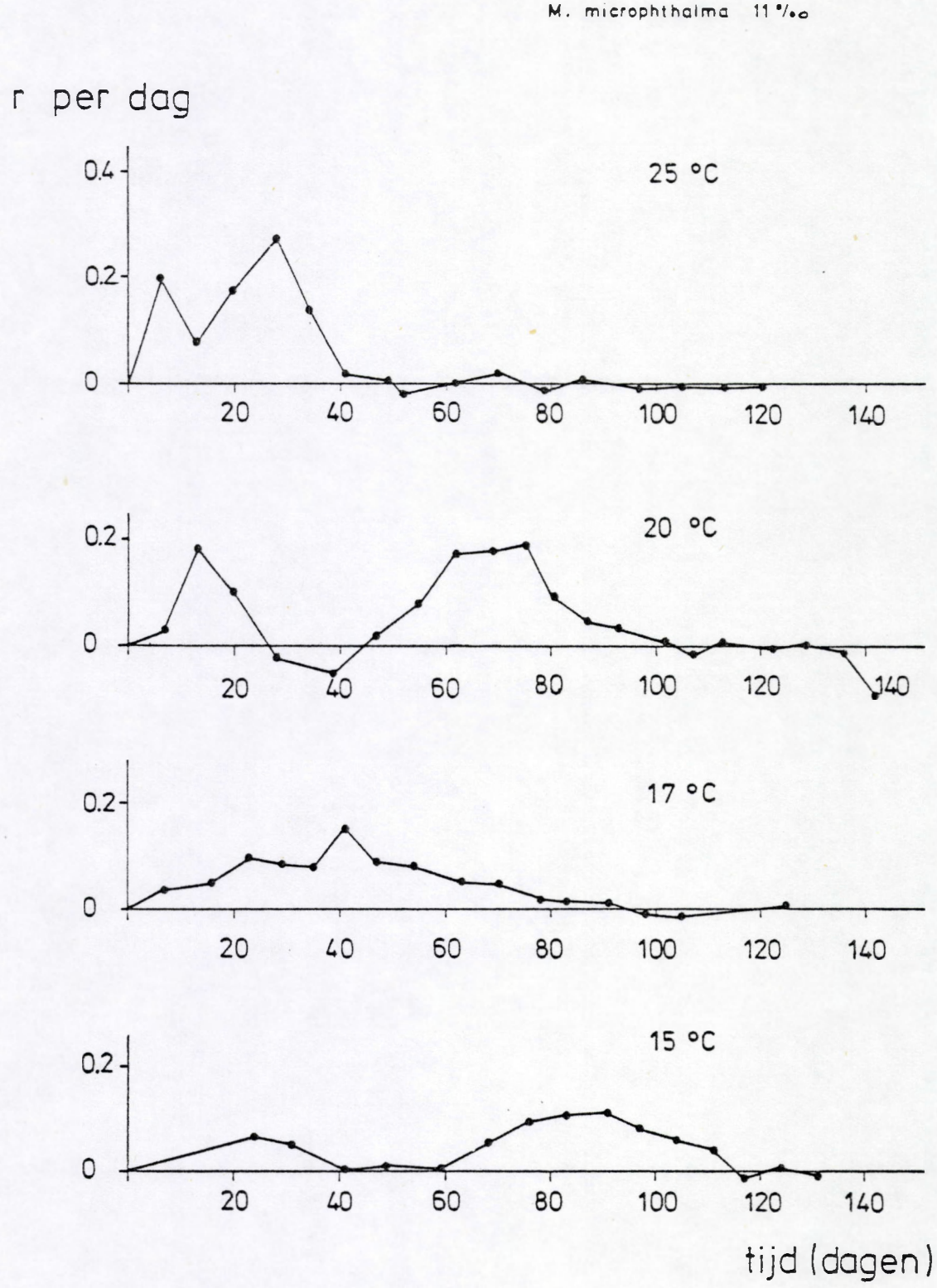


Fig. VII 9. *M. microphthalma* : r per tijdsinterval bij vier temperaturen (15, 17, 20 en 25 °C) en een constante saliniteit van 11 ‰ S.

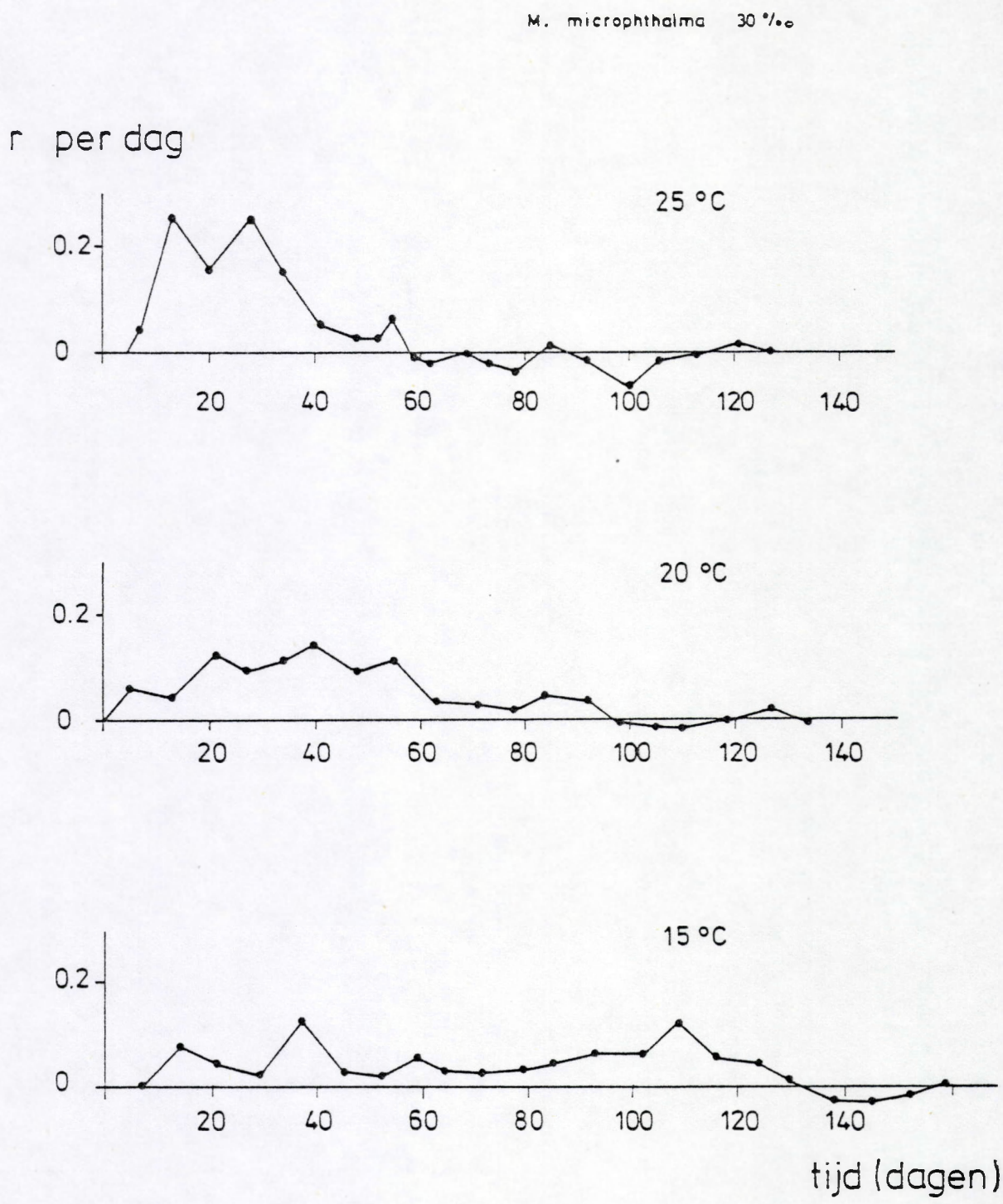
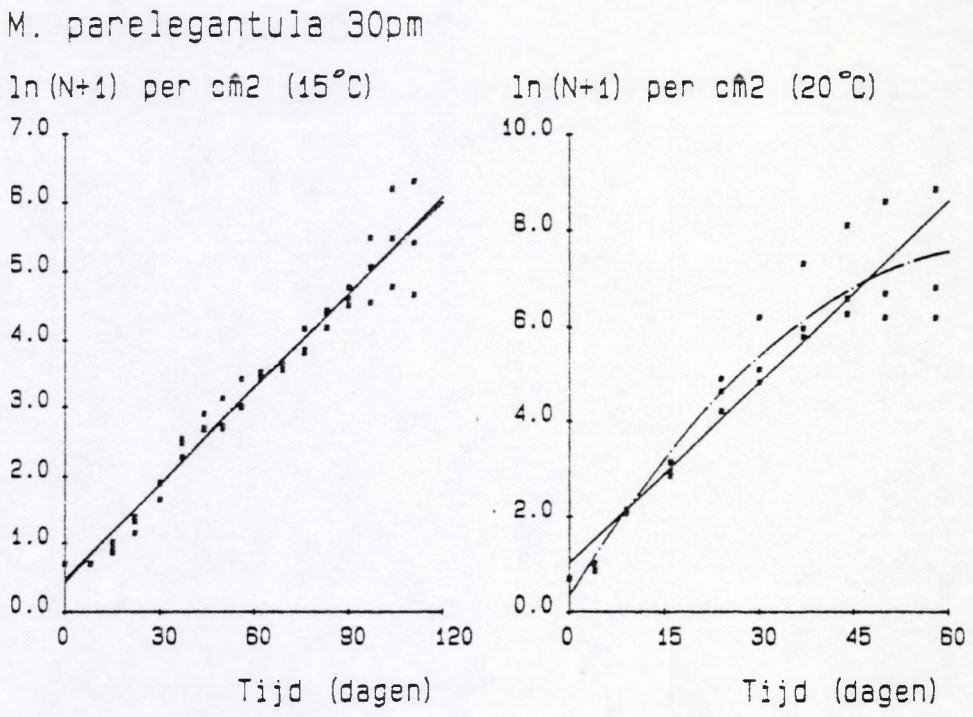


Fig. VII 10. *M. microphthalma* : r per tijdsinterval bij drie temperaturen (15, 20 en 25 °C) en een constante saliniteit van 30 ‰ S.



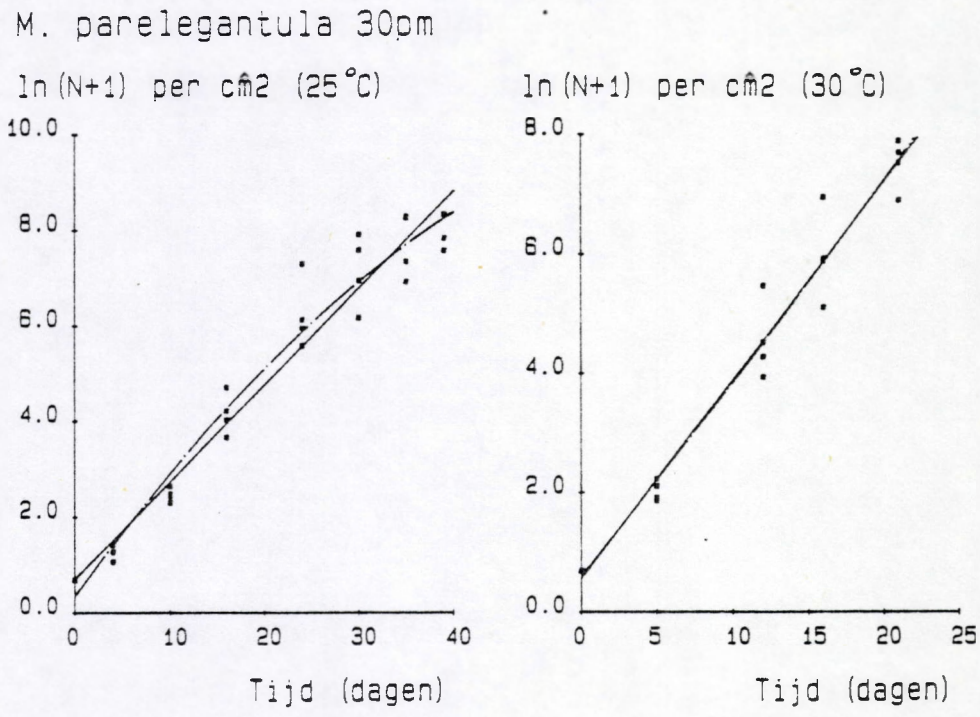


Fig. VII 11. *M. parelegantula* : populatiegroei bij 15, 20, 25 en 30 °C en bij een constante saliniteit van 30 ‰ S.

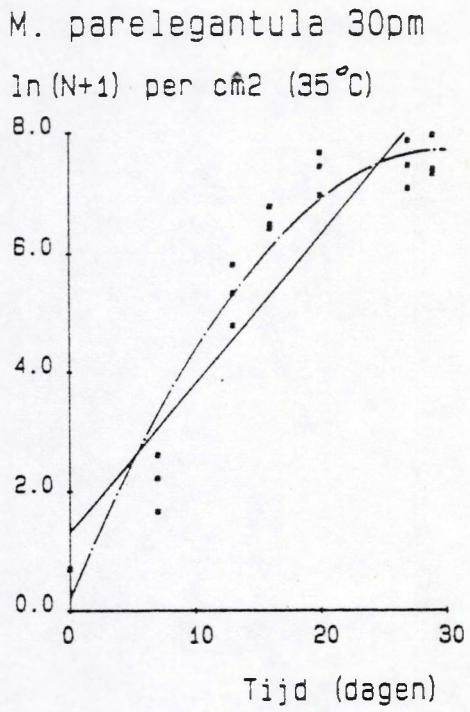


Fig. VII 11 (*vervolg*). *M. parelegantula* : populatiegroei bij 35 °C en 30 ‰ S.

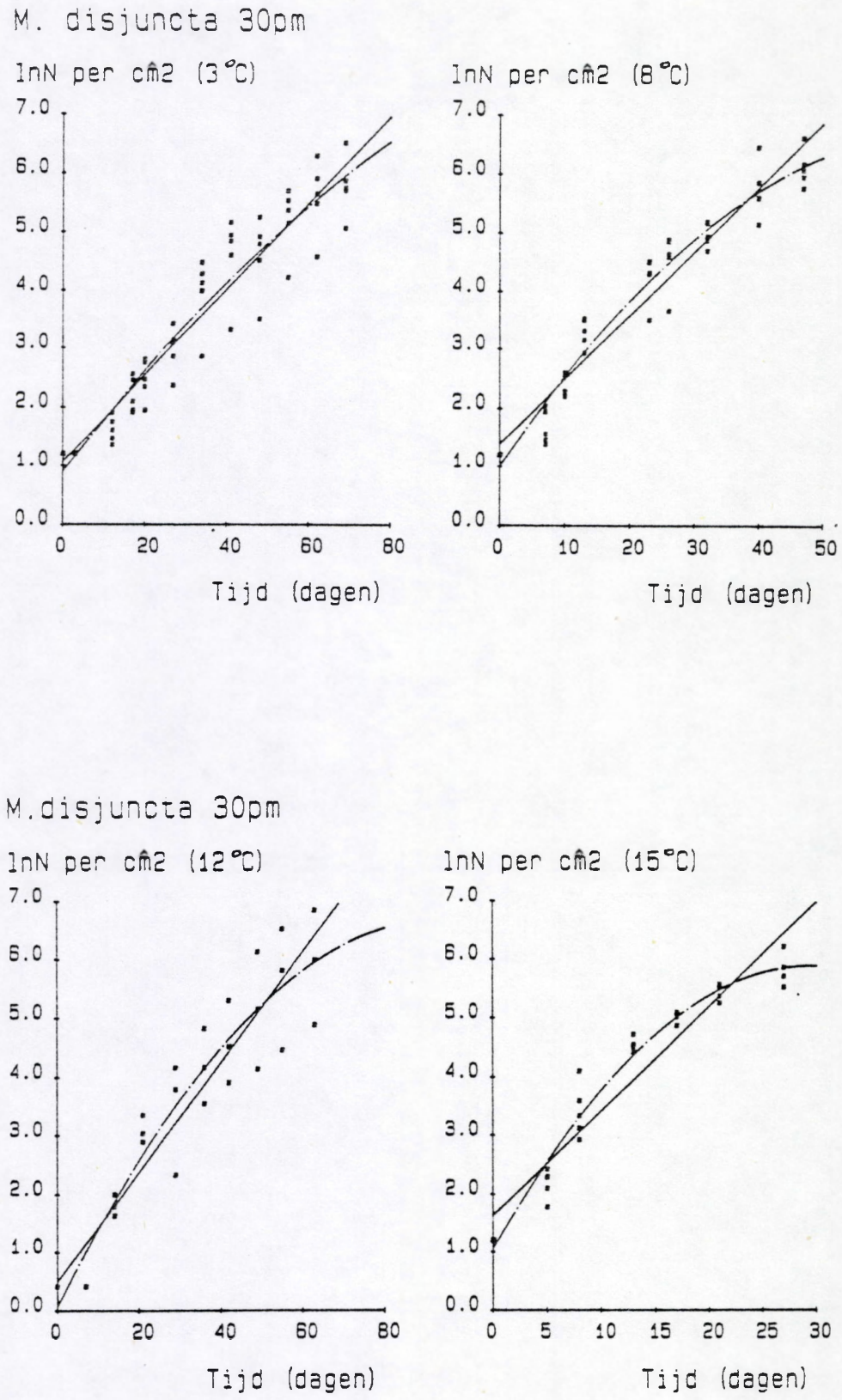


Fig. VII 12. *M. disjuncta* : populatiegroei bij 3, 8, 12 en 15 °C en een constante saliniteit van 30 ‰ S.

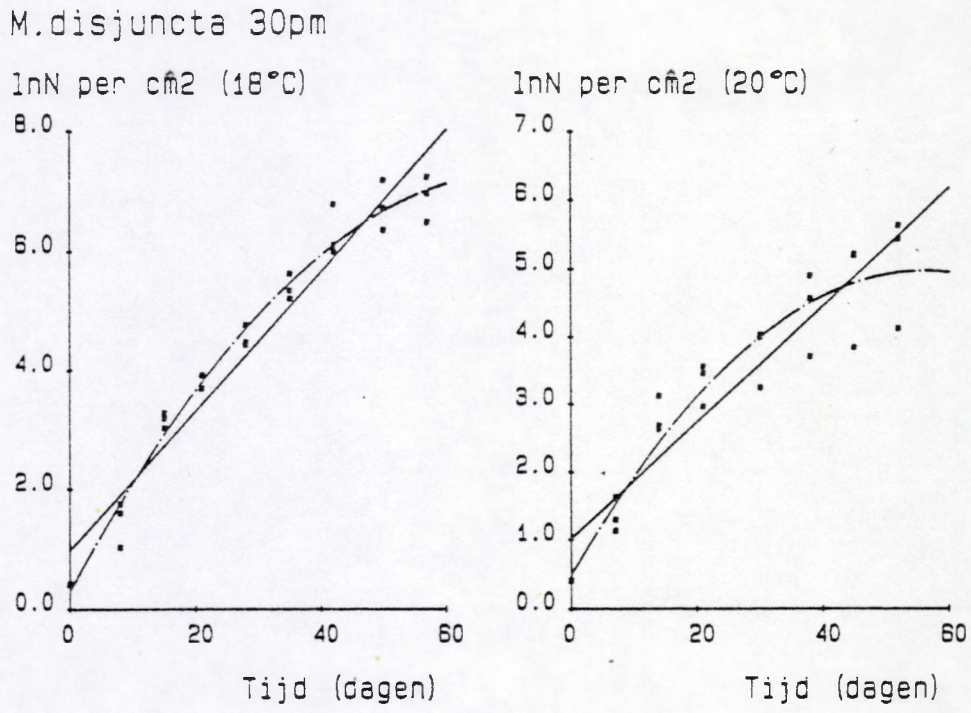


Fig. VII 12 (*vervolg*). *M. disjuncta* : populatiegroei bij 18 °C en 20 °C bij een constante saliniteit van 30 ‰ S.

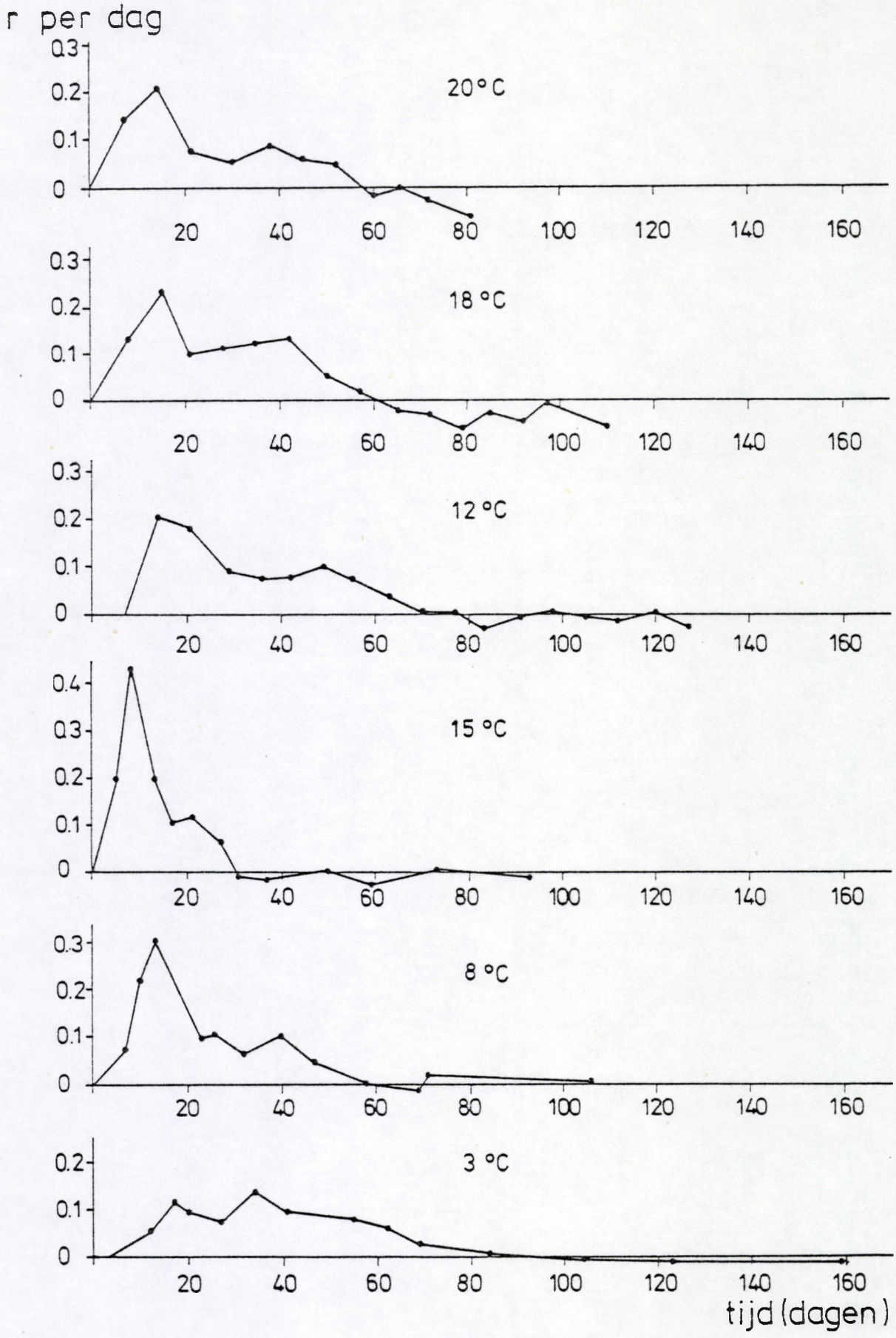


Fig. VII 13. *M. disjuncta* : r per observatieinterval bij zes temperaturen (3, 8, 12, 18 en 20 °C) en een constante saliniteit van 30 ‰ S.

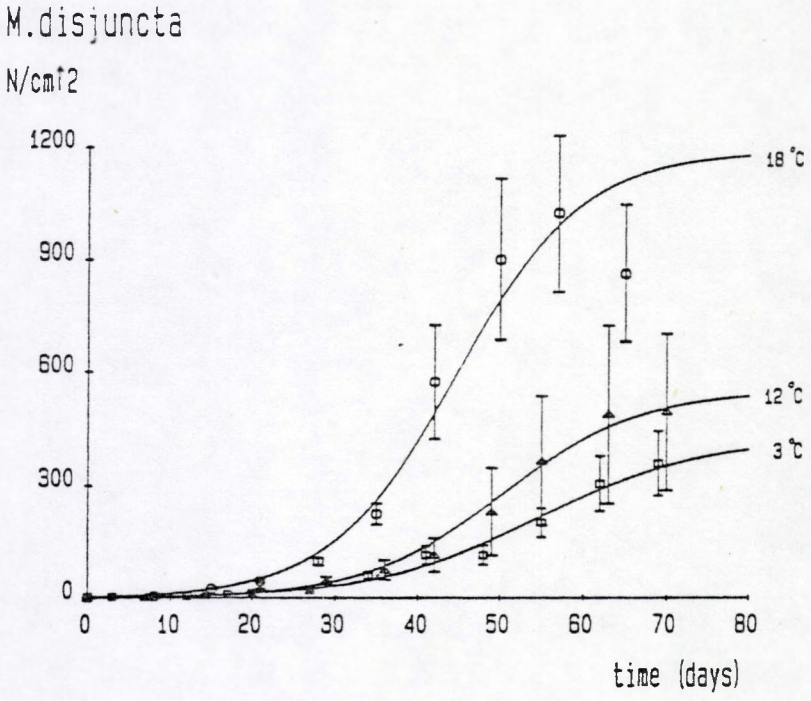
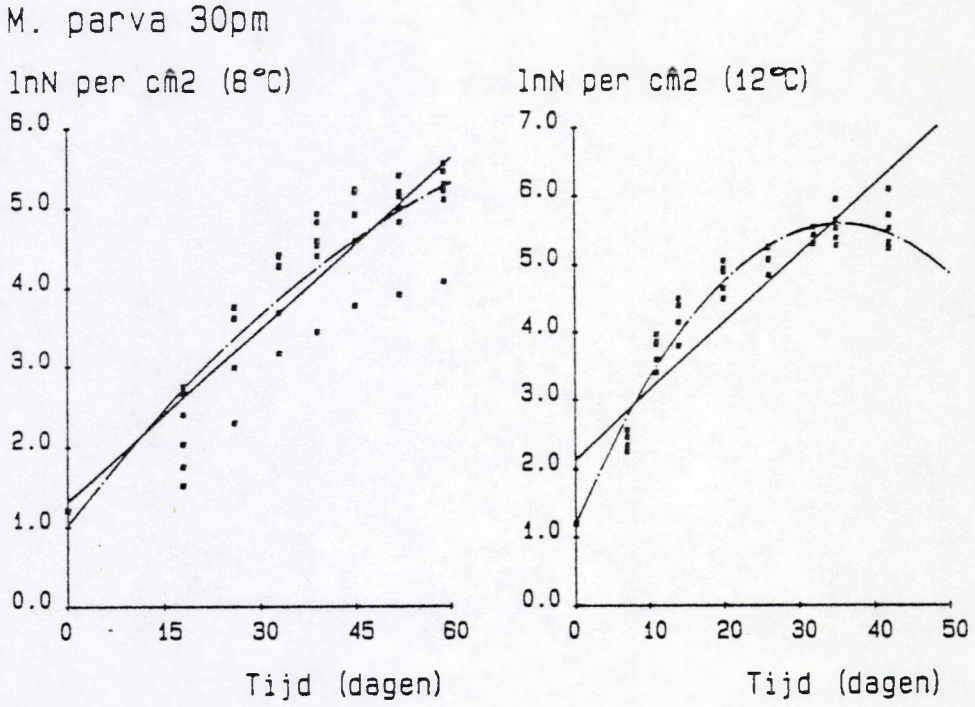


Fig. VII 14. M. *disjuncta* : populatiegroeicurves bij 30 ‰ S en drie temperaturen : □—□ = 3 °C; Δ—Δ = 12 °C; ○—○ = 18 °C, gefit met de logistische vergelijking. De punten zijn gemiddelden van drie (12 en 8 °C) en 5 (3 °C) simultane experimenten; de fouten zijn standaardfouten.



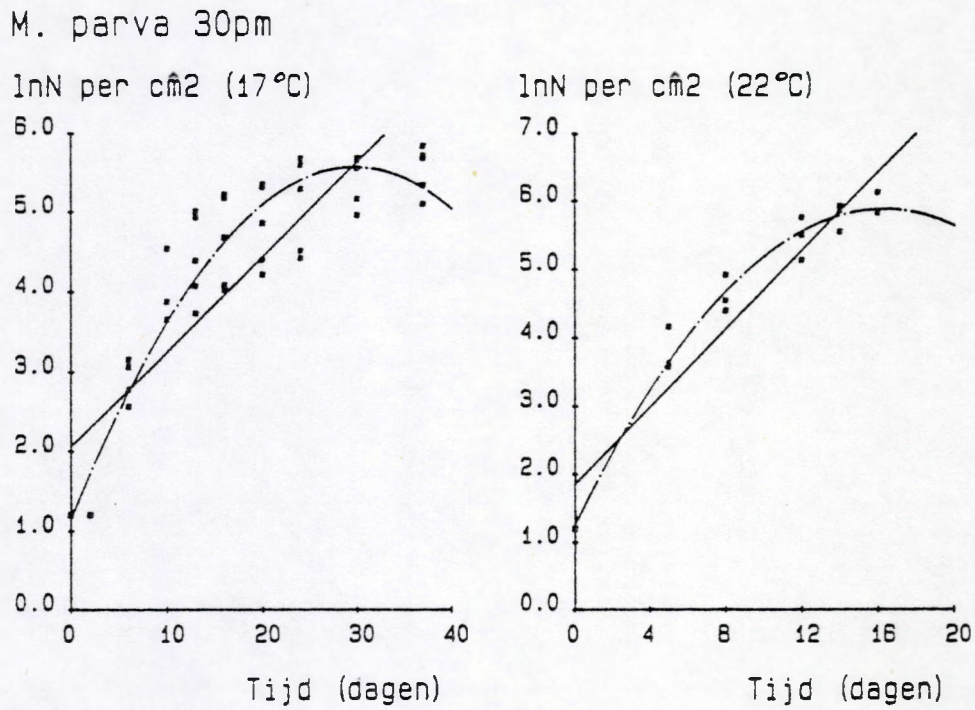


Fig. VII 15. *M. parva* : populatiegroei bij 8, 12, 17 en 22 °C bij een constante saliniteit van 30 ‰ S.

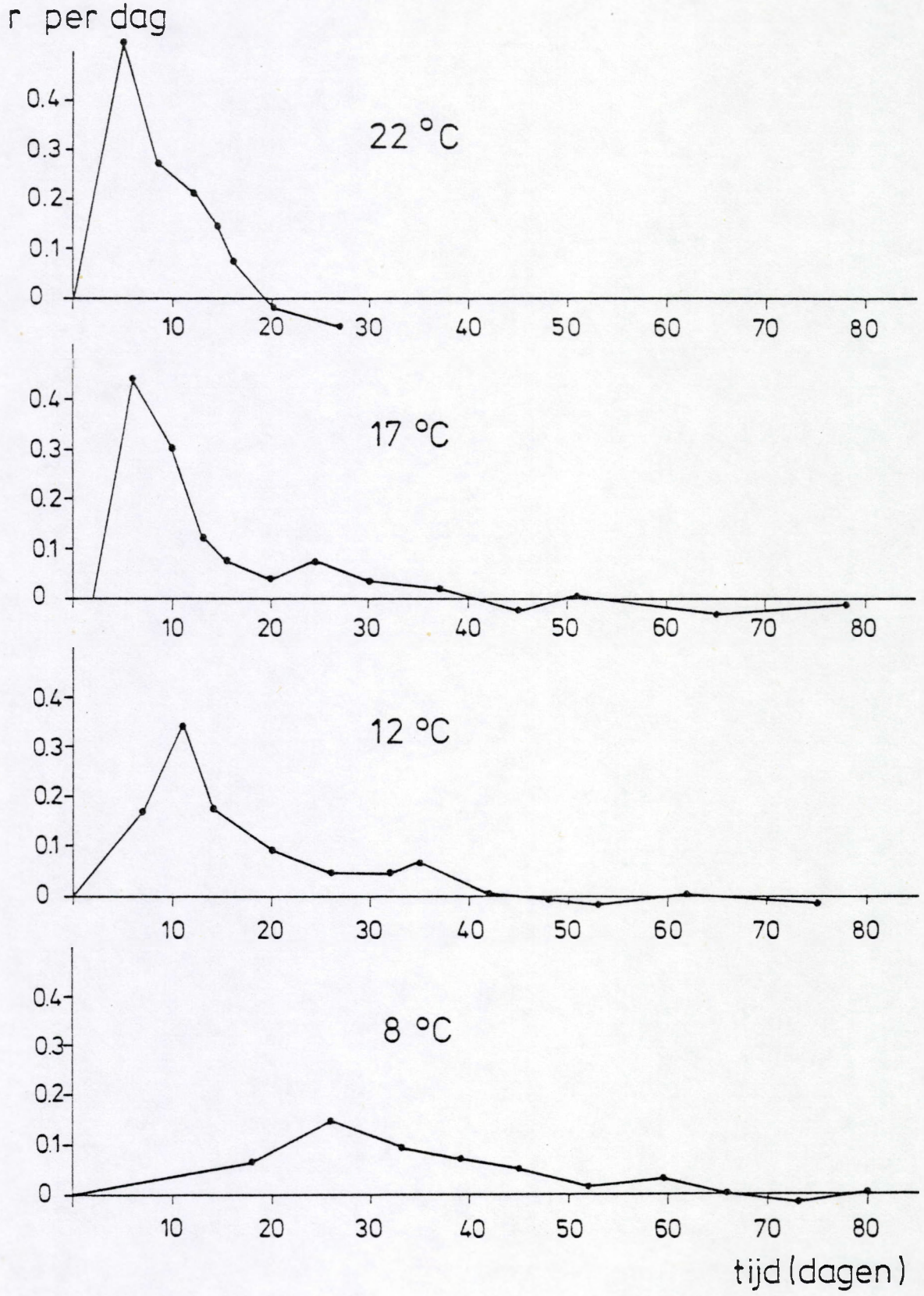


Fig. VII 16. *M. parva* : r per observatieinterval bij 8, 12, 17 en 22 °C en een constante saliniteit van 30 ‰ S.

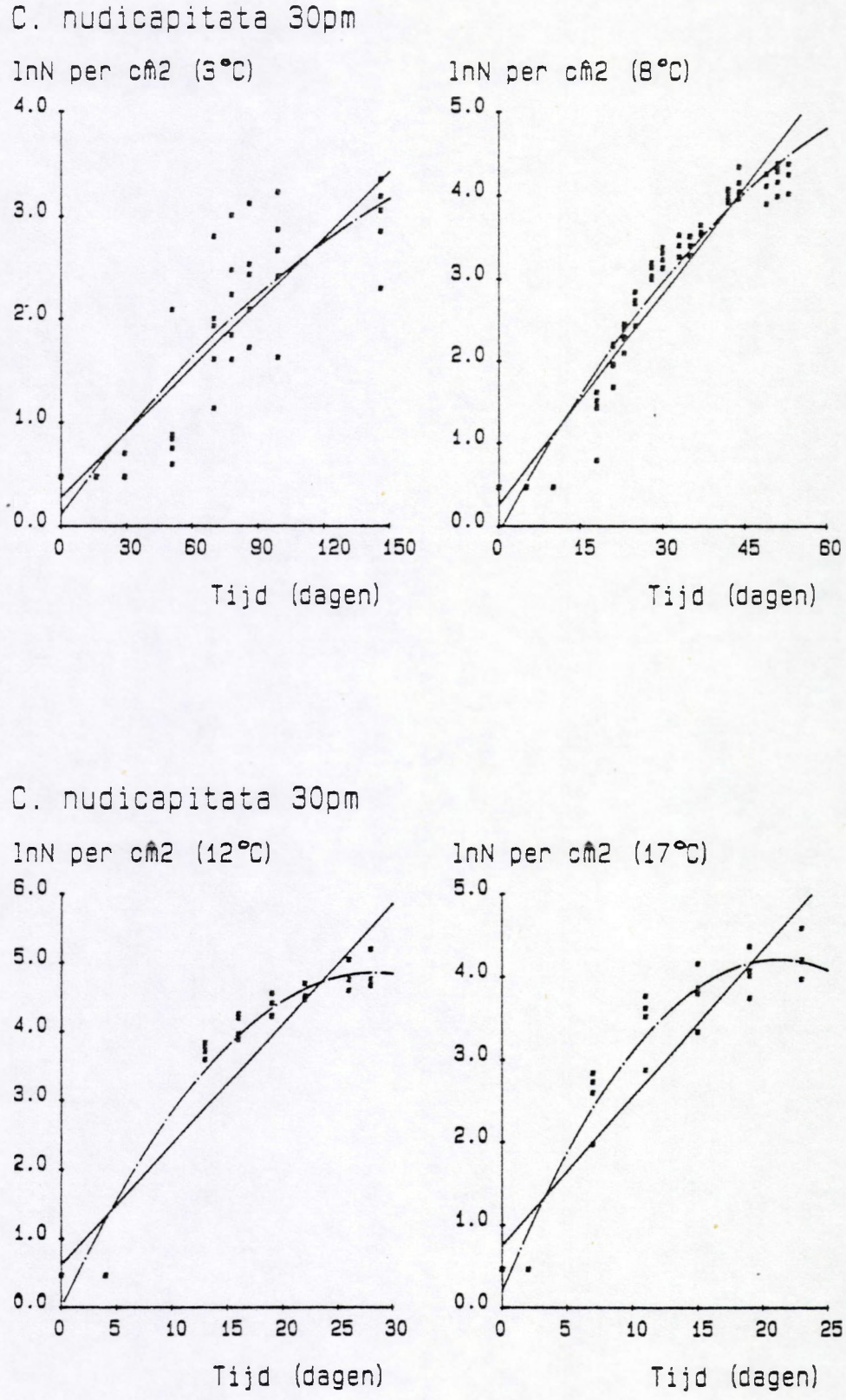


Fig. VII 17. C. *nudicapitata* : populatiegroei bij 3, 8, 12 en 17 °C bij een constante saliniteit van 30 ‰ S.

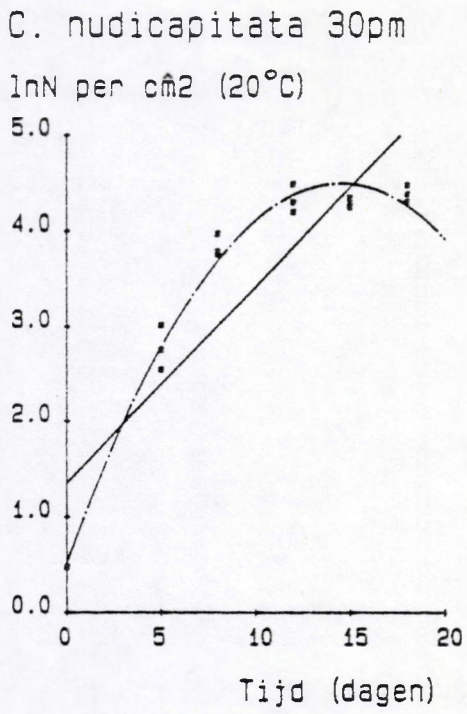


Fig. VII 17 (*vervolg*). C. *nudicapitata* populatiegroei bij 22 °C en een constante saliniteit van 30 ‰ S.

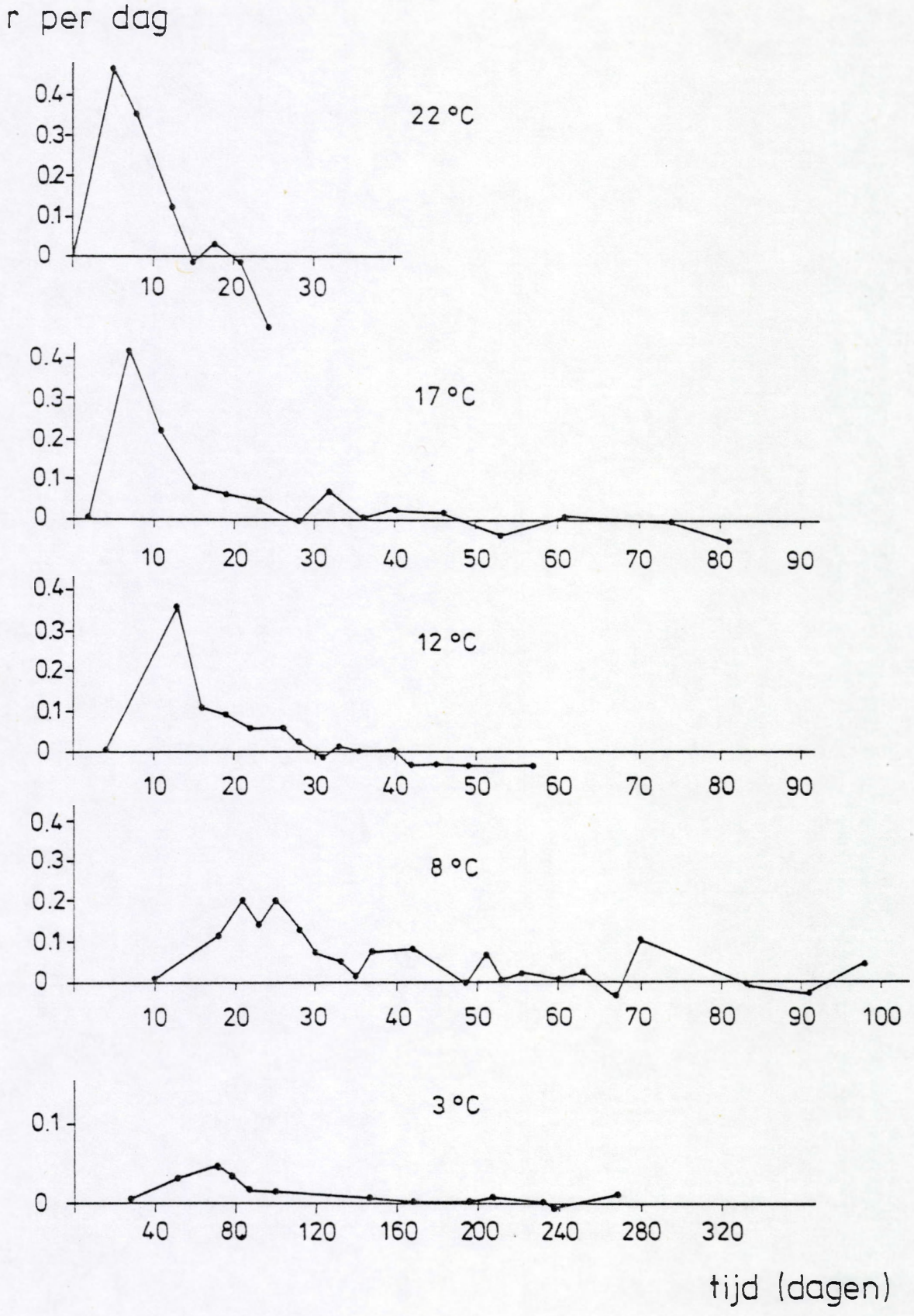
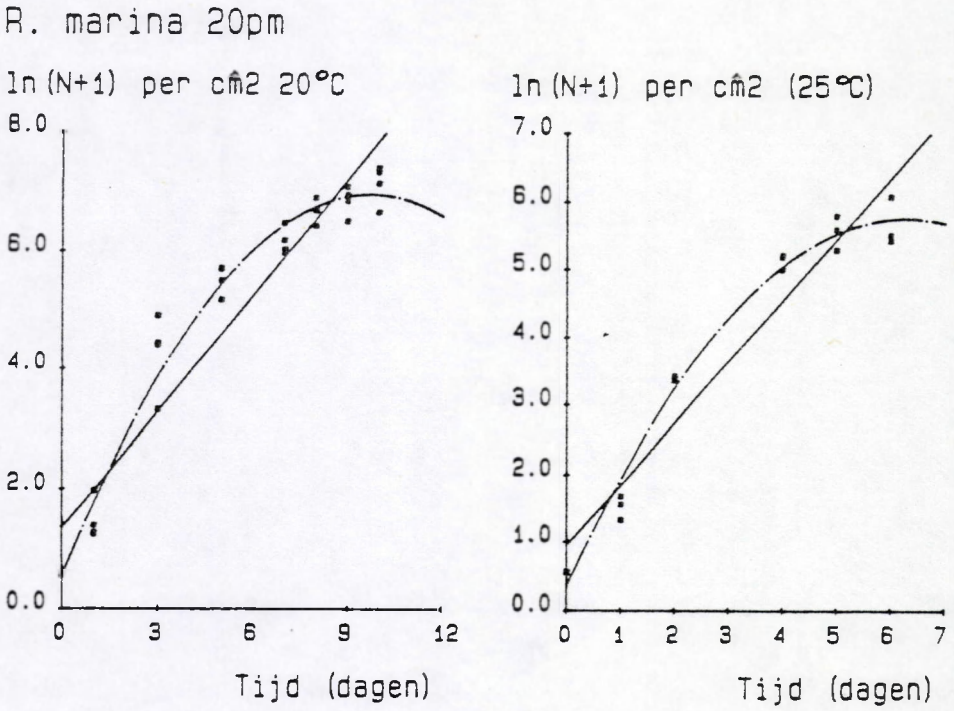


Fig. VII 18. *C. nudicapitata* : r per dag per observatieinterval bij 3, 8, 12, 17 en 22 °C en een constante saliniteit van 30 ‰ S.



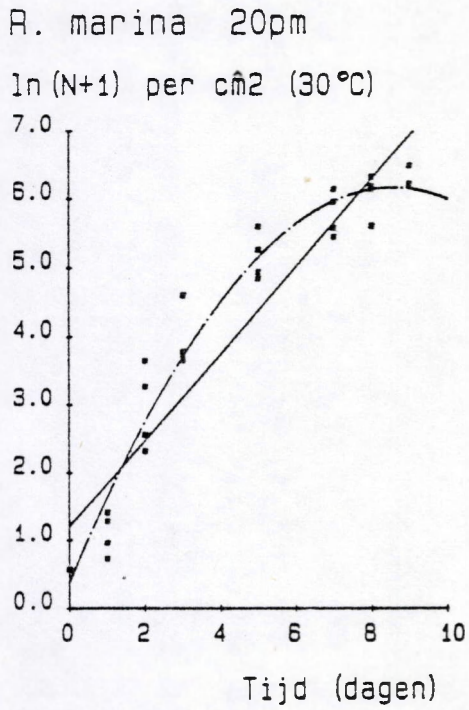


Fig. VII 19. *R. marina* : populatiegroei bij 20, 25 en 30 °C en bij 20 ‰ S.

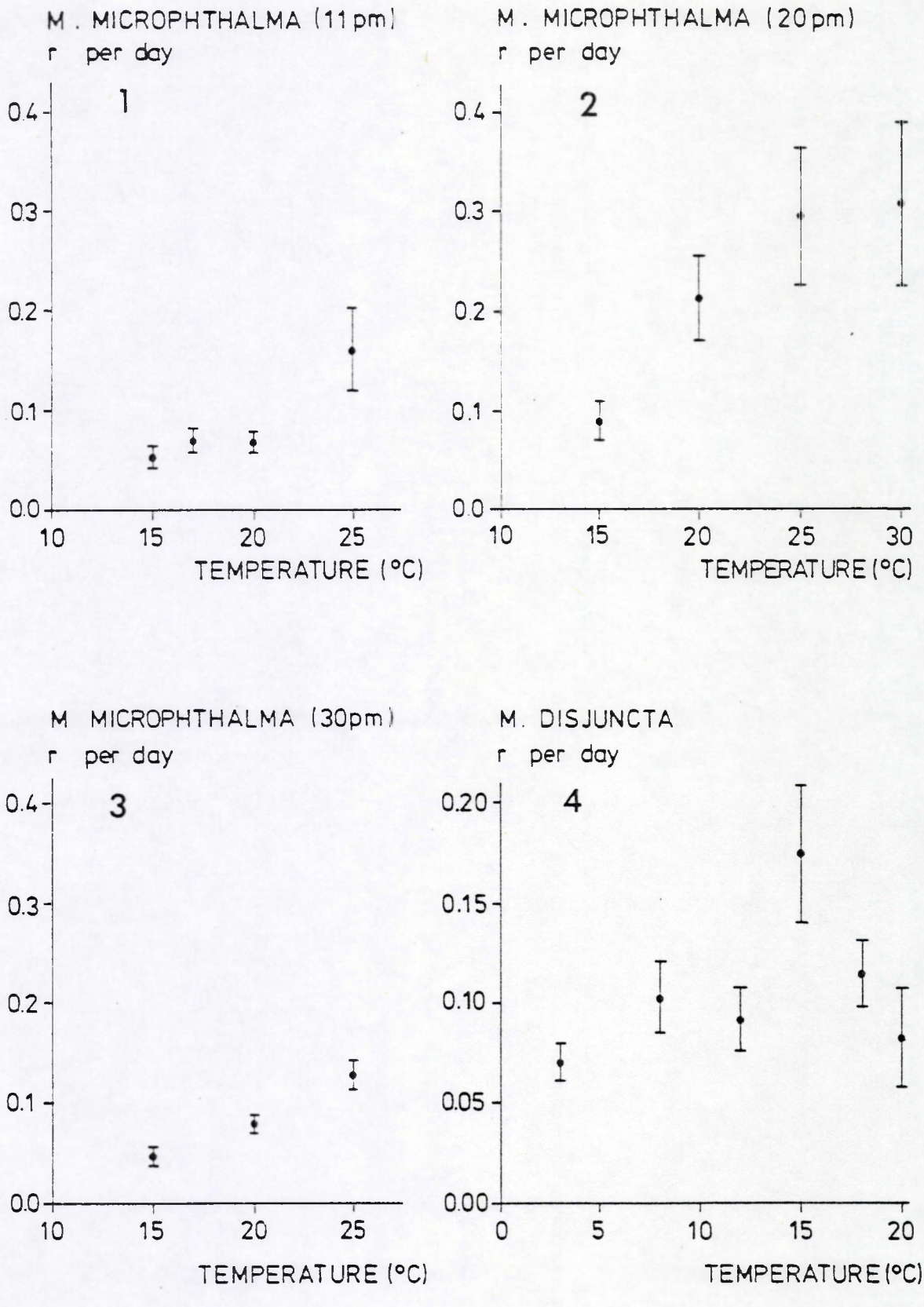


Fig. VII 20 (1-4). 95 % vergelijkingsintervallen (GT_2 - methode) voor de populatiegroei van *M. microphthalma* bij verschillende temperaturen en bij 11 ‰ S (1), 20 ‰ S (2), en 30 ‰ S (3) en van *M. disjuncta* bij 30 ‰ S (4). r-waarden met niet overlappende intervallen zijn significant verschillend van elkaar.

