

Consumptie door
zooplankton in
de Oosterschelde

Interimrapport BALANS
1983 - 3

Auteurs: M.L.M. Tackx en
J.W. Francke

juni 1983

BALANS

Samenwerkingsproject van:

Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke.

Deltadienst, hoofdafdeling Milieu en Inrichting, Middelburg.

Deltadienst, hoofdafdeling Waterloopkunde, 's Gravenhage.

VLIZ (vzw)
VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE
FLANDERS MARINE INSTITUTE
Oostende - Belgium

**CONSUMPTIE DOOR ZOOPLANKTON
IN DE OOSTERSCHELDE**

door

M.L.M. Tackx en J.W. Francke

24275

interimrapport BALANS III
juni 1983

Rechten voorbehouden. Van "Rapporten en Verslagen" is herdruk of
aanhaling slechts toegestaan met uitdrukkelijke toestemming van
de auteur.

Inhoud

	pag.
I. Inleiding	1
II. Probleemstelling binnen BALANS	2
III. Methodiek	2
III.1. Analyse van de toe te passen methodiek	2
III.2. Semi-in situ experimenten	4
III.2.1. Uitvoeringsschema	4
III.2.2. Uitwerking	4
III.3. Factoren die de variabiliteit van de ingestie-metingen beïnvloeden	5
III.4. In situ metingen	7
III.4.1. De incubator	7
III.4.2. Uitvoering en uitwerking	7
IV. Resultaten	8
IV.1. Tijdreeksen	8
IV.2. Onderzoek naar de oorzaak van de grote variabiliteit	8
IV.2.1. Vullen van flessen en methode van subsampling	8
IV.2.2. Mortaliteit van de dieren	9
IV.2.3. Lugolfixatie	9
IV.3. Experimenten met niet gefixeerde monsters	12
IV.4. Grazingpatronen	12
V. Typering van het Oosterscheldeseston	13
V.1. Distributiespectra	13
V.2. Microscopische sestonanalyses	13
VI. Interpretatie van de grazingpatronen	15
VII. Planning	15
Literatuur	17
Tabellen	18
Figuren	22

I. Inleiding

De voeding van zooplankton wordt gebruikelijk "grazing" genoemd. In strikte zin houdt dit alleen de consumptie van levend plantenmateriaal in (Odum 1971). In de praktijk wordt de term grazing echter gebruikt voor de consumptie van alle sestoncomponenten, behalve van het zooplankton zelf. Het potentieel voedsel van de grazers bestaat dus uit fytoplankton, detritus, bacteriën en microzooplankton. In wat volgt worden deze componenten gezamenlijk seston genoemd. Echte predatie door zooplankton, d.i. de consumptie van dierlijke organismen groter dan microzooplankton, wordt niet beschouwd in dit verslag.

De flux van seston naar zooplankton wordt, in een gegeven biotoop, beïnvloed door talrijke factoren, waarvan de belangrijkste hieronder zijn weergegeven:

- Factoren binnen het zooplankton:
 - Totale hoeveelheid zooplankton
 - Samenstelling wat betreft soorten en ontwikkelingsstadia
 - Metabolische activiteit van de dieren; deze wordt rechtstreeks of onrechtstreeks beïnvloed door fysische factoren als temperatuur en licht (biologische ritmen)
- Factoren binnen het seston:
 - Concentratie
 - Samenstelling
 - Verhouding tussen de verschillende componenten
 - Soortensamenstelling fytoplankton en microzooplankton
 - Grootte van de partikels

De schatting van de jaarlijkse consumptie van het zooplankton omvat, naast de eigenlijke consumptiemetingen ook de bepaling van het verloop van de (bio)massa van de potentiële voedselcomponenten en van het zooplankton zelf.

In dit rapport zijn voornamelijk de resultaten van de eigenlijke consumptiemetingen weergegeven. De biomassagegevens, verzameld door C. Bakker, P. van Rijswijk en J. Rijk zijn in deze tekst verwerkt in de mate waarin zij, tot op heden, de basis vormen voor, of rechtstreeks aansluiten bij, het consumptieonderzoek.

II. Probleemstelling binnen BALANS

In het kader van BALANS houdt het grazingonderzoek het volgende in:

1. Het kwantificeren van de grazingflux, teneinde deze te kunnen integreren in de koolstofkringloop van de Oosterschelde.
2. Het nasporen van eventuele selectieve grazing op bepaalde componenten van het seston.

Deze vraagstelling komt voort uit bevindingen van het planktononderzoek op het Veerse Meer en de Grevelingen. Tengevolge van het wegvallen van het getij nam in deze beide biotopen de detrituscomponent van het seston af, en namen flagellaten in belang toe t.o.v. diatomeeën (Bakker en De Pauw, 1974, 1975; Bakker en Vegter, 1978).

Na de inwerkingtreding van de Stormvloedkering zou een dergelijke tendens zich - met name in de kom van de Oosterschelde - kunnen manifesteren. Dit zou niet alleen een verandering in samenstelling, maar ook in grootte-verdeling van het seston betekenen. Zoals in I. aangegeven, is partikelgrootte een belangrijk criterium voor grazing. Veranderingen in de grootte-verdeling van het seston zouden dus - via de grazing - de ontwikkeling van het zooplankton kunnen beïnvloeden. Vandaar dat in het huidige onderzoek nagegaan wordt of er - en zo ja welke- specifieke grootteklassen en/of componenten van het seston zijn die het hoofdbestanddeel uitmaken van het voedsel van het zooplankton. De aandacht gaat hierbij in eerste instantie naar de kom van de Oosterschelde. De hier gerapporteerde gegevens hebben alle betrekking op het punt Lodijksche Gat-Pietermans Kreek (LGPK), gelegen in de kom.

III. Methodiek