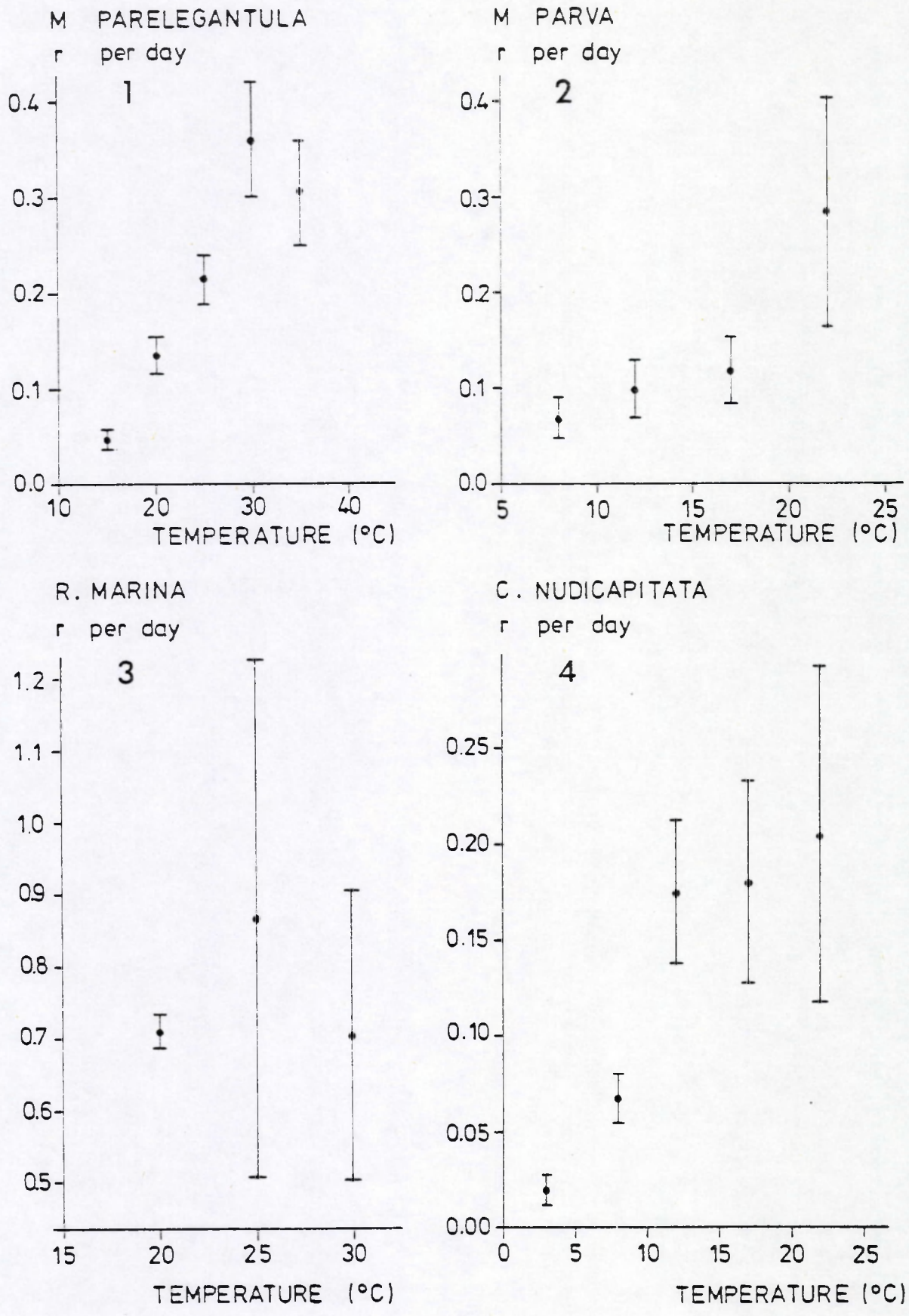


Fig. VII 21 (1-4). 95 % vergelijkingsintervallen (GT_2 - methode) voor de populatiegroei bij verschillende temperaturen van *M. parelegantula* bij 30 ‰ S (1), *M. parva* bij 30 ‰ S (2), *R. marina* bij 20 ‰ S (3) en *C. nudicapitata* bij 30 ‰ S (4). r-waarden met niet overlappende intervallen zijn significant verschillend van elkaar.

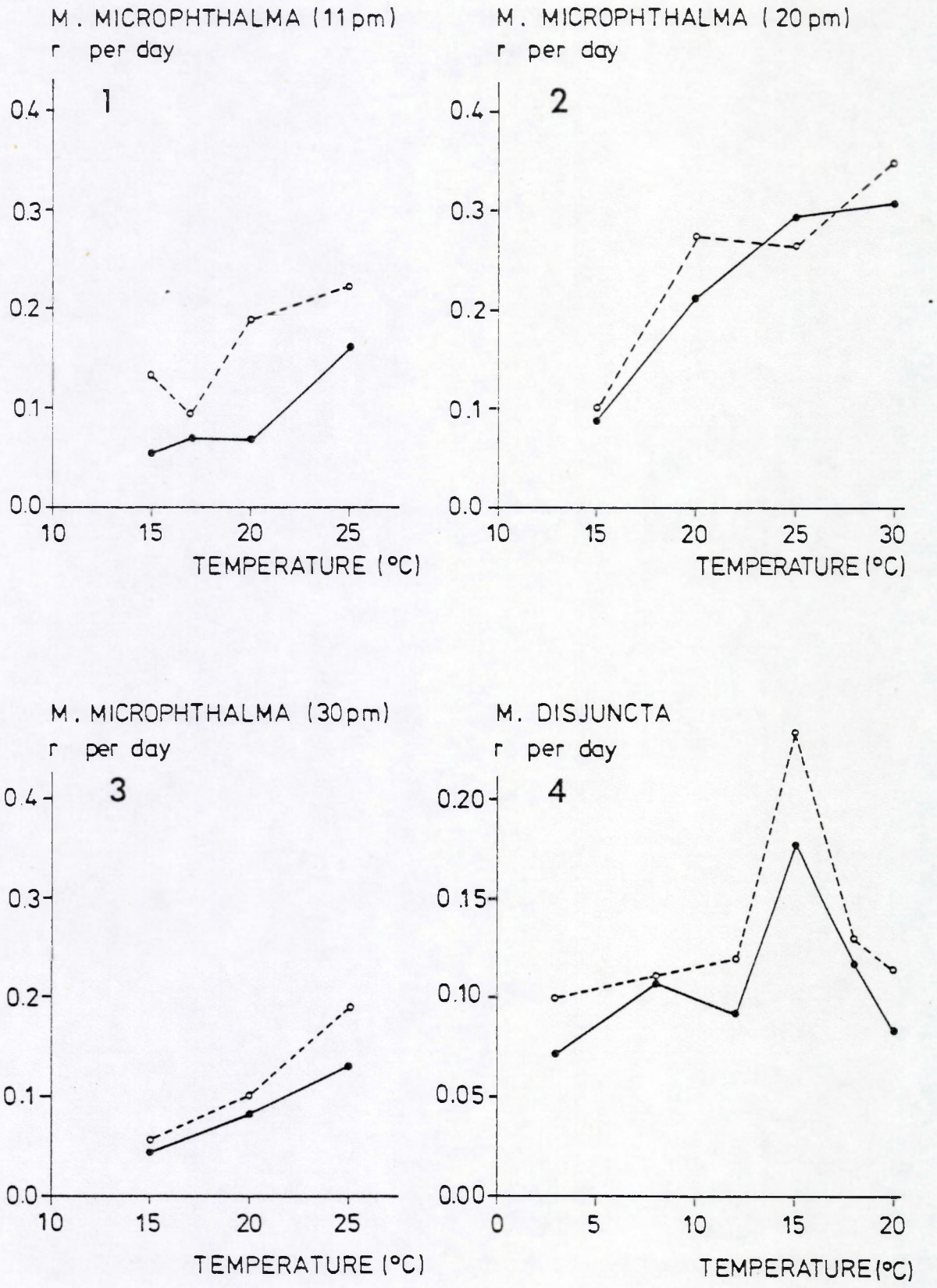


Fig. VII 22 (1-4). Vergelijking tussen de populatietoenames berekend met het exponentieel (●——●) en het logistisch (o---o) model; 1 = *M. microphthalma* (11 ‰ S); 2 = *M. microphthalma* (20 ‰ S); 3 = *M. microphthalma* (30 ‰ S); 4 = *M. disjuncta* (30 ‰ S).

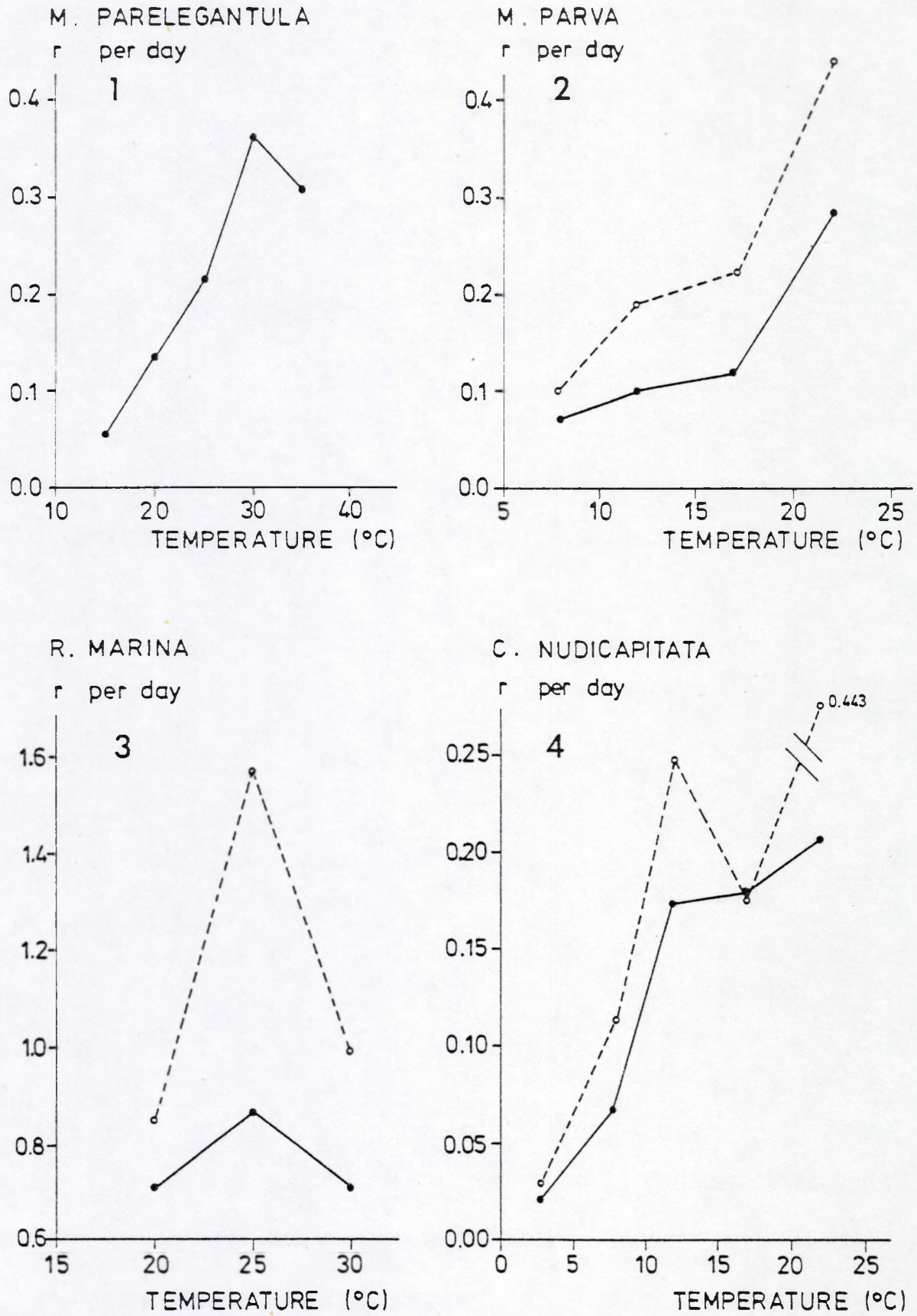


Fig. VII 23 (1-4). Vergelijking tussen de populatiegroei berekend met het exponentieel (●——●) en het logistisch model (○- - - -○). 1 = *M. parelegantula* (30 ‰ S); 2 = *M. parva* (30 ‰ S); 3 = *R. marina* (20 ‰ S) en 4 = *C. nudicapitata* (30 ‰ S).

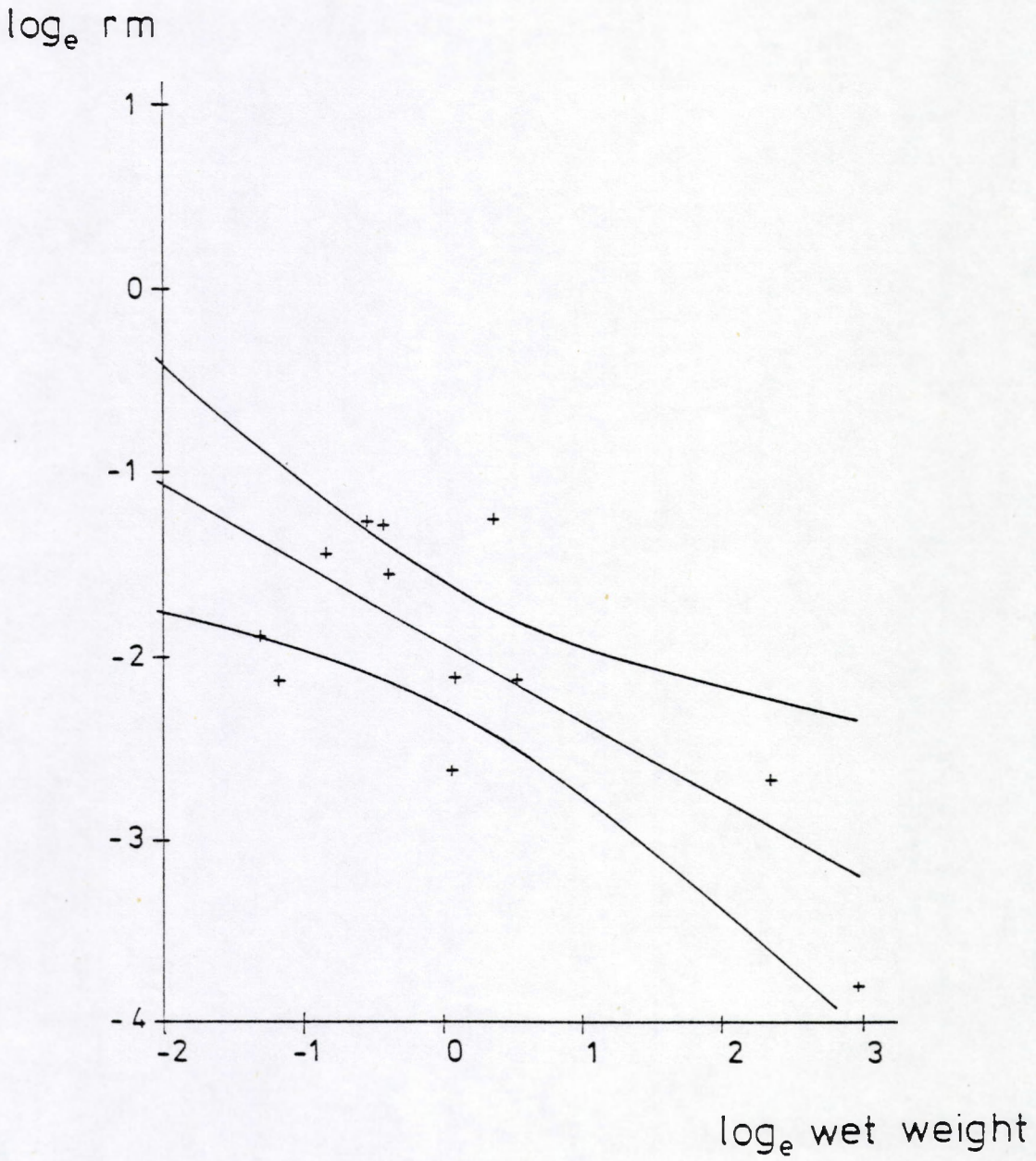


Fig. VII 24. Verband tussen de reproductieve potentiaal r_m, gemeten als 'r', en het versgewicht (ww in µg).

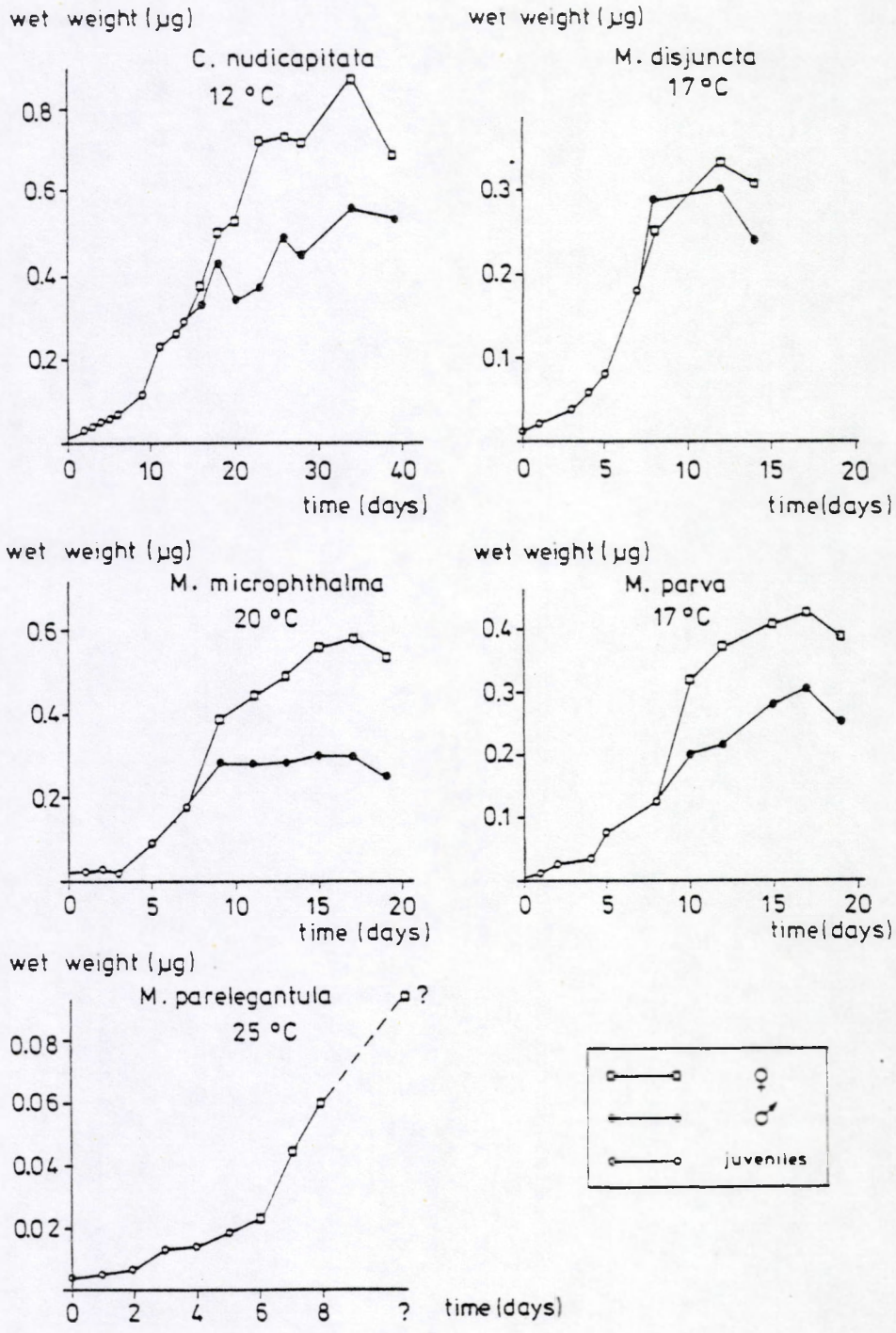


Fig. VIII 1. Somatische groei (versgewicht) van 5 vrijlevende brakwaternematoden : o = juveniel versgewicht (♀ en ♂) ; □ = versgewicht adulte ♀♀ ; ● = versgewicht adulte ♂♂. Ieder punt is het gemiddelde van 8 - 44 individuen.

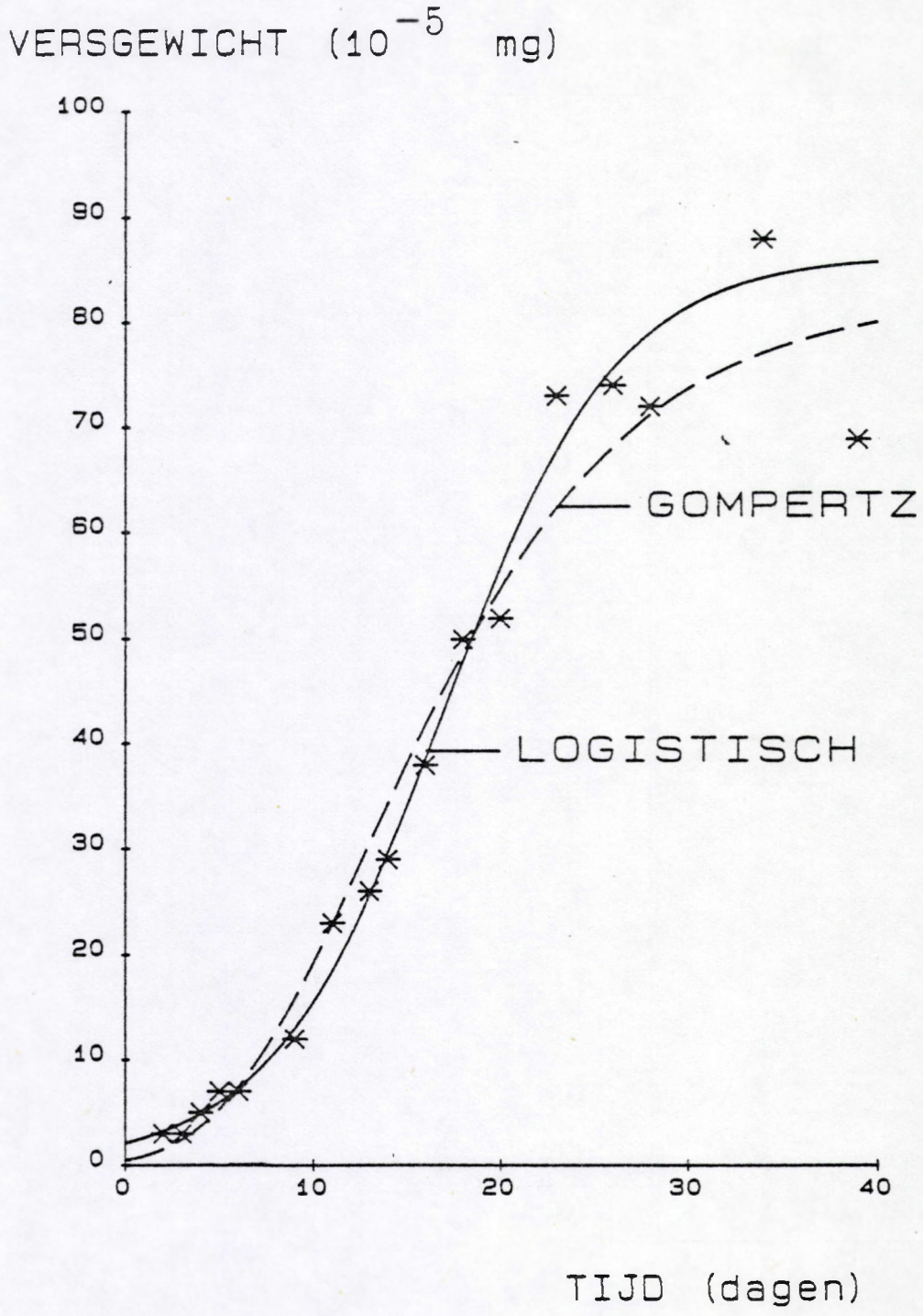


Fig. VIII 2. Somatische groei (versgewicht) van *Chromadora nudicapitata* bij 12 °C en 30 ‰ S. De volle lijn is een gefitte logistische curve en de onderbroken lijn is de Gompertz groeicurve.

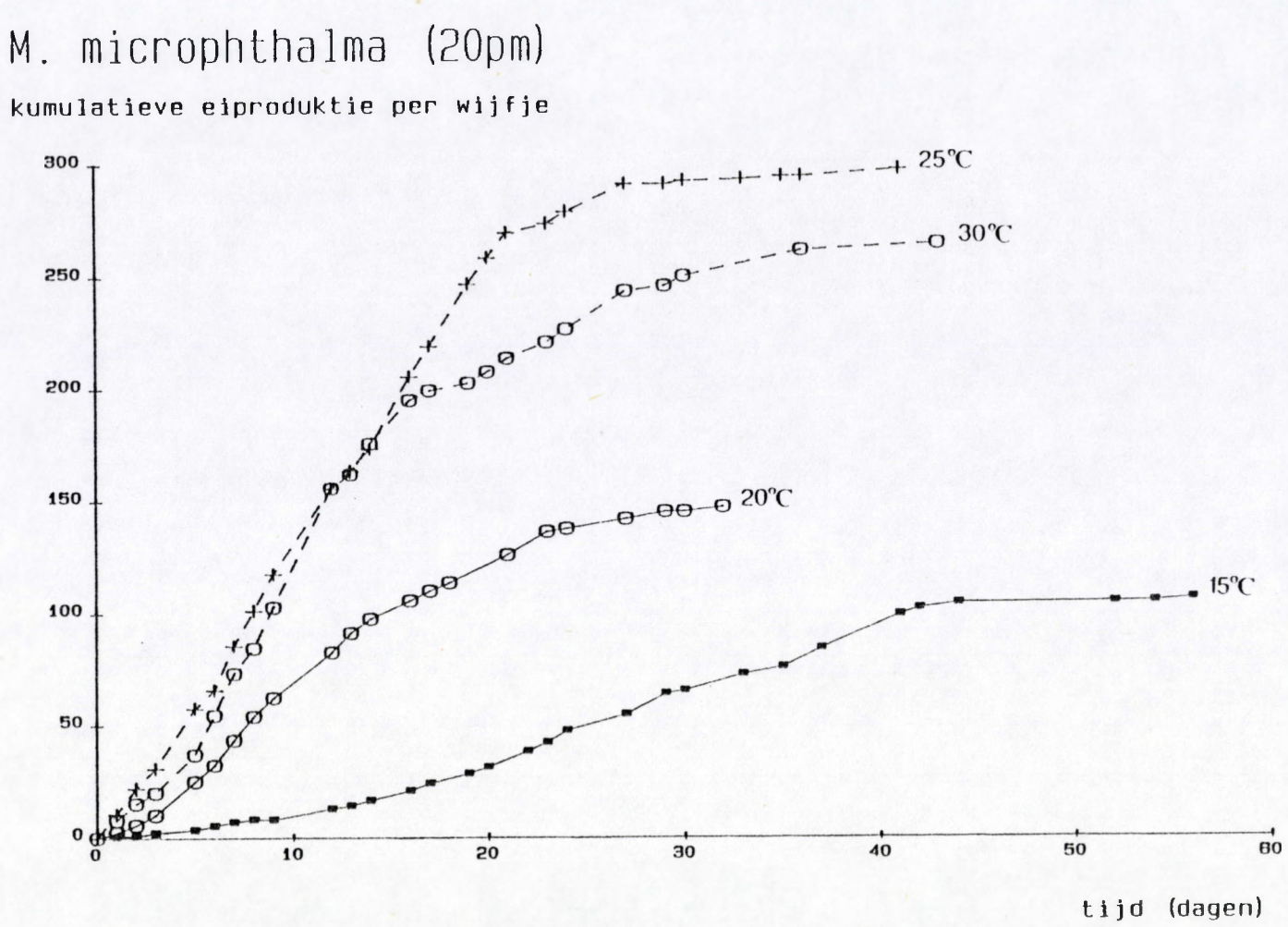


Fig. VIII 3. Cumulatieve fecunditeit van M. *microphthalma* bij vier temperaturen en een constante saliniteit van 20 ‰ S :■——■ =15 °C; o——o = 20 °C; +--+ = 25 °C en o--o = 30 °C. Iedere curve is het gemiddelde van drie wijfjes.

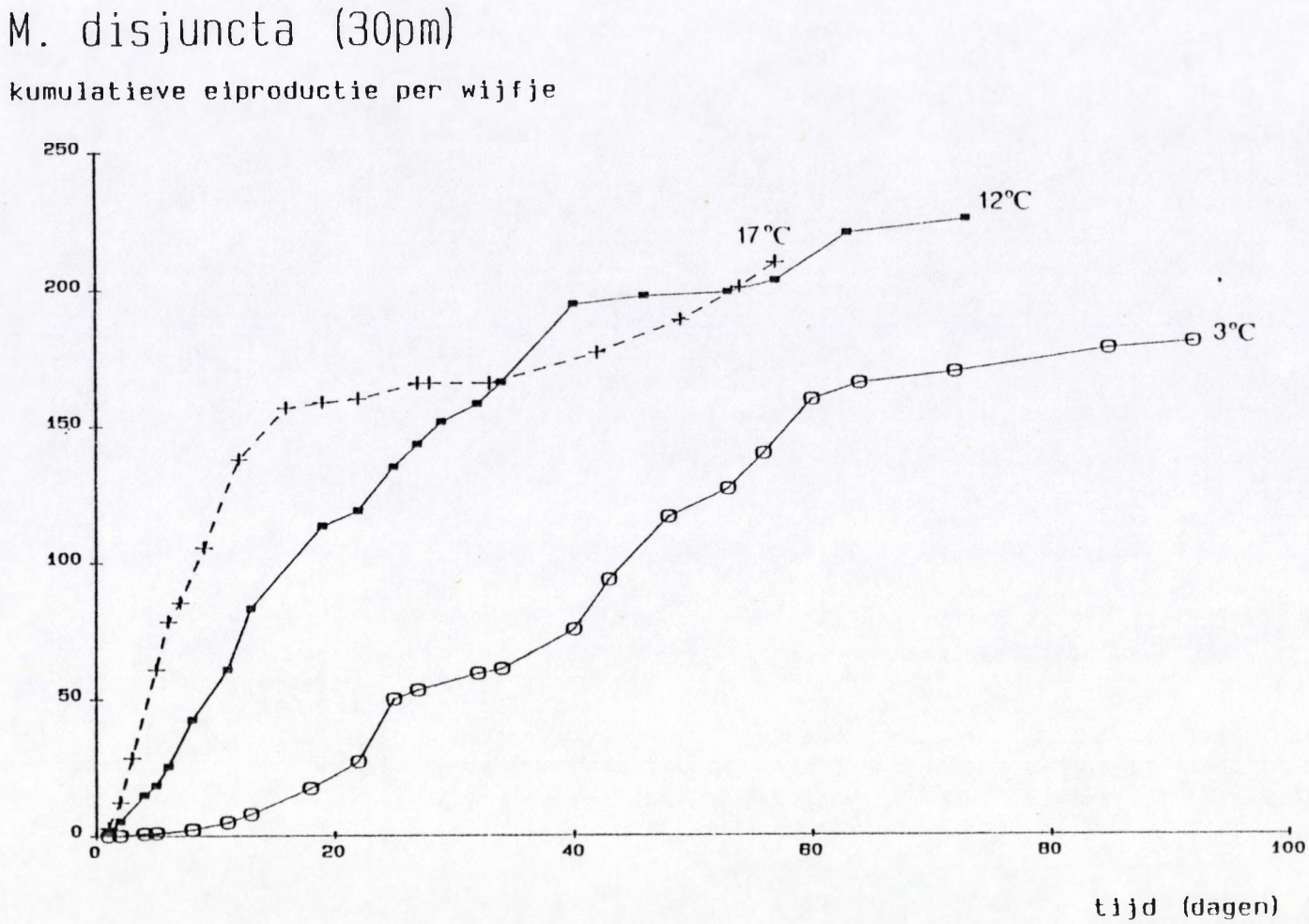


Fig. VIII 4. Cumulatieve fecunditeit van M. *disjuncta* bij drie temperaturen en een constante saliniteit van 30 ‰ S: o—o = 3 °C; ■—■ = 12 °C en +--+ = 17 °C. Bij 3 °C werden 12 ♀♀ en bij 12 en 17 °C werden 9 ♀♀ bestudeerd.

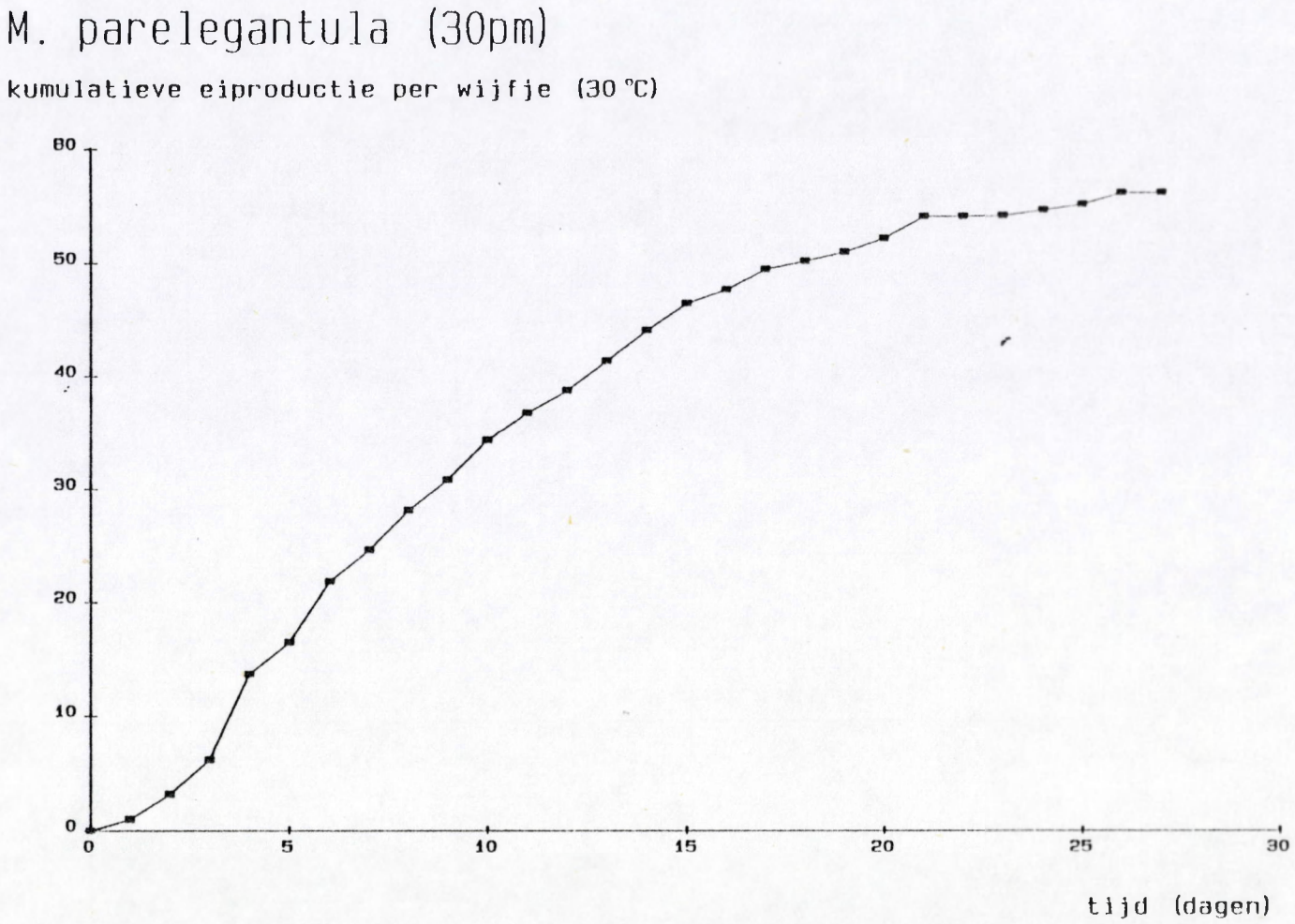


Fig. VIII 5. Cumulatieve fecunditeit van M. *parelegantula* bij 30 °C en 30 ‰ S. Ieder punt is het gemiddelde van 25 ♀♀.

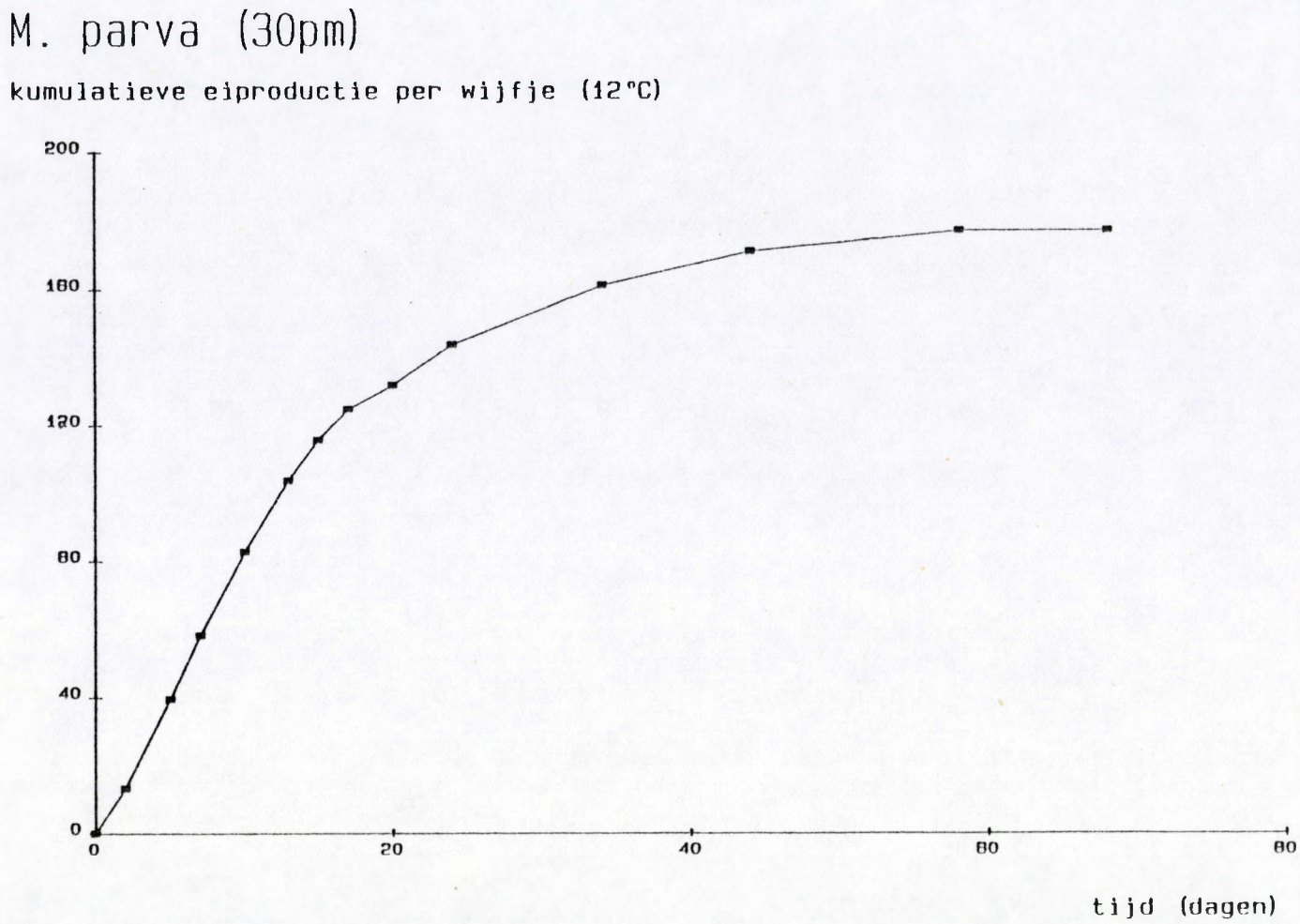


Fig. VIII 6. Cumulatieve fecunditeit van *M. parva* bij 12 °C en 30 ‰ S. De curve geeft het gemiddelde van een cohorte van 15 ♀♀.

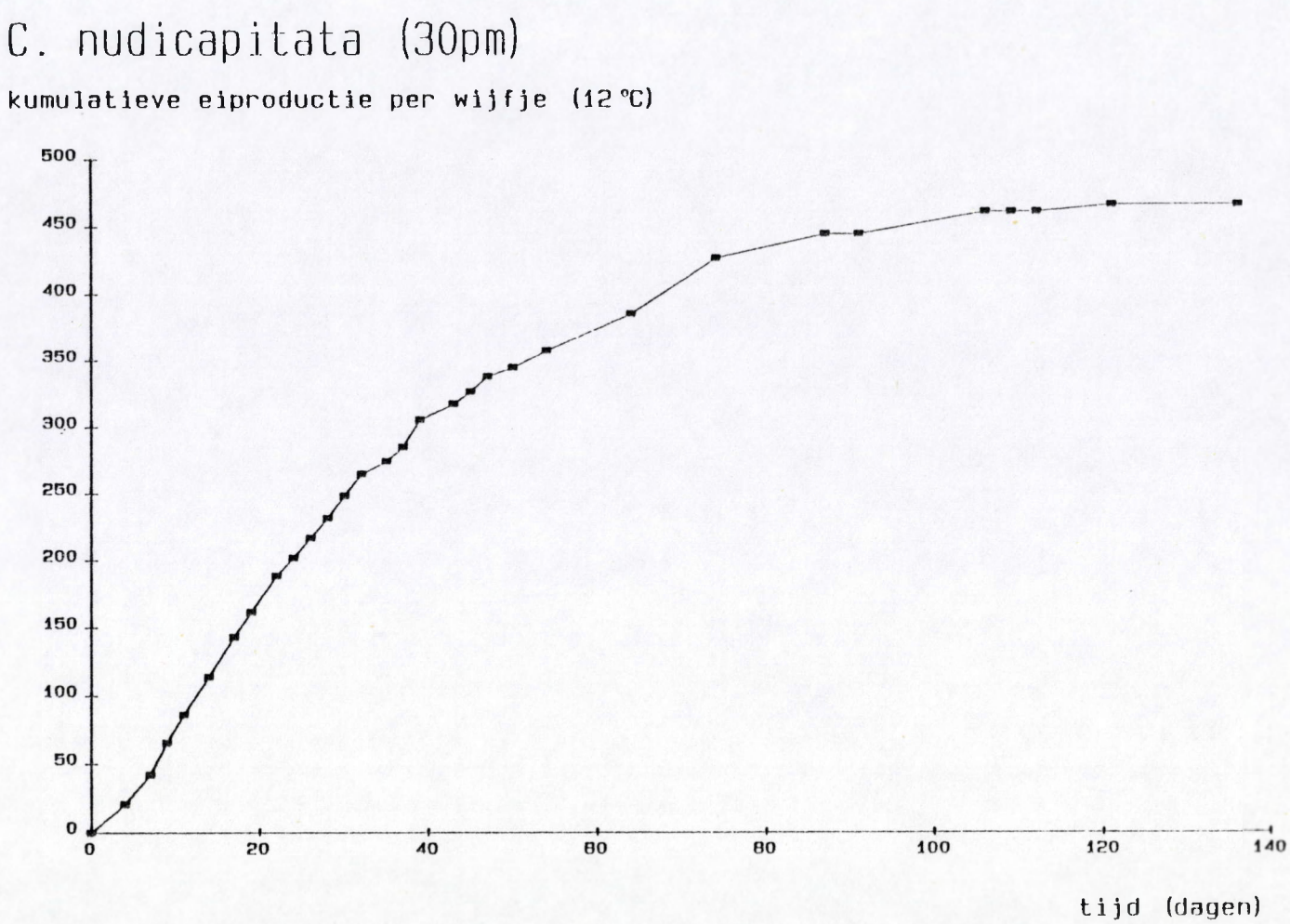


Fig. VIII 7. Cumulatieve fecunditeit van *C. nudicapitata* bij 12 °C en 30 ‰ S. Ieder punt is het gemiddelde van 15 ♀♀.

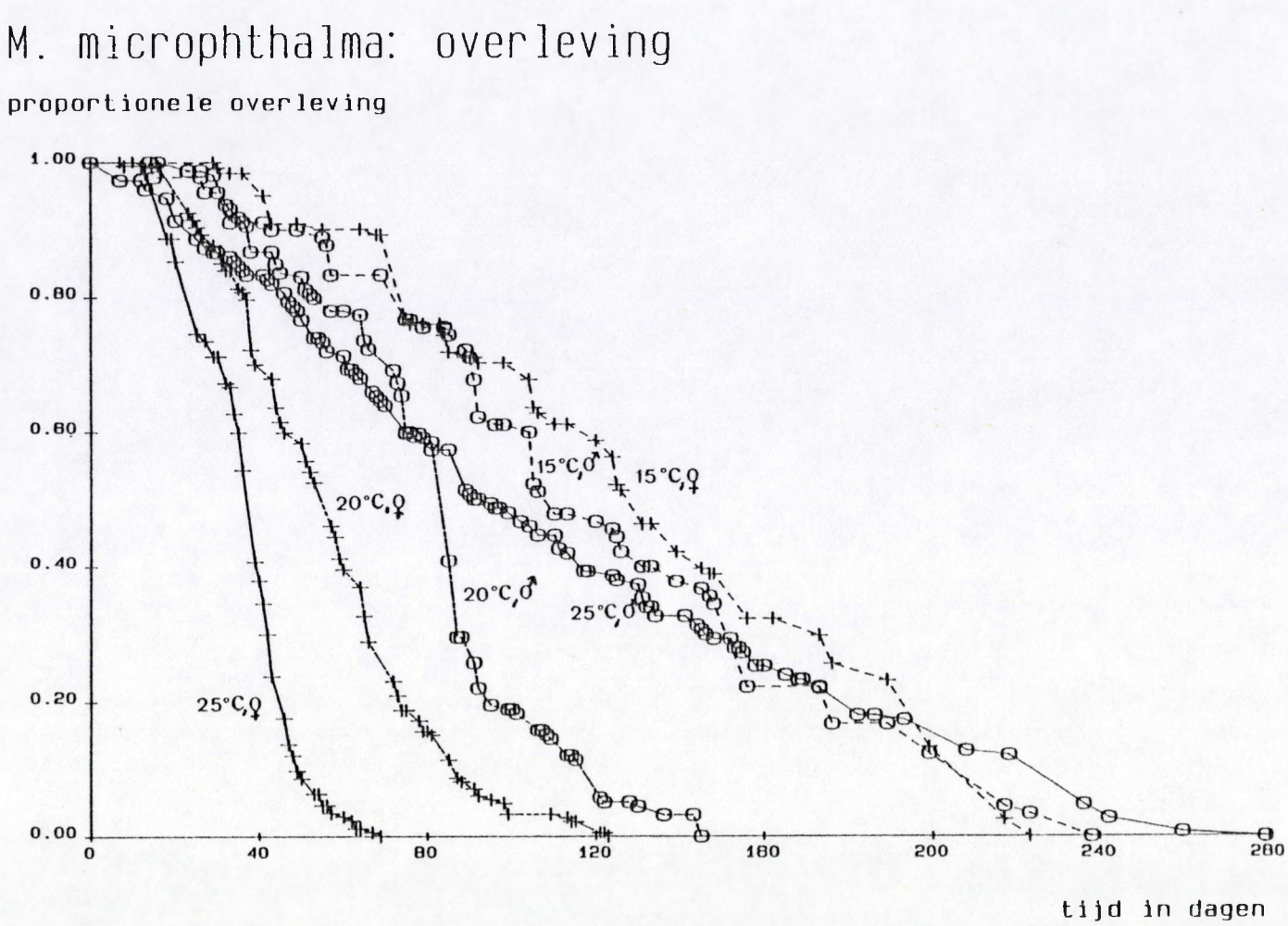


Fig. VIII 8. Overlevingscurve van adulte oo en oo van *M. microphthalma* bij drie temperaturen en een constante saliniteit van 20 ‰ S : +---+ = ♀♀ (15 °C); o---o = ♂♂ (15°C); +- — -+ = ♀♀ (20 °C); o- — -o = ♂♂ (20 °C); + — + = ♀♀ (25 °C); o—o = ♂♂ (25 °C); de grootte van de cohorten varieerde van 90 tot 187 individuen.

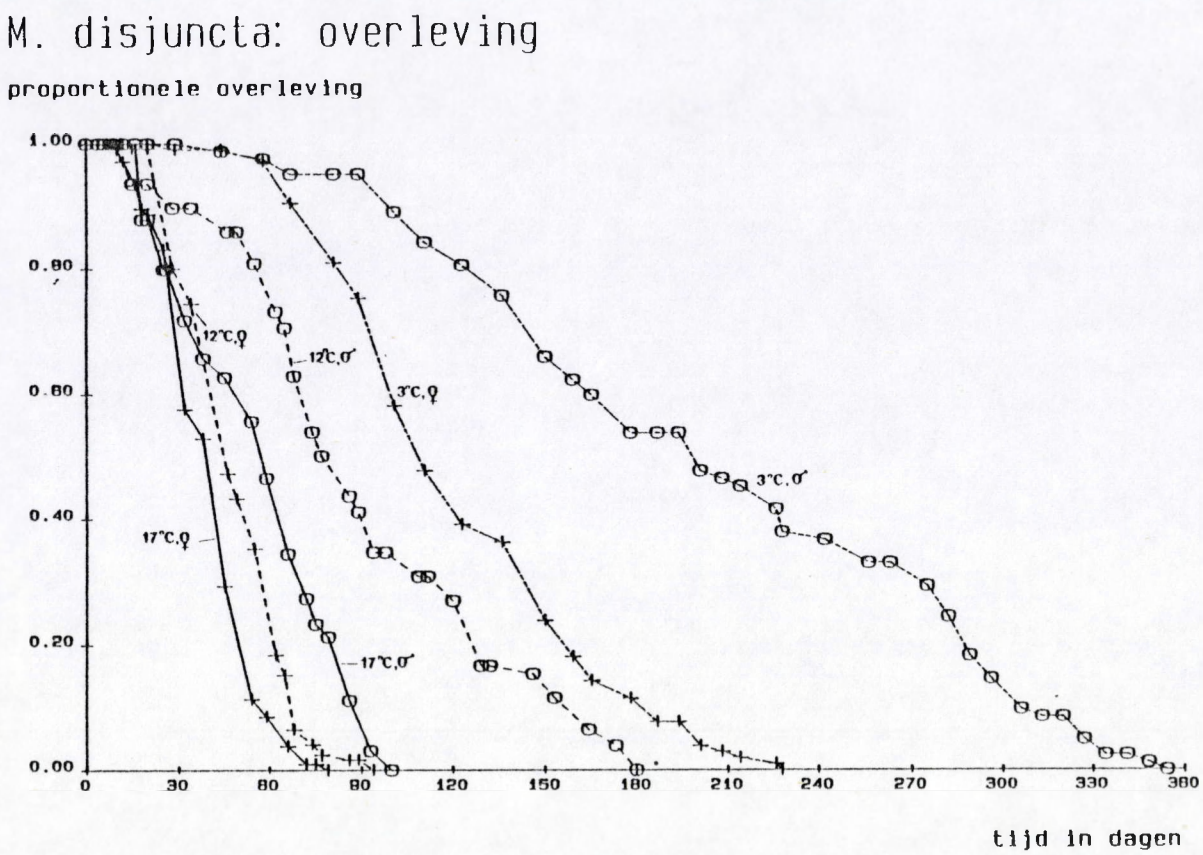


Fig. VIII 9. Overlevingscurves van adulte ♀♀ (+) en ♂♂ (O) van *M. disjuncta* bij Drie temperaturen en constante saliniteit van 30‰S: +– – – –+ = ♀♀ (3°C); O– – –O = ♂♂ (3°C); +---+ = ♀♀ (12°C); O---O = ♂♂ (12°C); +——+ = ♀♀ (17°C); O——O = ♂♂ (17°C). De grootte van de cohorten varieerde van 78 tot 125 individuen.

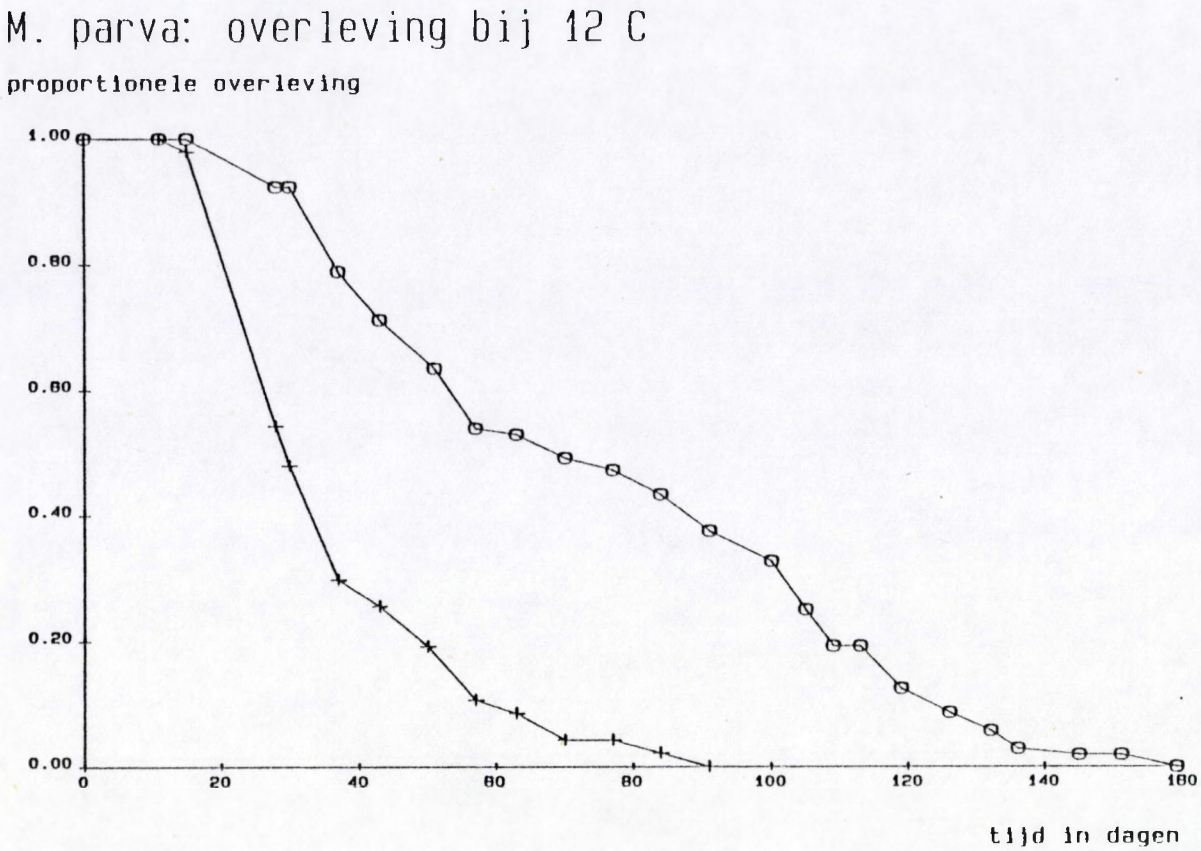


Fig. VIII 10. Overlevingscurves van adulte ♀♀ (+) en ♂♂ (o) van *M. parva* bij 12 °C en een constante saliniteit van 30 ‰ S. Er werden 94 ♀♀ en 104 ♂♂ bestudeerd.

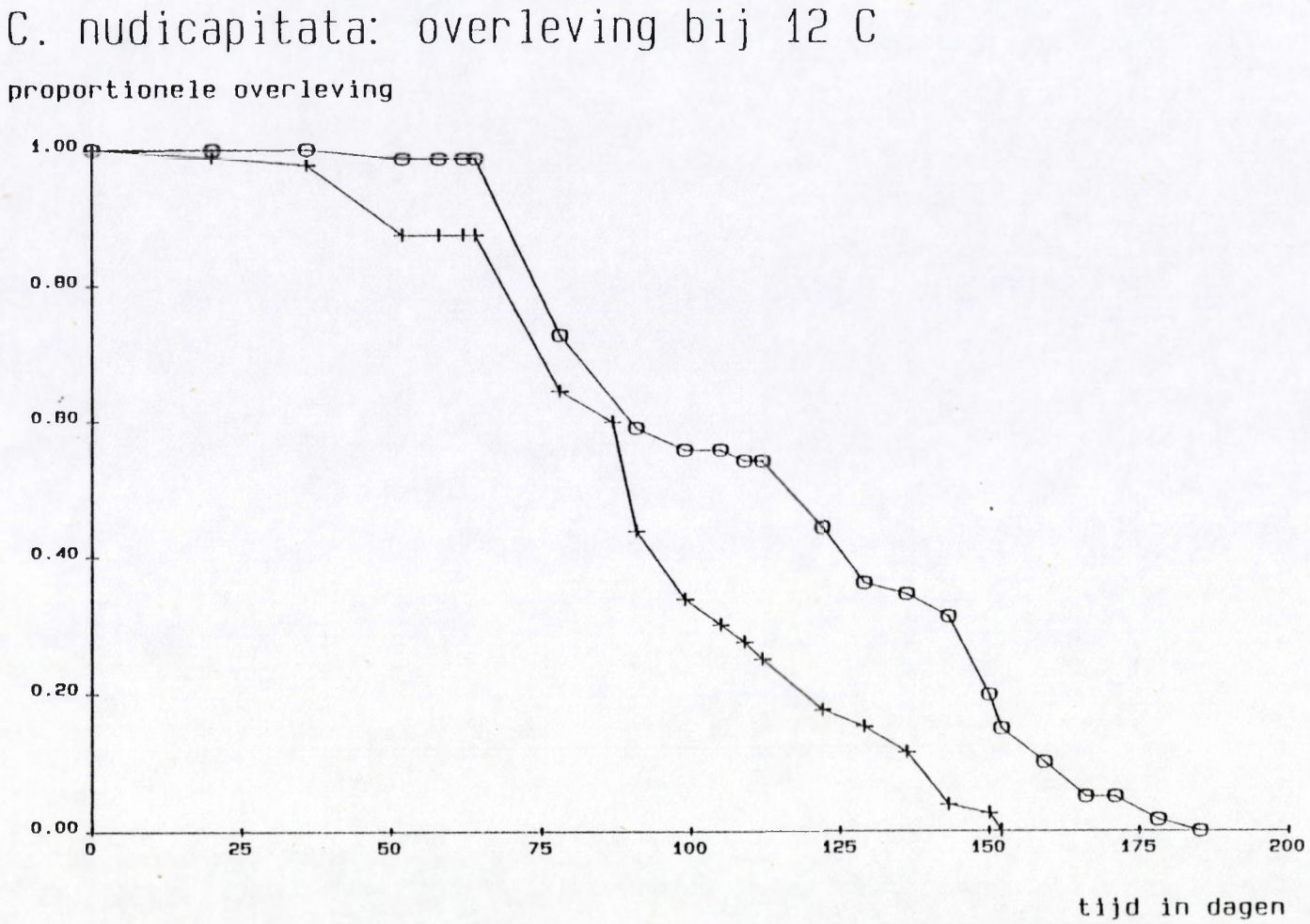


Fig. VIII 11. Overlevingscurves van adulte ♀♀ (+) en ♂♂ (o) van *C. nudicapitata* bij 12 °C en 30 ‰ S. Er werden 87 ♀♀ en 73 ♂♂ bestudeerd.

M. parelegantula

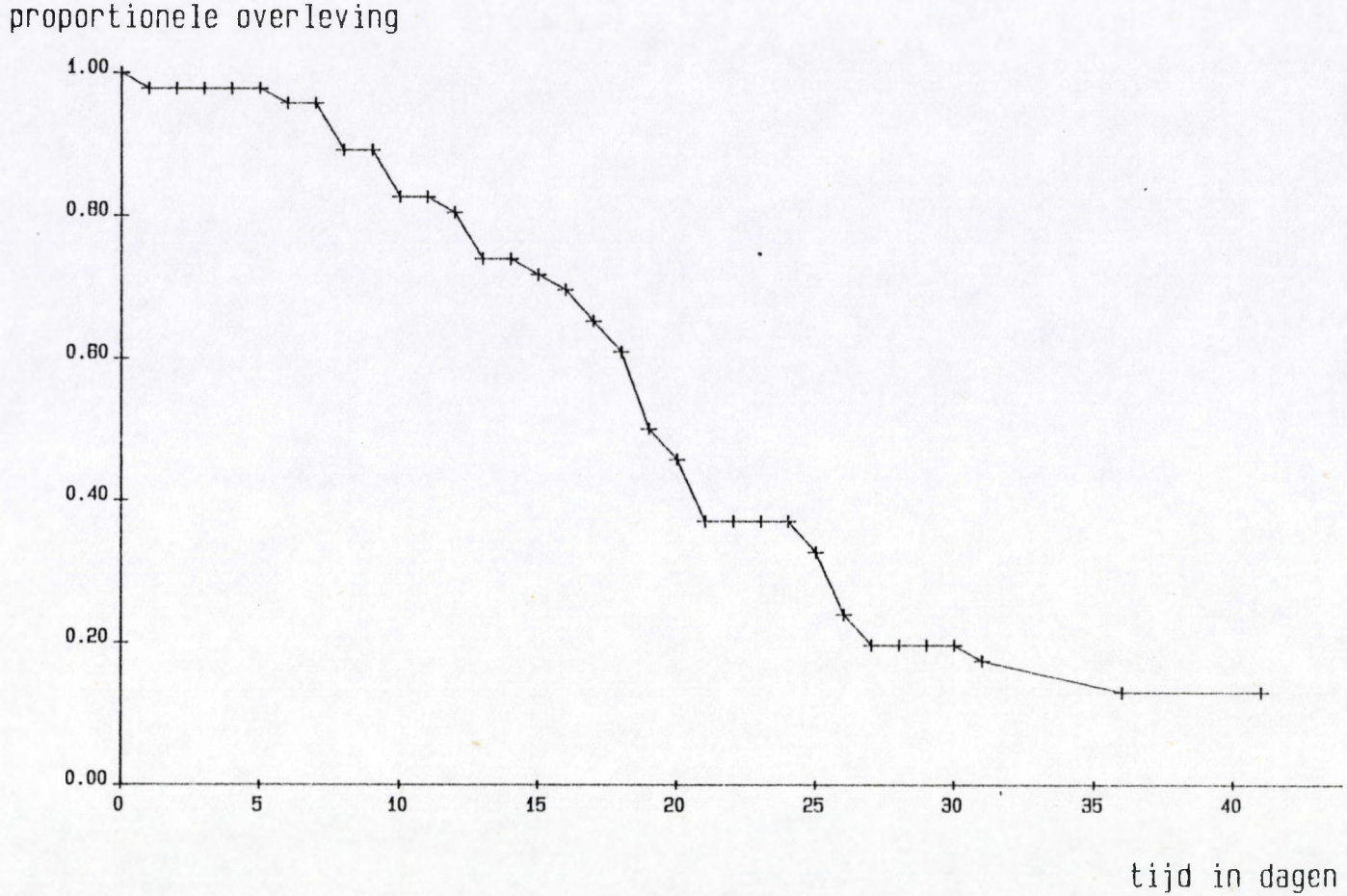
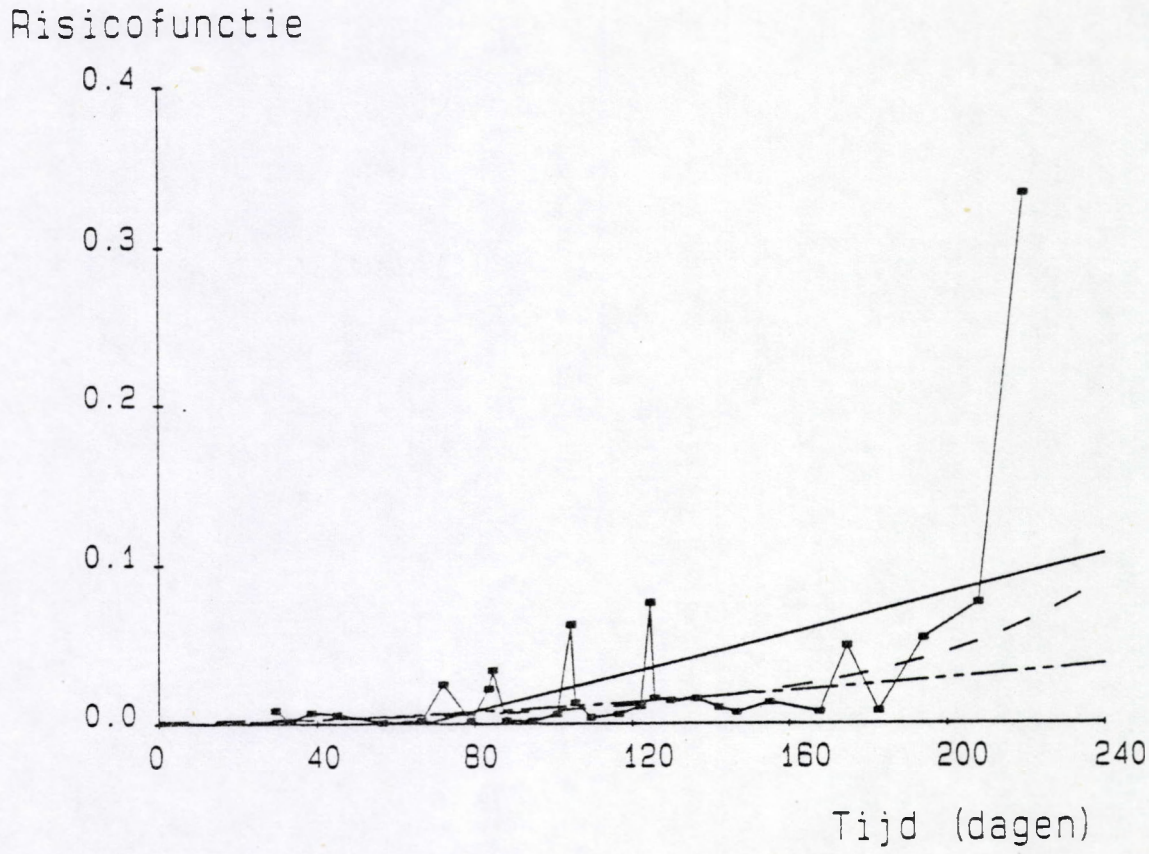


Fig. VIII 12. Overlevingscurve van ♀♀ van M. parelegantula bij 30°C en 30‰ S.



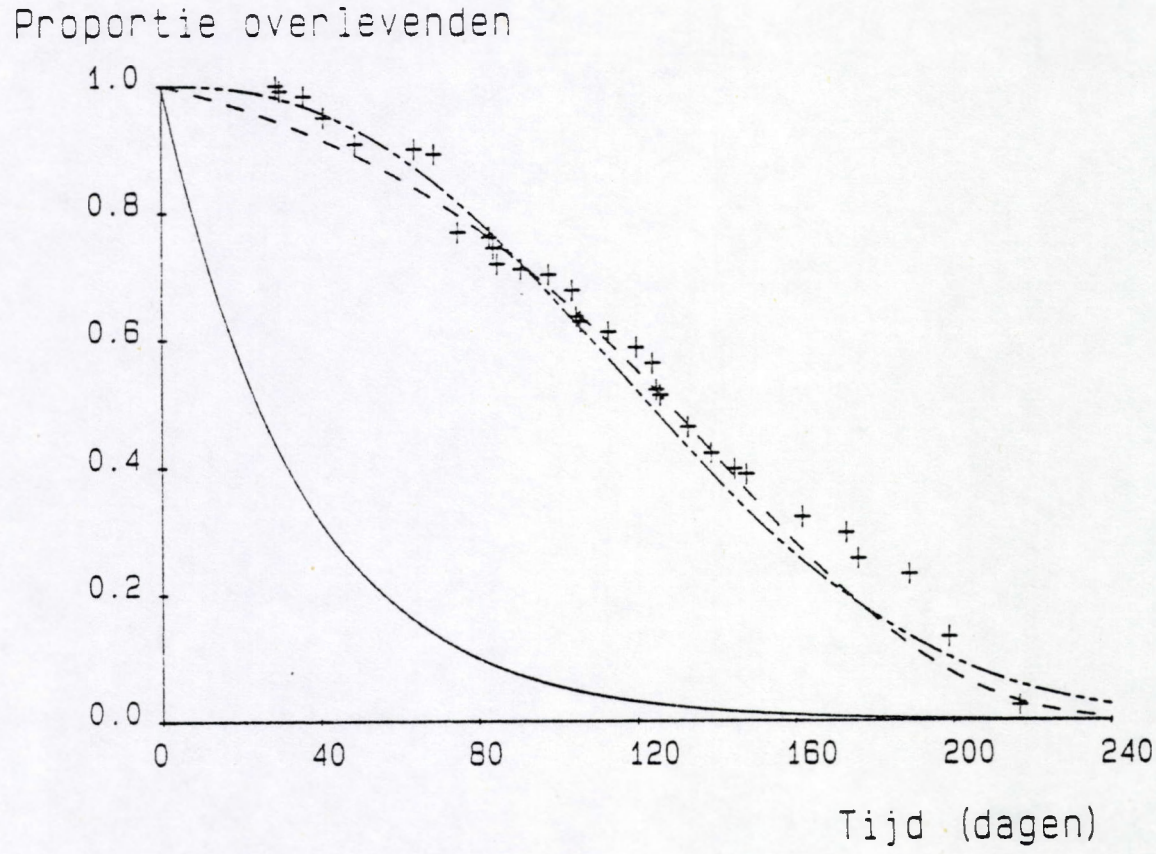
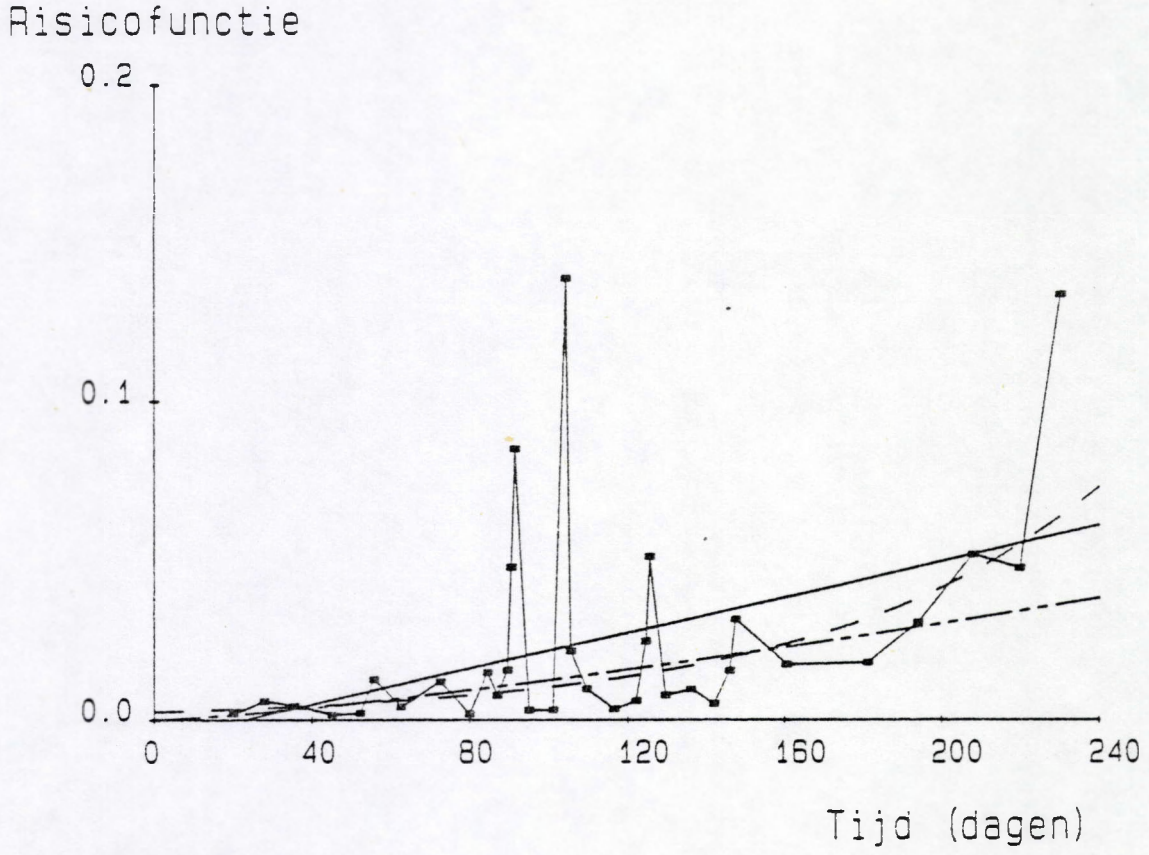


Fig. VIII 13. *M. microphthalma* (♀) 15 °C en 20 ‰ S: a: fitting van vgl. VIII 6 (——), vgl. VIII 7 (---) en vgl. VIII 8 (— -- —) door de risicofunktie (■) per interval berekend met vgl. VIII 9 (zie tekst voor uitleg); b: fitting van de exponentiële (vgl VIII 12 : ——), de Gompertz (vgl. VIII 14 : ---) en de Weibull (vgl. VIII 15 : — -- —) overlevingsdistributies door de experimentele overlevingsdata (+).



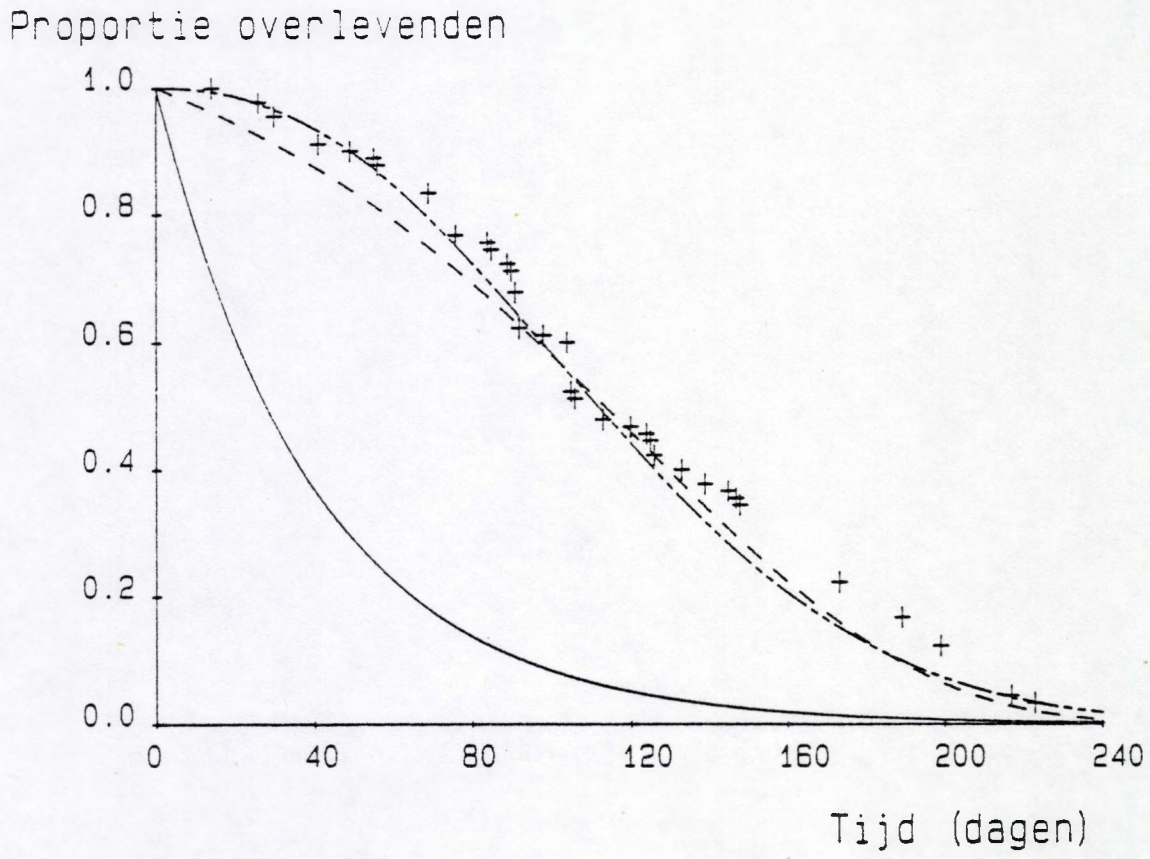
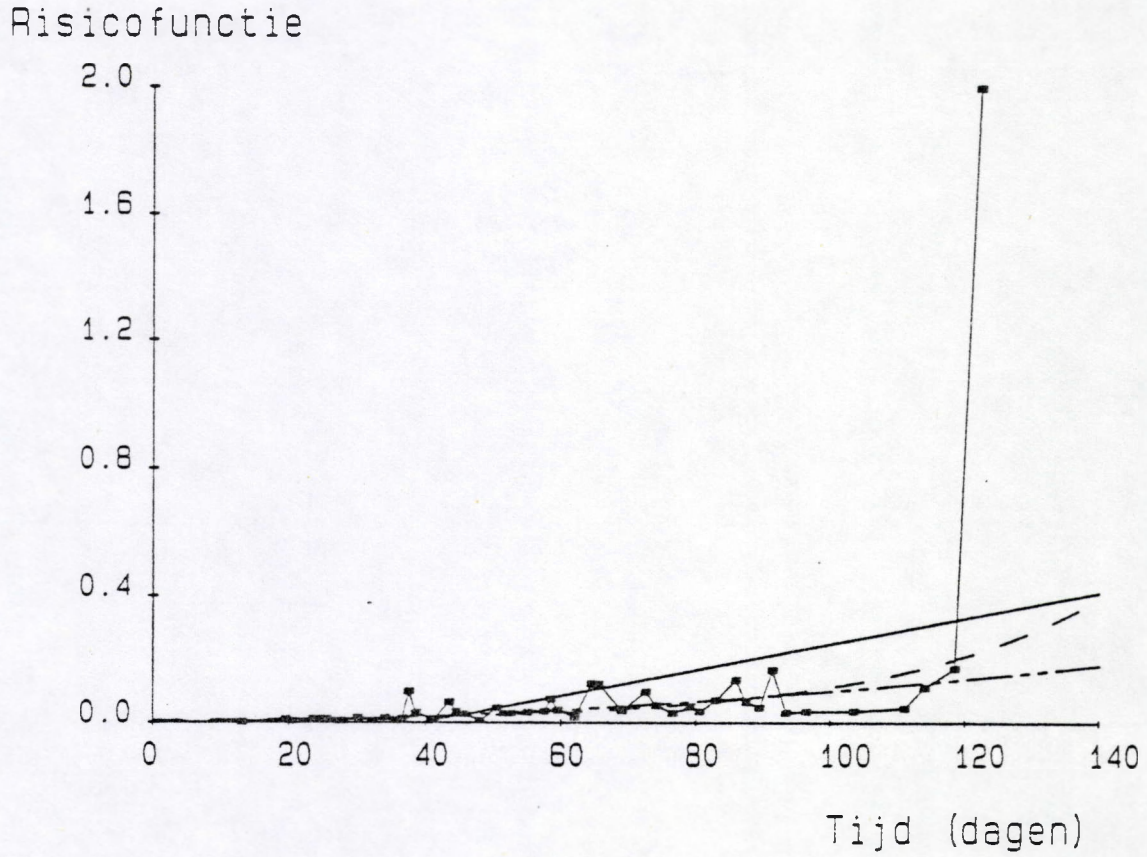


Fig. VIII 14. M. *microphthalma* (♂) 15 °C en 20 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.



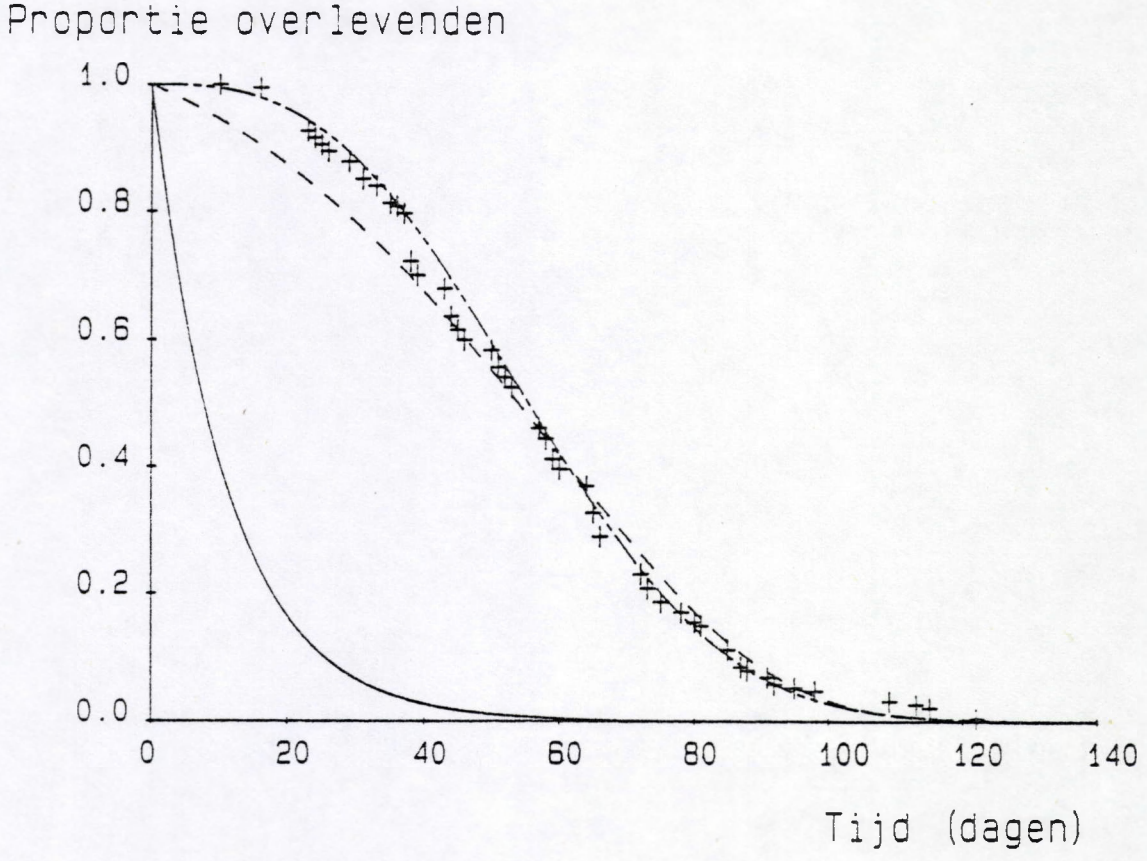
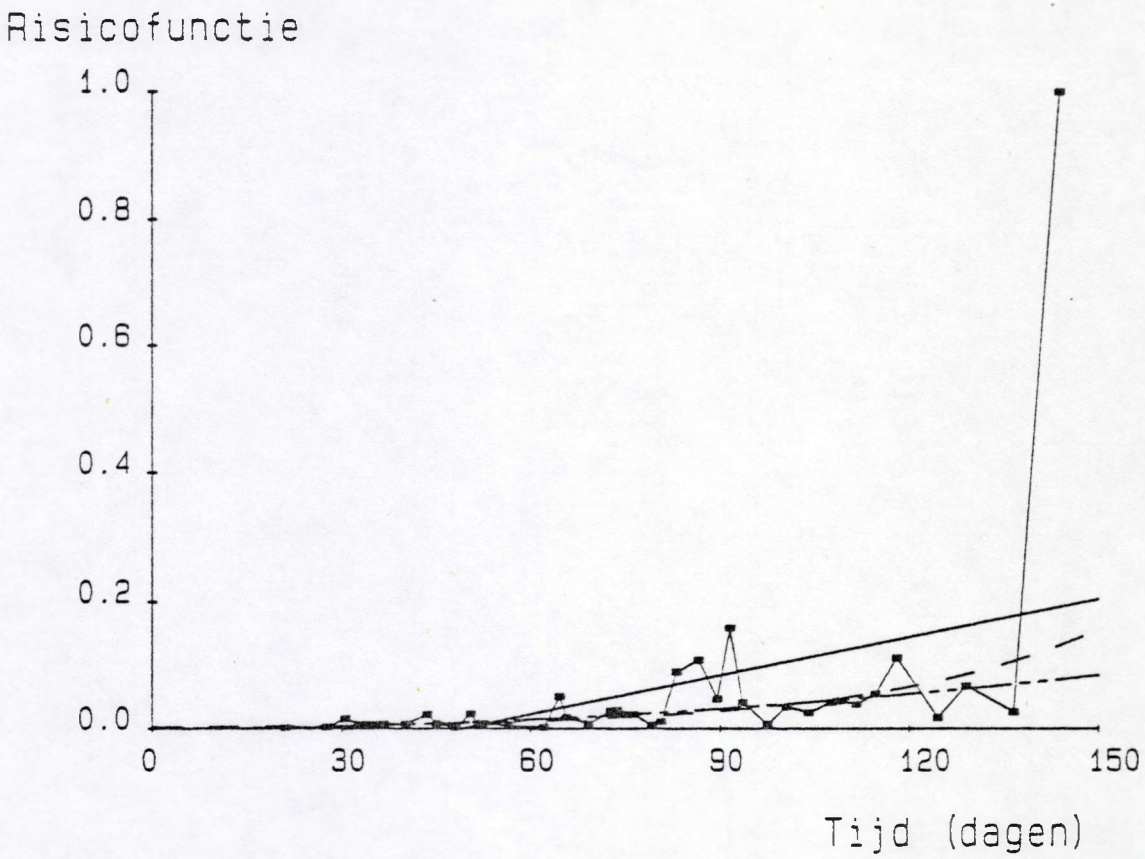


Fig. VIII 15. *M. microphthalma* (♀) 20 °C en 20 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.



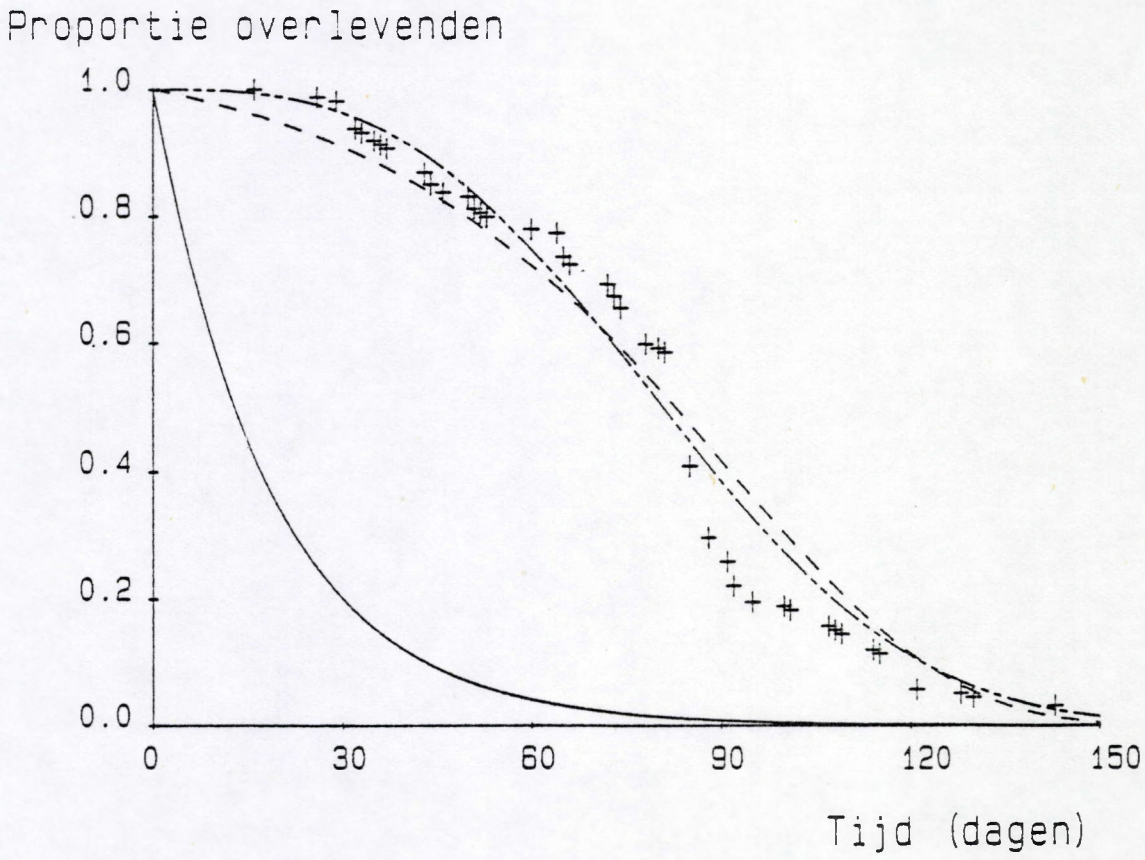
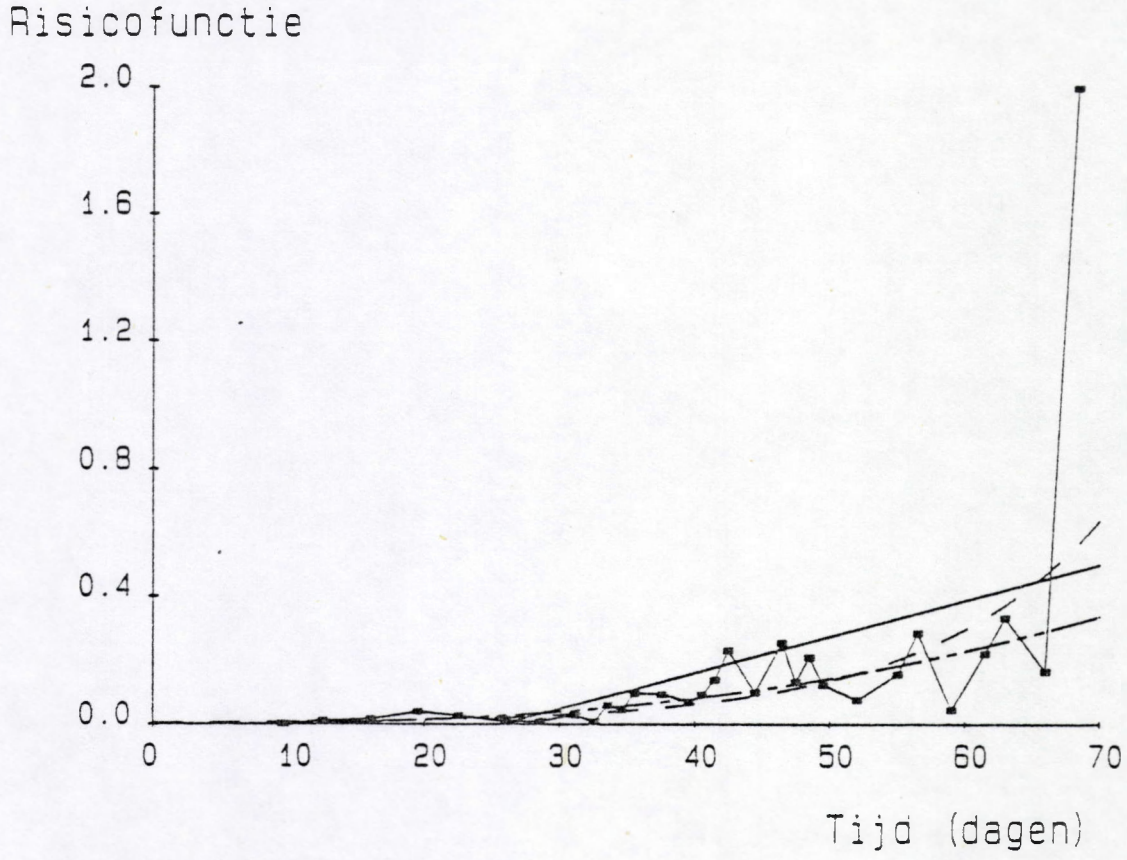


Fig. VIII 16. *M. microphthalma* (♂) 20 °C en 20 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.



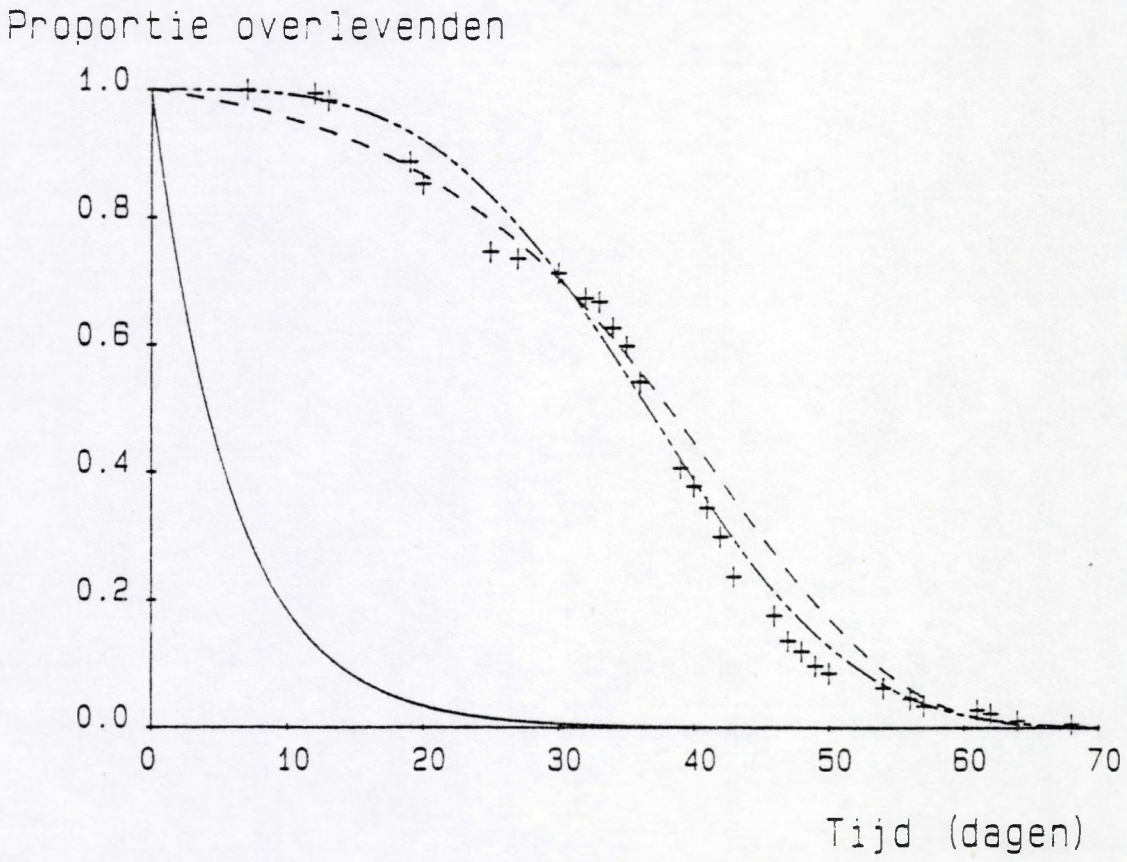
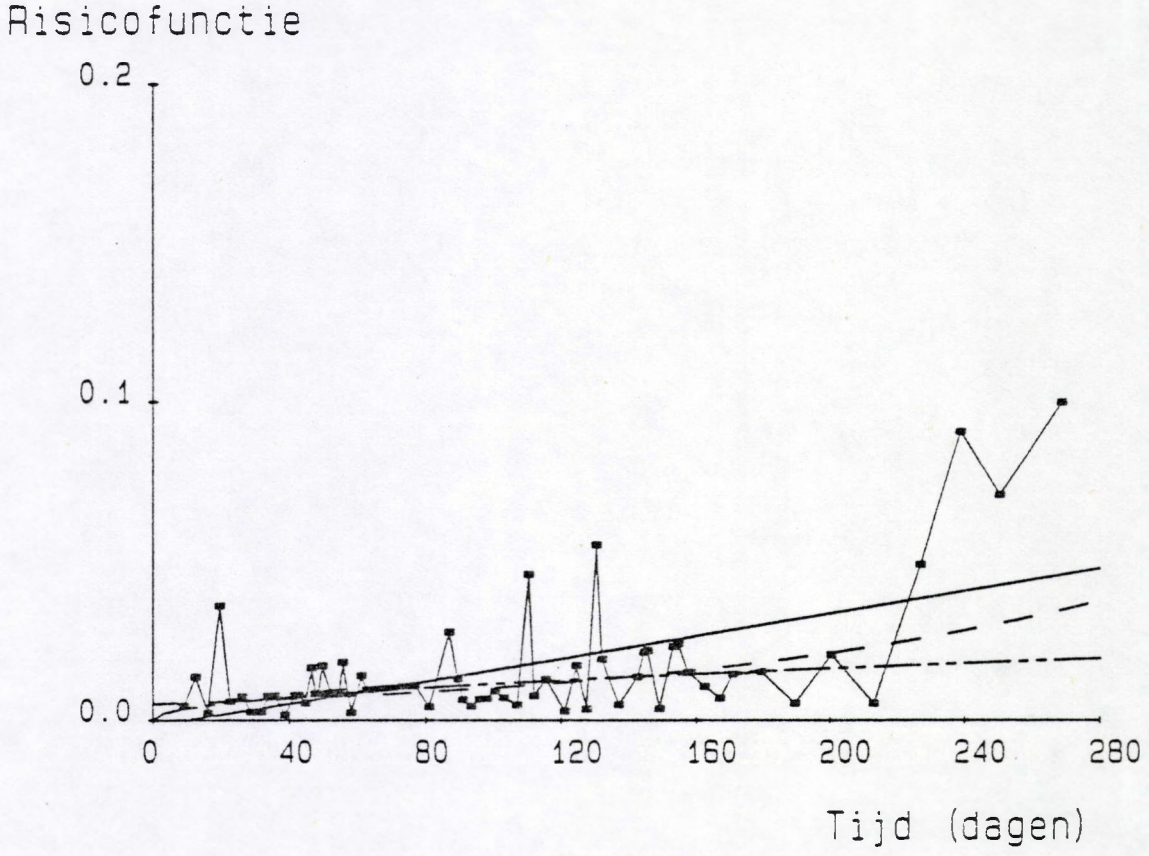


Fig. VIII 17. *M. microphthalma* (♀) 25 °C en 20 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.



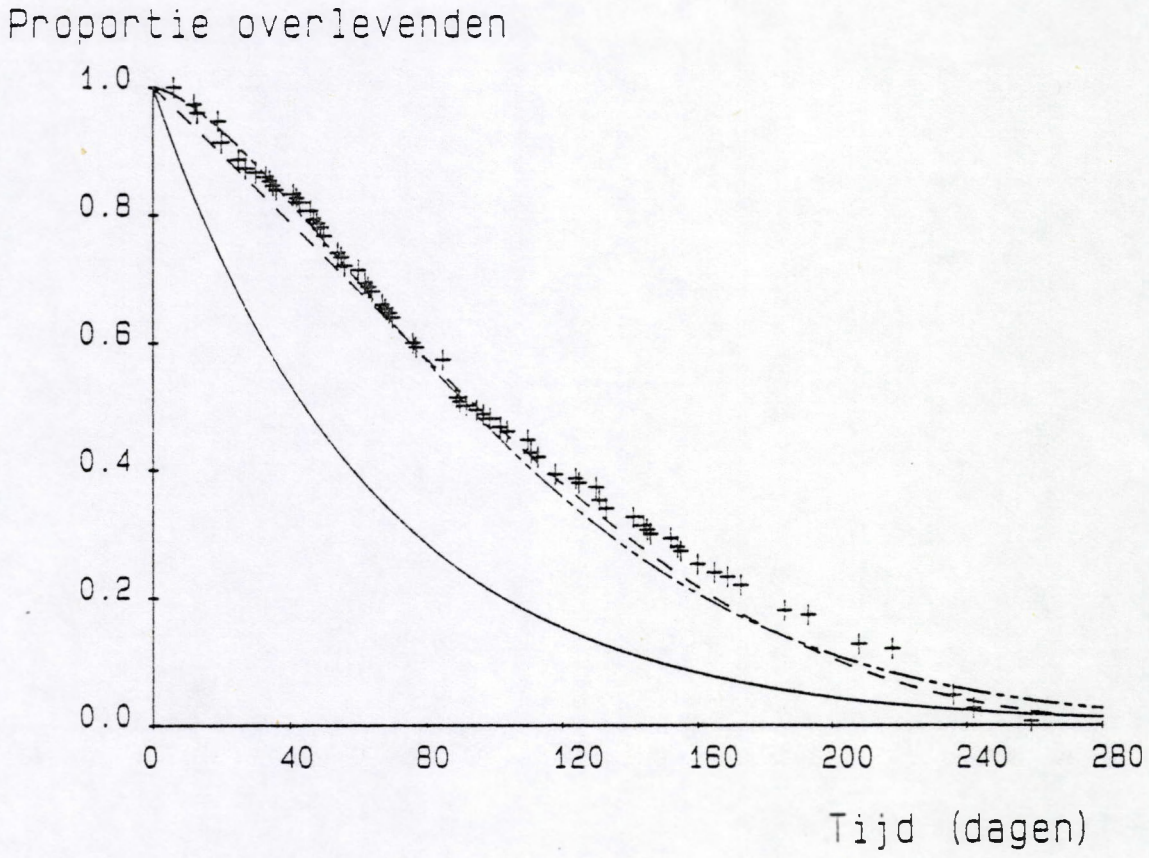


Fig. VIII 18. M. *microphthalma* (♂) 25 °C en 20 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.

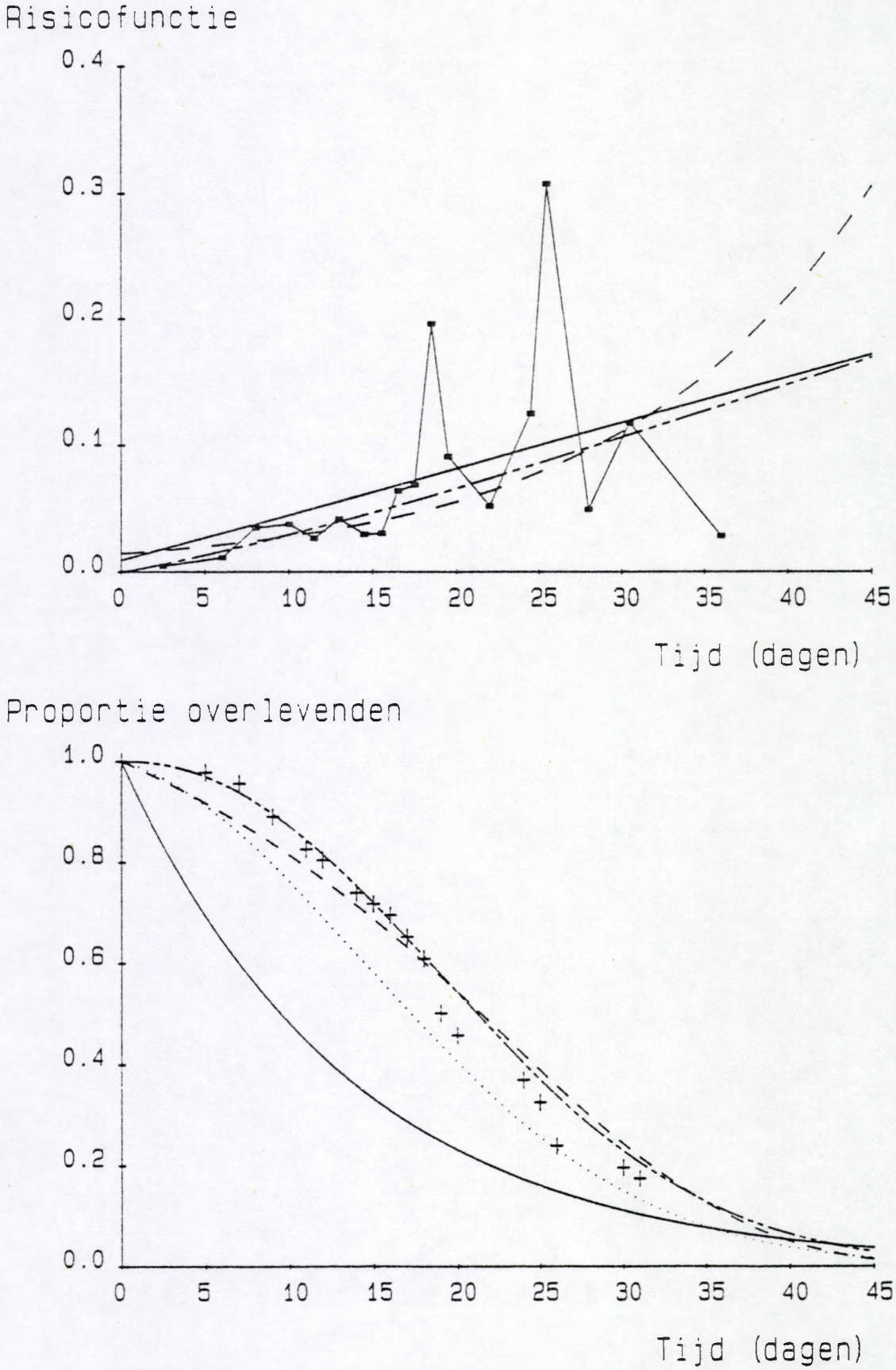
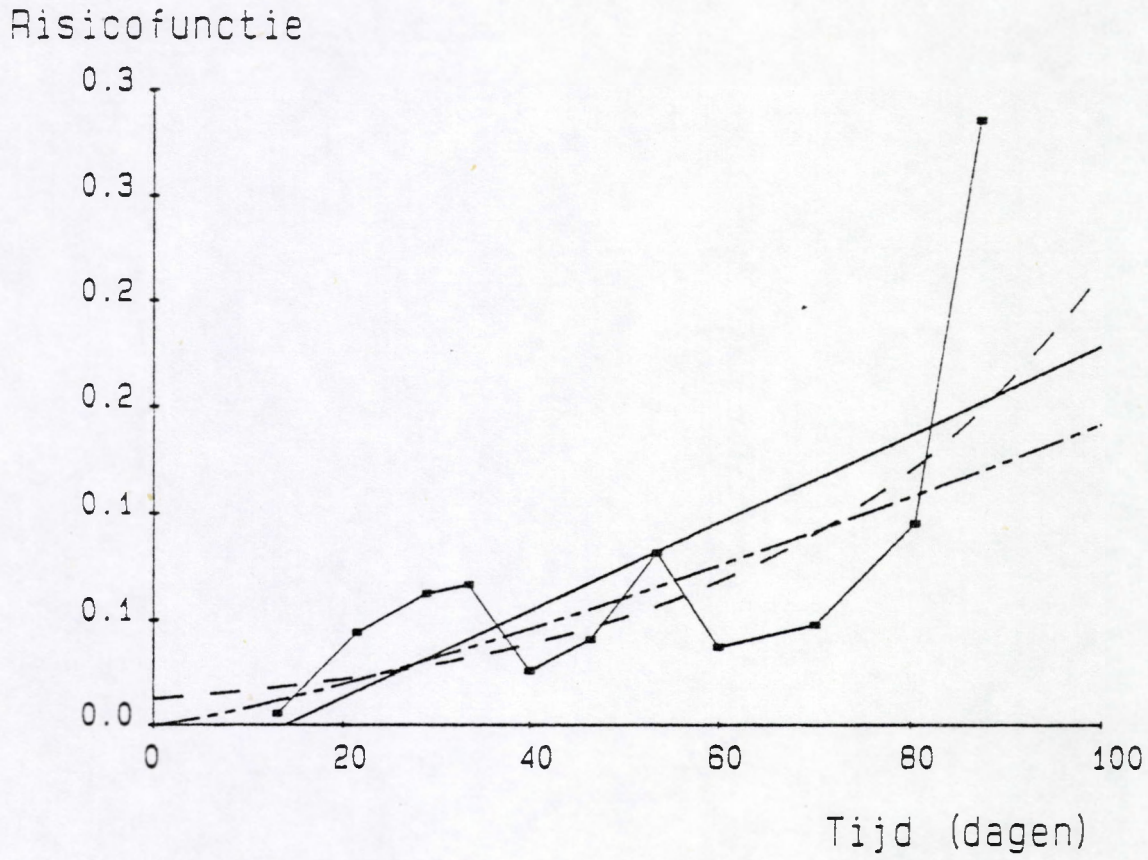


Fig. VIII 19. *M. parelegantula* (♀) 30 °C en 30 ‰ S : idem als Fig. VIII 13; b : idem als Fig. VIII 13. + fitting van de lineaire overlevingsdistributie (·····) door de experimentele overlevingsdata.



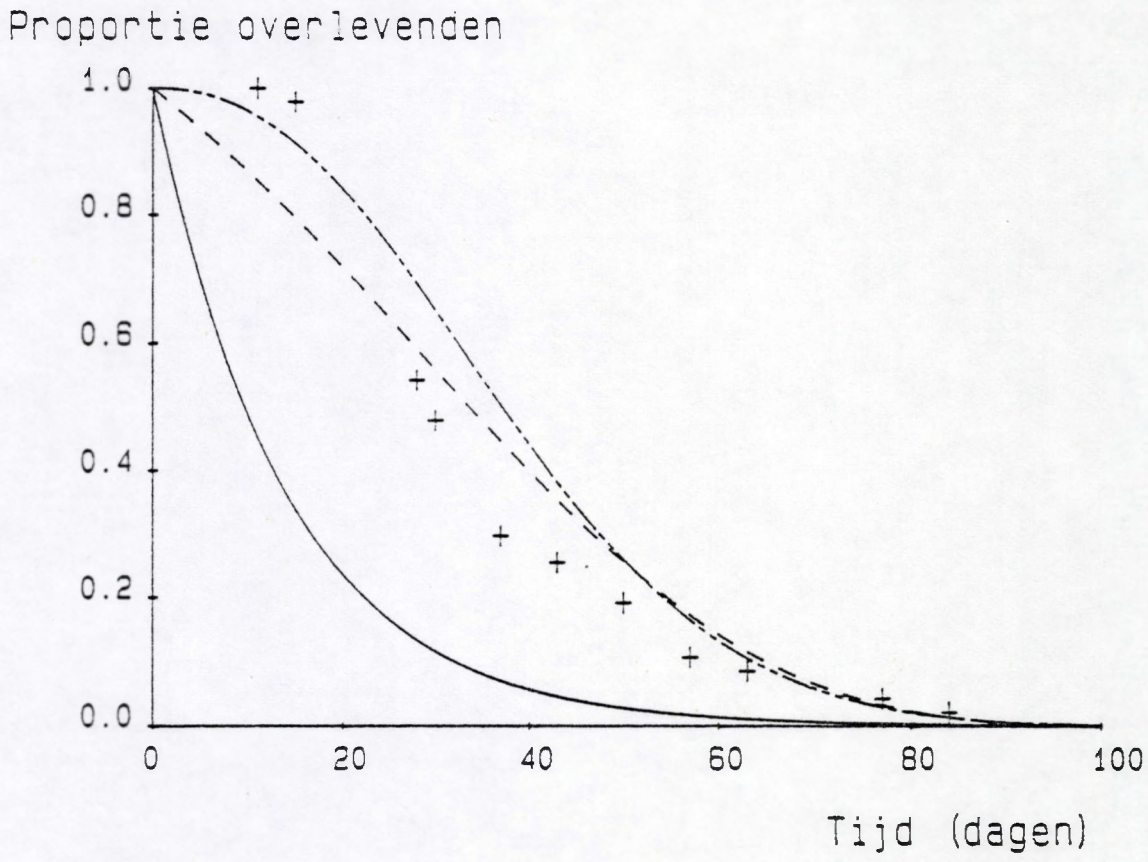
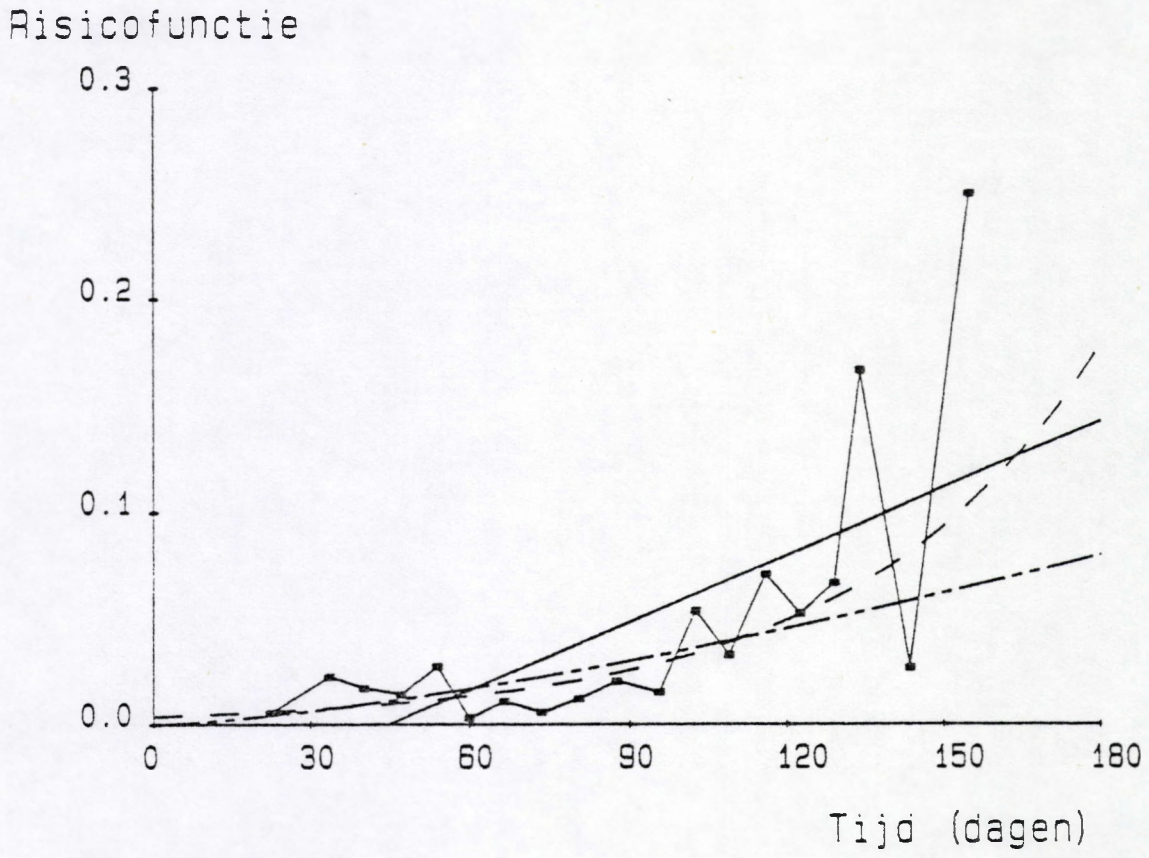


Fig. VIII 20. *M. parva* (♀) 12 °C en 30 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.



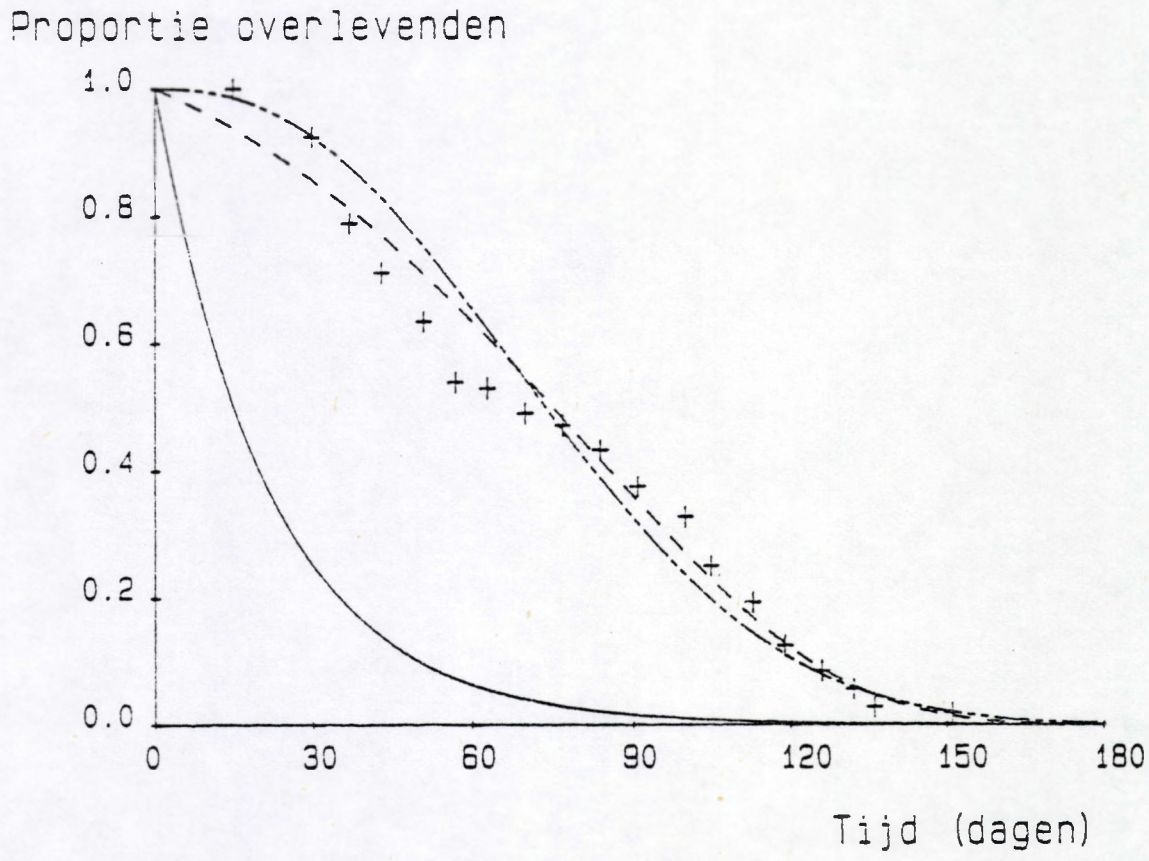
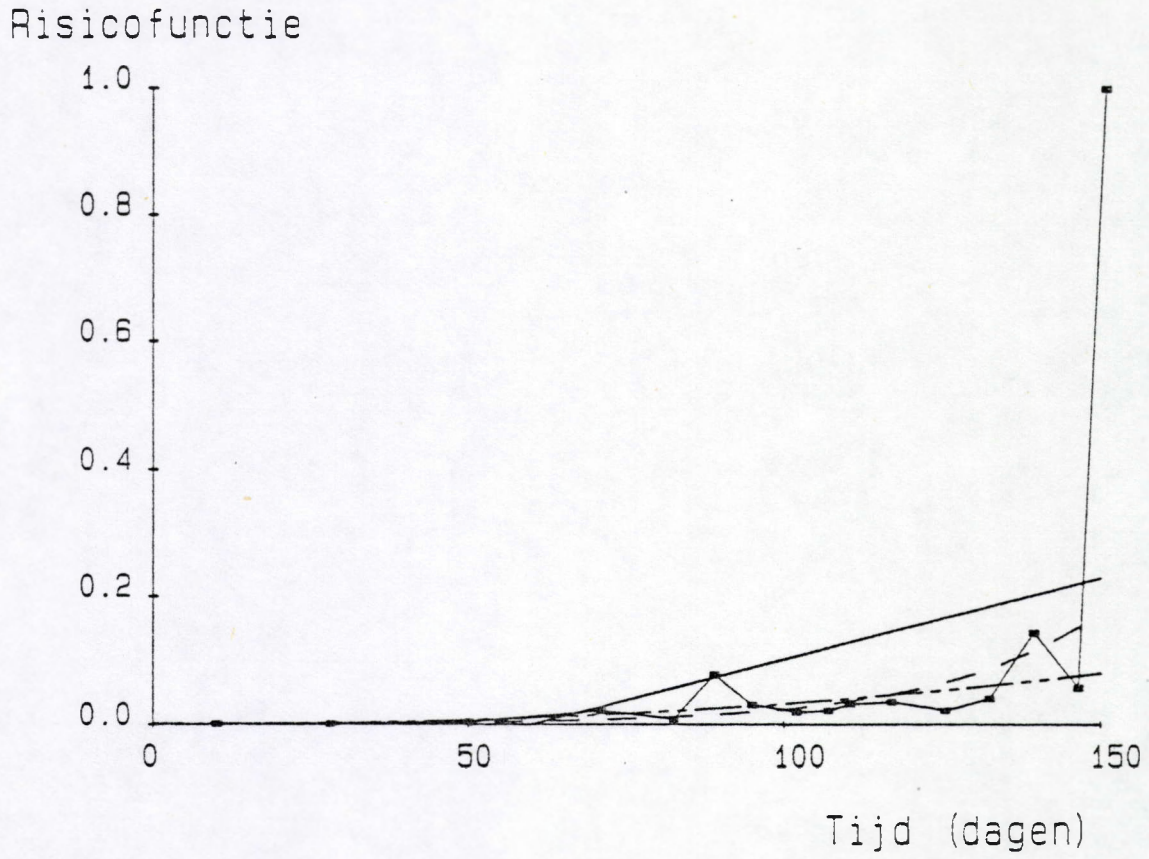


Fig. VIII 21. *M. parva* (♂) 12 °C en 30 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.



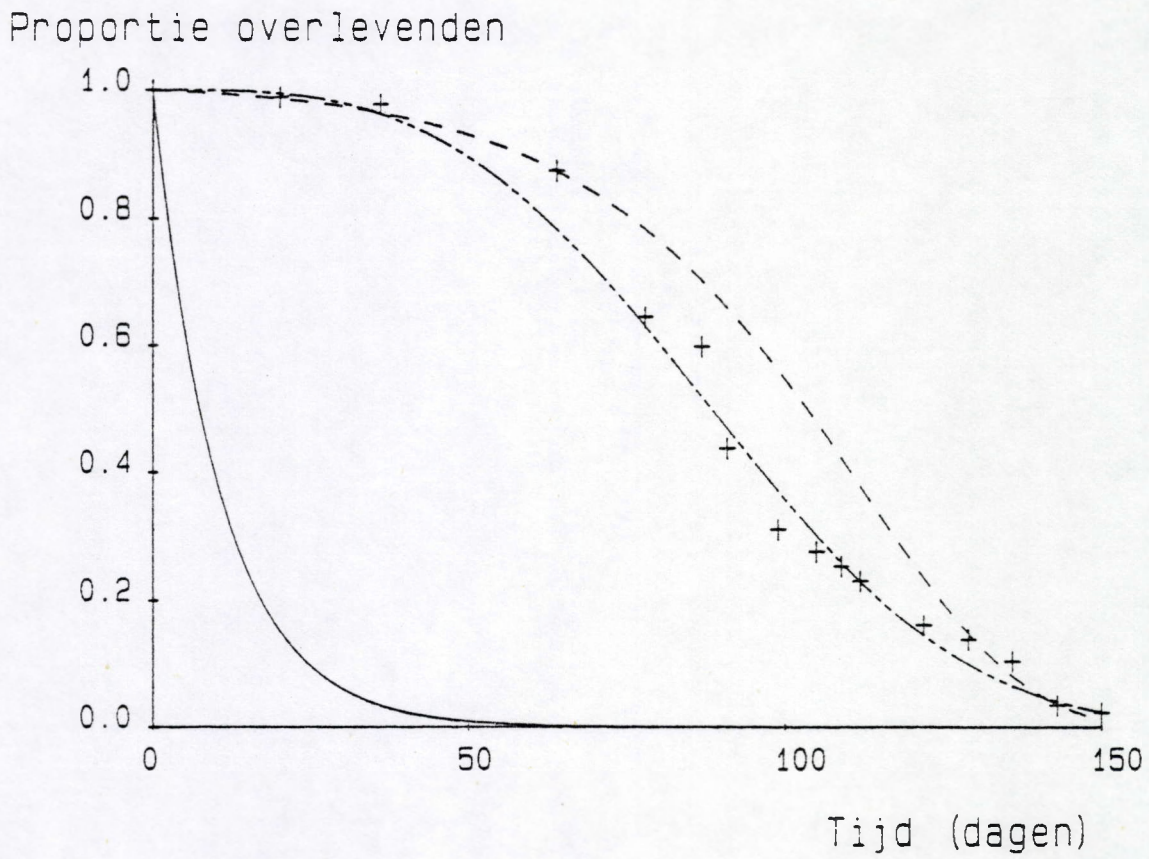
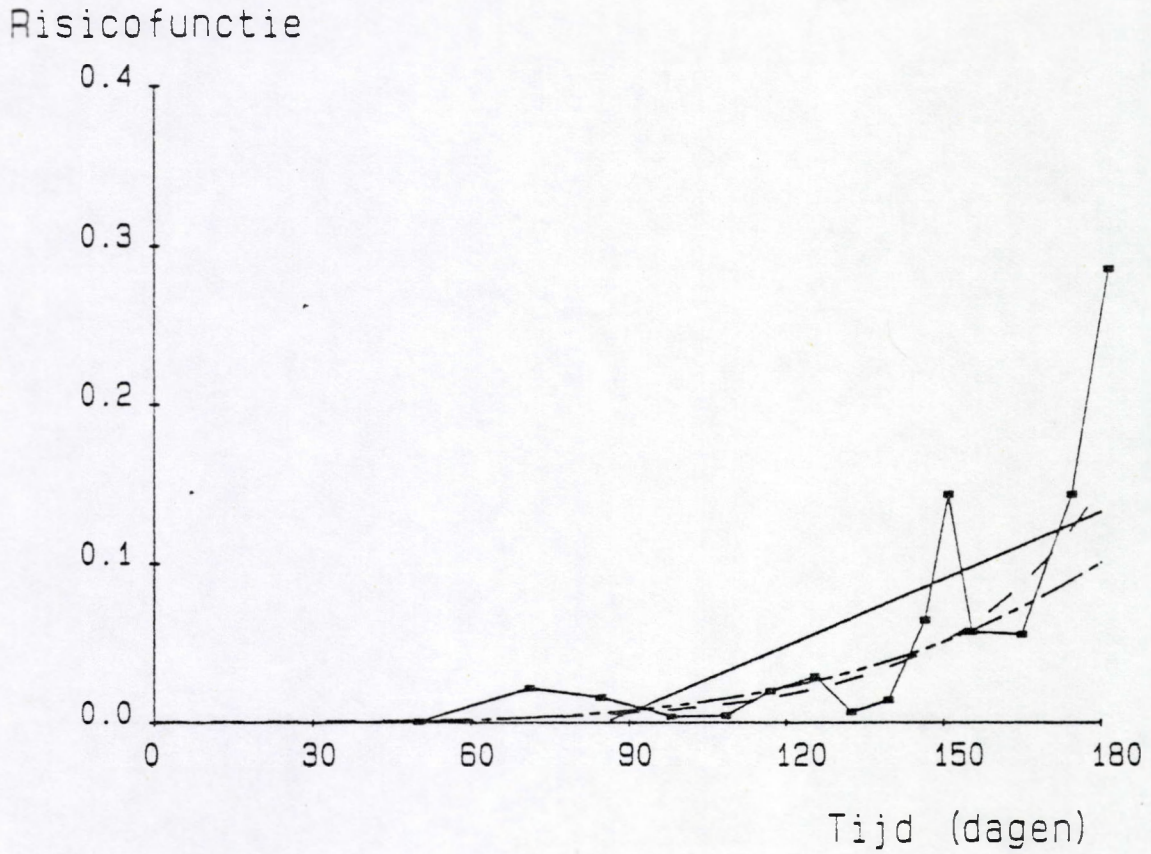


Fig. VIII 22. C. *nudicapitata* (♀) 12 °C en 30 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.



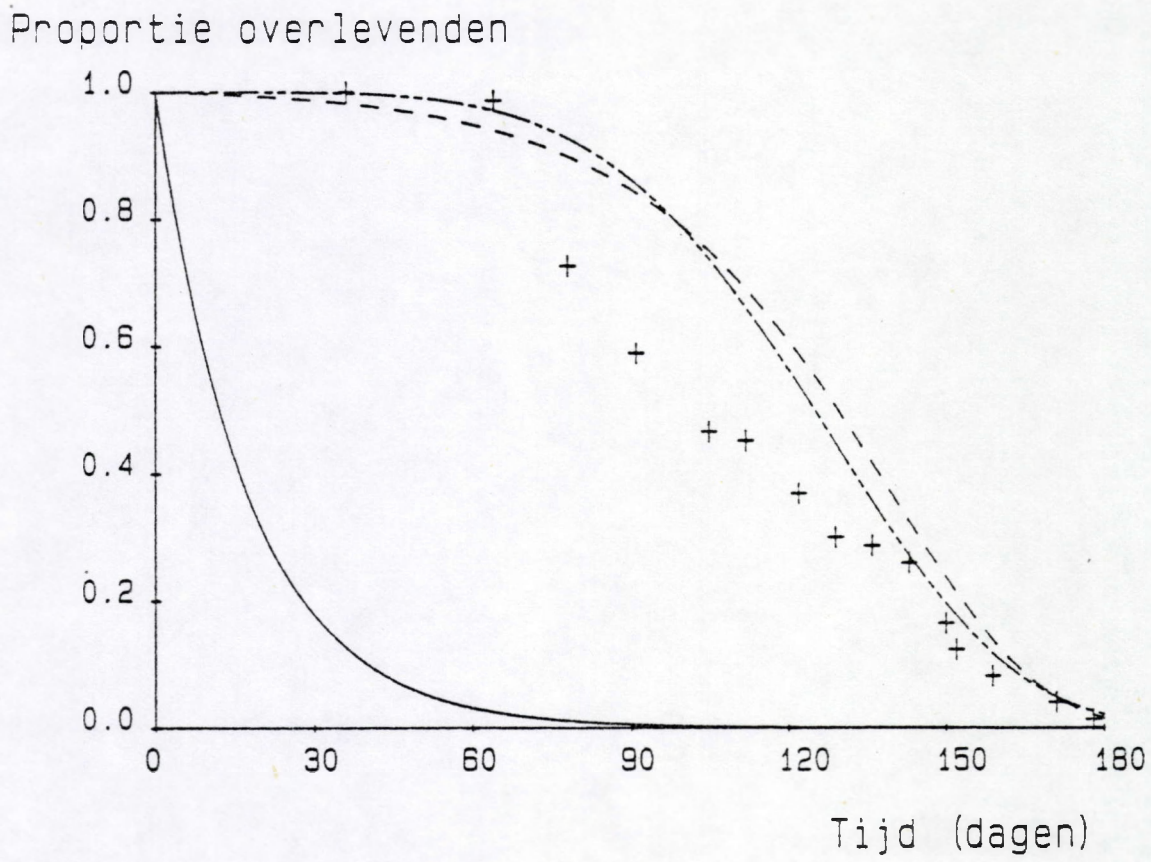


Fig. VIII 23. C. *nudicapitata* (♂) 12 °C en 30 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.

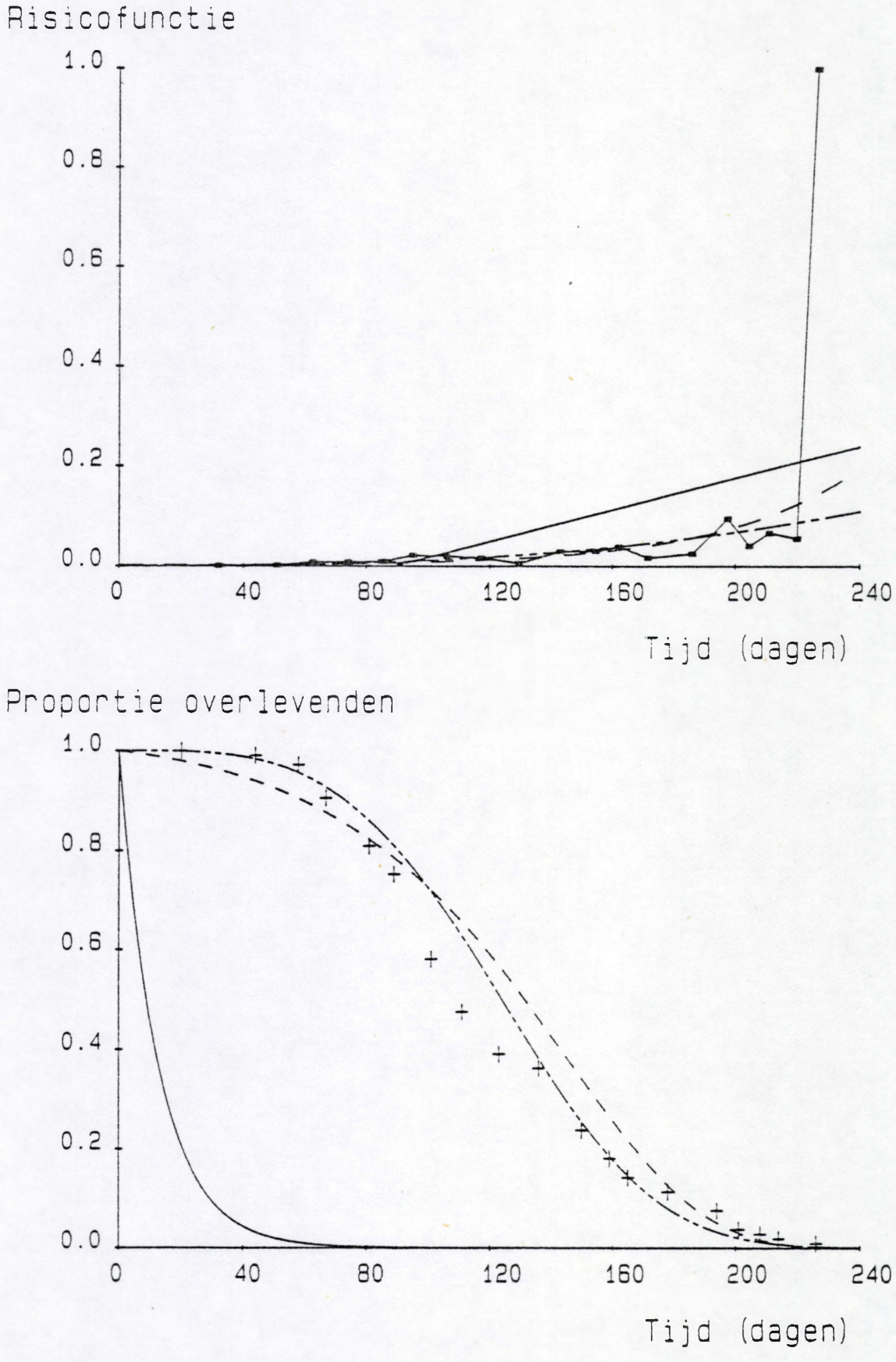
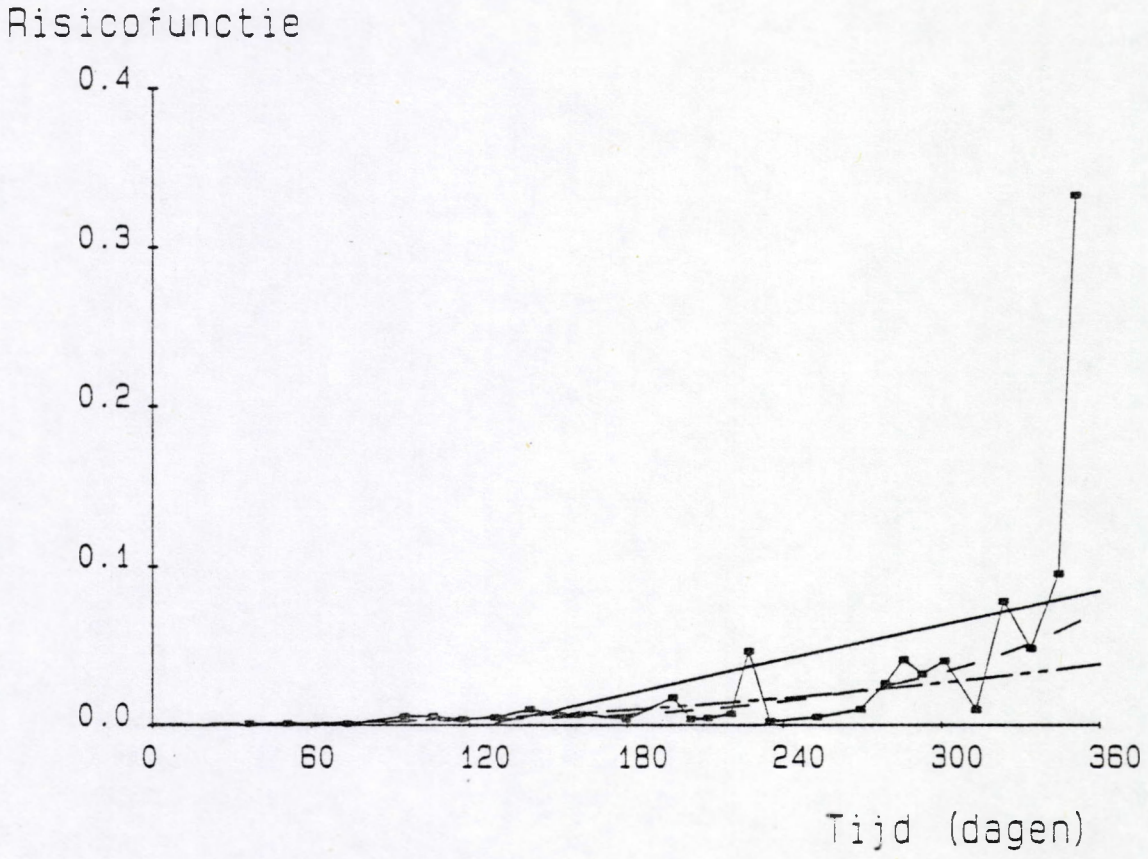


Fig. VIII 24. *M. disjuncta* (♀) 3 °C en 30 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.



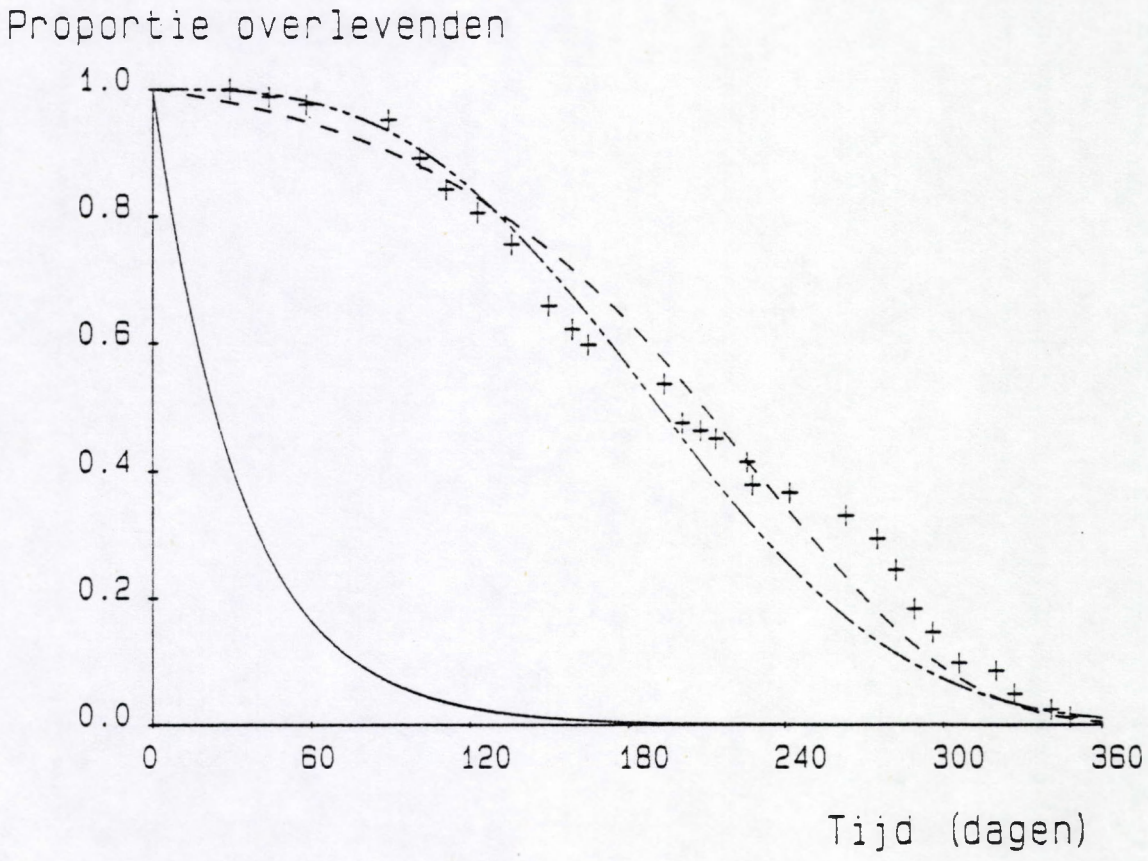
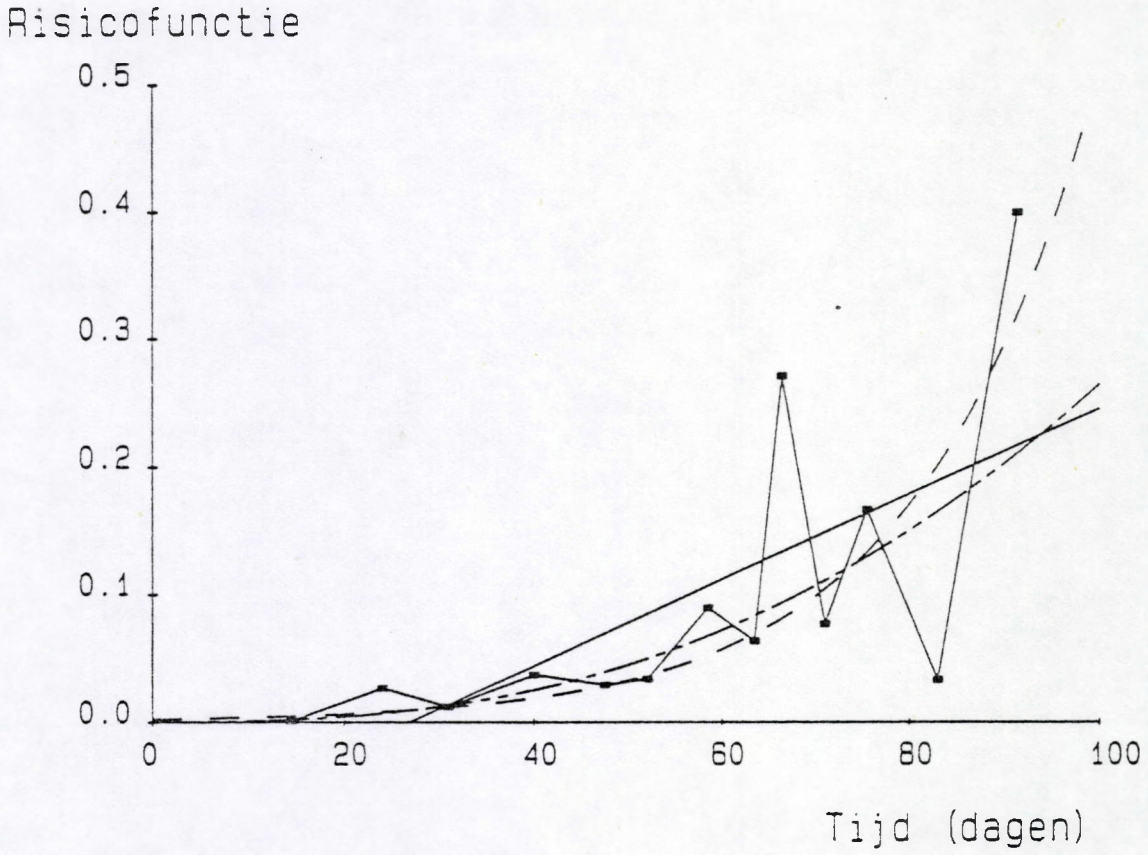


Fig. VIII 25. *M. disjuncta* (♂) 3 °C en 30 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.



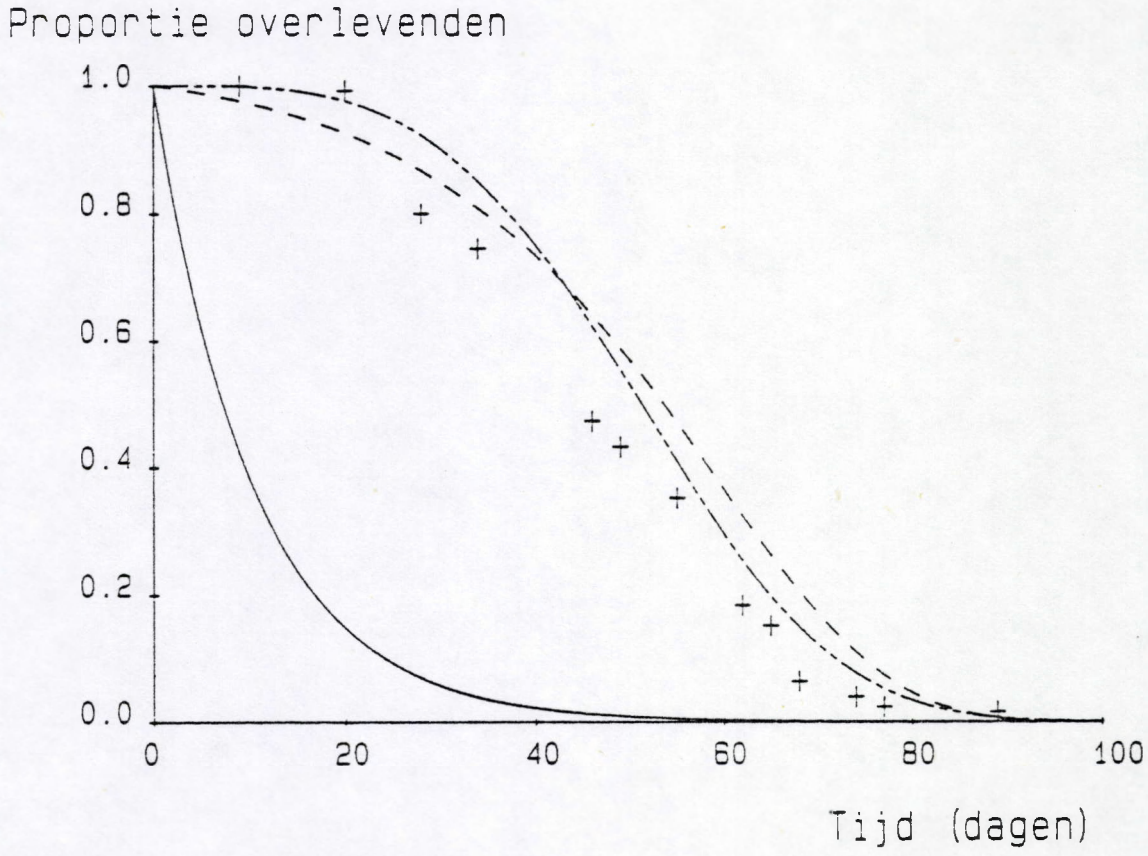
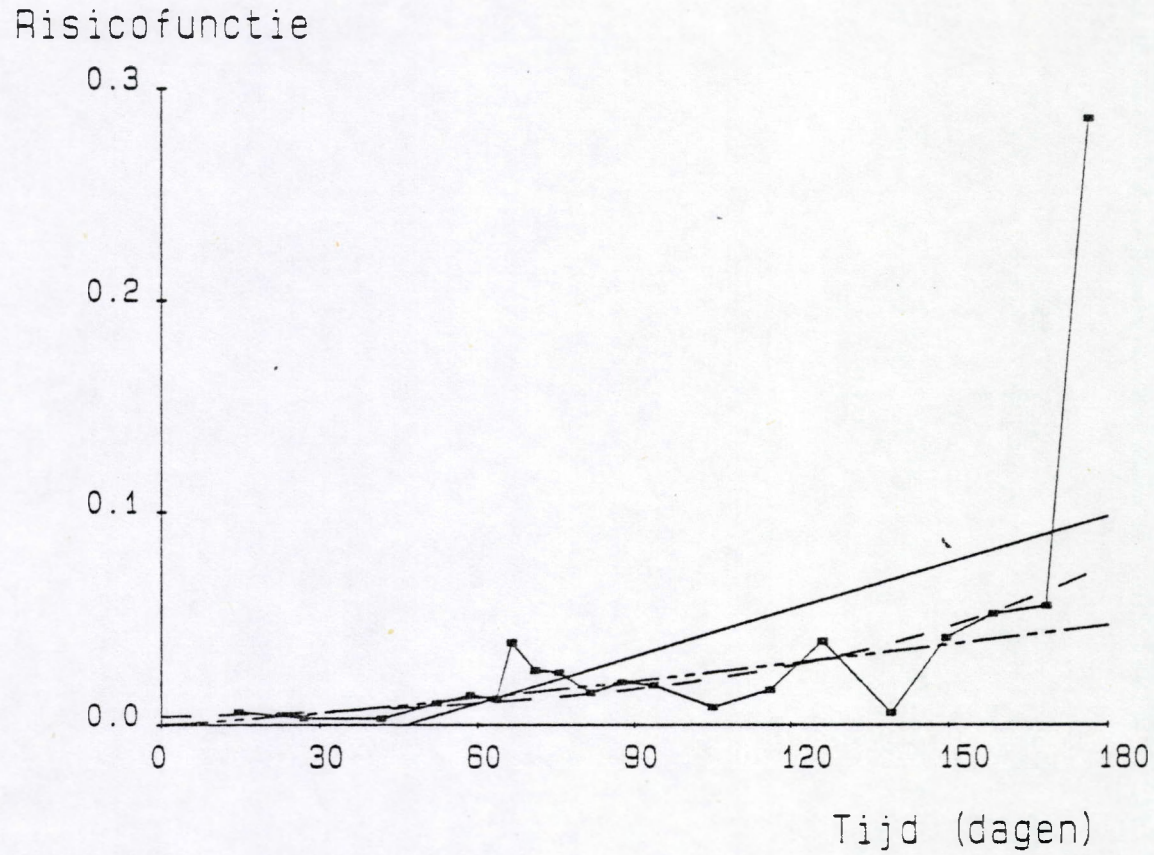


Fig. VIII 26. *M. disjuncta* (♀) 12 °C en 30 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.



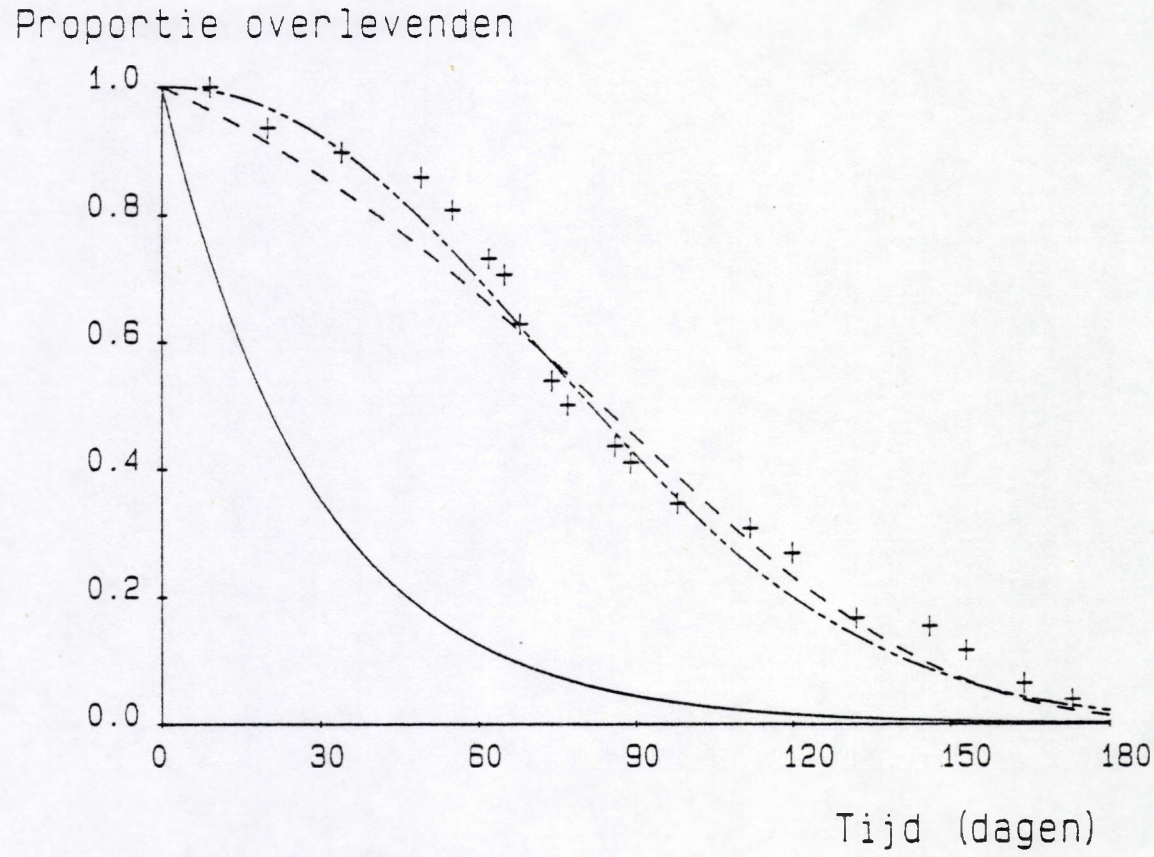
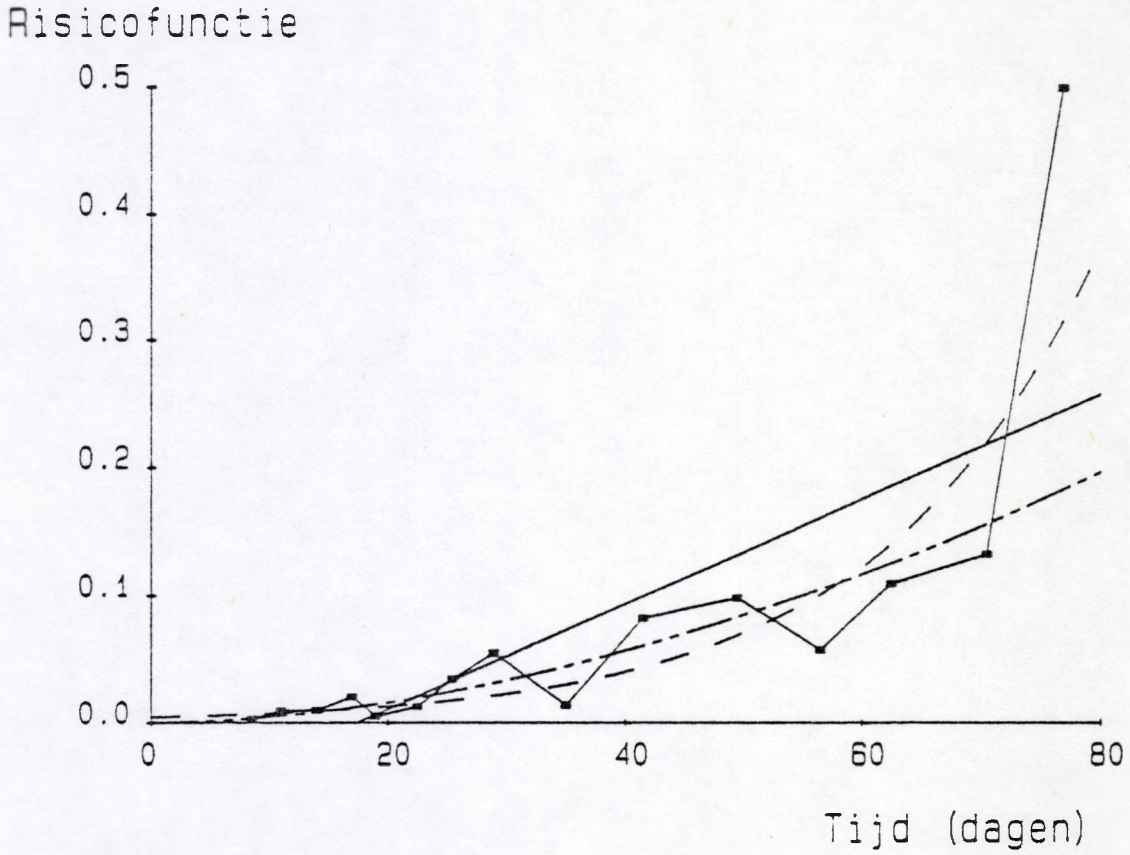


Fig. VIII 27. *M. disjuncta* (♂) 12 °C en 30 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.



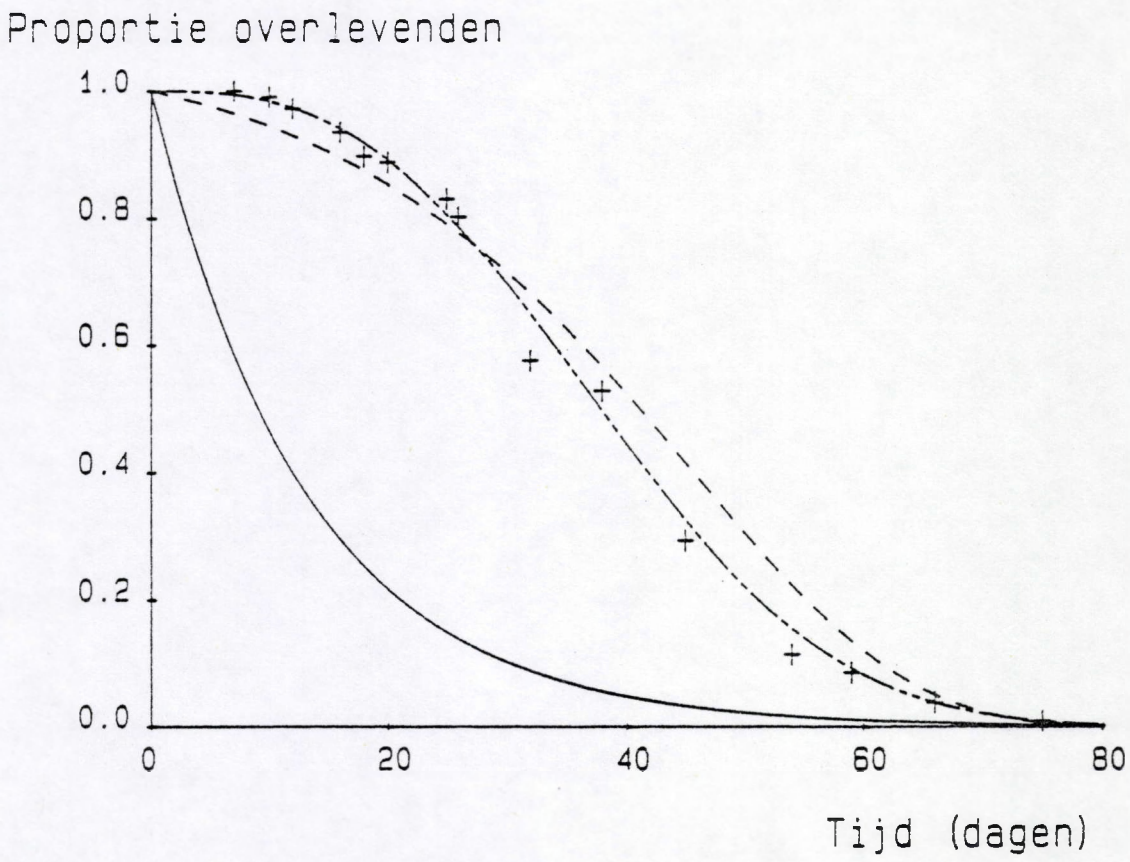
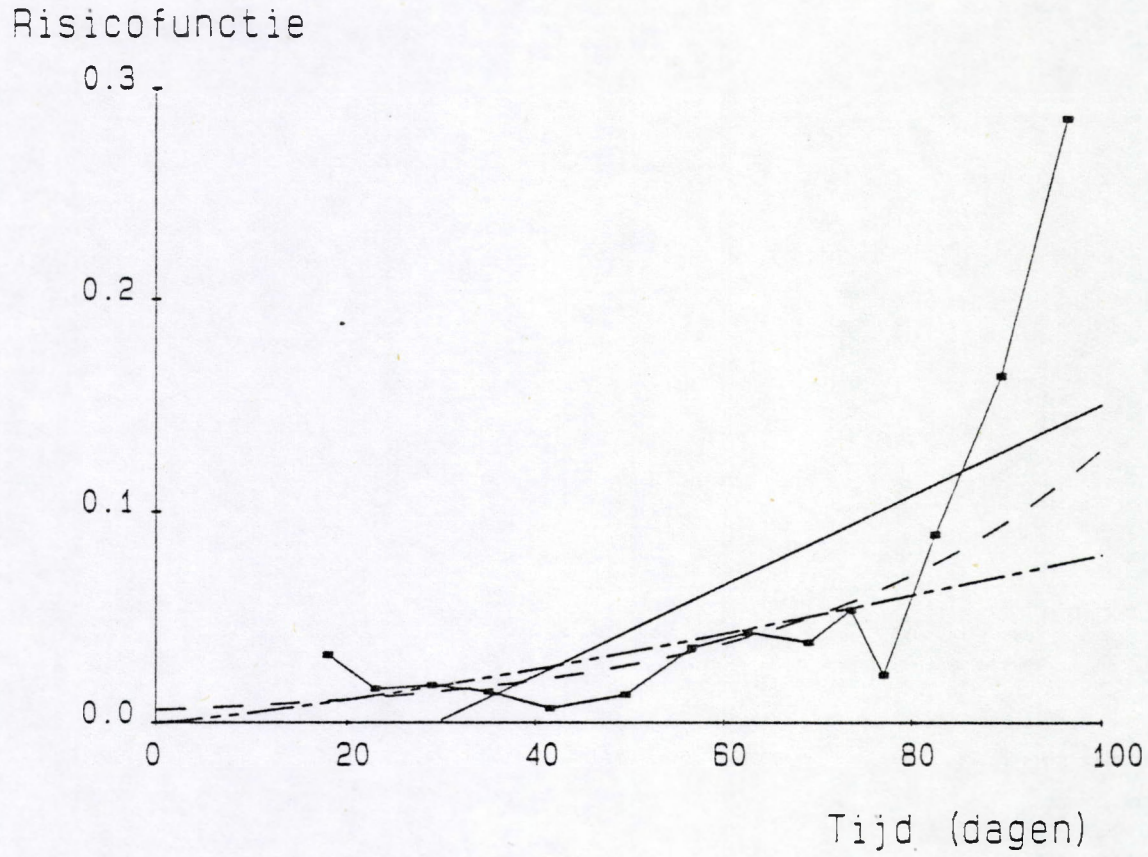


Fig. VIII 28. *M. disjuncta* (♀) 17 °C en 30 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.



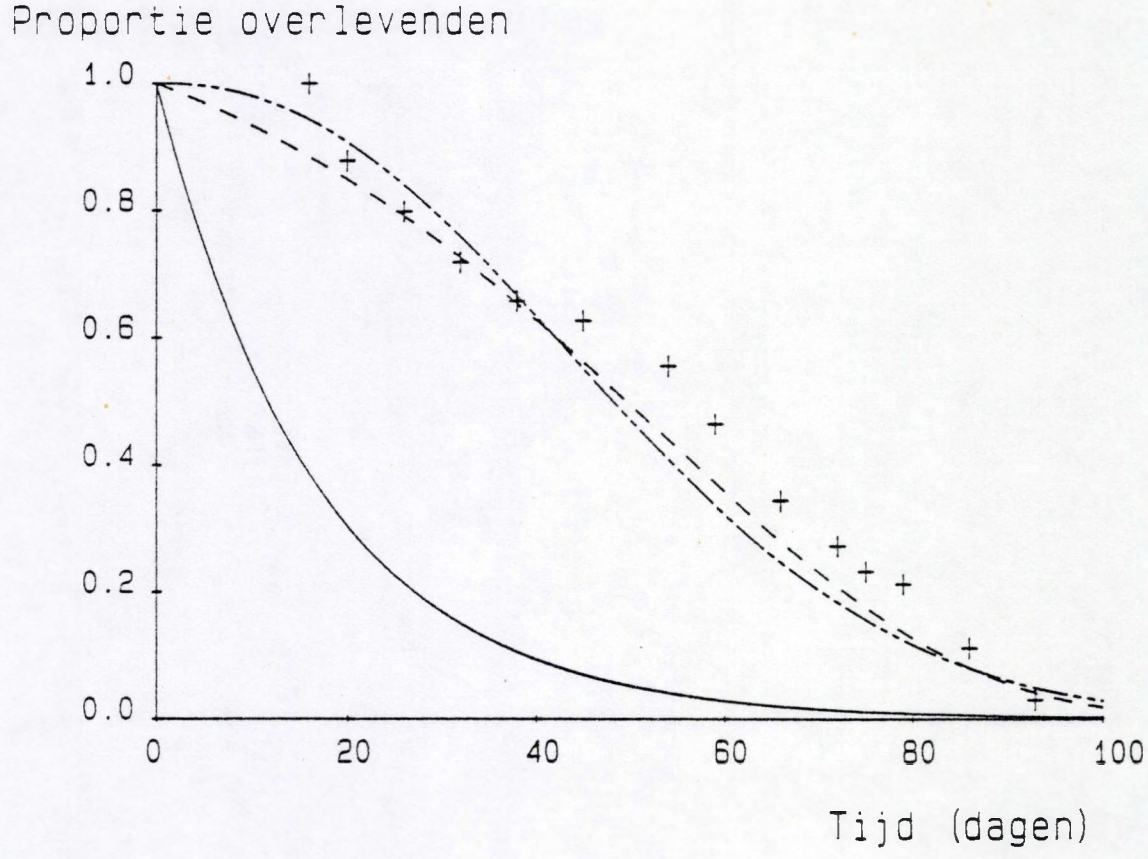


Fig. VIII 29. *M. disjuncta* (♂) 17 °C en 30 ‰ S : idem als Fig. VIII 13.

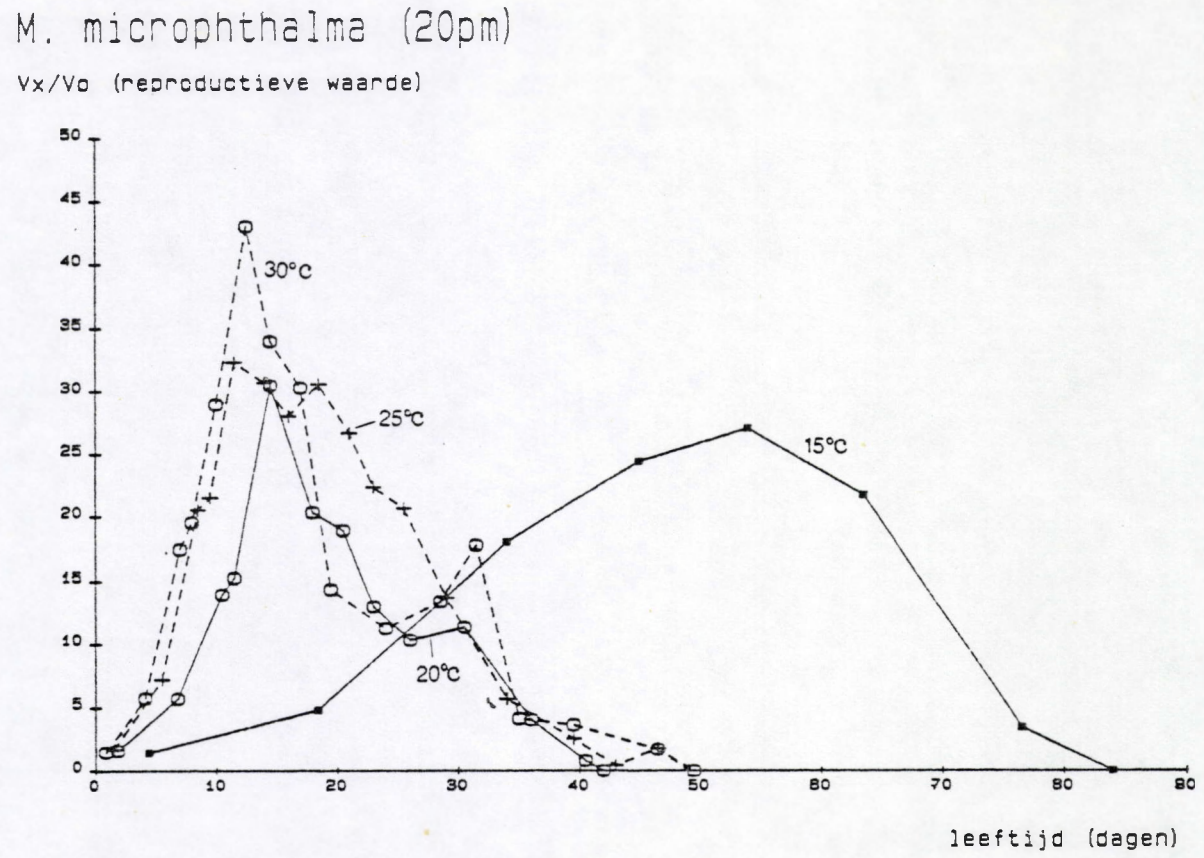


Fig. VIII 30. Plot van de reproductieve waarde (V_x / V_o) van ♀♀ van M. *microphthalma* bij verschillende temperaturen : ■—■ 15 °C; o—o 20 °C; +---+ 25 °C en o---o 30 °C en een constante saliniteit van 20 ‰.

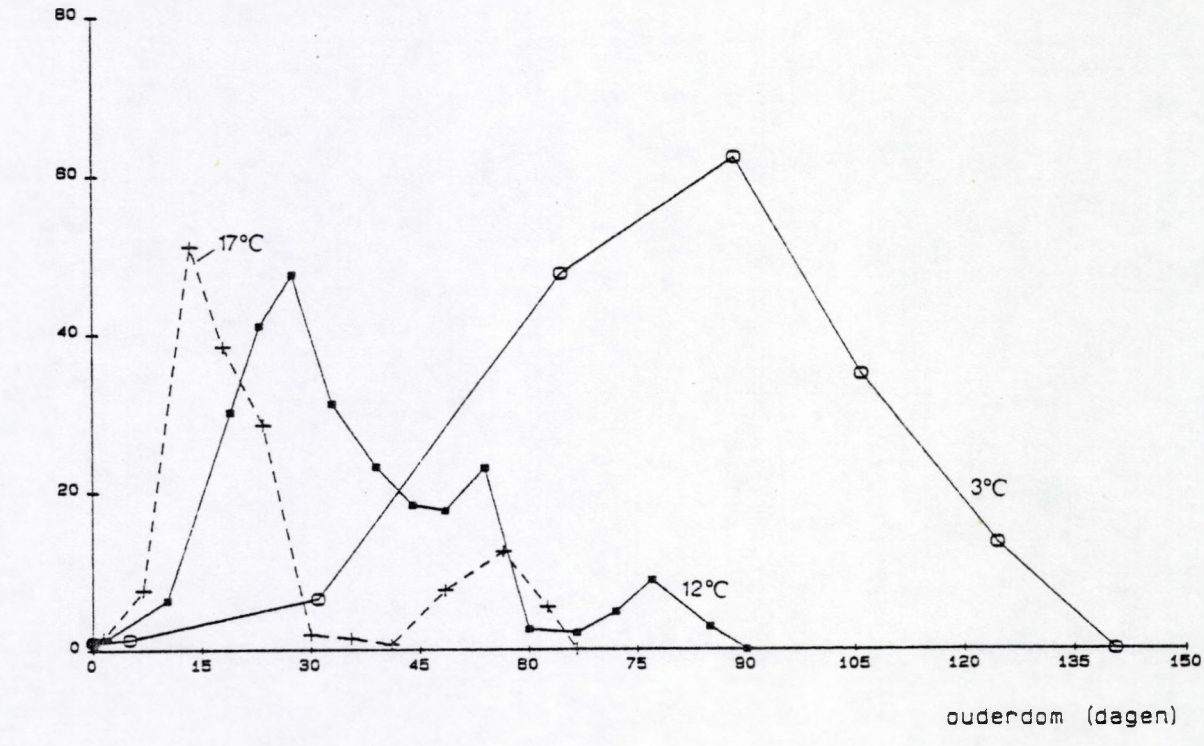


Fig. VIII 31. Plot van de reproductieve waarde (V_x / V_o) van ♀♀ van M. *disjuncta* bij verschillende temperaturen: o—o 3 °C; ■—■ 12 °C; +---+ 17 °C. Saliniteit 30 ‰ S.

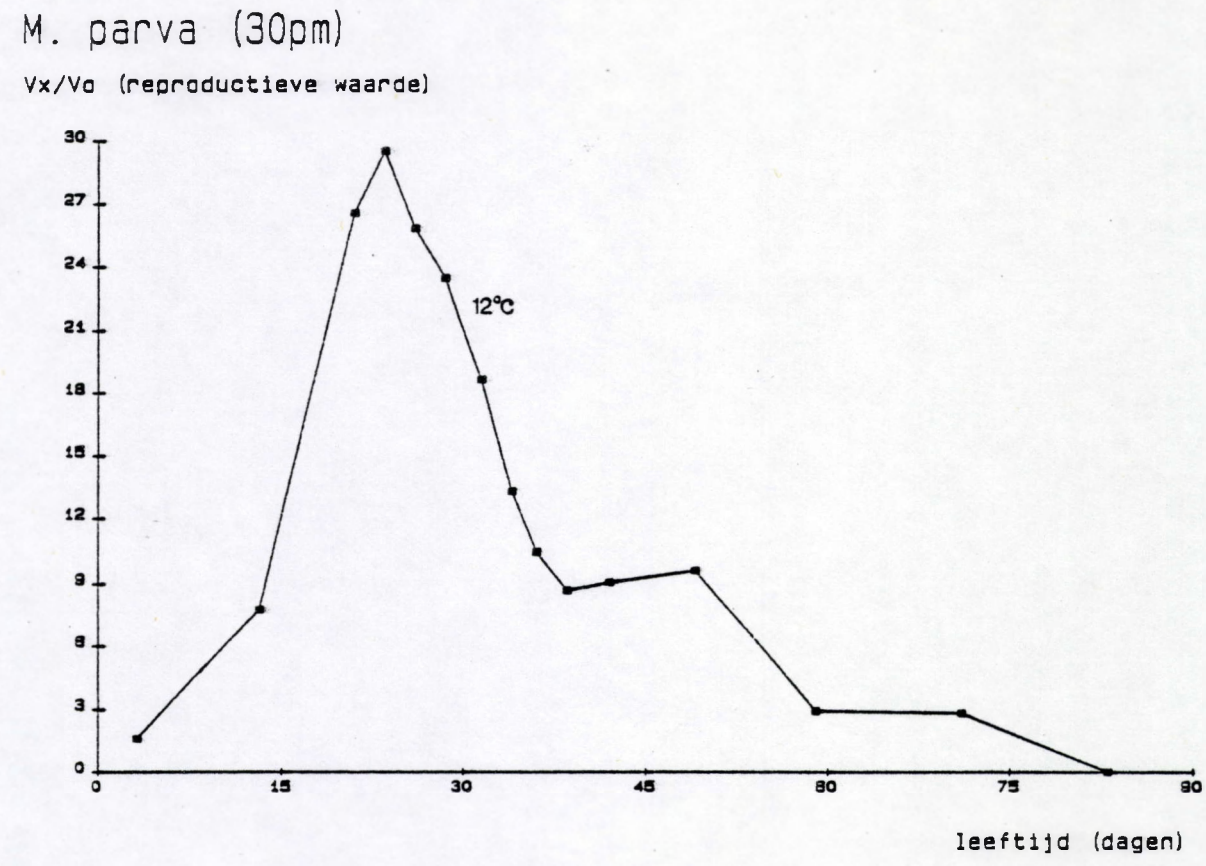


Fig. VIII 32. Plot van de reproductieve waarde (V_x / V_o) van ♀♀ van M. *parva* bij 30 ‰ S en 12 °C.

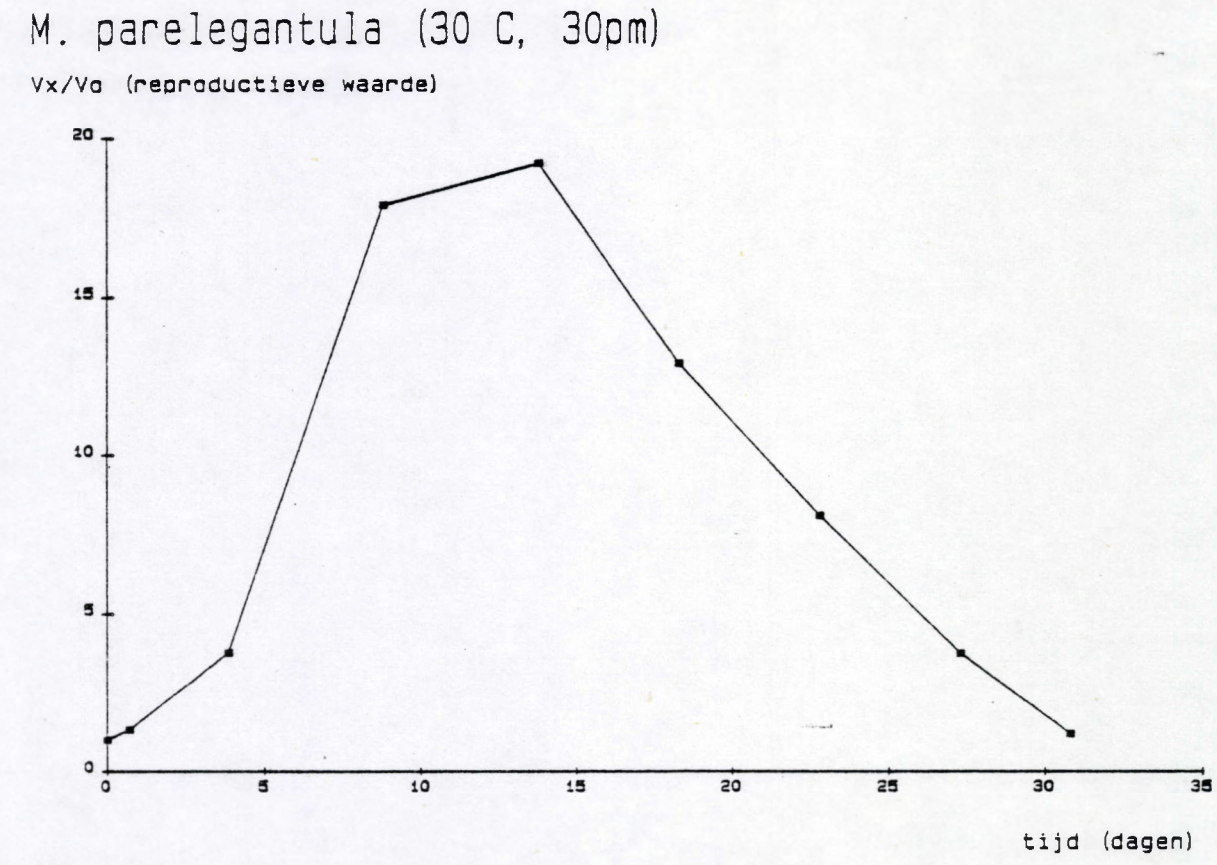


Fig. VIII 33. Plot van de reproductieve waarde (V_x / V_o) van ♀♀ van M. *parelegantula* bij 30 °C en 30 ‰ S.

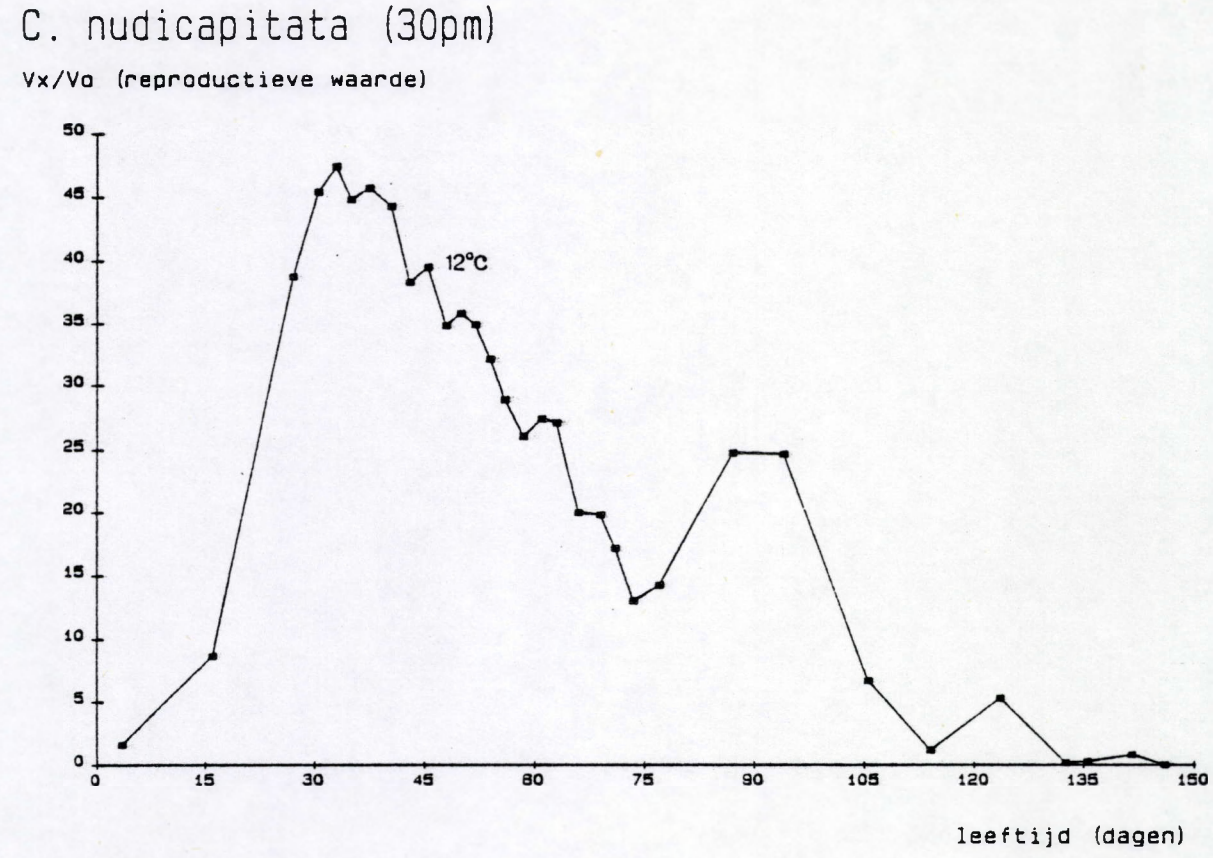


Fig. VIII 34. Plot van de reproductieve waarde (V_x / V_o) van ♀♀ van C. *nudicapitata* bij 12 °C en 30 ‰ S.

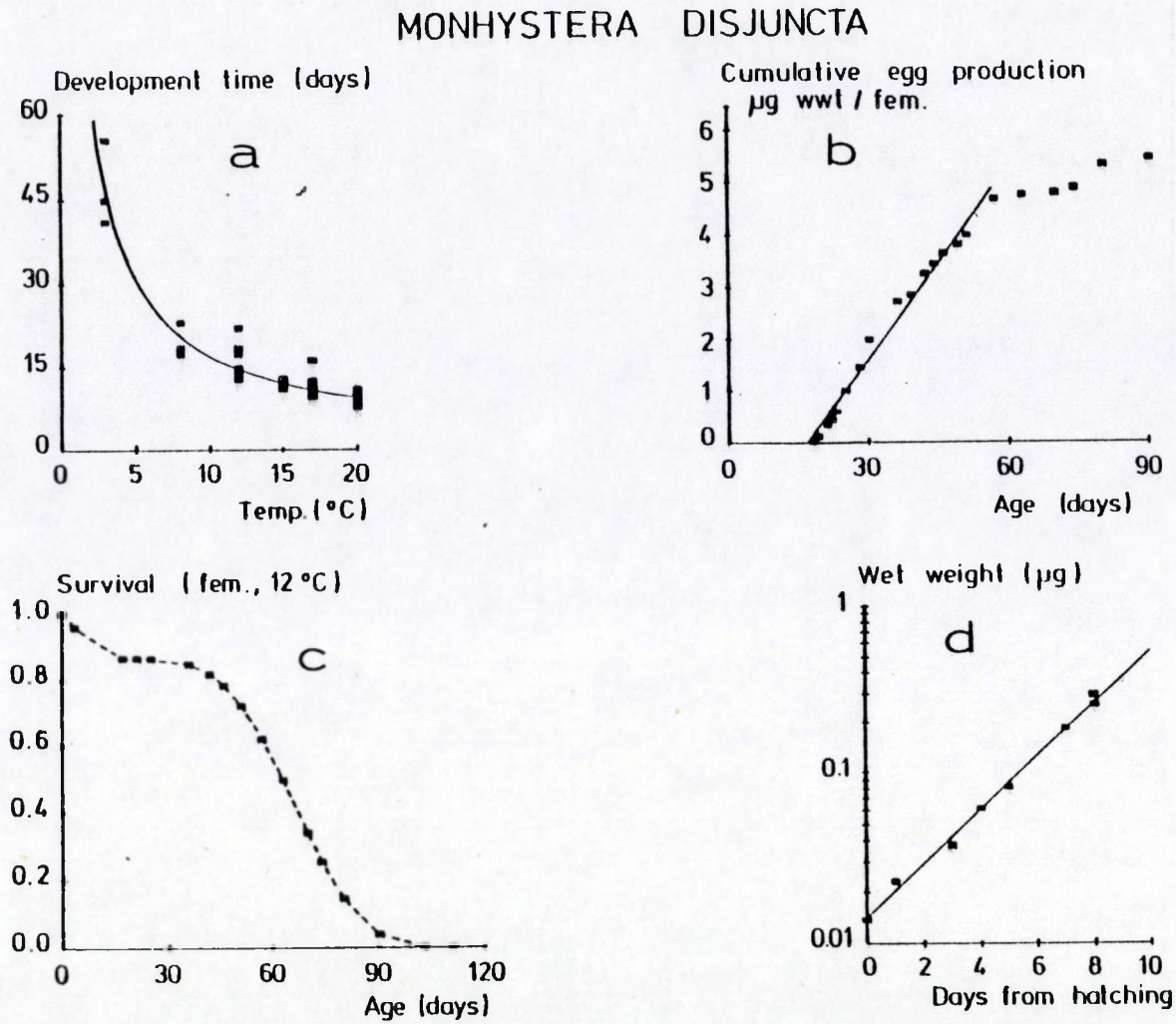


Fig. IX 1. Overzicht van de levenscyclus van M. disjuncta bij 30‰S; a = verband tussen de minimale generatietijd (T_{min}) van ♀♀ en de temperatuur (T°C); b = cumulatieve eiproductie (in µg versgewicht) per ♀ in leven bij 12°C; c = de overleving van een cohorte vrouwelijke individuen bij 12°C, t_o is het moment van eiafzetting; d = de somatische groei gedurende de postembryonale periode bij 17°C, de gefitte curve geeft de exponentiële groei.

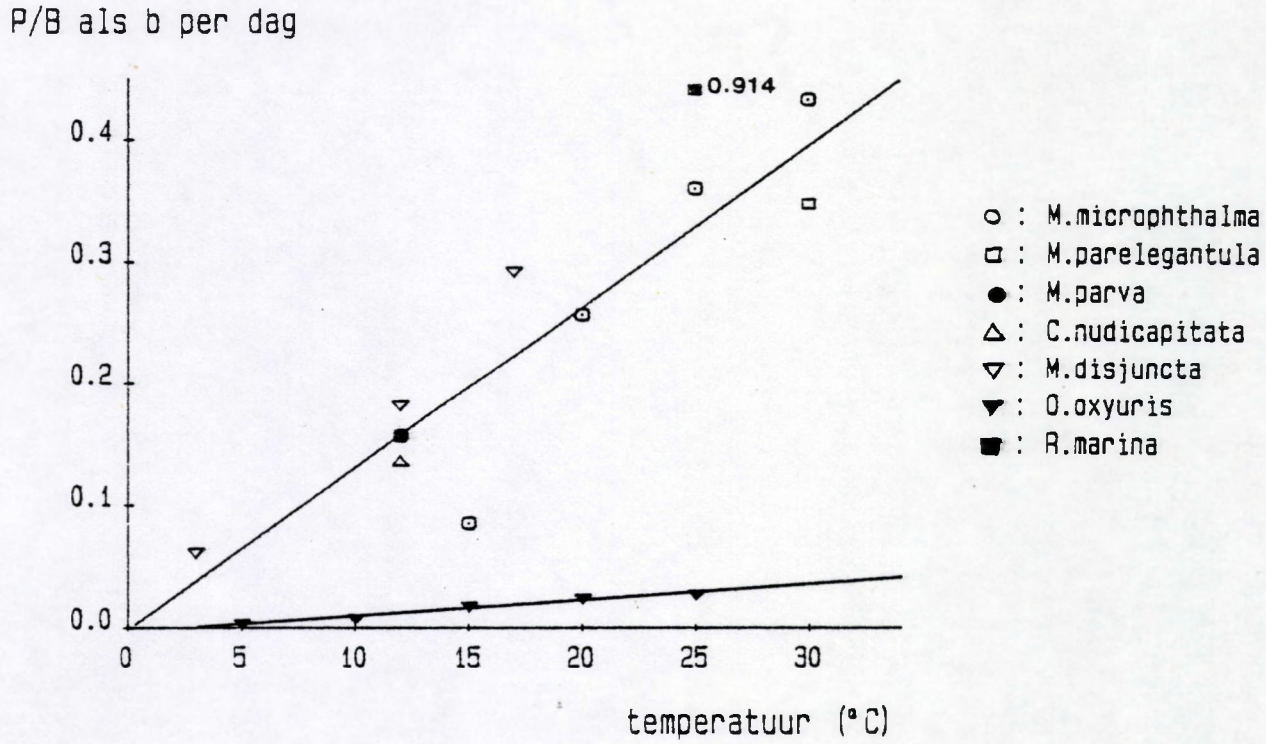


Fig. IX 2. Verband tussen de dagelijkse gewichtsspecifieke productie, gemeten als de geboortesnelheid (b), en de temperatuur T (°C).

Tabel II.1. Abiotische karakterisatie van het Dievengatwater gedurende de studieperiode (1976-1980).

Jaar	Watertemperatuur (°C)	Saliniteit (g / l)	O_2 (mg/l)	pH
1976	1 - 29.7	12.1 - 40.1	5.9-14.8	7.9 - 8.6
	12.8 ± 1.7 (n = 24)	21.5±1.4 (n=24)	9.3 ± 0.5 (n=24)	8.2±0.04 (n=24)
1977	3.4 - 19.5	13.3 - 27.7	1.8-19.4	7.7 - 8.6
	11.9 ± 1.5 (n = 13)	21.7±1.2 (n=13)	8.3 ± 1.2 (n=13)	8.1 ± 0.1 (n=13)
1978	0.8 - 22.8	9.8-23.3	2.4-16.1	7.7 - 8.5
	12.6 ± 1.4 (n = 25)	19.5±1.2 (n=12)	9.8 ± 1.0 (n=13)	8.1±0.07 (n=13)
1979	0.3 - 28.0	7.4 - 23.1	3.8-14.2	7.5 - 8.5
	12.0 ± 1.5 (n = 26)	16.1±1.4 (n=12)	9.2 ± 0.8 (n=12)	7.9 ± 0.1 (n=10)
1980	1.6 - 22.5	6.7-22.1	4.8-17.6	7.6 - 8.6
	11.8 ± 1.6 (n = 22)	17.4±1.5 (n=11)	11.2±1.2 (n=10)	8.2±0.09 (n=11)

Tabel II.2. Abiotische karakterisatie van het Spuikomwater gedurende de studieperiode (1976-1981). Enkel de minimale en maximale waarden worden gegeven ; een ? geeft aan dat er gedurende de winter en(of) de zomer geen opnamen werden gemaakt.

Jaar	Watertemperatuur (°C)	Saliniteit (g / l)	O_2 (mg/l)	pH
1976	5.2 - 24.0	29 - 33	?	7.5 - 7.8
1977	1.7 - 16.0	26 - 32	?	7.5 - 8.6
1978	2-?	?	?	?
1979	? - 20.9	?	?	?
1980	1.5 - 19.5	26 - 31	5.5-13.5	3.1 - 8.6
1981	2 - 22	25 - 31	1.0-24.0	7.2 - 9.1

Tabel II.4. : Staalnameplaats, gebruikte media (agarconcentratie, saliniteit, voedingszouten) en voeding van enkele vrijlevende brakwaternematoden.

Soort	Habitaat	Saliniteit (°/₀₀)	Medium	Voeding
Monhystera microphthalma	Dievengat	11 20 (18-22) 30 (29-31)	0.8% bacto-agar 1% Vlasblom 0.5-1% silicaat	bacteriën
Monhystrella parelegantula	Spuikom	±30	0.8% bacto-agar 1% Vlasblom 0.5-1% silicaat	bacteriën
Monhystera parva	Spuikom	±30	0.4% bacto-agar gemod. Killian	bacteriën, groenwieren en diatomeeën
	Dievengat	±20	a 0.4% bacto-agar gemod. Killian	bacteriën, groenwieren en diatomeeën
			b 0.4% bacto-agar 1% (5 d. P-gemod. Walne/ 1 d. ES Provasoli) 0.5-1% silicaat	idem
Chromadora nudicapitata	Spuikom	±30	0.4% bacto-agar gemod. Killian	bacteriën, groenwieren en diatomeeën
Monhystera disjuncta	Spuikom	±30	0.4% bacto-agar 1% Vlasblom 0.5-1% silicaat	bacteriën
Neochromadora poecilosomoides	Spuikom	±30	a 0.4% bacto-agar gemod. Killian	bacteriën, groenwieren en diatomeeën
			b 0.4% bacto-agar 1% (5 d. P-gemod. Walne/ 1 d. ES Provasoli) 0.5-1% silicaat	
Rhabditis marina	Dievengat	±20	0.8% bacto-agar 1% Vlasblom 0.5-1% silicaat	bacteriën

Tabel V.1. : Globale preadulte mortaliteit (al de temperaturen samen) van zeven brakwatersoorten in kweekomstandigheden met n het aantal gevolgde eieren en (+) het aantal gestorven organismen (eieren en juvenielen). De 95% CI's werden geschat met de binomiale distributie als $n \leqslant 1000$ en met de normale distributie als $n > 1000$ (Heller, 1968).

Soort	Sal. (‰)	Mortaliteit(%) met 95% confidentie-interval	n	(+)
M. microphthalma	20	12.6 (±0.47)	2527	319
	30	31.6 (28.8-35.4)	763	241
	11	45.8 (42.8-49.2)	933	427
M. parelegantula	30	3.7 (±0.141)	1942	72
M. parva	30	5.6° (±0.256)	1491	83
	30	0.0°° (0.0-0.7)	402	-
	20	18.9 (15.3-23.2)	387	73
C. nudicapitata	30	1.7° (±0.054)	1393	23
	30	3.9°° (2.9-5.5)	858	33
M. disjuncta	30	14.2 (±0.428)	3934	559
N. poecilosomoides	30	6.4 (4.4-8.0)	721	46

° = j(+) of de juveniele mortaliteit.
°° = e(+) eimortaliteit.

Tabel V.2. : Preadulte mortaliteit (+) opgesplitst in eimortaliteit e (+) en juveniele mortaliteit, j (+) bij verschillende temperaturen T(°C) en een constante saliniteit (°/$_{oo}$). De getallen tussen haakjes zijn de 95% confidentie-intervallen, n is het totaal aantal eieren. De confidentielimieten werden berekend met de binomiale distributie (Tabel 23 ; Rohlf & Sokal, 1981).

Soort	Sal. (°/$_{oo}$)	T(°C)	(+)	(%)	e(+)	%	j(+)	%	n
M. microphthalma	20	15	4	(2.4-6.3)	1	(0.3-2.5)	3	(1.7-5.1)	409
		20	12	(9.2-15.4)	10	(7.4-13.2)	3	(1.7-5.1)	441
		25	6	(4.6-7.7)	5	(3.7-6.6)	1	(0.5-1.9)	883
		30	24	(21.1-27.1)	17	(14.5-19.8)	9	(7.0-11.4)	794
	30	15	27	(20.3-34.6)	20	(14.1-27.1)	9	(4.7-15.4)	155
		20	51	(45.2-56.8)	48	(42.2-53.8)	5	(2.2-9.8)	285
		25	26	(19.2-33.9)	14	(8.9-20.7)	14	(8.5-21.3)	143
		30	9	(5.3-14.1)	3	(1.1-6.7)	7	(3.7-11.8)	180
	11	15	42	(34.0-50.3)	32	(24.7-40.1)	14	(7.8-22.4)	146
		20	65	(55.9-70.7	63	(53.9-71.4)	5	(1.6-11.6)	255
		25	11	(7.3-15.8)	11	(7.3-15.8)	0	(0.0-1.50)	224
		30	56	(50.4-61.5)	12	(8.7-16.0)	50	(41.4-18.57)	308
M. parelegantula	30	15	0	(0-7.3)	0	(0-7.3)	0	(0-7.3)	39
		20	6	(3.7-9.3)	0	(0-1.0)	6	(3.7-9.3)	292
		25	1	(0.4-2.2)	0	(0-0.6)	1	(0.4-2.2)	543
		30	5	(3.3-7.3)	4	(2.5-6.1)	1	(0.3-2.4)	492
		35	5	(3.4-7.1)	2	(1.1-3.4)	3	(1.9-4.7)	576
M. parva	30	8	5	(2.4-9.1)	-		5	(2.4-9.1)	190
		12	1	(0.3-2.4)	-		1	(0.3-2.4)	455
		17	8	(5.4-11.4)	-		8	(5.4-11.4)	325
		22	8	(5.8-10.6)	-		8	(5.8-10.6)	521
	30	12	-		0	(0-5.3)	-		55
		17	-		0	(0-1.0)	-		294
		22	-		0	(0-5.5)	-		53
	20	18	15	(8.2-24.5)	0	(0-3.6)	15	(8.2-24.5)	82
		20	14	(9.3-19.9)	8	(4.5-12.9)	7	(3.7-12.0)	177
		25	28	(20.6-36.5)	0	(0-2.3)	28	(20.6-36.5)	128
C. nudicapitata	30	3	8	(2.2-19.3)	-		8	(2.2-19.3)	49
		8	1	(0.1-3.6)	-		1	(0.1-3.6)	193
		12	2	(0.7-4.5)	-		2	(0.7-4.5)	257
		17	2	(1.1-3.4)	-		2	(1.1-3.4)	596
		22	1	(0.2-2.9)	-		1	(0.2-2.9)	298
	30	8	-		0	(0-11.3)	-		25
		12	-		11	(7.5-15.4)	-		255
		17	-		2	(0.8-4.4)	-		265
		22	-		0	(0-1.0)	-		313
M. disjuncta	30	3	23	(19.7-26.6)	15	(10.8-20.1)	9	(6.6-11.9)	577
		8	16	(9.9-23.9)	1	(0.05-4.9)	15	(9.1-22.8)	166
		12	14	(11.9-16.3)	7	(5.5-8.7)	7	(5.5-8.8)	1056
		15	22	(18.1-26.3)	6	(4.0-8.7)	17	(13.4-21.1)	401
		17	8	(6.4-9.8)	3	(2.1-4.2)	5	(3.7-6.5)	1313
		20	13	(10.1-16.3)	4	(2.5-6.1)	10	(7.5-13.1)	471
N. poecilosomoides	30	13.5	22	(16.6-28.2)	0	(0-1.4)	22	(16.6-28.2)	209
		20	0	(0-1.5)	0	(0-1.5)	0	(0-1.5)	204
		22.5	0.3	(0-1.0)	0	(0-1.0)	0.3	(0-1.0)	308

Tabel V.3. : Preadulte mortaliteit (+) in laboratoriumomstandigheden bij verschillende temperaturen (°C) en constante saliniteit (°/$_{oo}$). De aantallen tussen haakjes zijn de procentuele mortaliteiten. De tabel bevat ook de G/q statistiek en een a posteriori-test (zie tekst).

Soort	Sal. (°/$_{oo}$)	G / q	Temperatuur in °C en preadulte mortaliteit(%) tussen haakjes					
M. microphthalma	20	153***	15(4)	25(6)	20(12)	30(24)		
	30	110***	30(9)	25(26)	15(27)	20(53)		
	11	180***	25(11)	15(42)	30(56)	20(65)		
M. parelegantula	30	28***	15(0)	25(1)	35(5)	30(5)	20(6)	
M. parva°	30	31***	12(1)	8(5)	17(8)	22(8)		
	20	10**	20(14)	18(15)	25(28)			
C. nudicapitata°	30	7ns	8(1)	22(1)	17(2)	12(2)	3(8)	
M. disjuncta	30	94***	17(8)	20(13)	12(14)	8(16)	15(22)	3(23)
N. poecilosomoides	30	109***	20(0)	22.5(0.3)	13.5(22)			

* : $0.01 < P \leq 0.05$

** : $0.001 < P \leq 0.01$

*** : $P \leq 0.001$

° : de eimortaliteit is niet begrepen in deze getallen.

Tabel V.4. : *M. microphthalma* : preadulte mortaliteit in cultuuromstandigheden bij een constante temperatuur T (°C) en drie saliniteiten (11°/$_{oo}$, 20°/$_{oo}$ en 30°/$_{oo}$). De aantallen tussen haakjes zijn de procentuele mortaliteiten, de tabel geeft de G/q statistiek en een a posteriori test ; niet onderlijnde saliniteiten induceren significant verschillende mortaliteiten (P < 0.05).

Soort	T(°C)	G / q	Saliniteit in °/$_{oo}$ en preadulte mortaliteit (%) tussen haakjes		
M. microphthalma	15	123***	11 (42)	30 (27)	20 (4)
	20	249***	11 (65)	30 (53)	20 (12)
	25	44***	30 (26)	11 (11)	20 (6)
	30	150***	11 (56)	20 (24)	30 (9)

*** : P $\leqslant$ 0.001

Tabel V.6. : Statistische analyse van de ontwikkelingstijd bij verschillende temperaturen in laboratoriumomstandigheden. De kleine deeltabel achter iedere temperatuurtest is de Games & Howell a posteriori test voor multipele vergelijkingen tussen gemiddelden. Deze test is geschikt om gemiddelden met heterogene varianties onderling te vergelijken.

n = aantal individuen.

x = gemiddelde ontwikkelingsduur tot juveniel$_1$(JUV.) of volwassen wijfje (WME) of volwassen mannetje (MANN).

SD = standaarddeviatie ($SD = \sqrt{\frac{\Sigma x^2}{n-1}}$; $\Sigma x^2 = \Sigma(X-\bar{X})^2$)

SD* = $C_n \times S$; $C_n = \left(\frac{n-1}{2}\right)^{1/2} \Gamma\left(\frac{n-1}{2}\right) / \Gamma\frac{n}{2}$; als n > 30 werd een benaderende $C_n \approx 1 + 1/4\ (n-1)$ gebruikt.

V* = gecorrigeerde coëfficiënt van variatie ; $V^* = \left(1 + \frac{1}{4n}\right).V$ en V (coëfficiënt van variatie) = $\frac{SD \times 100}{x}$

g_1 = scheefheid = $(1/n\ s^3)\ \Sigma\ (X-\bar{X})^3$

g_2 = kurtosis = $(1/n\ s^4)\ \Sigma\ (X-\bar{X})^4 - 3$

S* = gecorrigeerde standaarddeviatie = $C_n \times SD = SD^*$; C_n = correctie van Gurland & Tripathi (Sokal & Rohlf, 1981).

$t_s g_1 = \frac{(g_1-\gamma_1)}{sg_1}$; γ_1 = parametrische waarde voor de scheefheid ; sg_1 = standaardfout voor de scheefheid = $\sqrt{\frac{6n(n-1)}{(n-2)(n+1)(n+3)}} \approx \sqrt{\frac{6}{n}}$ als n > 150

$t_s g_2 = \frac{(g_2-\gamma_2)}{sg_2}$; γ_2 = parametrische waarde voor de kurtosis ; sg_2 = standaardfout voor de kurtosis = $\sqrt{\frac{24n(n-1)^2}{(n-3)(n-2)(n+3)(n+5)}} \approx \sqrt{\frac{24}{n}}$ als > 150

γ_1 en γ_2 zijn nul voor de normale distributie.

Tabel V.6. (vervolg 1) : *Monhystera microphthalma* 20 pm.

T(°C)	Repl.	n	x	SD	SD*	V*	g_1	g_2	$t_s(g_1)$	$t_s(g_2)$	T(°C)	15	20	25	30
			JUV.												
15		89	8.79	1.92	1.93	21.90	0.8**	1.7***	3.13	3.36	15	-	5.18**	5.76**	7.14**
20		93	3.61	0.93	0.93	25.83	1.2***	1.5**	4.80	3.03	20	1.01	-	0.58**	1.96**
25		150	3.03	0.89	0.89	29.42	0.4*	-0.6(ns)	2.02	-1.52	25	0.99	0.54	-	1.38**
30		158	1.65	0.68	0.68	41.28	0.9***	0.9*	4.66	2.35	30	0.97	0.50	0.41	-
35		-	-	-	-	-	-	-	-	-					
			W.M.E.												
15		123	27.85	5.65	5.66	20.33	-0.0(ns)	-1.3**	0	-3.00	15	-	17.63**	20.04**	21.3**
20		113	10.22	1.20	1.20	11.77	0.8***	0.6(ns)	3.52	1.33	20	2.35	-	2.41**	3.67**
25		174	7.81	2.45	2.45	31.42	2.8***	8.8***	15.21	24.03	25	2.44	0.98	-	1.26**
30		137	6.55	1.68	1.68	25.70	1.1***	2.3***	5.31	5.59	30	2.38	0.82	1.06	-
			MANN.												
15		96	28.09	5.32	5.33	18.99	-0.1(ns)	-1.3**	0.41	2.67	15	-	16.9**	20.08**	21.65**
20		107	11.19	1.61	1.61	14.42	0.7**	-0.3(ns)	3.00	0.65	20	2.96	-	3.18**	4.75**
25		160	8.01	2.14	2.14	26.76	2.2***	6.9***	11.47	18.09	25	2.61	1.03	-	1.57**
30		86	6.44	1.27	1.27	19.78	1.7***	5.3***	6.55	10.31	30	2.57	0.93	0.98	-
35		25	10.31	1.25	1.26	12.25	-	-	-	-					

Tabel V.6. (vervolg 2) : *Monhystera microphthalma* 30 pm.

T(°C)	Repl.	n	JUV. x	SD	SD*	V*	g_1	g_2	$t_s(g_1)$	$t_s(g_2)$	T(°C)	15	20	25	30
15		124	12.48	4.43	4.44	35.57	0.5*	0.6(ns)	2.30	1.39	15	-	2.56**	8.79**	9.45**
20		144	9.92	4.43	4.44	44.73	0.2(ns)	-1.2**	0.99	2.99	20	2.44	-	6.23**	6.89**
25		123	3.69	0.74	0.74	20.09	-0.3(ns)	-1.1*	1.37	2.54	25	1.82	1.69	-	0.66**
30		119	3.03	0.66	0.66	21.83	0.9***	-0.3(ns)	4.06	0.68	30	1.81	1.68	0.41	
			W.M.E.												
15		65	32.38	4.13	4.15	12.80	0.2(ns)	-0.8(ns)	0.67	1.36	15	-	13.33**	21.21**	23.99**
20		77	19.05	3.15	3.16	16.59	1.0***	0.7	3.56	1.29	20	2.87	-	7.88**	10.66**
25		57	11.17	0.93	0.93	8.36	0.0(ns)	-1.0(ns)	0.00	1.66	25	2.42	1.74	-	2.78**
30		83	8.39	1.16	1.16	13.87	0.2(ns)	-0.5(ns)	0.76	0.96	30	2.42	1.75	0.80	-
			MANN.												
15		48	32.85	4.52	4.54	13.83	0.1(ns)	-0.7(ns)	0.29	1.04	15	-	12.22**	21.86**	24.29**
20		63	20.63	3.78	3.80	18.40	0.4(ns)	-0.9(ns)	1.33	1.51	20	3.72	-	9.64**	12.07**
25		49	10.99	1.04	1.05	9.51	-0.2(ns)	-0.2(ns)	0.59	0.30	25	3.15	2.29	-	2.43**
30		80	8.56	1.16	1.16	13.59	0.2(ns)	-1.0(ns)	0.74	1.88	30	3.13	2.27	0.91	-

Tabel V.6. (vervolg 3) : *Monhystera microphthalma* 11 pm.

T(°C)	Repl.	n	JUV. x	SD	SD*	V*	g_1	g_2	$t_s(g_1)$	$t_s(g_2)$	T(°C)	15	20	25	30
15		98	8.78	4.36	4.37	49.78	0.9***	-0.1(ns)	3.69	0.21	15	-	1.93*	5.86**	6.14**
20		93	6.85	2.43	2.44	35.57	0.7**	-0.1(ns)	2.80	0.20	20	2.28 (1.87)	-	3.93**	4.21**
25		199	2.92	0.77	0.77	26.40	1.4***	0.2(ns)	8.12	0.58	25	2.04	1.18	-	0.28**
30		270	2.64	0.37	0.37	14.03	2.5***	5.4***	16.86	18.28	30	2.03	1.16	0.27	
			W.M.E.									15	20	30	25
15		54	28.13	2.70	2.71	9.64	0.1(ns)	-0.5(ns)	0.31	0.78	15	-	13.61**	17.50**	19.48**
20		53	14.52	3.06	3.07	21.17	1.4***	1.7***	4.28	2.64	20	2.57	-	3.89**	5.87**
25		106	8.65	0.88	0.88	10.20	-0.3(ns)	-1.7***	1.28	3.65	30	1.75	2.03	-	1.98**
30		71	10.63	0.82	0.82	7.74	-0.3(ns)	-1.5**	1.05	2.67	25	1.77	2.02	0.58	-
			MANN.												
15		31	30.74	4.72	4.76	15.48	0.6(ns)	-0.0(ns)	1.43	0.00	15	-	16.58**	20.16**	21.7**
20		35	14.16	3.41	3.44	24.25	2.7***	7.1***	6.79	9.13	20	4.81	-	3.58**	5.12**
25		93	9.04	0.75	0.75	8.32	-1.3***	-0.0(ns)	5.20	0.00	30	4.09	2.81	-	1.54**
30		63	10.58	0.79	0.79	7.50	-0.1(ns)	-1.4*	0.33	2.35	25	4.08	2.79	0.57	-

( ) = P = 0.05

Tabel V.6. (vervolg 4) : *Monhystrella parelegantula* 30 pm.

T(°C)	Repl.	n	JUV. x	SD	SD*	V*	g_1	g_2	$t_s(g_1)$	$t_s(g_2)$
15	5	103	6.60	0.83	0.83	12.61	-0.3(ns)	-0.4(ns)	1.26	0.85
20	3	181	3.81	0.75	0.75	19.71	0.3(ns)	-0.3(ns)	1.66	0.84
25	6	543	2.57	0.80	0.80	31.14	0.9***	-0.1(ns)	8.59	0.48
30	5	472	1.44	0.50	0.50	34.74	0.3**	-1.8***	2.67	8.02
35	4	567	1.76	0.46	0.46	26.33	1.4***	0.7***	13.61	3.40
			W.M.E.							
15	2	39	54.32	7.27	7.32	13.47	-2.0***	4.0***	5.29	5.40
20	5	275	18.08	2.87	2.87	15.89	0.5***	-0.7**	3.40	2.39
25	6	539	7.94	0.89	0.89	11.21	0.9***	1.0***	8.55	4.76
30	5	467	6.27	0.94	0.94	15.00	1.0***	0.6**	8.85	2.66
35	4	550	5.25	0.94	0.94	17.99	1.7***	10.7***	16.28	51.22

T(°)	15	20	25	35	30
15	-	2.79**	4.03**	4.84**	5.16**
20	0.47	-	1.24**	2,05**	2.37**
25	0.42	0.31	-	0.81**	1.13**
35	0.41	0.28	0.19	-	0.32**
30	0.41	0.29	0.19	0.14	-

T(°)	15	20	25	30	35
15	-	36.24**	46.38**	48.05**	49.07**
20	5.94	-	10.14**	11.81**	12.83**
25	5.88	0.84	-	1.67**	2.69**
30	5.88	0.84	0.27	-	1.02**
35	5.88	0.84	0.26	0.28	-

Tabel V.6. (vervolg 5) : *Monhystera parva* 30 pm.

T(°C)	Repl.	n	JUV. x	SD	SD*	V*	g_1	g_2	$t_s(g_1)$	$t_s(g_2)$	T(°C)		12	17	22
8	5	198	20.68°	-	-	-	-	-	-	-					
12	3	55	6.26	0.67	0.67	10.75	-0.1(ns)	-0.1(ns)	0.31	0.16	12		-	2.13**	2.59**
17	4	294	4.13	1.34	1.34	82.47	0.4**	-0.9**	2.81	3.18	17		0.50	-	0.46ns
22	4	53	3.67	1.09	1.10	29.84	0.0(ns)	-0.5(ns)	0.00	0.78	22		0.75	0.72 (0.57)	-
			W.M.E.									8	12	17	22
8	4	87	50.58	6.63	6.65	13.15	1.9***	3.6***	7.36	7.04	8	-	30.95**	37.92**	41.76**
12	3	238	19.63	4.68	4.68	23.87	2.5***	6.4***	15.84	20.36	12	3.55	-	6.97**	10.81**
17	3	152	12.66	1.95	1.95	15.43	1.4***	2.3***	7.12	5.88	17	3.34	1.54	-	3.84**
22	2	229	8.82	1.64	1.64	18.61	1.6***	2.9***	9.95	9.05	22	3.30	1.45	0.86	-
			MANN.												
8	4	94	50.13	7.07	7.09	14.14	2.0***	4.1***	8.04	8.32	8	-	31.78**	37.73**	41.67**
12	3	211	18.35	3.60	3.60	19.64	3.3***	12.4***	19.71	37.20	12	3.54	-	5.95**	9.89**
17	3	147	12.40	1.94	1.94	15.60	2.3***	8.4***	11.50	21.13	17	3.43	1.33	-	3.94**
22	2	250	8.46	1.63	1.63	19.29	2.8***	11.5***	18.18	37.48	22	3.38	1.21	0.86	-

° = mediaan

( ) P = 0.05

Tabel V.6. (vervolg 6) : *Monhystera parva* 20 pm.

T(°C)	Repl.	n	JUV. x	SD	SD*	V*	g_1	g_2	$t_s(g_1)$	$t_s(g_2)$	T(°C)	18	20	25
18	2	82	3.13	1.01	1.01	32.37	-0.0	-1.1*	0.00	2.09	18	-	0.44**	0.83**
20	2	163	2.69	0.76	0.76	28.30	0.6**	0.4(ns)	3.16	1.06	20	0.53 (0.42)	-	0.39**
25	2	128	2.30	0.52	0.52	22.65	-0.2(ns)	0.1	0.93	0.24	25	0.52	0.31	-
			W.M.E.											
18	2	24	17.13	2.14	2.16	12.62	-0.6(ns)	-0.9(ns)	1.27	0.98	18	-	5.68**	7.09**
20	2	75	11.45	1.41	1.41	12.36	-0.4(ns)	-0.7(ns)	1.44	1.28	20	2.12	-	1.41**
25	2	54	10.04	1.48	1.49	14.81	1.7***	2.5***	5.24	3.91	25	2.15	1.11	-
			MANN.											
18	2	46	18.74	2.71	2.73	14.54	-0.7*	-0.8(ns)	2.00	1.16	18	-	6.71**	8.21**
20	2	77	12.03	1.89	1.90	15.76	0.4(ns)	-0.3(ns)	1.46	0.55	20	1.94	-	1.50**
25	2	38	10.53	1.75	1.76	16.73	1.0**	-0.2(ns)	2.61	0.27	25	2.10	1.53 (1.21)	-

( ) = P = 0.05

Tabel V.6. (vervolg 7) : *M. disjuncta* 30 pm.

T(°C)	Repl.	n	JUV. x	SD	SD*	V*	g_1	g_2	$t_s(g_1)$	$t_s(g_2)$	T(°C)	3	8	12	17	15	20
3	3	490	9.81	2.20	2.20	22.44	1.0***	0.5*	9.06	2.27	3	-	4.74**	6.29**	6.9**	6.95**	7.53**
8	3	115	5.07	1.00	1.00	19.77	0.6**	-0.8(ns)	2.66	1.79	8	0.66	-	1.55**	2.16**	2.21**	2.79**
12	8	956	3.52	1.16	1.16	32.96	0.7***	0.2(ns)	8.85	1.27	12	0.52	0.49	-	0.61**	0.66**	1.24**
15	5	375	2.86	1.29	1.29	45.13	1.1***	1.5***	8.73	5.97	17	0.51	0.48	0.24	-	0.05ns	0.63**
17	6	1275	2.91	1.23	1.23	42.28	1.1***	0.5***	16.05	3.65	15	0.58	0.56	0.37	0.36 (0.31)	-	0.58**
20	6	458	2.28	0.78	0.78	34.23	0.7***	0.7**	6.10	3.06	20	0.52	0.49	0.25	0.24	0.37	-
			W.M.E.									3	8	12	15	17	20
3	3	287	52.32	8.41	8.42	16.09	0.3*	0.7*	2.09	2.44	3	-	33.76**	35.16**	40.57**	45.42**	42.99**
8	3	56	18.56	3.87	3.89	20.94	1.6***	1.9**	5.02	3.02	8	3.49	-	1.4ns	6.81**	7.66**	9.23**
12	8	662	17.16	4.53	4.53	26.41	1.2***	2.5***	12.63	13.18	12	2.57	2.73 (2.27)	-	5.41**	6.26**	7.83**
15	5	241	11.75	2.10	2.10	17.89	2.4***	10.4***	15.30	33.29	15	2.51	2.67	1.08	-	0.85*	2.42**
17	6	813	14.71	5.62	5.62	38.22	1.4***	2.2***	16.33	12.84	17	2.54	2.70	1.16	1.01 (0.85)	-	1.57**
20	6	291	9.33	2.21	2.21	23.71	1.1***	0.9**	7.70	3.16	20	2.50	2.66	1.07	0.91	0.99	-
			MANN.														
3	3	158	47.63	7.82	7.83	16.44	0.7***	2.1***	3.63	5.47	3	-	30.74**	31.87**	35.98**	36.63**	38.03**
8	3	33	16.89	3.24	3.27	19.33	2.0***	3.6***	4.89	4.51	8	4.09	-	1.13ns	5.24**	5.89**	7.29**
12	8	245	15.76	4.19	4.19	26.61	1.9***	5.9***	12.22	19.04	12	3.30	3.19 (2.64)	-	4.11**	4.76**	6.16**
15	5	71	11.65	1.75	1.76	15.07	1.6***	6.3***	5.62	11.20	15	3.19	3.07	1.65	-	0.65ns	2.05**
17	6	392	13.97	5.58	5.58	39.97	1.7***	3.7***	13.79	15.05	17	3.33	3.23	1.90	1.71 (1.43)	-	1.40±
20	6	111	9.60	2.12	2.12	22.13	0.5*	-0.3(ns)	2.18	0.66	20	3.18	3.06	1.63	1.41	1.67 1.42	-
			W.M.E.														
17(-R_6)	5	226	10.9	2.36	2.36	21.7											
			MANN.														
	4	90	11.0	2.68	2.69	24.4											

Tabel V.6. (vervolg 8) : *C. nudicapitata* 30 pm.

T(°C)	Repl.	n	JUV. $\bar{x}$	SD	SD*	V*	g_1	g_2	$t_s(g_1)$	$t_s(g_2)$
8	2	25	16.48	1.83	1.85	11.22	-0.7(ns)	0.6(ns)	1.51	0.67
12	4	228	6.90	1.65	1.65	23.94	0.7***	-0.6(ns)	4.34	1.87
17	5	259	5.13	2.07	2.07	40.39	1.3***	0.6*	9.59	1.99
22	5	313	3.29	1.17	1.17	35.59	1.3***	1.3***	9.43	4.73
			W.M.E.							
3	2	22	153.57	18.49	18.71	12.18	-0.01(ns)	0.1(ns)	0.02	0.1
8	5	95	76.86	7.53	7.55	9.82	0.5*	1.1*	2.02	2.24
12	4	127	24.70	3.02	3.03	12.25	1.5***	3.2***	6.98	7.50
17	5	323	17.33	2.35	2.35	13.57	0.0(ns)	-0.7**	0.00	2.59
22	3	148	9.68	0.96	0.96	9.93	-0.1(ns)	-1.0*	0.50	2.52
			MANN.							
3	2	23	147.89	15.83	16.01	10.82	0.6(ns)	0.04(ns)	1.25	0.04
8	5	96	72.08	8.32	8.34	11.57	0.4(ns)	-0.2(ns)	1.62	0.41
12	4	126	23.48	2.98	2.99	12.72	1.2***	2.1***	5.56	4.90
17	5	264	16.79	2.73	2.73	16.28	0.2(ns)	-1.1***	1.83	3.68
22	3	146	9.47	1.00	1.00	10.58	-0.1(ns)	-1.1***	0.50	2.76

T(°C)		8	12	17	22
8		-	9.58**	11.35**	13.19**
12		1.87	-	1.77**	3.61**
17		1.86	0.76	-	1.84**
22		1.82	0.56	0.64	-
	3	8	12	17	22
3	-	76.71**	128.87**	136.24**	143.89**
8	21.26	-	52.16**	59.53**	67.18**
12	20.91	3.94	-	7.37**	15.02**
17	20.88	3.78	1.40	-	7.65**
22	20.87	3.74	1.32	0.72	-
3	-	75.81**	124.41**	131.1**	138.42**
8	17.62	-	48.6**	55.29**	62.61**
12	17.53	4.29	-	6.69**	14.01**
17	17.50	4.17	1.48	-	7.32**
22	17.48	4.11	1.31	0.88	-

Tabel V.6. (vervolg 9) : *Neochromadora poecilosomoides* 30 pm.

T(°C)	Repl.	n	JUV. x	SD	SD*	V*	g_1	g_2	$t_s(g_1)$	$t_s(g_2)$
14	2	208	7.62	1.50	1.50	19.71	1.3***	1.0**	7.71	2.98
20	3	204	5.29	1.57	1.57	29.71	-0.3(ns)	-1.0**	1.76	2.95
23	2	308	4.73	0.82	0.82	17.35	0.5***	-1.3***	3.60	4.69
			W.N.E.							
14	2	87	51.06	13.31	13.35	26.14	1.2***	1.0*	4.65	1.96
20	3	115	21.73	4.10	4.11	18.91	1.7***	3.6***	7.54	8.05
23	2	157	18.50	1.99	1.99	10.77	1.4***	3.9***	7.23	10.13
25	1	39	15.99	2.43	2.45	15.29	0.6(ns)	-0.6(ns)	1.59	0.81
			MANN.							
14	2	77	46.53	16.31	16.36	35.17	1.7***	1.9***	6.21	3.51
20	3	88	20.36	3.40	3.41	16.75	2.4***	7.5***	9.35	14.75
23	2	150	17.55	1.82	1.82	10.39	-0.1(ns)	0.4(ns)	0.50	1.02
25	1	34	13.85	1.25	1.26	9.09	1.2**	4.4***	2.98	5.58

T(°C)	14	20	23	25
14	-	2.33**	2.89**	
20	0.64	-	0.56**	
23	0.48	0.50	-	
	14	20	23	25
14	-	29.33**	32.56**	35.07**
20	6.79	-	3.23**	5.74**
23	6.60	1.86	-	2.51**
25	6.80	2.50	1.97	-
14	-	26.17**	28.98**	32.68**
20	8.70	-	2.81**	6.51**
23	8.57	1.80	-	3.7**
25	8.60	1.94	1.20	-

Tabel V.7. : Statistische analyse per temperatuur naar de homogeniteit van de geobserveerde ontwikkelingsduur (zie Tabel V.6) in de verschillende replicaten (N), waarbij n het aantal gevolgde proeforganismen is ; χ^2 in Bartlett's χ^2 die de homogeniteit van de varianties test ; de F-statistiek is een maat voor het verschil tussen de replicaten (parametrische éénwegsvariantie-analyse model II) ; r_I is de coëfficiënt van intraclass variatie die de grootte van de variabiliteit tussen de replicaten meet ; H is de Kruskall-Wallis statistiek (niet parametrische éénwegsvariantie-analyse) die het verschil tussen de replicaten test en D is de Kolmogorov-Smirnov statistiek, een niet-parametrische test om het verschil tussen twee replicaten te testen.

Soort	Sal. (‰)	Temperatuur (°C)	Stadium	N	n	χ^2	F	r_I	H	D
M. microphthalma	20	15	juveniel	3	89	23.1***	5.50**	0.1361	7.9**	
			♀♀	7	123	10.8ns	108.40***	0.8616	98.6***	
			♂♂	7	96	18.5**	129.53***	0.9066	71.6***	
		20	juveniel	8	93	7.4ns	41.78***	0.7857	69.6***	
			♀♀	11	113	43.1***	5.07***	0.2910	45.5***	
			♂♂	11	107	43.8***	17.57***	0.6354	77.3***	
		25	juveniel	10	150	37.2***	39.17***	0.7302	112.0***	
			♀♀	15	174	118.4***	21.62***	0.6486	80.3***	
			♂♂	15	160	48.1***	25.36***	0.7015	91.4***	
		30	juveniel	9	158	23.6**	20.28***	0.5287	79.9***	
			♀♀	10	137	51.2***	6.09***	0.2774	36.9***	
			♂♂	10	86	36.6***	2.65**	0.1702	25.1**	
	30	15	juveniel	6	124	15.8**	7.71***	0.2691	26.0***	
			♀♀	6	65		1.42ns	0.0433	7.3ns	
			♂♂	5	48	137.2***	0.78ns	-	2.8ns	
		20	juveniel	2	144	10.3**	139.67***	0.6610	-	0.797** (D0.01=0.273)
			♀♀	2	77	13.4***	25.99***	0.4253	-	0.480** (D0.01=0.396)
			♂♂	2	63	6.1*	116.89***	0.7863	-	0.874** (D0.01=0.410)
		25	juveniel	3	123	4.9ns	6.70**	0.1289	13.8**	
			♀♀	3	57	25.4***	0.86ns	-	2.7ns	
			♂♂	3	49	12.0**	1.31ns	0.0217	3.3ns	
		30	juveniel	2	119	0.6ns	4.56*	0.0629	-	0.456** (D0.01=0.316)
			♀♀	3	83	4.4ns	2.38ns	0.0485	2.6ns	
			♂♂	3	80	10.9**	8.81***	0.2328	14.3***	
	11	15	juveniel	5	98	18.0***	16.02***	0.4435	45.8***	
			♀♀	5	54	3.0 ns	1.46ns	0.0431	6.1ns	
			♂♂	5	31	4.0 ns	1.25ns	0.0404	3.9ns	
		20	juveniel	2	93	7.4**	17.06***	0.4970	-	0.556*
			♀♀	2	53	2.4 ns	18.52***	0.7032	-	0.640ns (D0.05=0.706)
			♂♂	2	35	2.0 ns	254.18***	0.9788	-	1.000** (D0.01=0.983)
		25	juveniel	3	199	113.7***	14.73***	0.1732	23.9***	
			♀♀	3	106	0.186 ns	18.76***	0.3380	28.3***	
			♂♂	3	93	39.1***	7.87***	0.1832	13.8**	
		30	juveniel	3	270	11.2**	2.61ns	0.0180	6.7*	
			♀♀	3	71	2.28 ns	7.69***	0.2899	13.7**	
			♂♂	3	63	2.3 ns	0.97ns	-	1.8ns	
M. paralegantula	30	15	juveniel	5	103	4.5 ns	9.11***	0.2995	33.9***	
			♀♀	2	39	9.1**	1.70ns	0.0389	-	0.269ns (D0.05=0.461)
		20	juveniel	3	181	6.8*	1.32ns	0.0060	2.5ns	
			♀♀	5	275	77.8***	150.35***	0.7442	197.7***	
		25	juveniel	6	543	154.2***	55.09***	0.3744	188.1***	
			♀♀	6	539	26.6***	145.69***	0.6172	294.9***	
		30	juveniel	5	472	15.2**	12.35***	0.1096	45.3***	
			♀♀	5	467	82.9***	299.45***	0.7660	312.6***	
M. parva	30	8	juveniel	-	-	-	-	-	-	
			♀♀	4	87	5.6 ns	0.78ns	-	16.0**	
			♂♂	4	94	10.8*	0.70ns	-	10.9*	
		12	juveniel	3	55	0.816	16.31***	0.4567	20.7***	
			♀♀	3	238	86.4***	2.36ns	0.0220	4.5ns	
			♂♂	3	211	62.5***	0.07ns	-	21.1***	
		17	juveniel	4	294	2.27 ns	14.44***	0.2529	38.1***	
			♀♀	3	152	11.20**	1.91ns	0.0223	4.0ns	
			♂♂	3	147	14.1***	4.87**	0.1018	17.3***	
		22	juveniel	4	53	5.97 ns	39.13***	0.7552	40.1***	
			♀♀	2	229	2.16 ns	20.29***	0.1500	-	0.285** (D0.01=0.220)
			♂♂	2	250	7.19**	4.21*	0.0251	-	0.234** (D0.01=0.206)
	20	18	juveniel	2	82	0.355	0.532ns	-	-	0.170ns (D0.05=0.370)
			♀♀	2	24	-	8.20**	0.6625	-	40* (P=0.05)
			♂♂	2	46	- ***	19.27***	0.6721	-	0.902** (D0.01=0.771)
		20	juveniel	2	163	36.7	14.31***	0.1782	-	0.340** (D0.01=0.294)
			♀♀	2	75	2.17 ns	1.22ns	0.0097	-	0.230ns (D0.05=0.402)
			♂♂	2	77	0.156	0.41ns	-	-	0.186ns (D0.05=0.366)
		25	juveniel	2	128	3.18 ns	8.53**	0.1133	-	0.152ns (D0.05=0.250)
			♀♀	2	54	5.27*	30.89***	0.7104	-	0.687** (D0.01=0.659)
			♂♂	2	38	1.01 ns	20.21***	0.5831	-	0.647** (D0.01=0.621)
C. nudicapitata	30	3	juveniel	-	-	-	-	-	-	
			♀♀	2	22	0.325 ns	3.56ns	0.1889	-	55.0*ns
			♂♂	2	23	1.881 ns	0.20ns	-	-	28.0*ns
		8	juveniel	2	25	1.548 ns	13.05**	0.5009	-	65.0*ns
			♀♀	5	95	1.147 ns	8.83***	0.3117	27.6***	
			♂♂	5	96	3.611 ns	8.77***	0.3199	29.6***	
		12	juveniel	4	228	4.592 ns	1.46ns	0.0087	4.2ns	
			♀♀	4	127	65.0***	28.42***	0.4842	73.4***	
			♂♂	4	126	8.11*	17.00***	0.3609	49.0***	
		17	juveniel	5	259	53.46***	4.95***	0.0836	14.2**	
			♀♀	5	323	17.47**	126.97***	0.6645	191.2***	
			♂♂	5	264	8.85 ns	153.40***	0.7468	185.5***	
		22	juveniel	5	313	68.83***	6.83***	0.0889	19.0***	
			♀♀	3	148	0.406	13.77***	0.2085	24.1***	
			♂♂	3	146	0.203	7.24**	0.1138	13.6**	
M. disjuncta	30	3	juveniel	3	490	44.0***	2.40ns	0.0123	1.4ns	
			♀♀	3	287	11.2**	100.94***	0.6386	118.3***	
			♂♂	3	158	10.7**	67.25***	0.6170	81.3***	
		8	juveniel	3	115	1.09 ns	0.662ns	-	0.224ns	
			♀♀	3	56	4.72 ns	5.90**	0.2288	7.5*	
			♂♂	3	33	25.9***	6.10**	0.3323	8.7*	
		12	juveniel	8	956	127.9***	131.56***	0.5403	582.9***	
			♀♀	8	662	106.2***	122.70***	0.6104	433.0***	
			♂♂	8	245	85.7***	16.84***	0.3588	101.1***	
		15	juveniel	5	375	178.6***	0.66ns	-	14.0**	
			♀♀	5	241	51.4***	6.56***	0.1134	51.2***	
			♂♂	5	71	15.5**	2.99*	0.1396	9.4ns	
		17	juveniel	6	1275	70.2***	10.97***	0.0804	439.2***	
		(+R_S)	♀♀	6	813	232.2***	17.07***	0.1278	237.0***	
			♂♂	6	192	-	9.45***	0.2146	52.2***	
		(-R_S)	♀♀	5	226	24.2***	8.7***	0.1645	89.4***	
		(-R_S+R_S)	♂♂	4	90	33.1***	4.9**	0.1568	33.1***	
		20	juveniel	6	453	137.6***	10.20***	0.1183	100.8***	
			♀♀	6	291	16.1***	13.66***	0.2245	81.5***	
			♂♂	6	111	14.7*	4.28**	0.1692	21.2***	
N. poecilosomoides	30	13.5	juveniel	2	208	6.39*	0.092ns	-	-	0.085ns (D0.05=0.191)
			♀♀	2	87	15.22***	0.001ns	-	-	0.314ns (D0.05=0.315)
			♂♂	2	77	21.6***	0.933ns	-	-	0.321ns (D0.05=0.353)
		20	juveniel	3	204	24.5***	5.70**	0.0676	7.9*	
			♀♀	3	115	44.6***	8.20**	0.1608	3.9ns	
			♂♂	3	88	34.7***	1.60ns	0.0893	1.6ns	
		22.5	juveniel	2	308	1.18 ns	1.86ns	0.0061	-	0.165* (D0.05=0.162)
			♀♀	2	157	16.6***	0.010ns	-	-	0.185ns (D0.05=0.223)
			♂♂	2	150	0.176 ns	20.12***	0.2246	-	0.493** (D0.01=0.283)

* test conform voor kleine steekproeven : $n_{1,2} \leq 25$.

Tabel V.8. : Two-way variantie-analyse voor de ontwikkelingstijden bij verschillende temperaturen (°C) en een constante saliniteit. Voor de verschillende variantieniveaus (replica's, sex, interactie sex en replica's) worden de variantieratio's (Fs, eerste getal) en het aantal vrijheidsgraden (vg)(getallen tussen haakjes) weergegeven. Bij een niet-significante interactie wordt ook een onbevoordeelde schatting van het verschil in de ontwikkelingstijd tussen de sexen weergegeven (naar Steel & Torrie, 1960), namelijk het verschil T_{min} ♀♀ - T_{min} ♂♂).

Soort	Sal. (°/₀₀)	T(°C)	Replica's (R)	Sexen (S)	Interactie (SxR)	Verschil (dagen) in T_{min} tussen ♀♀ en ♂♂
M. microphthalma	20	15	214.13*** (6,205)	0.24ns (1,205)	0.75ns (6,205)	-0.14
		20	16.06*** (10,198)	63.79*** (1,198)	5.36*** (6,198)	-
		25	44.57*** (14,304)	7.41** (1,304)	3.39*** (14,304)	-
		30	5.82*** (9,203)	0.01ns (1,203)	1.40ns (9,203)	0.02
	30	15	-	-	-	-
		20	115.32*** (1,136)	5.55* (1,136)	9.35** (1,136)	-
		25	1.56ns (2,100)	0.93ns (1,100)	0.68ns (2,100)	0.18
		30	9.67*** (2,157)	0.50ns (1,157)	1.13ns (2,157)	-0.12
	11	15	2.89* (4,75)	9.24** (1,75)	0.65ns (4,75)	-2.42
		20	97.53*** (1,84)	4.30* (1,84)	9.50** (1,84)	-
		25	24.04*** (2,193)	12.65*** (1,193)	2.62ns (2,193)	-0.37
		30	6.74** (2,128)	0.06ns (1,128)	1.38ns (2,128)	0.03
M. parva	30	8	0.18ns (3,173)	0.17ns (1,173)	1.28ns (3,173)	0.43
		12	1.06ns (2,443)	10.33** (1,443)	1.74ns (2,443)	1.28
		17	4.91** (2,293)	2.06ns (1,293)	1.75ns (2,293)	0.32
		22	21.73*** (1,475)	7.53** (1,475)	3.33ns (1,475	0.40
	20	18	21.17*** (1,66)	10.20** (1,66)	0.18ns (1,66)	-1.74
		20	1.39ns (1,148)	4.30* (1,148)	0.04ns (1,148)	-0.56
		25	50.93*** (1,88)	0.63ns (1,88)	0.10ns (1,88)	-0.22
C. nudicapitata	30	3	1.07ns (1,41)	0.78ns (1,41)	2.74ns (1,41)	4.52
		8	13.67*** (4,181)	26.67*** (1,181)	2.41ns (4,181)	5.20
		12	38.32*** (3,245)	36.31*** (1,245)	3.30* (3,245)	-
		17	272.96*** (4,577)	7.03** (1,577)	7.25*** (4,577)	-
		22	19.63*** (2,288)	5.60* (1,288)	0.43ns (2,288)	0.26
M. disjuncta	30	3	151.52*** (5,439)	4.40* (1,439)	2.77* (5,439)	-
		8	10.79*** (2,83)	6.76* (1,83)	0.61ns (2,83)	1.91
		12	86.58*** (7,891)	3.95* (1,891)	4.68*** (7,891)	-
		15	4.84** (4,302)	0.30ns (1,302)	1.27ns (4,302)	-0.15
		17(+R_6)	31.61*** (5,1193)	9.32*** (1,1193)	0.74ns (5,1193)	0.98
		20	13.15*** (5,390)	1.01ns (1,390)	1.02ns (5,390)	-0.23
N. poecilosomoides	30	13.5	0.60ns (1,160)	3.93* (1,160)	0.66ns (1,160)	4.61
		20	9.81** (1,197)	4.15* (1,197)	0.84ns (1,197)	1.06
		23	9.60*** (1,303)	28.06*** (1,303)	8.51*** (1,303)	-

Tabel V.9. : Kruskall-Wallis niet-parametrische variantie-analyse (H-statistiek), waarbij wordt nagegaan of de gemiddelde ontwikkelingstijden bij de verschillende temperaturen significant verschillend zijn.

Soort	Sal. (°/₀₀)	Embryonale ontwikkeling	Ontwikkelingsduur ♀♀ me	Ontwikkelingsduur ♂♂
M. microphthalma	20	19.66 (P<0.001)	28.79 (P<0.001)	34.04 (P<0.001)
	30	9.46 (0.01<P<0.025)	11.74 (0.005<P<0.01)	11.04 (0.01<P<0.025)
	11	9.28 (0.025<P<0.05)	11.04 (0.025>P>0.01)	11.04 (0.01<P<0.025)
M. parelegantula	30	16.75 (P<0.001)	14.33 (0.001<P<0.005)	-
M. parva	30	13.41 (0.001<P<0.005)	10.27 (0.01<P<0.025)	10.27 (0.01<P<0.025)
	20	4.57 (P = 0.067)	3.43ns	3.43ns
M. disjuncta	30	24.13 (P<0.001)	25.49 (P<0.001)	24.54 (P<0.001)
C. nudicapitata	30	13.90 (0.001<P<0.005)	17.13 (0.001<P<0.005)	17.13 (0.001<P<0.005)
N. poecilosomoides	30	5.26 (0.01<P<0.05)	6.5 (0.01<P<0.05)	6.5 (0.01<P<0.05)

Tabel V.10. : *M. microphthalma* : vergelijking van de ontwikkelingsduur (dagen) van juvenielen, wijfjes en mannetjes bij drie saliniteiten.

	T(°C)	11°/$_{oo}$ S	20°/$_{oo}$ S	30°/$_{oo}$ S
juvenielen	15°C	8.78	8.79	12.48
	20°C	6.35	3.61	9.92
	25°C	2.92	3.03	3.69
	30°C	2.64	1.65	3.03
wijfjes	15°C	28.13	27.85	32.38
	20°C	14.52	10.22	19.05
	25°C	8.65	7.81	11.17
	30°C	10.63	6.55	8.39
mannetjes	15°C	30.74	28.09	32.85
	20°C	14.16	11.19	20.63
	25°C	9.04	8.01	10.99
	30°C	10.58	6.44	8.56

TABEL : Monhystera disjuncta ONTWIKKELINGSDUUR
TEMP.: 3 C SAL.: 30 p.m.

REPLICA	JUV. n	x	s	m	m	W.M.E. n	x	s	m	m	MANN. n	x	s	m	m
1	77	10.10	3.12	1.2	0.2	36	41.03	4.16	0.2	-1.0	41	39.23	3.94	0.7	-0.5
2	345	9.67	1.85	0.5	-1.0	218	55.32	6.66	1.1	2.4	100	51.47	6.29	1.2	6.5
3	68	10.18	2.51	0.7	-1.0	33	44.82	7.08	1.1	0.7	17	45.12	6.09	0.5	-0.7
TOTAAL	490	9.81	2.20	1.0	0.5	287	52.32	8.41	0.3	0.7	158	47.63	7.82	0.7	2.1

TABEL : Monhystera disjuncta ONTWIKKELINGSDUUR
TEMP.: 8 C SAL.: 30 p.m.

REPLICA	JUV. n	x	s	m	m	W.M.E. n	x	s	m	m	MANN. n	x	s	m	m
1	12	5.38	1.20	0.3	-1.5	6	23.08	5.26	0.3	-2.7	6	19.83	5.13	0.6	-1.8
2	63	5.06	0.95	0.5	-0.8	26	17.54	2.78	1.1	1.1	16	15.31	0.87	0.7	0.2
3	40	5.00	1.01	0.8	-0.4	24	18.54	3.86	1.9	3.4	11	17.59	3.10	1.4	2.8
TOTAAL	115	5.07	1.00	0.6	-0.8	56	18.56	3.87	1.6	1.9	33	16.89	3.24	2.0	3.6

TABEL : Monhystera disjuncta ONTWIKKELINGSDUUR
TEMP.: 12 C SAL.: 30 p.m.

REPLICA	JUV. n	x	s	m	m	W.M.E. n	x	s	m	m	MANN. n	x	s	m	m
1	105	5.03	1.22	0.1	-1.0	88	14.65	2.24	0.5	-0.9	17	13.88	1.41	1.4	0.5
2	109	4.37	1.02	0.3	-1.0	78	13.17	1.92	1.7	2.2	52	13.65	2.37	1.1	-0.1
3	40	3.80	0.82	0.1	-0.9	29	18.39	3.10	1.0	-0.2	9	18.61	4.46	1.2	-0.2
4	69	3.83	0.91	-0.1	-1.0	50	12.88	1.53	3.1	9.3	14	11.57	0.85	1.9	4.5
5	19	3.89	1.05	-0.4	-1.0	14	13.86	1.23	-0.3	-0.5	5	14.60	1.14	-0.4	-0.2
6	110	2.98	0.85	0.2	-1.1	73	14.75	1.77	2.2	7.5	26	15.06	2.43	1.6	3.5
7	221	3.70	0.69	0.5	-0.8	142	17.33	2.99	1.1	1.5	55	15.23	3.17	2.1	6.3
8	283	2.56	0.58	0.4	-0.7	188	21.98	3.85	2.2	7.4	67	19.17	5.05	1.5	4.1
TOTAAL	956	3.52	1.16	0.7	0.2	662	17.16	4.53	1.2	2.5	245	15.76	4.19	1.9	5.9

TABEL : Monhystera disjuncta ONTWIKKELINGSDUUR
TEMP.: 15 C SAL.: 30 p.m.

REPLICA	JUV. n	x	s	m	m	W.M.E. n	x	s	m	m	MANN. n	x	s	m	m
1	114	2.76	0.72	0.4	-1.0	72	11.02	1.59	0.1	-1.1	24	11.38	1.83	0.6	-0.3
2	93	2.97	0.56	-0.0	0.3	35	11.51	1.44	1.2	1.8	29	11.60	1.10	-0.3	-0.5
3	28	3.11	1.55	1.0	-0.6	23	11.09	1.12	0.7	0.9	4	10.50	0.58	0.0	-6.0
4	118	2.84	1.84	0.9	-0.3	95	12.38	2.08	3.5	16.5	10	13.20	2.62	2.2	5.9
5	22	2.70	1.88	1.1	-0.0	16	12.81	4.21	1.2	-0.1	4	11.00	1.63	0.0	1.5
TOTAAL	375	2.86	1.29	1.1	1.5	241	11.75	2.10	2.4	10.4	71	11.65	1.75	1.6	6.3

TABEL : Monhystera disjuncta ONTWIKKELINGSDUUR
TEMP.: 17 C SAL.: 30 p.m.

REPLICA	JUV. n	x	s	m	m	W.M.E. n	x	s	m	m	MANN. n	x	s	m	m
1	81	2.77	0.64	0.2	-0.6	56	11.66	1.49	1.1	1.7	25	11.48	0.96	0.1	-0.8
2	165	3.42	0.97	-0.2	-1.0	104	10.20	2.31	2.6	7.1	38	10.39	2.91	3.4	13.3
3	51	2.66	1.40	1.5	1.5	35	12.23	2.93	1.5	1.8	12	13.08	3.85	0.5	-1.3
4	30	3.57	1.68	0.5	-1.5	15	10.67	1.45	0.5	-0.8	15	9.80	1.97	2.4	7.3
5	20	3.60	1.35	-0.2	-0.8	16	9.63	2.50	1.7	2.0	1	8.00	0.00	-100.0	-100.0
6	928	2.81	1.25	1.3	1.0	587	16.19	5.81	1.2	1.6	301	14.90	5.89	1.5	2.9
TOTAAL	1275	2.91	1.21	1.1	0.5	813	14.71	5.62	1.4	2.2	392	13.97	5.58	1.7	1.7

TABEL : Monhystera disjuncta ONTWIKKELINGSDUUR
TEMP.: 20 C SAL.: 30 p.m.

REPLICA	JUV. n	x	s	m	m	W.M.E. n	x	s	m	m	MANN. n	x	s	m	m
1	136	2.03	0.42	2.4	13.1	84	8.44	1.62	1.7	3.5	37	9.23	2.32	0.8	0.1
2	43	1.88	0.32	-2.5	4.4	23	9.30	2.05	0.9	-0.7	3	8.67	1.15	1.7	-100.0
3	39	2.26	1.07	0.4	-1.0	30	8.67	1.84	2.4	8.1	9	9.11	1.69	0.4	-0.5
4	43	2.35	0.97	0.9	0.3	24	10.79	1.72	1.0	0.3	13	10.15	0.90	-1.2	1.5
5	34	2.71	0.52	-1.6	1.8	23	7.78	1.68	1.1	0.5	8	7.25	1.16	0.8	-0.5
6	158	2.48	0.89	0.2	-0.2	107	10.23	2.38	0.9	0.2	41	10.39	2.07	0.4	-0.9
TOTAAL	453	2.28	0.78	0.7	0.7	291	9.33	2.21	1.1	0.9	111	9.60	2.12	0.5	-0.3

Tabel V 14. Computer outprint van de ontwikkelingsstatistieken per replicaat van M. disjuncta; x = de gemiddelde ontwikkelingsduur (dagen); s = de standaarddeviatie; de eerste m = de scheefheid; de tweede m = de scherpte; n = het aantal bestudeerde J$_1$ (JUV.), het aantal ♀♀me (W.M.E.) en het aantal ♂♂ (MANN); het totaal geeft de gepoolde resultaten voor het complete experiment.

Tabel V.15. : Vergelijking van gepubliceerde T_{min}'s met de in deze studie bekomen waarden voor T_{min}. (ZW = zeewater ; BW = brakwater ; Vl = Vlasblom-medium ; s = silikaat ; gl = glycine).

Soort	Sal. (°/₀₀)	T (°C)	T_{min} (±95%C.I. of max. & min.T_{min})	Medium	Auteurs
M. parelegantula	?	kamer	< 30 d	0.5% ZW-agar met gritcellen (MY-11, *Kluyveromyces aestuarii*)	Hopper & Meyers, 1966b
M. parelegantula	30	15 20 25 30 35	54 ± 2.3 18 ± 0.3 8 ± 0.1 6 ± 0.1 5 ± 0.1	0.8% BW-bacto-agar (DIFCO) + Vl + s + gl ongekend bacteriënmengsel	deze studie
M. disjuncta		22 (20-24)	30	ZW-agar met 0.2% havermout met bacteriën, diatomeeën, ciliaten en chlorofylloze flagellaten	Ch wood & Murphy,1964
M. disjuncta	32	17-22 (19.5) 13-15 (14) 9-12(10.5) 7 0-2(1) (-1)-(+1)(0)	12 (8 - 15) 15 (9 - 20) 17 (13-24) 22 (14-32) 78 (77-81) 131 (128 - 134)	0.2% ZW-agar met Killian-nutriënt-medium met bacteriën, fugi, diatomeeën en foraminiferen	Gerlach & Schrage,1971
M. disjuncta	5	20-22 (21)	23 (18-28)	0.4% BW-agar met Killian-medium	von Thun, 1968
M. disjuncta	30	19.5 14.0 10.5 7.0 2.0 0	9.85 (±0.0903) 12.99(±0.0254) 16.53(±0.0258) 23.20(±0.0361) 66.15(±0.0880) ?	0.4% bacto-agar (DIFCO) + Vl + s + gl ongekend bacteriënmengsel	deze studie
M. parva	38	10 20 25 30	59 20 14.5 14	0.6% Corn Meal (DIFCO) agar met een bacteriëndieet (zonder diatomeeën)	Garcia, 1982
M. parva	30	10 20 22	31.67(±0.4015) 9.45 (±0.1243) 8.01 (±0.6036)	0.4% Killian-bacto-agar (DIFCO) met natuurlijk BW - bacteriën - *Dunaliella salina* - diatomeeën (*Phaeodactylum tricornutum, Navicula peregrina* en *Nitzschia ovalis*)	deze studie
M. parva	20	20 25	11.5 (±0.3191) 10.0 (±0.2014)	idem	deze studie

Tabel V.16. : Levenscyclus van vrijlevende mariene (brakwater) nematoden.

Soort	Saliniteit (‰)	Temperatuur (°C)	Fecunditeit (gemiddelde en/of minimum, maximum)	Gemiddelde minimum generatietijd (dagen) (min. - max.)	Gemiddelde levensduur (dagen)	Auteurs
Diplolaimella schneideri (1)	zeewater	20-24	-	40	-	Chitwood & Murphy,1964
Monhystera disjuncta (2)	zeewater	20-24	-	30	-	idem
Acanthonchus cobbi	zeewater	-	-	29	-	Hopper & Meyers,1966b
Euchromadora gaulica	zeewater	-	-	35 (30-40)	-	idem
Monhystrella parelegantula	zeewater	-	-	30		idem
Monhystera filiformis (1)	estuarien water	20-25	8-20[a]	29.5 (24-35)	-	Tietjen,1967
Adoncholaimus thallassophygas (4)	15	20-22	17(14-22)	63 (55-72)	78	von Thun,1968
Chromadorita tenuis (5)	15	20-22	20(16-28)	26 (19-34)	43	idem
Diplolaimella ocellata (6)	15	20-22	22(12-26)	29 (22-39)	56	idem
Diplolaimelloides oschei (syn. *D. schneideri*) (7)	20	20-22	36(24-42)	29 (23-35)	54	idem
Diplolaimelloides islandica (8)	15	20-22	22(16-25)	31 (24-39)	50	idem
Monhystera disjuncta (9)	5	20-22	16(14-20)	23 (18-28)	33	idem
Rhabditis marina (10)	25	25	85 (70-100)	4.5 - 5	♀♀:±10[b] ♂♂:tot 19	Tietjen *et al.*, 1970
Monhystera disjuncta (11)	32	26	-	geen juveniele groei	-	Gerlach & Schrage,1971
	32	17-22	37	12 (8-15)[c]	61[d]	idem
	32	13-15	-	15 (9-20)[c]	-	idem
	32	9-12	-	17(13-24)[c]	-	idem
	32	7	-	22(14-32)[c]	-	idem
	32	0-2	-	78(77-81)[c]	-	idem
	32	(-1) - (+1)	-	131 (128-134)[c]	-	idem
Theristus pertenuis (12)	32	17-22	-	23(19-26)[c]	-	idem
	32	13-15	-	42(35-47)[c]	-	idem
	32	9-12	-	47(37-54)[c]	-	idem
	32	7	ten minste 30	72(61-90)[c]	208[d]	idem
Oncholaimus brachycercus (13)	7	32	6[f]	399	♀♀(541 en 610)[e] ♂;580d	Gerlach & Schrage,1972
Desmodora scaldensis (14)	7	32	8[f]	603	♀:meer dan 800[d] ♂:meer dan 750[d]	idem
Halichoanolaimus robustus (A)	7	32	-	meer dan 20 maanden	ten minste 855	idem
Monhystera denticulata (15)	13	5	8-19	197(173-204)[g]	ten minste 330	Tietjen & Lee,1972
	13	15	12-21	36(30-41)[g]	69	idem
	13	25	16-22	20(18-24)[g]	37	idem
	26	5	10-17	180(163-196)[g]	ten minste 330	idem
	26	15	18-24	18(15-20)[g]	53	idem
	26	25	18-23	10(8 - 12)[g]	34	idem
	39	15	15-23	34(27-38)[g]	57	idem
	39	25	15-23	17(15-22)[g]	29[c]	idem
Chromadora macrolaimoides (16)	26	25	10(9-18)	22(18-25)[g]	45 (35-54)	Tietjen & Lee,1973
Rhabditis marina (momenteel *Pellioditis marina* (Bastian,1865) Andrassy,1983 n.comb. genoemd) (17)	15	35	-	1.75(1.5-2)[g]	-	Hopper *et al.*,1973
		33	-	1.5 (1-1.5)[g]	-	idem
		30	-	2 (1-2)[g]	-	idem
		24	-	2.25(2-3)[g]	-	idem
		21	-	2.5 (2-3)[g]	-	idem
		18	-	4 (2-6)	-	idem
		12	-	8 (6-9)	-	idem
Diplolaimelloides sp.	15	37	-	7 (7-8)	-	Hopper *et al.*,1973
		35	-	4 (3-5)	-	idem
		33	-	4 (4)	-	idem
		30	-	4.5 (4-5)	-	idem
		24	-	7 (6-8)	-	idem
		21	-	9.5(8-10)	-	idem
		18	-	14(13-15)	-	idem
		12	-	30(24-35)	-	idem
Diplolaimella ocellata (18)	15	35	-	8(7-11)	-	Hopper *et al.*,1973
		33	-	6.5(5-10)	-	idem
		30	-	6 (5-7)	-	idem
		24	-	11.5 (8-16)	-	idem
		21	-	12(10-14)	-	idem
		18	-	43(33-60)	-	idem
Enoplus paralittoralis (19)	15	31	-	27 (27)	-	Hopper *et al.*,1973
		28	-	21 (21)	-	idem
		24	-	22(19-24)	-	idem
		21	-	41(27-59)	-	idem
Oncholaimus sp.	15	33	-	23(16-34)	-	Hopper *et al.*,1973
		30	-	20(17-28)	-	idem
		24	-	29(25-40)	-	idem
		21	-	39(31-44)	-	idem
		18	-	86(80-94)	-	idem
Haliplectus dorsalis (20)	15	35	-	35(28-42)	-	Hopper *et al.*,1973
		33	-	26 (26)	-	idem
		30	-	27(21-31)	-	idem
		24	-	34(30-37)	-	idem
		21	-	70(60-74)	-	idem
		18	-	112 (109-114)	-	idem
Rhabditis marina (syn. *Pellioditis marina*)		kamer-temperatuur	128(70-260)	3 - 4[h]	-	Sudhaus,1974a
Rhabditis marina (8)	5	5	17[i]	57(49-64)	-	Bergholz & Brenning,1978
		9	27[i]	48(42-57)	-	idem
		16	31[i]	30(24-39)	-	idem
		25	43[i]	20(14-25)	-	idem
Prochromadora orleji (21)	5	5	7[i]	112	-	Bergholz & Brenning,1978
		9	5[i]	87	-	
		16	13[i]	54	-	
		25	14[i]	46	-	
Oncholaimus oxyuris (22)	18-23	5	13.5(SE=13.4)	570[j]	-	Heip *et al.*,1978
		10	18.5(SE = 6.0)	285[j]	-	idem
		15	34.3(SE=10.9)	153(SE=4.3)	-	idem
		20	35.6(SE = 7.4)	114(SE=1.4)	-	idem
		25	36.8(SE = 8.3)	102(SE=2.9)	-	idem
Monhystrella parelegantula (23) (syn. *Monhystera parelegantula*)	30	25	-	8.9(SE=0.04 ; N=539)	-	Vranken *et al.*,1981
Diplolaimelloides bruciei (24)	26	10	0.7[k]	>64	-	Warwick,1981a
		15	3.7[k]	13.5	-	idem
		20	4.9[k]	9	-	idem
		25	5.2[k]	7.5	-	idem
		30	7.1[k]	5.5	-	idem
	1.75	20	1.2[k]	-	-	Warwick,1981a
	8.95	20	2.3[k]	13	-	idem
	17.5	20	2.6[k]	10.2	-	idem
	26	20	4.9[k]	9	-	idem
	35	20	2.9[k]	12.5	-	idem
Chromadora nudicapitata (25)	7	15	8	19	28	Warwick,1981b
		20	50	13	19	idem
Eudiplogaster pararmatus (26)	lage saliniteit (5‰)	12 21	8-10[l]	45 21		Romeyn *et al.*,1983
Rhabditis marina (27) (syn. *Pellioditis marina*)	20	25	600	4.5(4-5 ; N=47)		Vranken & Heip,1983
Monhystera disjuncta (28)	30	17	-	♀♀:10.9(SD=2.36;N=226)	-	Vranken *et al.*, 1984a
		17	-	♂♂:11.0(SD=2.68 ; N=90)	-	
Monhystera microphthalma (29)	20	20	-	♀♀:10.2(SD=1.20;N=113)	-	Vranken *et al.*, 1984a
		20		♂♂:11.2(SD=1.61;N=107)	-	
Monhystera disjuncta	30	17	-	♀♀:8.8(SD=0.96;N=209)[m]	-	Vranken *et al.*, 1984a
		17	-	♂♂:8.6(SD=0.87;N=140)[m]	-	
Monhystera disjuncta	30	3	180[n](SE=18.5)	♀♀:52.3(SD=8.41;N=287)	♀♀ 123[o]	Vranken *et al.*, niet gepubliceerd
		12	218[n](SE=36.9)	♀♀:17.2(SD=4.53;N=662)	♀♀ 49[o]	
		17	187[n](SE=10.4)	♀♀:10.9(SD=2.36;N=226)	♀♀ 38[o]	idem
		20	-	♀♀:9.3(SD=2.21 ; N=291)	-	idem

legende : zie volgende bladzijde

ende bij tabel V. 16.

a. aantal eieren in de uterus.
b. na deze periode sterven ongeveer 60% van de wijfjes.
c. generatietijd van 9d tot 9d, data tussen haakjes zijn het kortste minimum en het grootste maximum.
d. slechts één individu bestudeerd.
e. slechts twee individuen bestudeerd
f. maximaal aantal geproduceerde eieren.
g. generatietijd gemeten als het begin van de eiafzetting tussen opeenvolgende generaties.
h. Sudhaus' populatie van *R. marina* (Kiel) is vivipaar, bijgevolg is dit de postembryonale ontwikkelingsduur.
i. data geschat van Bargholz & Bremning's fig. 3.
j. generatietijd berekend als $T_{min}=(0.228\ T + 5.573)\ XE_{min}$, met T = temperatuur (°C) en E_{min} = embryonale ontwikkelingsduur (dagen).
k. dagelijkse eiproductie wijfje^{-1}, geschat van Warwick's fig. 2 en 3.
l. aantal juvenielen, wijfje^{-1} bij een niet gespecifieerde temperatuur.
m. generatietijd van *M. disjuncta* in monoxenische culturen met *Alteromonas holoplanktis* (ISC_2).
n. gemiddelde fecunditeit (= potentiële capaciteit van een nematode om eieren te produceren) van 12 ♀♀ (3°C) en 9 ♀♀ (12 en 17°C).
*. gemiddelde adulte levensduur, of de tijd bij de welke 50% van de bestudeerde wijfjes sterft ; de gemiddelde totale levensduur kan dan bekomen worden door T_{min} op te tellen bij dit g etal ; N = 106 bij 17°C ; N = 125 bij 12°C en N = 105 bij 3°C.

N : aantal bestudeerde wijfjes in de ontwikkelingsexperimenten; voor *R. marina* is N = het aantal ♀♀ en ♂♂.
SD : standaarddeviatie.
SE : standaardfout.

Tabel V.17. : De sex-ratio (% ♀♀ in de adulte populatie) en de manier van reproductie van enkele brakwater (mariene) vrijlevende nematoden. De getallen tussen haakjes geven het 95% C.I.

Soort	Reproductiewijze	Omstandigheden	Percentage ♀♀ (adulte populatie)	Auteurs
Enoplus communis	bisexueel	veld	76	Wieser & Kanwisher, 1960
Monhystera disjuncta	amphimixis	cultuur	?	Chitwood & Murphy, 1964
Acanthonchus cobbi	amphimixis	cultuur	50	Hopper & Meyers, 1966b
Chromadora macrolaimoides	amphimixis	cultuur	50 (proportioneel)	idem
Chromadorina epidemos	parthenogenese/amphimixis	cultuur/veld	?	idem
Euchromadora gaulica	amphimixis	cultuur	?	idem
Monhystrella parelegantula	parthenogenese/amphimixis	cultuur	±100	idem
Viscosia macramphida	amphimixis/ parthenogenese	veld/ cultuur	50 (veld) 100 (cultuur)	idem
Monhystera filicaudata	amphimixis	veld/cultuur	95	Tietjen, 1967
Rhabditis marina	amphimixis	cultuur	66-75	Tietjen *et al.*, 1970
Monhystera denticulata	amphimixis	cultuur	50	Tietjen & Lee, 1972
Chromadora macrolaimoides	amphimixis	cultuur	50	Tietjen & Lee, 1973
Oncholaimus oxyuris	amphimixis	cultuur	40	Heip *et al.*, 1978
Ptycholaimellus ponticus		veld	57.3 (50.8 - 63.1)	Warwick & Price, 1979
Microlaimus tenuispiculum		veld	55.6 (49.8 - 62.0)	idem
Terschellingia communis		veld	46.4 (36.5 - 55.7)	idem
Cylindrotheristus normandicus		veld	41.6 (33.8 - 50.6)	idem
Terschellingia longicaudata		veld	48.4 (37.5 - 58.6)	idem
Atrochromadora microlaima		veld	44.8 (35.3 - 53.0)	idem
Sabatieria pulchra		veld	47.8 (27.4 - 66.9)	idem
Leptolaimus limicolus		veld	41.4 (32.9 - 49.5)	idem
Axonolaimus paraspinosus		veld	40.7 (22.6 - 60.2)	idem
Metachromadora vivipara		veld	69.2 (44.6 - 91.4)	idem
Oncholaimus oxyuris	amphimixis	veld	40	Smol *et al.*, 1980
Diplolaimelloides bruciei	amphimixis	cultuur	±34	Warwick, 1981a
Monhystera sp.	amphimixis(?)	cultuur	99	Garcia, 1982
Atrochromadora denticulata	amphimixis	cultuur	76	idem
Monhystera parva	amphimixis	cultuur	70	idem
Monhystera multisetosa	amphimixis	cultuur	48	idem
Eudiplogaster pararmatus	amphimixis	cultuur/veld	±67 (veld)	Romeyn *et al.*, 1983
Monhystera disjuncta	amphimixis	veld	±60	Trotter & Webster, 1983
Monhystera refringens	amphimixis	veld	±63	idem
Prochromadorella neapolitana	amphimixis	veld	±74	idem
Chromadora nudicapitata	amphimixis	cultuur	±52	Van Brussel (niet gepubl.)
Paracanthonchus caecus	amphimixis	cultuur	54	idem
Diplolaimelloides oschei	amphimixis	cultuur	46	idem
Chromadora nudicapitata	amphimixis	cultuur	52	deze studie
Monhystera microphthalma	amphimixis	cultuur	55	idem
Monhystera parva	amphimixis	cultuur	50	idem
Monhystera disjuncta	amphimixis	cultuur	±70	idem
Neochromadora poecilosomoides	amphimixis	cultuur	53	idem
Rhabditis marina	amphimixis	cultuur	63	idem

Tabel V. 18.: Sex-ratio (proportie ♀♀ in de adulte populatie) voor verschillende brakwaternematoden bij verschillende temperaturen (°C) en een gespecifieerde saliniteit.

Soort	Sal. (°/₀₀)	Temperatuur (°C)												Gegroepeerd
		3	8	12	14	15	17	18	20	22	23	25	30	
M. microphthalma	20	-	-	-	-	0.562	-	-	0.514	-	-	0.521	0.614	0.549
	30	-	-	-	-	0.575	-	-	0.550	-	-	0.538	0.509	0.540
	11	-	-	-	-	0.635	-	-	0.602	-	-	0.533	0.530	0.561
M. parva	30		0.481	0.530	-	-	0.508	-	-	0.478	-	-	-	0.501
	20	-	-	-	-	-	-	0.343	0.493	-	-	0.587	-	0.487
C. nudicapitata	30	0.489	0.497	0.502		-	0.550	-	-	0.503	-	-	-	0.522
M. disjuncta	30	0.645	0.629	0.730		0.772	0.675	-	0.724	-	-	-	-	0.699
N. poecilosomoides	30	-	-	-	0.530	-	-	-	0.567	-	0.511	-	-	0.533
R. marina	20											0.617		

Tabel V.19.1: Sex-ratio analyse in de adulte populatie bij verschillende temperaturen (T) en een constante saliniteit (Sal.) ; de geteste nulhypothese is een gelijke sex-ratio. De gegroepeerde test onderzoekt of de globale sex-ratio (zonder rekening te houden met de temperatuur) voldoet aan de nulhypothese. Elke test heeft één vrijheidsgraad. Het aantal vrijheidsgraden van de totale G is gelijk aan de som van het aantal temperaturen.

Soort	Sal. (°/₀₀)	T(°C)	Sex-ratio (% ♀♀)	df	G	Probaliteit
M. micropthalma	20	15	56	1	3.34	ns
		20	51	1	0.16	ns
		25	52	1	0.59	ns
		30	61	1	11.77	***
		Totaal		4	15.86	***
		Gegroepeerd	55	1	9.66	***
	30	15	58	1	2.57	ns
		20	55	1	1.40	ns
		25	54	1	0.60	ns
		30	51	1	0.04	ns
		Totaal		4	4.63	ns
		Gegroepeerd	54	1	3.38	ns
	11	15	64	1	6.30	*
		20	60	1	3.71	ns
		25	53	1	0.85	ns
		30	53	1	0.48	ns
		Totaal		4	11.34	*
		Gegroepeerd	56	1	7.62	**
M. parva	30	8	48	1	0.27	ns
		12	53	1	1.62	ns
		17	51	1	0.08	ns
		22	48	1	0.92	ns
		Totaal		4	2.90	ns
		Gegroepeerd	50	1	0.003	ns
	20	18	34	1	7.03	**
		20	49	1	0.03	ns
		25	59	1	2.80	ns
		Totaal		3	9.86	*
		Gegroepeerd	51	1	0.20	ns
M. disjuncta	30	3	65	1	37.94	***
		8	63	1	6.01	*
		12	73	1	199.12	***
		15	77	1	97.86	***
		17	68	1	150.24	***
		20	72	1	83.53	***
		Totaal		6	574.70	***
		Gegroepeerd	70	1	549.56	***
C. nudicapitata	30	3	49	1	0.02	ns
		8	50	1	0.01	ns
		12	50	1	0.004	ns
		17	55	1	5.94	*
		22	50	1	0.01	ns
		Totaal		5	5.99	ns
		Gegroepeerd	52	1	2.63	ns
N. poecilosomoides	30	14	53	1	0.61	ns
		20	57	1	3.60	ns(verdacht)
		23	51	1	0.16	ns
		Totaal		3	4.37	ns
		Gegroepeerd	53	1	2.87	ns

Tabel V.19.2: *M. disjuncta* : sex-ratio-analyse waarbij drie verschillende nulhypothesen (1:1), 2:1) en (0.7:0.3), werden uitgetest.

Sal. (°/₀₀)	T(°C)	Sex-ratio (% ♀♀)	df	G (1:1)	P	G (2:1)	P	G(0.7:0.3)	P
30	3	65	1	37.94	***	0.94	ns	6.22	*
	8	63	1	6.01	*	0.55	ns	2.04	ns
	12	73	1	199.12	***	16.91	***	3.93	*
	15	77	1	97.86	***	16.78	***	8.22	**
	17	68	1	150.24	***	0.35	ns	3.62	ns
	20	72	1	83.53	***	6.11	*	1.11	ns
			6	574.70	***	41.63	***	25.15	***
			1	549.56	***	16.49	***	0.01	ns

* : $0.01 < P \leq 0.05$

** : $0.001 < P \leq 0.01$

*** : $P \leq 0.001$

Tabel V.19.3: Temperatuursafhankelijkheid van de sex-ratio bij vrijlevende mariene nematoden aan de hand van de G/q_{min}-test.

Soort	Sal. (°/₀₀)	df	G/q_{min}	P
M. microphthalma	20	3	6.18	ns
	30	3	1.24	ns
	11	3	3.70	ns
M. parva	30	3	2.89	ns
	20	2	9.61	ns
M. disjuncta	30	5	25.12	***

Tabel V.20. : Hartley's F_{max} test ($F_{max} = S^2max/S^2min$) naar de homogeniteit van de varianties.

Soort	Sal. (‰)	niet getransformeerd	ln getransformeerd
Embryonaal			
M. microphthalma	20	8.00 (P<0.01)	1.66 (P=0.05)
	30	44.91 (P<0.01)	7.79 (P<0.01)
	11	136.70 (P<0.01)	20.89 (P<0.01)
M. parelegantula	30	2.96 (P<0.01)	3.53 (P<0.01)
M. parva	30	4.08 (P<0.01)	7.91 (P<0.01)
C. nudicapitata	30	3.16 (P<0.01)	8.48 (P<0.01)
M. disjuncta	30	8.00 (P<0.01)	4.04 (P<0.01)
♀♀			
M. microphthalma	20	22.08 (P<0.01)	4.51 (P<0.01)
	30	19.58 (P<0.01)	3.76 (P<0.01)
	11	13.89 (P<0.01)	6.43 (P<0.01)
M. parelegantula	30	66.89 (P<0.01)	2.61 (0.01<P<0.05)
M. parva	30	16.41 (P<0.01)	2.59 (P<0.01)
C. nudicapitata	30	368.22 (P<0.01)	2.02 (P<0.01)
M. disjuncta	30	16.03 (P<0.01)	4.02 (P<0.01)
♂♂			
M. microphthalma	20	17.48 (P<0.01)	2.54 (P<0.01)
	30	18.79 (P<0.01)	3.83 (P<0.01)
	11	40.06 (P<0.01)	7.21 (P<0.01)
M. parva	30	18.77 (P<0.01)	1.46 ns
C. nudicapitata	30	248.27 (P<0.01)	2.52 (P<0.01)
M. disjuncta	30	19.98 (P<0.01)	6.14 (P<0.01)

Tabel V. 21. : Verband tussen ontwikkelingstijd (D), embryonale ontwikkeling (E), in dagen en de temperatuur (T) in °C voor vijf vrijlevende brakwaternematoden. Voor de volgende vergelijkingen : het machtsverband ($D = aT^b$), de kwadratische vergelijking ($D = a+bT+cT^2$) en de semilogaritmische kwadratische vergelijking : $\ln D = \ln a + T \ln b + T^2 \ln c$ worden de constanten (parameters), de gegroepeerde $(F_p)^-$, de niet-gegroepeerde F-waarde (F) en de coëfficiënt van determinatie (r^2) weergegeven.

Soort⊛	S☆	D (E) = aT^b (vgl. V.7.)					D (E) = $a + bT + cT^2$ (vgl. V.26.)						ln D (E) = ln a + T ln b + T^2 ln c (vgl.V.16.)					
		a	b	F_p	F	r^2	a	b	c	F_p	F	r^2	ln a	ln b	ln c	F_p	F	r^2
M. micro.	20																	
embryonaal		3504.84	-2.25	83.34***	39.89*	0.75	30.451	-2.003	0.035	55.00***	5.60(ns)	0.80	4.711	-0.213	0.002	39.26***	8.88(ns)	0.74
♀♀		4679.28	-1.96	125.52***	16.22(ns)	0.75	115.347	-8.132	0.152	86.00***	5.58(ns)	0.81	7.751	-0.403	0.007	81.51***	9.18(ns)	0.80
♂♂		7269.92	-2.10	208.56***	35.97*	0.79	115.662	-8.048	0.148	115.63***	11.70(ns)	0.85						
M. micro.	30																	
embryonaal		4260.32	-2.15	54.94***	25.73*	0.83	31.075	-1.494	0.018	14.05***	8.19(ns)	0.74	4.328	-0.129	0.001	26.33***	7.31(ns)	0.84
♀♀		7610.62	-2.01	1085.55***	540.84**	0.99	103.753	-6.281	0.103	400.86***	6414.26***°	0.99	5.939	-0.198	0.002	546.70***	185.55(ns)	0.99
♂♂		7285.93	-1.99	437.91***	236.55**	0.98	99.279	-5.850	0.094	192.96***	267.98*	0.97	5.811	-0.186	0.002	211.44***	71.73(ns)	0.98
M. micro.	11																	
embryonaal		1716.25	-1.92	42.37***	17.41(ns)	0.79	22.944	-1.092	0.013	12.60**	5.82(ns)	0.72	4.060	-0.137	0.001	19.96***	4.681(ns)	0.80
♀♀		2486.92	-1.67	73.65***	16.36*	0.87	76.997	-4.346	0.071	10.42**	1.12(ns)	0.68	7.705	-0.399	0.007	80.82***	13.57(ns)	0.94
♂♂		3415.57	-1.76	64.66***	19.31*	0.85	110.658	-7.328	0.133	61.74***	51.93(ns)	0.93	7.735	-0.392	0.007	49.74***	14.22(ns)	0.91
M. parel.	30																	
embryonaal		1827.86	-2.07	240.05***	96.48*	0.94	17.176	-0.920	0.013	180.71***	88.12(ns)	0.96	2.927	-0.060	-0.001	152.26***	150.78(ns)	0.95
♀♀		208042.99	-3.11	240.75***	49.69*	0.94	240.487	-17.379	0.320	248.02***	28.36(ns)	0.97	10.135	-0.537	0.009	262.40***	152.36(ns)	0.97
M. parva	30																	
embryonaal		689.39	-1.76	138.76***	37.23*	0.91	54.621	-5.584	0.149	60.65	9.61(ns)	0.90	5.687	-0.424	0.010	85.22***	16.58(ns)	0.93
♀♀		1754.61	-1.74	317.21***	69.45*	0.97	134.803	-13.573	0.361	111.20***	13.09(ns)	0.96	6.384	-0.382	0.009	254.47***	33.34(ns)	0.98
♂♂		1834.82	-1.78	321.11***	67.65*	0.97	133.305	-13.500	0.360	110.62***	12.88(ns)	0.96	6.426	-0.392	0.009	274.06***	53.69(ns)	0.98
C. nudic.	30																	
embryonaal		288.07	-1.45	178.18***	53.39*	0.93	38.542	-3.630	0.093	65.15***	6.39(ns)	0.91	4.675	-0.296	0.006	89.93***	15.93(ns)	0.93
♀♀		1167.48	-1.49	189.23***	36.91**	0.92	212.309	-21.895	0.586	325.19***	55.96*	0.98	5.872	-0.246	0.004	212.55***	33.92*	0.96
♂♂		1068.27	-1.48	191.26***	38.11**	0.92	203.153	-21.172	0.572	323.32***	48.73**	0.98	5.839	-0.253	0.004	183.66***	44.36**	0.96
M. disj.	30																	
embryonaal		23.75	-0.76	220.14***	135.55***	0.88	12.709	-1.101	0.030	195.46***	51.76**	0.93	2.690	-0.149	0.003	104.67***	47.77**	0.88
♀♀		118.13	-0.84	264.78***	324.91***	0.90	60.504	-5.688	0.160	121.77***	34.46**	0.90	4.271	-0.172	0.004	117.15***	70.11**	0.89
♂♂		108.19	-0.82	240.64***	259.04***	0.89	58.076	-5.536	0.158	118.31***	24.96*	0.89	4.231	-0.177	0.004	100.80***	46.75**	0.88

⊛ *M. micro.* = *M. microphthalma*
M. parel. = *M. parelegantula*
C. nudic. = *C. nudicapitata*
M. disj. = *M. disjuncta*

☆ S = saliniteit (°/₀₀)

° volgens Sokal en Rohlf is F_p de te gebruiken test.

Tabel V.22. : Statistische analyse van de allometrische functie (ln E) ln D = ln a + b ln T (vgl. V.8.). In de onderstaande tabel zijn de volgende statistieken opgenomen : Bartlett's χ^2 (test voor de homogeniteit van de varianties), respectievelijk voor (χ^2_0) en na (χ^2_1) $\log_e$ transformatie ; de som der kwadraten (SK$\int$ D(E)) en de vrijheidsgraden (vg $\int$ D(E)) voor de fout binnen de ontwikkelingstijden (= echte fout) ; de som der kwadraten (SK $\int$ r) en de vrijheidsgraden (vg $\int$ r) voor de fout rond de regressiecurve ; de som van kwadraten (SK Regr.) die wordt verklaard door de regressie. Het aantal vrijheidsgraden van SK Regr. is gelijk aan 1. De F-waarden F $\int$ r en F Regr. geven respectievelijk de significantie van de fout rond de regressiecurve en van de regressie zelf weer.

Soort	Sal. (‰)	Bartlett χ^2_0	Bartlett χ^2_1	SK$\int$D(E)	vg $\int$ D(E)	SK $\int$ r	vg $\int$ r	F ($\int$)	SK(regr.)	F Regr.
Embryonaal										
M. microphthalma	20	1.77(ns)	3.05(ns)	2.0117	26	0.3527	2	2.28(ns)	7.0374	39.89*
	11	14.57**	7.72(ns)	0.5549	9	0.4402	2	3.57(ns)	3.8330	17.41ns
	30	9.27*	4.19(ns)	0.5476	9	0.3473	2	1.42(ns)	4.4692	25.73*
M. parelegantula	30	7.09(ns)	5.87(ns)	0.2880	15	0.1192	2	3.10(ns)	5.7503	96.48*
M. parva	30	11.34*	2.61(ns)	0.3769	12	0.4292	2	6.83*	7.9890	37.23*
C. nudicapitata	30	5.43(ns)	3.15(ns)	0.1546	12	0.1407	2	5.45*	3.7585	53.39*
M. disjuncta	30	12.13*	13.19*	0.5126	25	0.1481	4	1.81(ns)	5.0155	135.55***
♀♀ me										
M. microphthalma	20	35.07***	19.01***	1.7992	39	1.0906	2	11.83***	8.8468	16.22; P=0.0565
	11	8.85*	8.30*	0.0788	9	0.3554	2	20.19***	2.9071	16.36; P=0.0560
	30	8.56*	3.94(ns)	0.0339	10	0.0169	2	2.49(ns)	4.5971	540.84**
M. parelegantula	30	9.01*	2.47(ns)	0.2166	14	0.3323	2	10.72**	8.2586	49.69*
M. parva	30	2.28(ns)	1.58(ns)	0.0143	8	0.1508	2	41.89***	5.2369	69.45*
C. nudicapitata	30	12.52*	2.93(ns)	0.1201	14	1.1397	3	44.17***	14.0230	36.91**
M. disjuncta	30	17.33**	4.31(ns)	0.5972	25	0.0754	4	0.79(ns)	6.1408	324.91***
♂♂										
M. microphthalma	20	29.64***	7.46(ns)	1.4290	39	0.5636	2	7.70**	10.1356	35.97*
	11	15.61**	13.95**	0.2144	9	0.3336	2	7.01*	3.2209	19.31*
	30	8.85*	5.67(ns)	0.0691	9	0.0349	2	2.27(ns)	4.1397	236.55**
M. parva	30	7.43(ns)	4.59(ns)	0.0087	8	0.1605	2	73.00***	5.4325	67.65*
C. nudicapitata	30	9.63*	7.59(ns)	0.1397	14	1.0809	3	36.03***	13.7327	38.11**
M. disjuncta	30	12.67*	3.62(ns)	0.6152	25	0.0903	4	0.92(ns)	5.8544	259.04***

Tabel V.23. : Statistische analyse, door middel van de F-statistiek, naar de significantie van de fout (SK f r = som van kwadraten van de fout rond de regressiecurve) rond de curve van drie verschillende regressiemodellen : vgl. V.2. ; V.16. en V.26. Hierbij werd de relatie tussen de ontwikkelingsduur van enkele van de voornaamste levenscyclus-stadia (juvenielen, wijfjes en mannetjes) en de temperatuur bestudeerd.

Soort	Sal. (‰)	Vergelijking (V.2.) $1/D(E) = a + kT$		Vergelijking (V.16.) $\ln D(\ln E) = \ln a + T \ln b + T^2 \ln c$		Vergelijking (V.26.) $D(E) = a + bT + cT^2$	
		SK f r	F	SK f r	F	SK f r	F
Embryonaal							
M. microphthalma	20	0.0680	2.06ns	0.3938	5.09*	10.0640	14.86***
	30	0.0089	6.27*	0.3084	3.79ns	13.4229	1.87ns
	11	0.0194	7.25*	0.4124	6.68*	10.1384	2.49ns
M. parelegantula	30	0.0555	6.37**	0.0194	1.01ns	0.3875	2.21ns
M. parva	30	0.0029	<1ns	0.2464	7.85*	41.6457	11.32**
C. nudicapitata	30	0.0009	<1ns	0.1187	9.20*	19.5462	43.61***
M. disjuncta	30	0.0156	1.77ns	0.1571	2.56ns	3.9463	5.66**
♀♀ me							
M. microphthalma	20	0.0031	3.06ns	0.5132	11.13**	205.35	24.41***
	30	0.0001	7.00*	0.0124	3.64ns	0.1250	<1ns
	11	-	-	0.1159	13.17**	290.97	115.75***
M. parelegantula	30	0.0012	3.65ns	0.0281	1.81ns	64.9314	19.57***
M. parva	30	0.0001	3.33ns	0.0796	44.22***	136.31	133.91***
C. nudicapitata	30	0.0011	17.50***	0.4342	25.24***	657.79	18.58***
M. disjuncta	30	0.0001	<1ns	0.1301	1.81ns	141.91	5.08**
♂♂							
M. microphthalma	20	0.0010	1.46ns	–	–	107.00	12.79***
	30	0.0002	3.33ns	0.0289	3.75ns	2.6490	<1ns
	11	-	-	0.1207	5.07ns	11.0140	1.21ns
M. parva	30	0.0001	5.71*	0.0818	74.36***	135.56	167.94***
C. nudicapitata	30	0.0011	12.33***	0.4845	16.15***	683.78	34.01***
M. disjuncta	30	0.0003	<1ns	0.1848	2.50ns	176.33	8.60***

Tabel V.24. : t-test om na te gaan of de exponent b (vgl. V.7.) significant verschillend is van -1. De standaardfout van b werd berekend met de gepoolde residual.

Soort	Sal. (°/₀₀)	b	Standaard-fout van b (gepoolde residual)	d f (n-2)	t-waarde	P	Referentie
Embryonaal							
M. microphthalma	20	-2.2528	0.2468	28	5.08	***	Deze studie
	30	-2.1464	0.2896	11	3.96	**	idem
	11	-1.9189	0.2948	11	3.12	**	idem
M. parelegantula	30	-2.0723	0.1338	17	8.01	***	idem
M. parva	30	-1.7609	0.1495	14	5.10	***	idem
C. nudicapitata	30	-1.4484	0.1085	14	4.13	***	idem
M. disjuncta	30	-0.7560	0.0510	29	4.78	***	idem
♀♀ me							
M. microphthalma	10	-1.9633	0.1752	41	5.50	***	idem
	30	-2.0105	0.0610	12	16.57	**	idem
	11	-1.6711	0.1947	11	3.46	**	idem
C. nudicapitata	30	-1.4927	0.1085	17	4.54	***	idem
M. parva	30	-1.7435	0.0979	10	7.59	***	idem
M. parelegantula	30	-3.1105	0.2005	16	10.53	***	idem
M. disjuncta	30	-0.8365	0.0514	29	3.18	**	idem
♂♂							
M. microphthalma	20	-2.1015	0.1455	41	7.57	***	idem
	30	-1.9942	0.0953	11	10.43	***	idem
	11	-1.7590	0.2188	11	3.47	**	idem
M. parva	30	-1.7758	0.0991	10	7.83	***	idem
C. nudicapitata	30	-1.4772	0.1068	17	4.47	***	idem
M. disjuncta	30	-0.8168	0.0527	29	3.48	**	idem
C. nudicapitata	20	-1.3144	0.1371	8	2.29	ns	Van Brussel (niet gepubl.)
P. caecus	20	-1.2813	0.1339	11	2.10	ns	idem
D. bruciei		-1.2469	0.1012	2	2.44	ns	Warwick, 1981a
O. oxyuris	20	-1.1270	0.0680	3	1.87	ns	Heip *et al.*, 1978
R. marina	15	-1.5912	0.1665	4	3.55	*	Hopper *et al.*, 1973
Diplolaimeloides sp.	15	-1.9697	0.0793	5	12.23	***	idem
D. ocellata	15	-2.8740	0.7590	3	2.47	ns	idem
Oncholaimus sp.	15	-2.7394	0.5863	2	2.97	ns	idem
H. dorsalis	15	-2.4521	0.4778	3	3.04	ns	idem
M. disjuncta	32	-0.6310	0.0126	3	29.29	***	Gerlach & Schrage, 1971
T. pertenuis	32	-1.0527	0.1785	2	0.30	ns	idem
R. marina		-0.6616	0.1027	2	3.298	ns	Bergholz & Brenning, 1978
P. orleji		-0.5844	0.0618	2	6.725	*	idem
M. parva	38	-1.3837	0.1526	2	2.514	ns	Garcia, 1982
M. multisetosa	38	-1.0017	0.0563	2	<1	ns	idem
A. denticulata	38	-0.6222	0.0320	2	11.806	**	idem
Monhystera sp.	38	-1.3718	0.2396	2	1.552	ns	idem

Tabel V.25. : t-test om na te gaan of de exponent b (vgl. V.7.) significant verschilt van -1. De standaardfout van b werd berekend met het gemiddeld kwadraat van de fout rond de regressielijn. In deze tabel zijn enkel de door ons bestudeerde soorten (Spuikom en Dievengat) opgenomen.

Soort	Sal. (‰)	b	Standaard-fout van b	d f (a-2)	t-waarde	P
♀♀ me						
M. *microphthalma*	20	-1.9633	0.4876	2	1.98	ns
	30	-2.0105	0.0863	2	11.71	**
	11	-1.6711	0.4133	2	1.62	ns
M. *parelegantula*	30	-3.1105	0.4413	2	4.78	*
M. *parva*	30	-1.7435	0.2092	2	3.55	ns
C. *nudicapitata*	30	-1.4927	0.2457	3	2.01	ns
M. *disjuncta*	30	-0.8365	0.0464	4	3.52	*
C. *nudicapitata*	20	-1.3144	0.2019	3	1.56	ns
P. *caecus*	20	-1.2813	0.1111	2	2.53	ns
♂♂						
M. *microphthalma*	20	-2.1015	0.3505	2	3.14	ns
	30	-1.9942	0.1297	2	7.67	*
	11	-1.7590	0.4004	2	1.90	ns
M. *parelegantula*	30	-	-	-	-	-
M. *parva*	30	-1.7758	0.2159	2	3.59	ns
C. *nudicapitata*	30	-1.4772	0.2393	3	1.99	ns
M. *disjuncta*	30	-0.8168	0.0507	4	3.61	*
Embryonaal						
M. *microphthalma*	20	-2.2528	0.3567	2	3.51	ns
	30	-2.1464	0.4233	2	2.71	ns
	11	-1.9189	0.4599	2	2.00	ns
M. *parelegantula*	30	-2.0723	0.2110	2	5.08	*
M. *parva*	30	-1.7609	0.2886	2	2.64	ns
C. *nudicapitata*	30	-1.4484	0.1983	2	2.26	ns
M. *disjuncta*	30	-0.7560	0.0649	4	3.76	*

Tabel V.26. : Statistische analyse van vergelijking V.2. : 1/D (E) = a + bT (voor coëfficiënten zie inleiding). In de tabel wordt de F_{max} (S^2 max./S^2 min.), de som van kwadraten (SK ƒ 1/D (E)) en de vrijheidsgraden (vg ƒ 1/D (E)) voor de fout binnen de ontwikkelingssnelheden (= echte fout) ; de som der kwadraten (SK ƒ 1) en de vrijheidsgraden (vg ƒ r) voor de fout rond de regressiecurve gegeven. Verder worden de volgende statistieken opgenomen : SK Regr. (met vg SK Regr. = 1) ; F ƒ r en F Regr. (voor uitleg zie Tabel V.22.).

Soort	Sal. (‰)	$F_{max.}$	SK ƒ 1/D (E)	vg ƒ 1/D (E)	SK ƒ r	vg ƒ r	F ƒ r	SK Regr.	F Regr.
Embryonaal									
M. micropthalma	20	327.5*	0.42873	26	0.06804	2	2.06ns	0.89042	26.17*
	30	4.7°ns	0.00640	9	0.00890	2	6.27*	0.13237	29.75*
	11	20.1ns	0.01208	9	0.01941	2	7.25*	0.17356	17.87ns
M. parelegantula	30	97.8ns	0.06540	15	0.05551	2	6.37**	0.73908	26.62*
M. parva	30	51.1ns	0.01871	12	0.00292	2	0.94ns	0.15346	105.1**
C. nudicapitata	30	47	0.000887	12	0.00096	2	0.65ns	0.09665	201.4**
M. disjuncta	30	366*	0.05519	25	0.01563	4	1.77ns	0.28146	71.98**
♀♀ me									
M. microphthalma	20	19.6(P<0.01)	0.01946	39	0.00306	2	3.06ns	0.05987	39.13*
	30	13.3ns	0.00011	10	0.00013	2	7.00*	0.01820	260.0**
M. parelegantula	30	620*	0.00243	14	0.00124	2	3.65ns	0.04564	73.61*
M. parva	30	244.5*	0.00010	8	0.00008	2	3.33ns	0.01318	329.5**
C. nudicapitata	30	350*	0.00035	14	0.00106	3	17.50***	0.01815	51.9**
M. disjuncta	30	22ns	0.00316	25	0.00033	4	0.62ns	0.01953	244.0***
♂♂									
M. microphthalma	20	10.7(P≈0.05)	0.01374	39	0.00101	2	1.46ns	0.07037	137.98***
	30	27.5°ns	0.00025	9	0.00020	2	3.33ns	0.01656	165.6**
M. parva	30	66.7°ns	0.00005	8	0.00008	2	5.71*	0.01474	368.5**
C. nudicapitata	30	10.000(P<0.01)	0.00045	14	0.00112	3	12.33***	0.01889	51.05**
M. disjuncta	30	42ns	0.00440	25	0.00032	4	0.45ns	0.01934	241.8***

Tabel V.27. : Statistische analyse van vergelijking V.2. ; k is de constante van thermische labiliteit ; S is het product van de ontwikkelingstijd en de effectieve temperatuur ; T_o is de biologische nul ; de getallen tussen haakjes geven de 90% betrouwbaarheidsintervallen.

Soort	Sal. (‰)	S	k ± SE	T_o (°C)	r^2	F (gegroepeerde fout)	n	Auteurs
M. microphthalma	20	135.1 (116.7 - 160.5)	0.00740 ± 0.00071	8.4 (4.3 - 11.8)	0.73	108.99***	43	deze studie
	30	167.2 (158.5 - 177.0)	0.00598 ± 0.00020	10.1 (9.1 - 11.1)	0.99	895.04***	14	idem
M. disjuncta	30	199.3 (176.6 - 288.4)	0.00502 ± 0.00039	-1.4 (-4.3 - 1.0)	0.85	162.31***	31	idem
M. parva	30	153.1 (144.4 - 163.0)	0.00653 ± 0.00024	4.7 (3.7 - 5.6)	0.987	741.05***	12	idem
C. nudicapitata	30	189.5 (170.3 - 213.3)	0.00528 ± 0.00036	4.5 (2.6 - 6.1)	0.93	218.46***	19	idem
M. parelegantula	30	96.8 (86.7 - 109.5)	0.01033 ± 0.00073	13.7 (11.7 - 15.5)	0.93	199.12***	18	idem
Embryonaal								
M. microphthalma	20	28.1 (22.7 - 37.0)	0.03556 ± 0.00502	12.6 (7.4 - 16.5)	0.64	50.19***	30	idem
	30	56.5 (47.8 - 69.3)	0.01769 ± 0.00181	10.6 (7.5 - 13.2)	0.90	95.16***	13	idem
	11	52.0 (42.3 - 67.6)	0.01923 ± 0.00247	9.5 (4.6 - 12.9)	0.85	60.62***	13	idem
M. parelegantula	30	28.9 (24.7 - 34.8)	0.03464 ± 0.00340	11.6 (8.1 - 14.3)	0.86	103.92***	19	idem
M. parva	30	55.9 (47.5 - 67.9)	0.01788 ± 0.00179	4.6 (1.4 - 7.1)	0.88	99.33***	16	idem
C. nudicapitata	30	62.4 (54.3 - 73.5)	0.01602 ± 0.00137	3.5 (0.7 - 5.8)	0.91	137.67***	14	idem
M. disjuncta	30	52.5 (45.3 - 62.3)	0.01905 ± 0.00177	-2.2 (-5.9 - (+0.6))	0.80	115.25***	31	idem
C. nudicapitata	20	250.0 (190.5 - 363.7)	0.00400 ± 0.00076	3.6 (-11.2 - 10.4)	0.93	27.48*	4	Van Brussel (ongepubl.)
P. caecus	20	943.4 (795.3 - 1159.3)	0.00106 ± 0.00012	1.9 (-7.7 - 7.6)	0.98	85.33*	4	idem
O. oxyuris	20	2325.6 (2086.2 - 2627.1)	0.00043 ± 0.00003	0.9 (-3.9 - 4.8)	0.98	153.57***	5	Heip *et al.*, 1978
D. bruciei	26	144.7 (124.3 - 173.2)	0.00691 ± 0.00069	4.4 (-4.2 - 9.7)	0.98	101.89**	4	Warwick, 1981a
D. ocellata	15	89.4 (70.3 - 122.9)	0.01118 ± 0.00185	15.2 (5.5 - 20.5)	0.95	36.56*	4	Hopper *et al.*, 1973
Oncholaimus sp.	15	321.5 (275.0 - 387.1)	0.00311 ± 0.00032	13.4 (8.3 - 17.2)	0.98	95.09*	4	idem
H. dorsalis	15	486.5 (374.7 - 689.0)	0.00206 ± 0.00037	12.7 (1.2 - 18.8)	0.91	31.33**	5	idem
Diplolaimelloides sp.	15	91.9 (83.0 - 103.0)	0.01088 ± 0.00071	10.4 (6.9 - 13.3)	0.98	235.13***	6	idem
R. marina	15	41.8 (35.1 - 51.5)	0.02395 ± 0.00275	6.4 (-1.1 - 11.7)	0.95	76.12***	6	idem
T. pertenuis	32	436.0 (335.5 - 625.4)	0.00229 ± 0.00042	1.6 (-13.6 - 7.7)	0.94	29.58*	4	Gerlach & Schrage, 1971
M. disjuncta	32	268.4 (227.9 - 325.5)	0.00373 ± 0.00040	-3.9 (-10.3 - 0.5)	0.97	86.26***	5	idem
M. denticulata	26	211.8	0.00472 ± 0.00016	3.6	0.99	867*	3	Tietjen & Lee, 1972

Tabel V.28. : Q_{10}-waarden berekend aan de hand van vergelijking $D = S\ (t-t_o)$ met $Q_{10}^{(T_2-T_1)/10} = v_2/v_1$, waarbij v_1 (= $1/T_{min}$) de ontwikkelingssnelheid dag^{-1} is bij T_1 (°C) en v_2 de ontwikkelingssnelheid bij T_2 (°C) ; met $T_2 > T_1$.

Soort	Sal. (°/oo)	Temperatuursinterval (°C)						
		0 - 5	5 - 10	10 - 15	15 - 20	20 - 25	25 - 30	30 - 35
M. microphthalma	20	-	-	17.7(?)	3.11	2.05	1.70	-
	30	-	-	-	4.12	2.27	1.79	-
M. parelegantula	30	-	-	-	12.29(?)	2.94	2.01	1.67
M. parva	30	-	104.08(?)	3.76	2.20	1.76	-	-
C. nudicapitata	30	-	106.61(?)	3.62	2.17	-	-	-
	20	-	20.71(?)	3.17	2.07	1.70	-	-
M. disjuncta	30	21.63(?)	3.19	2.07	1.70	-	-	-
P. caecus	20	-	6.93(?)	2.62	1.91	1.63	-	-
O. oxyuris	20	-	4.90	2.39	1.84	1.59	1.46	-
D. bruciei	26	-	-	3.58	2.16	1.74	1.54	-
D. ocellata	15	-	-	-	-	4.17	2.28	-
Oncholaimus sp.	15	-	-	-	17.88(?)	3.11	2.05	-
H. dorsalis	15	-	-	-	10.28(?)	2.85	1.98	-
Diplolaimelloides sp.	15	-	-	-	9.96(?)	2.31	1.80	-
R. marina	15	-	-	5.70(?)	2.50	1.87	1.61	-
T. pertenius	32	-	6.07(?)	2.54	1.88	-	-	-
M. disjuncta	32	5.15(?)	2.43	1.84	1.60	-	-	-
M. denticulata	26	-	21.56(?)	3.18	2.07	1.70	-	-

Tabel V. 29. : Bepaling van de parameters T_m, T_σ en R_m van de ontwikkelingssnelheidscurve $R(T) = R_m e^{-1/2}[(T-T_m)/T_\sigma]^2$, waarbij T_m de optimale temperatuur, T_σ de temperatuursdeviatie en R_m de maximale ontwikkelingssnelheid is, n is het aantal koppels.

Soort	Sal. (°/₀₀)	n	T_m(°C)	T_σ(°C)	R_m(%)	Bron
M. microphthalma	20	5	27.9	7.6	15.3	deze studie
	11	5	26.6	7.6	10.8	idem
	30	5	31.1	10.1	10.9	idem
C. nudicapitata	30	6	22.2	8.6	7.8	idem
	20	5	24.5	10.6	6.6	Van Brussel in Heip *et al.*, 1985
M. parva	30	5	22.1	7.7	10.9	deze studie
M. disjuncta	30	7	21.2	10.2	10.4	idem
R. marina	15	7	33.0	11.9	59.6	Hopper *et al.*, 1973
Diplolaimelloides sp.	15	8	32.7	10.5	21.5	idem
D. ocellata	15	6	29.9	6.2	17.2	idem
Oncholaimus sp.	15	5	29.5	6.7	5.0	idem
H. dorsalis	15	6	29.8	6.8	3.9	idem
E. paralittoralis	15	4	27.0	4.9	5.1	idem

Tabel V.30. : Vergelijking tussen de met vergelijkingen V.17., V.7. en V.9. berekende T_{min}'s en de experimentele T_{min}'s. χ^2 is de χ^2 goodness of fit en tussen haakjes wordt de som van de kwadraten van de deviaties tussen de berekende en de experimentele data gegeven.

Soort	Sal. (‰)	T(°C)	T_{min} (exper.)	T_{min} vgl. 17	T_{min} vgl. 9	T_{min} vgl. 7
M. microphthalma	20	15	27.8	27.6	27.4	23.7
		20	10.2	11.2	10.7	13.1
		25	7.8	7.8	7.8	8.3
		30	6.6	6.6	6.4	5.7
				χ^2 : 82.8***	23.3**	807.92***
				(1.04)	(0.45)	(26.28)
	30	15	32.4	32.7	32.7	32.6
		20	19.0	16.8	18.3	18.4
		25	11.2	11.0	11.8	11.8
		30	8.4	9.2	8.2	8.2
				χ^2 : 78.34***	31.49***	30.3***
				(5.61)	(0.98)	(0.80)
	11	15	28.1	29.7	27.9	24.9
		20	14.5	13.5	13.6	15.9
		25	8.7	9.5	10.7	11.2
		30	10.6	10.2	9.2	8.5
				χ^2 : 119.38***	694.71***	1298.52***
				(4.36)	(6.81)	(22.86)
M. parelegantula	30	15	54.3	-	56.9	49.4
		20	18.1	-	15.9	19.6
		25	7.9	-	8.4	9.5
		30	6.3	-	5.5	5.3
				χ^2 : -	728.66***	2320.39***
					(12.49)	(29.82)
M. parva	30	8	50.6	49.1	50.2	45.9
		12	19.6	21.7	20.2	23.0
		17	12.7	11.4	12.2	12.7
		22	8.8	9.2	9.0	8.2
				χ^2 : 132.70***	17.34***	202.02***
				(8.510)	(0.810)	(34.01)
C. nudicapitata	30	3	153.6	155.0	162.2	189.7
		8	76.9	50.1	60.4	48.1
		12	24.7	25.9	32.0	27.3
		17	17.3	15.4	16.5	16.8
		22	9.7	12.8	9.4	11.7
				χ^2 : 2946.45***	1246.76***	2213.34***
				(734.860)	(400.230)	(2143.66)
M. disjuncta	30	3	52.3	47.2	52.0	50.8
		8	18.6	22.2	20.4	21.3
		12	17.2	14.4	14.5	14.8
		15	11.8	11.6	12.1	12.2
		17	10.9	10.5	11.0	10.9
		20	9.3	9.7	9.7	9.4
				χ^2 : 227.12***	116.69***	111.18***
				(47.70)	(10.880)	(15.47)

Tabel V.31. : Coëfficiënten van Bèlehràdek's functie $T_{min} = a\ (T - \alpha)^b$, berekend volgens de methode van MacLaren (1963) waarbij α wordt gefixeerd. Er wordt geïtereerd naar de hoogste coëfficiënt van determinatie (R^2), zie ook Heip (1974) voor een numeriek voorbeeld.

Soort	Sal. (°/₀₀)	α	a	b	R^2	Auteurs
M. microphthalma	20	14	27.4	-0.5256	0.9976	deze studie
	30	1	4882.6	-1.8970	0.9956	idem
	11	14	27.9	-0.4004	0.9123	idem
C. nudicapitata	30	-13	3861870.6	-3.6347	0.9740	idem
M. parva	30	6	89.3	-0.8296	0.9986	idem
M. parelegantula	30	12	238.2	-1.3030	0.9918	idem
M. disjuncta	30	1	87.3	-0.7473	0.9803	idem
C. nudicapitata	20	-3	1963.3	-1.4878	0.9298	Van Brussel (niet gepubl.)
P. caecus	20	8	189.6	-0.5332	0.9990	idem
D. bruciei	26	-2	642.3	-1.3669	0.9870	Warwick, 1981a
O. oxyuris	20	0	3529.5	-1.1270	0.9892	Heip *et al.*, 1978
R. marina	15	8	27.7	-0.8891	0.9734	Hopper *et al.*, 1973
Diplolaimelloides sp.	15	0	4906.9	-2.0471	0.9969	idem
D. ocellata	15	17	39.5	-0.6951	0.9604	idem
Oncholaimus sp.	15	17	86.0	-0.5660	0.9997	idem
H. dorsalis	15	16	190.9	-0.7317	0.9523	idem

Tabel V. 32. : Aantal jaarlijkse juvenieleperioden van brakwaternematoden uit het Dievengat (20°/$_{oo}$ S) en de Spuikom (30°/$_{oo}$ S) van Oostende. De integralen werden berekend met Simpson's benaderende methode (continu). De dagelijkse ontwikkelingssnelheden werden geschat met zeven verschillende vergelijkingen : vgl. V.9. = Bèlehràdek's functie ; vgl. V.17 = normale probabiliteitsdistributie ; vgl. V.7. = allometrische functie ; vgl. V.26. = kwadratische vergelijking ; vgl. V.16. = semilogaritmische kwadratische vergelijking.

Soort	Sal. (°/$_{oo}$)	Vgl.V.9.	Vgl.V.17.	Vgl. V.7.		Vgl.V.7.*		Vgl.V.26.		Vgl.V.26*		Vgl.V.16.		Vgl.V.16.*	
				♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
M. microphthalma	20	9.5	10.2	11.0	10.4	9.9	9.5	11.6	10.6	9.4	8.3	11.0	-	10.3	-
C. nudicapitata	30	13.5	14.1	13.0	13.8	13.0	13.8	18.8	20.1	18.8	20.1	13.6	14.3	13.6	14.3
	20	10.1	11.6	10.1	10.5	10.1	10.5	10.9	11.4	10.9	11.4	-	-	-	-
M. parva	30	16.5	18.0	17.0	18.1	16.4	17.4	22.3	23.6	21.2	22.5	18.0	18.8	17.3	18.1
M. disjuncta	30	23.2	23.3	23.4	24.2	23.4	24.2	22.5	23.5	22.5	23.5	23.0	23.8	23.0	23.8
O. oxyuris	20	1.6	-	1.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P. caecus	20	3.2	-	3.5	3.8	3.4	3.6	3.8	4.1	3.4	3.7	-	-	-	-
M. parelegantula	30	6.4	-	6.5	-	6.3	-	6.7	-	5.6	-	6.3	-	6.1	-

* : aantal juveniele perioden na correctie voor de basale temperatuur (T_o).

Tabel V.33. : Aantal juveniele perioden (D(t)) van *M. microphthalma* bij een constante saliniteit van 20°/$_{oo}$ S en na correctie voor de saliniteitsfluctuatie in het habitat (D(t)Sal.). Om de ontwikkelingssnelheid te berekenen werden de staalnametemperatuur en saliniteit gebruikt. De integralen werden berękend met de trapeziumregel.

	Temperatuur (°C) jaargemiddelde	Sal. (°/$_{oo}$) jaargemiddelde		Temperatuur (°C) gemiddelde in de ontwikkelingsperiode	Sal. (°/$_{oo}$) gemiddelde in de ontwikkelingsperiode	D(t)	D(t) Sal.
1977	11.9	21.7		15.8	23.4	9.8	8.5
1978	12.6	19.5		16.8	21.9	10.7	10.0
1979	12.0	16.1		17.2	18.2	11.4	10.3
1980	11.8	17.4		19.3	19.9	13.1	12.8
			$\overline{X}$	17.3	20.9	11.3	10.4
			SD	1.50	2.28	1.40	1.78
			SE	0.74	1.14	0.70	0.89

Tabel V.35. : Ontwikkelingsacceleratie gemeten als $Q_{10} = (v_1/v_2)^{10/(T_1-T_2)}$ in verschillende temperatuursintervallen (data tussen haakjes). $v = 1/T_{min}$; de temperatuur, T, is in ° Celcius en $T_1 < T_2$.

Soort	Sal. (°/₀₀)	Q_{10} (temperatuursinterval)		Auteurs
Monhystera disjuncta	32	6.99 (0-10.5)	1.47 (10.5-19.5)	Gerlach & Schrage,1971
Theristus pertenuis	32	2.16 (7-14)	2.99 (14-19.5)	idem
Monhystera denticulata	13	5.47 (5-15)	1.80 (15-25)	Tietjen & Lee, 1972
	26	10.00 (5-15)	1.80 (15-25)	idem
	39	-	2.00 (15-25)	idem
Rhabditis marina	15	3.64 (12-21)	1.28 (21-30)	Hopper *et al.*, 1973
Diplolaimella sp.	15	3.59 (12-21)	2.29 (21-30)	idem
Rhabditis marina	5	1.79 (5-16)	1.57 (16-25)	Bergholz & Brenning,1978
Prochromadora orleji	5	1.94 (5-16)	1.20 (16-25)	idem
Oncholaimus oxyuris	18 - 23	3.73 (5-15)	1.50 (15-25)	Heip *et al.*, 1978
Diplolaimella bruciei	26	>7.11 (5-15)	1.64 (15-25)	Warwick, 1981a
Monhystera disjuncta	30	3.44 (3-12)	2.16 (12-20)	deze studie
Monhystrella parelegantula	30	6.84 (15-25)	1.19 (25-30)	idem
Chromadora nudicapitata	30	7.62 (3-12)	2.55 (12-22)	idem
Monhystera microphthalma	20	3.57 (15-25)	0.76 (25-35)	idem
C. nudicapitata	20	3.39 (5-15)	1.47 (15-25)	Heip *et al.*, in druk
Atrochromadora denticulata	38	1.74 (10-20)	1.32 (20-25)	Garcia, 1982
Monhystera sp.	38	1.89 (10-20)	2.57 (20-30)	idem
Monhystera parva	38	2.95 (10-20)	1.43 (20-30)	idem
M. multisetosa	38	2.11 (10-20)	1.38 (20-30)	idem

Tabel V.36. : Saliniteitstolerantie van de bestudeerde nematodensoorten, vanaf 100% zeewater (35°/$_{oo}$ S) tot de aangegeven saliniteit (°/$_{oo}$). Enkel als de bovengrens verschillend is van 35°/$_{oo}$ S, worden beide grenzen gegeven (tabel gemodificerd naar Vincx uit Heip *et al.*, in druk).

Soort	Ondergrens(°/$_{oo}$)	Referenties
C. nudicapitata	17	1,6,13
C. germanica	24→→→→9	7,13
D. islandica	0.5	4
D. oschei	27.5	2
C. tenuis	25→→→→4	1,6,13
M. microphthalma	25→→→→11	4,14
M. parelegantula	11	2,14
N. poecilosomoides	18	7
O. oxyuris	0.5	1,2,4,6,11,14
P. caecus	0.5	1,3,4,6,8,12,13,14
T. pertenuis	11	4,5,6,14
M. parva	0.5	4,6,9,10,14

Voor de referenties wordt verwezen naar Heip *et al.*, in druk.

1. Gerlach (1953) : Kiel ; Noordzeekust.
2. Meyl (1954, 1955) : Schorre ; W.-Duitsland.
3. Capstick (1959) : Blyth estuarium, Engeland.
4. Bilio (1966) : Noordzee.
5. Skoolmun & Gerlach (1971) : Weser estuarium.
6. Brenning (1973) : Baltische kust.
7. Lasserre *et al.* (1975) : salina's Arachon Frankrijk.
8. Elmgren (1976) : Baltische Zee.
9. Möller *et al.* (1976) : Baltische kust.
10. Warwick & Price (1979) : Lynher estuarium, Engeland.
11. Jensen (1981) : Baltische kust.
12. Bouwman (1983) : Waddenzee, Eems Dollart estuarium, Nederland.
13. Jensen (1984a) : Finland, Baltische Zee.
14. Smol (unpubl.) : Dievengat, België.

Tabel V.38. : Verband tussen versgewicht (♀♀ me) en het aantal juveniele perioden (maximum aantal generaties) per jaar.

Soort		Voedings-type	Gewicht (♀♀ me) (µg)		Aantal generaties $jaar^{-1}$ = D(t) Exp	Auteurs
Enoplus communis	(V)	2B	81	Woods Hole (Massachusetts)	1	Wieser & Kanwisher,1960
Adoncholaimus thallassophygas	(V)	2B	22	NO-kanaal (Kiel, W.-Duitsland)	2-3	Schütz, 1966
Axonolaimus demani	(V)	1B	2.4	idem	2-3	idem
Anticoma limalis	(V)	1A	20	idem	2	idem
Enoploides spiculohamatus	(V)	2B	24.4	Weser-estuarium (Noordzee)	2-3	Skoolmun & Gerlach,1971
Oncholaimus brachycercus	(V)	2B	11	idem	1-2	idem
Viscosia viscosia	(V)	2B	8	idem	1-2	idem
Theristus setosus	(V)	1B	5	idem	3	idem
T. pertenuis	(C)	1B	0.3-1.9 (0.73)	Noordzee	5-7°	Gerlach & Schrage,1971
Monhystera disjuncta	(C)	1B	0.3-5 (1.77)	idem	12-17°	idem
M. denticulata	(C)	1B	0.45	North Sea Harbour (New-York)	15-21	Tietjen & Lee, 1972
Pontonema vulgare	(V)	2B	350	Witte Zee (Rusland)	0.5	Malakhov,1974a
Chromadora germanica	(C)	2A	0.3	North Sea Harbour (New-York)	13	Tietjen & Lee,1977b
Oncholaimus oxyuris	(C)	2B	20	Dievengat	1.6°	Heip *et al.*, 1978
Rhabditis marina	(C)	1A / 1B	0.5 - 37 (12.5)	Baltische Zee	10°⁻	Bergholz & Brenning,1978
Prochromadora orleji	(C)	2A	0.45	idem	5°	idem
Oncholaimus oxyuris	(V)	2B	20	Dievengat	1-2	Smol *et al.*,1980
Diplolaimelloides bruciei	(C)	1B	0.45	Lynher-estuarium (U.K.)	17°	Warwick,1981a
Monhystrella parelegantula	(C)	1B	(0.09	Spuikom Oostende	5-5.5)°⁺	Vranken *et al.*,1981
Monhystera microphthalma	(C)	1B	0.7	Dievengat	10	deze studie
Chromadora nudicapitata (Spuikom)	(C)	2A	0.9	Spuikom	13°	idem
C. nudicapitata (Dievengat)	(C)	2A	0.9	Dievengat	10°	idem
Monhystera parva	(C)	1B	0.4	Spuikom	16°	idem
M. disjuncta	(C)	1B	0.3-5 (1.77)	Spuikom	23°	idem
Paracanthonchus caecus	(C)	2A	3.3	Dievengat	3.5°	idem
Monhystrella parelegantula (gecorrigeerd)	(C)	1B	0.09	Spuikom	6.3°	idem
Atrochromadora denticulata	(C)	2A	0.29	Lagune du Brusc (France)	14.3	Garcia,1982
Monhystera sp.	(C)	1B?	0.109	idem	14.4	idem
M. parva	(C)	1B	0.187	idem	±13.8°	idem
M. multisetosa	(C)	1B	0.078	idem	±16.7°	idem
Mesacanthion diplechma	(V)	2B	35.5	Noordzee (Duitse Bocht)	1	Lorenzen,1974

° zonder saliniteits-correctie
+ werden niet opgenomen in de berekeningen

$\bar{X}$ = 8.1
SD = 6.7
SE = 1.25
95%C.I.= ±2.50
N = 29

Tabel VI.2. : Levenscyclusparameters voor verschillende nematodensoorten bij verschillende temperaturen, Temp (°C). De parameters die de generatietijd definiëren zijn in dagen (d), de toenamecapaciteit, r_c en de natuurlijke intrinsieke toenamesnelheid, r_m, zijn in reciproke dagen (d^{-1}).

Soort	Temp. (°C)	R_o	$r_c(d^{-1})$	$r_m(d^{-1})$	T_c(d)	T(d)	$\bar{T}$(d)	T_{min}(d)	Juveniele mortaliteit (%)	Auteurs
R. marina	25	200	0.740	0.801	7.2	6.6	6.2	4.5	50	deze studie*
	25	400	0.837	0.914	7.2	6.6	6.1	4.5	0	deze studie
M. lheritieri	25	265	1.015	1.447	5.5	3.9	3.2	2.3	0	Grootaert,1976
L. vulvapapillatum	25	167	0.061	0.084	83	61	49	36	40	Grootaert & Small,1982
	28	155	0.077	0.099	65	51	43	31	40	idem

* Levenscyclusobservaties uit deze studie, gecombineerd met een mortaliteitspercentage van 50% gegeven door Tietjen *et al.* (1970).

Tabel VI.3. : Vergelijking van verschillende manieren om r_m te bepalen. De eenheid van al de formules is dag^{-1}, behalve voor vergelijking VI.7, waar de eenheid dag^{-1}) is. Data voor *M. lheritieri* en *L. vulvapapillatum* werden bepaald van figuren gegeven door Grootaert (1976) en Grootaert & Small (1982).

Soort	Temp. (°C)	Vgl(VI.1)	Vgl(VI.3)	Vgl(VI.6)	Vgl(VI.7)	Vgl(VI.9)	Juveniele mortaliteit (%)
R. marina	25	0.801	0.740	1.331	0.952	1.177	50
	25	0.914	0.837	1.331	0.952	1.331	0
M. lheritieri	25	1.447	1.015	2.427	1.496	2.427	0
L. vulvapapillatum	25	0.084	0.061	0.156	0.025	0.142	40
	28	0.099	0.077	0.179	0.040	0.163	40

Tabel VII.3. : Populatiegroei van brakwaternematoden bij verschillende temperaturen en een gefixeerde saliniteit. Coëfficiënten van de logistische groeivergelijking $N_t = k / (1 + e^{-r(t-t_o)})$, gefit met een combinatie van Yule's (1925) geselecteerde puntenmethode en de grafische methode van Ricklefs (1967) ; r is de per capita groeisnelheid ; K is de assymptotische densiteit en t_o is het punt waarbij N = K/2. De tijd dat de populatie groeit en de maximale populatiedensiteit, $N_{max}(cm^{-2})$ worden ook weergegeven. De eieren werden niet geteld.

Soort	Sal. (°/₀₀)	Temp. (°C)	r (dag^{-1})	K ($N.cm^{-2}$)	t_o (dagen)	N_{max} (cm^{-2})	tijd (dagen)
M. microphthalma	20	15	0.102	506	52.6	610	84
		20	0.277	1255	28.4	1247	49
		25	0.268	1197	18.9	1197	40
		30	0.350	1158	15.5	1157	31
M. microphthalma	30	15	0.057	790	128.6	518	130
		20	0.104	613	66.6	730	92
		25	0.192	544	36.7	629	55
M. microphthalma	11	15	0.135	458	28.8	458	49
		17	0.096	630	65.7	627	125
		20	0.189	868	24.8	868	47
		25	0.223	986	30.1	984	70
M. parva	30	8	0.105	210	42.0	221	101
		12	0.192	282	22.2	276	42
		17	0.225	265	18.4	262	37
		22	0.443	406	10.4	380	16
C. nudicapitata	30	3	0.029	26	102.8	26	268
		8	0.113	86	39.9	107	71
		12	0.248	131	17.9	130	40
		17	0.176	101	20.0	112	46
		22	0.448	81	8.1	80	18
M. disjuncta	30	3	0.102	423	54.4	400	84
		8	0.114	614	41.4	494	106
		12	0.121	548	50.1	507	77
		15	0.260	372	18.0	345	27
		18	0.131	1186	44.7	1021	57
		20	0.116	178	37.6	190	52
R. marina	20	20	0.851	1559	7.9	1560	13
		25	1.567	303	3.7	351	7
		30	0.996	550	6.0	551	11

Tabel VII.19. : *Monhystera microphthalma* : populatiegroei bij 20°/$_{oo}$ S.

15°C		20°C		25°C		30°C	
tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 5 repl.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 5 repl.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 5 repl.)	tijd (dagen)	N.cm^{-2} (±SE, 5 repl.)
0	0.8	0	0.8	0	0.8	0	0.8
5	0.8	5	1.8(±0.54)	5	6.8(±0.70)	3	4.2(±0.91)
12	3.5(±0.24)	12	13.0(±2.33)	10	42.3(±3.95)	5	15.8(±2.22)
19	10.3(±0.54)	17	45.5(±3.73)	15	312.2(±75.53)	7	37.5(±5.04)
24	25.5(±2.19)	23	296.1(±19.79)	17	561.0(±118.28)	10	207.4(±28.57)
29	42.4(±4.59)	28	598.9(±70.09)	20	796.3(±71.55)	12	509.1(±24.91)
34	71.6(±11.55)	33	960.2(±32.35)	25	956.6(±75.36)	15	578.1(±62.92)
40	164.9(±45.13)	38	1171.5(±41.24)	29	1184.4(±110.17)	18	833.4(±53.50)
48	201.0(±51.39)	43	1370.7(±49.66)	32	1165.3(±64.05)	21	961.3(±48.04)
54	278.5(±54.26)	44	1096.7(±25.09)	33	1139.8(±131.50)	23	1082.1(±64.71)
63	388.4(±75.67)	49	1247.2(±116.50)	37	1174.6(±85.21)	31	1156.9(±25.43)
76	446.0(±72.65)	50	877.7(±29.95)	40	1197.3(±87.79)	37	1062.7(±53.96)
82	375.8(±0.55)	57	899.3(±41.78)	45	1119.8(±21.57)		
90	515.9(±67.11)						
103	519.6(±83.85)						
111	474.9(±67.11)						
126	478.7(±78.28)						
142	453.5(±70.95)						

Tabel VII.20. : *Monhystera microphthalma* : populatiegroei bij 11°/$_{oo}$ S.

15°C		17°C		20°C		25°C	
tijd (dagen)	N.cm^{-2} (±SE, 3 repl.)	tijd (dagen)	N.cm^{-2} (±SE, 3 repl.)	tijd (dagen)	N.cm^{-2} (±SE, 3 repl.)	tijd (dagen)	N.cm^{-2} (±SE, 2 repl.)
0	0.8	0	2	0	0.8	0	2.0
24	4.0(±0.74)	7	2.6(±0.08)	7	1.0(±0.23)	6	6.5(±1.80)
31	5.8(±0.69)	16	4.2(±1.97)	13	3.1(±0.80)	13	11.2(±3.33)
41	6.0(±0.34)	23	8.3(±4.16)	20	6.4(±1.10)	20	37.8(±5.30)
49	6.6(±0.46)	29	13.8(±7.10)	28	6.3(±1.41)	28	346.4(±100.87)
59	7.0(±0.64)	35	22.6(±11.40)	39	3.6(±0.84)	34	802.8(±60.50)
68	11.6(±2.73)	41	57.1(±28.81)	47	4.2(±0.87)	41	923.4(±8.37)
76	25.4(±7.21)	47	98.6(±47.37)	55	8.0(±2.21)	49	967.5(±112.50)
83	54.2(±19.38)	54	175.0(±83.22)	62	27.4(±11.33)	55	856.5(±53.75)
91	132.1(±53.65)	63	285.0(±135.01)	69	95.2(±48.36)	62	876.1(±2.87)
97	216.7(±76.64)	70	404.2(±186.65)	75	286.9(±150.01)	70	983.5(±15.75)
104	344.7(±121.38)	78	481.4(±191.11)	81	501.8(±240.01)	79	893.0(±27.25)
111	458.1(±141.67)	83	520.4(±167.28)	87	654.5(±205.86)	86	934.1(±26.38)
117	431.9(±146.67)	91	582.3(±169.86)	94	815.1(±171.14)	97	844.5(±22.50)
124	443.3(±160.24)	98	578.4(±153.80)	102	867.7(±174.00)	105	627.0(±123.00)
131	381.3(±111.97)	105	540.0(±166.80)	107	800.6(±110.18)	113	498.3(±36.75)
		125	627.2(±208.89)	114	819.4(±84.28)	120	320.5(±36.00)
				122	808.9(±80.87)		
				129	829.2(±81.08)		
				136	767.1(±78.80)		
				143	387.4(±128.13)		

Tabel VII.21. : *Monhystera microphthalma* : populatiegroei bij 30°/$_{oo}$ S.

15°C		20°C		25°C	
tijd (dagen)	N.cm^{-2} (±SE, 3 repl.)	tijd (dagen)	N.cm^{-2} (±SE, 4 repl.)	tijd (dagen)	N.cm^{-2} (±SE, 3 repl.)
0	0.8	0	0.8	0	0.8
7	0.8(±0.04)	5	1.1(±0.07)	7	1.1(±0.02)
14	1.4(±0.41)	13	1.6(±0.24)	13	5.1(±0.91)
21	1.9(±0.33)	21	4.4(±1.49)	20	14.8(±4.87)
29	2.3(±0.53)	27	7.7(±3.20)	28	109.6(±46.85)
37	6.4(±1.97)	34	17.2(±7.83)	34	272.3(±77.05)
45	8.0(±2.31)	40	40.5(±16.81)	41	386.2(±85.39)
51	9.1(±2.25)	48	86.3(±40.40)	48	464.3(±54.74)
59	14.1(±4.18)	55	190.0(±50.09)	52	519.2(±23.25)
64	16.4(±4.76)	63	272.9(±40.58)	55	629.3(±139.25)
71	19.7(±7.49)	71	349.8(±32.68)	59	609.6(±113.48)
79	25.3(±10.64)	78	408.3(±42.96)	62	574.9(±49.10)
85	33.0(±13.13)	84	546.1(±95.14)	69	544.6(±30.65)
93	53.7(±26.24)	92	730.1(±154.97)	73	504.8(±50.34)
102	93.2(±43.44)	98	700.2(±224.33)	78	432.7(±18.48)
109	225.5(±116.08)	105	646.7(±232.08)	85	464.2(±32.99)
116	332.1(±180.05)	110	600.8(±234.90)	92	419.8(±23.26)
124	482.3(±227.30)	119	588.6(±264.11)	100	257.8(±34.21)
130	518.3(±236.04)	127	693.1(±295.32)	106	236.1(±81.70)
138	421.7(±173.43)	134	626.3(±267.39)	113	148.6(±83.70)
145	412.9(±170.22)			121	165.1(±80.36)
152	363.8(±196.14)			127	166.0(±80.30)
159	377.7(±210.77)				
166	356.3(±193.21)				

Tabel VII.22. : *Monhystrella parelegantula* : populatiegroei bij 30°/$_{oo}$ S.

15°C		20°C		25°C		30°C		35°C	
tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE,3 rep.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 3 repl.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 4 repl.)	tijd (dagen)	N.cm^{-2} (±SE,4 rep.)	tijd (dagen)	N.cm^{-2} (±SE,3 rep.)
0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
8	1	4	2(±0.1)	4	3(±0.3)	5	7(±0.6)	7	8(±2.4)
15	2(±0.1)	9	7(±0.2)	10	11(±0.9)	12	111(±41.7)	13	220(±62.6)
22	3(±0.3)	16	19(±1.7)	16	67(±15.5)	16	481(±191.0)	16	714(±81.8)
30	5(±0.5)	24	99(±18.9)	24	642(±278.6)	21	1915(±354.4)	20	1631(±311.8)
37	10(±0.9)	30	258(±118.2)	30	1549(±498.3)	24	1837(±156.1)	27	1833(±417.0)
44	14(±1.2)	37	738(±380.7)	35	2594(±769.0)	27	1709(±444.3)	29	1997(±435.7)
50	16(±2.6)	44	1522(±895.0)	39	3187(±564.2)	33	1364(±426.7)	35	1512(±293.7)
56	22(±3.4)	50	2238(±1591.4)	45	2461(±624.7)	37	1227(±428.3)	42	1125(±274.6)
62	31(±1.1)	58	2790(±2091.3)	51	2047(±697.4)	44	1561(±536.6)	50	1034(±404.7)
69	36(±1.3)	65	2499(±1886.1)	58	1711(±937.2)	58	1086(±722.7)	64	728(±359.3)
76	51(±6.7)	74	2032(±1398.3)	67	1545(±1106.3)	70	963(±741.2)	79	102(±63.4)
83	75(±5.7)	80	1503(±1184.3)	72	1099(±826.0)	77	807(±596.6)		
90	102(±7.8)			78	738(±482.8)				
97	163(±42.2)								
104	282(±109.8)								
111	291(±131.8)								
119	281(±175.3)								
126	268(±153.0)								

Tabel VII.23. : *Monhystera disjuncta* : populatiegroei bij 30°/$_{oo}$ S.

3°C		8°C		12°C		15°C		18°C		20°C	
tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE,5 repl.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE,5 repl.)	tijd (dagen)	N.cm^{-2} (±SE, 3 repl.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE,5 repl.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 3 repl.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE,3 repl.)
0	3.3	0	3.3	0	1.5	0	3.3	0	1.5	0	1.5
3	3.3	7	5.6(±0.74)	7	1.5	5	9.0(±0.92)	8	4.5(±0.88)	7	4.0(±0.60)
12	5.2(±0.52)	10	10.9(±0.90)	14	6.2(±0.65)	8	32.9(±7.37)	15	23.7(±1.73)	14	17.0(±2.85)
17	9.3(±1.23)	13	27.3(±2.92)	21	22.3(±3.12)	13	93.8(±4.77)	21	43.5(±3.37)	21	28.6(±4.79)
20	12.2(±1.73)	23	72.2(±10.41)	29	45.3(±10.49)	17	145.4(±7.14)	28	96.3(±10.40)	30	45.2(±9.84)
27	20.6(±3.29)	26	100.2(±16.73)	36	74.2(±26.34)	21	232.7(±13.80)	35	223.4(±28.70)	38	90.3(±27.13)
34	58.3(±11.71)	32	146.7(±13.64)	42	113.5(±44.77)	27	345.2(±40.74)	42	573.3(±151.16)	45	137.3(±45.38)
41	113.3(±24.60)	40	338.1(±79.10)	49	229.8(±117.14)	31	335.0(±39.55)	50	898.8(±214.74)	52	189.9(±65.76)
48	113.9(±25.84)	47	470.8(±73.96)	55	364.5(±170.86)	37	308.3(±35.23)	57	1020.8(±208.48)	60	165.6(±57.67)
55	200.3(±39.18)	58	472.9(±81.61)	63	486.4(±235.20)	50	317.8(±50.54)	65	860.8(±182.44)	66	163.3(±62.90)
62	304.4(±73.04)	69	398.7(±40.40)	70	493.2(±205.97)	59	254.2(±44.36)	72	699.5(±120.09)	72	130.3(±62.74)
69	357.9(±84.69)	71	413.7(±49.16)	77	506.8(±205.81)	73	278.0(±72.21)	79	482.1(±143.63)	81	74.5(±50.55)
84	399.5(±46.36)	106	493.7(±88.31)	83	416.9(±181.84)	93	235.0(±75.97)	85	419.0(±115.27)		
104	369.5(±19.49)			91	393.6(±156.45)			92	303.8(±103.90)		
123	307.1(±7.79)			98	398.2(±154.94)			97	300.8(±63.52)		
159	220.8(±26.88)			105	377.4(±140.27)			111	143.5(±38.58)		
				112	342.3(±110.66)						
				120	353.4(±116.00)						
				127	297.9(±119.84)						

Tabel VII.24. : *Monhystera parva* : populatiegroei bij 30°/$_{oo}$ S.

8°C		12°C		17°C		22°C	
tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 6 rep.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 5 rep.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 5 rep.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 3 rep.)
0	3.3	0	3.3	0	3.3	0	3.3
18	9.8(±1.85)	7	10.9(±0.66)	2	3.3	5	46.1(±9.13)
26	31.6(±5.57)	11	42.3(±4.09)	6	19.2(±1.98)	8	104.4(±17.08)
33	62.1(±9.97)	14	71.8(±8.12)	10	64.7(±12.14)	12	244.1(±42.55)
39	94.6(±15.26)	20	124.6(±12.25)	13	94.1(±21.57)	14	326.9(±35.64)
45	130.5(±21.92)	26	165.2(±11.99)	16	117.0(±27.67)	16	380.4(±38.38)
52	149.5(±23.96)	32	217.1(±10.77)	20	138.4(±29.71)	20	363.1(±12.36)
59	183.3(±28.41)	35	265.2(±32.26)	24	186.7(±43.52)	23	323.4(±22.74)
66	192.2(±28.56)	42	276.4(±45.53)	30	230.5(±30.49)	28	284.3(±18.69)
73	191.7(±14.34)	48	275.8(±59.77)	37	262.0(±33.03)	30	259.5(±35.17)
80	199.1(±13.31)	53	257.7(±66.77)	45	220.3(±17.02)	42	135.6(±9.49)
91	210.3(±10.01)	62	262.2(±65.89)	51	226.7(±33.17)		
101	220.6(±15.68)	75	209.4(±59.83)	55	191.7(±31.76)		
		84	181.7(±37.70)	65	139.3(±20.95)		
		90	169.1(±36.84)	78	120.1(±34.89)		
		107	110.1(±26.22)				

Tabel VII.25. : *Chromadora nudicapitata* : populatiegroei bij 30°/$_{oo}$ S.

3°C		8°C		12°C		17°C		22°C	
tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 5 rep.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 5 rep.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 4 rep.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 4 rep.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 3 rep.)
0	1.6	0	1.6	0	1.6	0	1.6	0	1.6
16	1.6	5	1.6	4	1.6	2	1.6	5	16.3(±2.2)
29	1,7(±0.1)	10	1.6	13	42.1(±2.1)	7	13.2(±2.1)	8	46.8(±3.2)
51	3.3(±1.2)	18	4.1(±0.5)	16	59.5(±5.2)	11	32.9(±5.4)	12	76.1(±6.5)
70	8.0(±2.2)	21	7.5(±0.6)	19	78.2(±6.4)	15	46.0(±7.3)	15	72.9(±2.1)
78	10.6(±2.7)	23	10.0(±0.6)	22	93.8(±5.2)	19	58.9(±7.8)	18	80.5(±4.0)
86	12.1(±2.9)	25	15.1(±1.1)	26	121.1(±11.9)	23	71.2(±9.7)	21	60.6(±6.3)
99	14.8(±3.3)	28	22.3(±0.8)	28	127.9(±17.8)	28	67.9(±4.2)	25	29.5(±12.2)
146	20.3(±3.1)	30	25.7(±1.3)	31	124.2(±20.2)	32	90.2(±9.9)		
168	21.4(±2.5)	33	30.2(±2.2)	33	127.1(±16.9)	36	91.7(±10.6)		
196	23.4(±1.1)	35	31.0(±1.7)	36	128.7(±19.0)	40	101.2(±16.8)		
208	25.3(±0.7)	37	36.1(±1.2)	40	130.4(±16.0)	46	111.7(±39.4)		
232	25.6(±0.3)	42	54.2(±1.7)	42	122.4(±14.6)	53	86.2(±27.4)		
238	25.2(±0.8)	44	60.9(±4.3)	45	112.2(±17.0)	61	90.2(±24.0)		
268	26.0(±0.9)	49	60.1(±6.0)	49	98.6(±11.1)	74	83.0(±44.8)		
		51	69.1(±4.6)	57	75.2(±14.8)	81	58.6(±37.7)		
		53	68.3(±6.9)						
		56	73.1(±4.2)						
		60	74.9(±7.4)						
		63	80.9(±6.7)						
		67	70.4(±5.2)						
		71	107.2(±2.6)						
		83	95.7(±12.1)						
		91	76.3(±8.4)						
		98	101.7(±15.6)						

Tabel VII.26. : *Rhabditis marina* : populatiegroei bij 20°/$_{oo}$ S.

20°C		25°C		30°C	
tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE, 4 repl.)	tijd (dagen)	N.cm^{-2} (±SE, 3 repl.)	tijd (dagen)	N . cm^{-2} (±SE,4 repl.)
0	0.8	0	0.8	0	0.8
1	3.5(±0.90)	1	3.6(±0.47)	1	2.1(±0.47)
3	81.2(±22.02)	2	28.5(±0.55)	2	20.9(±6.52)
5	252.9(±28.89)	4	169.1(±11.11)	3	55.1(±14.62)
7	482.9(±58.05)	5	265.1(±37.92)	5	181.3(±32.29)
8	806.6(±75.75)	6	304.8(±66.60)	7	334.2(±53.29)
9	961.1(±110.34)	7	351.1(±108.85)	8	438.6(±59.91)
10	1296.8(±189.35)	8	302.3(±158.69)	9	531.6(±39.48)
12	1541.0(±187.21)	9	236.5(±227.04)	10	546.8(±46.27)
13	1159.9(±190.88)	10	141.1(±132.91)	11	551.2(±50.65)
14	1019.1(±211.54)			13	183.5(±42.29)
15	672.4(±139.77)			15	214.6(±51.78)

Tabel VII.28. : Invloed van de temperatuur, salinitait en voedselsamenstelling op de reproductieve potentiaal (r per dag) van vrijlevende mariene nematoden.

Soort	T(°C)	Sal. (°/₀₀)	Voedsel	r (per dag)	Auteurs
Chromadorina germanica [a]	13	26	*Chlorococcum* sp. en	0.038	Tietjen & Lee, 1977b
	17.7	26	idem *Cylindrotheca closterium*	0.116	idem
	21	26	idem	0.164	idem
	23	26	idem	0.179	idem
	30	26	idem	0.185	idem
	33	26	idem	0.075	idem
	19.5	39	idem	0.115	idem
	24.8	39	idem	0.164	idem
	30	39	idem	0.137	idem
	31.2	39	idem	0.070	idem
	19.5	13	idem	0.051	idem
	26	13	idem	0.120	idem
	30	13	idem	0.078	idem
Oncholaimus oxyuris	5	18 - 23	*Panagrellus redivivus*	0.003	Heip *et al.*, 1978
	10	18 - 23	bacteriën, algen	0.009	idem
	15	18 - 23		0.015	idem
	20	18 - 23		0.022	idem
	25	18 - 23		0.029	idem
Chromadorina germanica	23	26	*Pseudomonas* sp. 1	0.064	Alongi & Tietjen, 1980
	23	26	*Pseudomonas* sp. 2	0.058	idem
	23	26	*Dunaliella* sp.	0	idem
	23	26	*Nitzschia* sp.	0.007	idem
	23	26	*Cylindrotheca closterium*	0.118	idem
Diplolaimella punicea	23	26	*Pseudomonas* sp. 1	0.096	idem
	23	26	*Pseudomonas* sp. 2	0.086	idem
	23	26	*Dunaliella* sp.	0.117	idem
	23	26	*Nitzschia* sp.	0	idem
	23	26	*Cylindrotheca closterium*	0	idem
Monhystera disjuncta	23	26	*Pseudomonas* sp. 1	0.099	idem
	23	26	*Pseudomonas* sp. 2	0.093	idem
	23	26	*Dunaliella* sp.	0.098	idem
	23	26	*Nitzschia* sp.	0	idem
	23	26	*Cylindrotheca closterium*	0	idem
Diplolaimelloides bruciei	10	26	bacteriën (niet gedetermineerd)	0.034	Warwick, 1981a
	15	26	idem	0.172	idem
	20	26	idem	0.231	idem
	25	26	idem	0.244	idem
	30	26	idem	0.331	idem
	20	1.75	idem	0.056	idem
	20	8.95	idem	0.107	idem
	20	17.5	idem	0.118	idem
	20	26	idem	0.231	idem
	20	35	idem	0.135	idem
Diplolaimella chitwoodi	20	25	detritus van *Ulva fasciata*	0.280	Findlay, 1982
			Pablum (gemengd cereal)	0.230	idem
			detritus van *Gracilaria foliifera*	0.280	idem
			detritus van *Spartina alterniflora* (S-13)	0.093	idem
			detritus van *Spartina alterniflora* (S-1)	0.302	idem
			detritus van *Thalassia testudinum*	0	idem
Eudiplogaster pararmatus [a]	17	0.5	*Navicula salinarum*	0.052	Romeyn *et al.*, 1983
		2.5		0.060	idem
		5		0.057	idem
		10		0.028	idem
		20		0.008	idem
Rhabditis marina	25	20	bacteriën	0.914	Vranken & Heip, 1983
Monhystera microphthalma	15	20	bacteriën	0.102	Vranken *et al.*, 1984a
	20	20		0.277	idem
	25	20		0.268	idem
	30	20		0.350	idem
Monhystera disjuncta	2	30	bacteriën	0.102	idem
	12	30		0.121	idem
	18	30		0.131	idem

a = r-waarden van de punten in de oorspronkelijke tekening

Tabel VIII.2. : Fecunditeit en eiproductie van *Monhystera microphthalma* bij vier temperaturen en een gefixeerde saliniteit van 20°/oo S.

	30°C	25°C	20°C	15°C
♀♀ vers (µg)	0.390	0.390	0.390	0.390
ei vers (µg)	0.019	0.019	0.019	0.019
fecunditeit (maximum)	265	297	147	106
fecunditeit (gemiddeld)	265 (95% CI : 224)	147 (95% CI : 206)	147 (95% CI : 160)	106 (95% CI:26.3)
max. duur eiproductie	43 d	41 d	32 d	56 d
fecunditeit per dag	13.6 [1] (95% CI:1.11)	13.2 [2] (95% CI:0.28)	6.5 [3] (95% CI:0.53)	2.5 [4] (95% CI:0.20)
% ♀♀	61.4	52.1	51.4	56.2
eiproductie (µg vers dag^{-1})	0.258	0.251	0.124	0.048
eiproductie ($J.10^{-6}dag^{-1}$)	892	865	426	164
eiproductie (µg/µg dag)	0.663	0.643	0.317	0.122

[1] eerste 16 dagen $N_e = -18.6(\pm4.6) + 13.6(\pm0.5)t$ ($R^2 = 0.987$; $F = 745^{***}$; $df = 1,10$)

[2] eerste 21 dagen $N_e = -6.8(\pm1.7) + 13.2(\pm0.1)t$ ($R^2 = 0.999$; $F = 10057^{***}$; $df = 1,14$)

[3] eerste 23 dagen $N_e = -2.8(\pm3.2) + 6.5(\pm0.2)t$ ($R^2 = 0.980$; $F = 689^{***}$; $df = 1,14$)

[4] eerste 41 dagen $N_e = -12.0(\pm2.1) + 2.5(\pm0.1)t$ ($R^2 = 0.967$; $F = 672^{***}$; $df = 1,23$)

experimenteel gewicht ♀♀me = 0.453 µg, ♂♂ = 0.320 µg
(500 ♀♀) (500 ♂♂)

Tabel VIII.3. : Fecunditeit en eiproductie van *Monhystera disjuncta* bij drie temperaturen en een gefixeerde saliniteit van 30°/$_{oo}$ S.

	17°C	12°C	3°C
vers gewicht ♀ (µg)	0.259	0.259	0.259
vers gewicht ei (µg)	0.023 (95% CI:0.0016)	0.023	0.023
fecunditeit (maximum)	210	225	180
fecunditeit (gemiddeld)	187 (95% CI:44.7)	218 (95% CI : 137)	179 (95% CI:58.8)
max. duur eiproductie	57 d	73 d	92 d
fecunditeit per dag	9.2(CI:±2.06)	(5.1(CI:±0.37)	2.7(CI:±0.26)
% ♀♀	68	73	65
eiproductie (µg vers dag^{-1})	0.21	0.12	0.062
eiproductie ($J.10^{-6}$ dag^{-1})	730	405	214
eiproductie (µg/µg dag)	0.816	0.453	0.239
eiproductie totale adulte populatie (µg/µg dag)	0.555	0.331	0.156

[1] eerste 20 dagen

[2] eerste 40 dagen

[3] eerste 60 dagen

17°C : $N_e = 9.22 + 9.18t$ (R^2=0.93 ; n=10 ; F=106)

12°C : $N_e = 0.67 + 5.11t$ (R^2=0.98 ; n=16 ; F=860)

3°C : $N_e = -18.42 + 2.68t$ (R^2= 0.97; n=19 ; F=463)

≠ tussen slopes (dagelijkse eiafzettingen (F=951.7***; 2,39)

♀♀ versgewicht : 0.513 (25%)
(µg) 0.856 (15%)

Tabel VIII.4. : Fecunditeit en eiproductie van drie brakwaternematoden bij een saliniteit van 30°/₀₀.

	M. parelegantula	*C. nudicapitata*	*M. parva*
	30°C	12°C	12°C
♀♀ vers (µg)	0.045	0.498	0.322
ei vers (µg)	0.012	0.034	0.015
fecunditeit (maximum)	56	466	177
fecunditeit (gemiddeld)	55 (95% CI:11.5)	458 (95% CI:68.3)	172 (95% CI:41.9)
max. duur eiproductie	26 d	121 d	68 d
fecunditeit per dag	3.3 [1] (95% CI:0.28)	7.9 [2] (95% CI:0.51)	6.8 [3] (95% CI:1.16)
% ♀♀	100	50.2	53.0
eiproductie (µg vers dag^{-1})	0.039	0.269	0.102
eiproductie ($J.10^{-6}.dag^{-1}$)	134	927	352
eiproductie (µg/µg dag)	0.865	0.5394	0.317

[1] eerste 15 dagen $N_e = -0.7(\pm1.12) + 3.3(\pm0.12)t$ (R^2=0.991 ; F=722*** ; df =1,13)

[2] eerste 43 dagen $N_e = 1.7(\pm6.23) + 7.9(\pm0.24)t$ (R^2=0.986 ; F=1087*** ; df =1,15)

[3] eerste 20 dagen $N_e = 7.7(\pm5.94) + 6.8(\pm0.47)t$ (R^2=0.972 ; F=208*** ; df =1,6)

Tabel VIII.5. : Parameters van drie overlevingsdistributies : de lineaire risicofunctie $\lambda(t) = \lambda_0 + \lambda_1 t$; de Gompertz distributie $\lambda(t) = e^{(\lambda_0 + \lambda_1 t)}$ en de Weibull distributie $\lambda(t) = \lambda_0 \lambda_1 t^{\lambda_1 - 1}$; waarbij $\lambda(t)$ een risicofunctie is berekend als $\lambda_i = 2(1-\hat{p}i)/hi(1+\hat{p}i)$ waarbij hi de duur van interval i is en $\hat{p}i$ de proportie die het leeftijdsinterval i overleeft. De berekeningen λ_0 en λ_1 gebeurde met de methode van kleinste kwadraten ; ln L is een waarschijnlijkheidsstatistiek (ln - likelihood), waarbij de grootste ln L-waarde de beste fit geeft (al de berekeningen werden uitgevoerd naar Gehan & Siddiqui (1973)).

Soort	Sal. (°/₀₀)	Temp. (°C)	Sex	Lineaire risicofunctie			Gompertz			Weibull		
				λ_0	λ_1	ln L	λ_0	λ_1	ln L	λ_0	λ_1	ln L
M. microphthalma	20	15	♀	-0.0411	0.0006	-	-6.4956	0.0170	-431.69	4.10^{-6}	2.4784	-436.15
			♂	-0.0064	0.0003	-	-5.9995	0.0141	-327.32	13.10^{-6}	2.2912	-328.68
		20	♀	-0.1594	0.0041	-	-5.3084	0.0312	-721.39	0.00001	2.7769	-716.18
			♂	-0.0978	0.0020	-	-6.2096	0.0290	-585.81	$3.4\ 10^{-6}$	2.9271	-582.90
		25	♀	-0.2867	0.0112	-	-5.7926	0.0763	-571.66	$2.85\ 10^{-6}$	3.5061	-566.94
			♂	-0.0017	0.0002	-	-5.2707	0.0071	-633.03	0.00080	1.4956	-637.17
M. parelegantula	30	30	♀	0.0091	0.0036	-141.06	-4.2412	0.0679	-143.10	0.00095	2.1600	-138.51
M. parva	30	12	♀	-0.0284	0.0021	-	-4.4014	0.0286	-190.22	0.00021	2.2385	-189.50
			♂	-0.0471	0.0011	-	-5.5994	0.0215	-308.81	0.00002	2.4123	-312.40
C. nudicapitata	30	12	♀	-0.1512	0.0025	-	-7.6628	0.0395	-229.83	$4.2\ 10^{-7}$	3.1988	-223.65
			♂	-0.1185	0.0014	-	-8.2940	0.0353	-188.42	$4.7\ 10^{-10}$	4.7007	-188.12
M. disjuncta	30	3	♀	-0.1402	0.0016	-	-7.0821	0.0227	-299.60	$2.3\ 10^{-8}$	3.5773	-292.90
			♂	-0.0457	0.0004	-	-7.4021	0.0132	-283.09	$9.7\ 10^{-8}$	2.9921	-285.20
		12	♀	-0.0904	0.0034	-	-6.1469	0.0547	-295.00	$5.5\ 10^{-7}$	3.5535	-288.39
			♂	-0.0334	0.0007	-	-5.5571	0.0165	-243.11	0.00005	2.1649	-243.99
		17	♀	-0.0715	0.0041	-	-5.4399	0.0557	-251.03	0.00003	2.7997	-245.76
			♂	-0.0625	0.0021	-	-5.1328	0.0309	-267.64	0.00012	2.23762	-274.26

Tabel VIII.6. : Weibull frequentiedistributie-parameters $\hat{b}$ en $\hat{c}$, schaal en vormparameter, de gemiddelde adulte levensduur en de G/q-goodness of fit test (Sokal & Rohlf, 1981) voor overlevingsdata van vrijlevende mariene nematoden. De Weibull-parameters werden berekend met de regressieprocedure van de kleinste kwadraten. De gemiddelde adulte levensduur werd berekend met de formule

MAL : $\hat{b}.\ \Gamma\ (1 + (1/\hat{c}))$ (Pinder *et al.*, 1978). Een significante G/q statistiek duidt op een significant verschil tussen de verwachte frequenties (intrinsieke hypothese) en de geobserveerde frequenties. NS = P > 0.05 ; de andere niveaus volgen de conventionele notering.

Soort	Sal. (°/₀₀)	Temp. (°C)	Sex	Cohort-grootte	$\hat{b}$	$\hat{c}$	G/q goodness of fit-test	Gemiddelde adulte levensduur (dagen)
M. *microphthalma*	20	15	♀	121	145.17	2.57	0.001<P<0.01	129
			♂	90	140.12	1.96	NS	124
		20	♀	187	63.44	2.67	NS	56
			♂	159	88.40	3.02	P<0.001	79
		25	♀	177	40.18	3.46	0.001<P<0.01	36
			♂	150	124.47	1.42	NS	113
M. *parelegantula*	30	30	♀	46	25.61	1.70	NS	23
M. *parva*	30	12	♀	94	42.62	2.61	P<0.001	38
			♂	104	82.90	2.13	0.001<P<0.005	73
C. *nudicapitata*	30	12	♀	87	103.18	3.11	NS	92
			♂	73	128.44	4.77	NS	118
M. *disjuncta*	30	3	♀	105	137.31	3.32	NS	123
			♂	82	226.54	2.69	NS	201
		12	♀	125	53.94	3.71	P<0.001	49
			♂	78	101.33	1.79	NS	90
		17	♀	106	42.55	2.91	NS	38
			♂	99	60.57	1.82	NS	54

Tabel VIII.7. : Vergelijking tussen de levensverwachting e_x (= gemiddelde levensverwachting van organismen met leeftijd x) van pas adulte organismen, berekend met de traditionele levenstabelanalyses en de gemiddelde adulte levensduur (MAL) berekend met de Weibull-distributie (methode Pinder *et al.*, 1978). e_x en MAL zijn in dagen.

Soort	Sal. (°/₀₀)	Temp. (°C)	Sex	MAL	e_x
M. microphthalma	20	15	♀	129	130
			♂	124	120
		20	♀	56	56
			♂	79	79
		25	♀	36	35
			♂	113	109
M. parelegantula	30	30	♀	23	21
M. parva	30	12	♀	38	34
			♂	73	74
C. nudicapitata	30	12	♀	92	91
			♂	118	112
M. disjuncta	30	3	♀	118	119
			♂	201	202
		12	♀	49	46
			♂	90	88
		17	♀	38	38
			♂	54	54

Tabel VIII.8. : Levenscycluskarakteristieken en demografische parameters van enkele vrijlevende mariene nematoden in laboratoriumomstandigheden. De generatietijdparameters (T, T_c, $\overline{T}$ en T_{min}) worden uitgedrukt in dagen ; de toenamecapaciteit (r_c), de geboortesnelheid (b) en de natuurlijke toenamesnelheid (r_m) zijn uitgedrukt in reciproke dagen (d^{-1}) ; R_o is de netto reproductiviteit of de vermenigvuldigingssnelheid per generatie.

Soort	Sal. (°/₀₀)	Temp. (°C)	R_o	r_m	r_c	b	T	T_c	$\overline{T}$	T_{min}	$(r_m-r_c)/r_c$
M. microphthalma	20	15	58.0	0.084	0.075	0.085	48.5	53.8	43.5	27.9	12.0
		20	64.5	0.238	0.198	0.257	17.5	21.1	15.3	10.2	20.2
		25	135.2	0.348	0.256	0.360	14.1	19.2	11.3	7.8	35.9
		30	107.0	0.369	0.260	0.432	12.7	18.0	10.3	6.6	41.9
M. parelegantula	30	30	36.9	0.307	0.245	0.347	11.8	14.7	10.0	6.3	25.3
M. parva	30	12	75.7	0.156	0.136	0.156	27.8	31.8	25.4	19.6	14.7
C. nudicapitata	30	12	245.5	0.135	0.099	0.135	40.7	55.5	33.9	24.7	36.4
M. disjuncta	30	3	110.0	0.058	0.052	0.061	80.8	89.9	73.7	52.3	11.5
		12	122.9	0.171	0.135	0.181	28.1	35.5	24.3	17.2	26.7
		17	101.8	0.285	0.224	0.292	16.2	20.6	14.6	10.9	27.2
R. marina	20	25	400.0	0.914	0.837	0.914	6.6	7.2	6.1	4.5	9.2

Tabel VIII.9. : Procentuele samenstelling van de populatie van enkele vrijlevende mariene nematoden in stabiele leeftijdsverdeling, namelijk die verdeling waaronder de populatie een constante groeisnelheid (r_m) realiseert.

Soort	Sal. (°/$_{oo}$)	Temp. (°C)	eieren	juvenielen	adulten
M. *microphthalma*	20	15	52.7	38.0	9.3
		20	59.4	31.9	8.7
		25	65.6	28.4	6.0
		30	50.2	41.7	8.1
M. *parelegantula*	30	30	37.2	49.6	13.2
M. *parva*	30	12	62.7	33.0	4.3
C. *nudicapitata*	30	12	60.7	35.9	3.4
M. *disjuncta*	30	3	45.3	50.2	4.5
		12	46.7	48.4	4.9
		17	57.1	38.8	4.1
R. *marina*	20	25	36.7	61.7	1.6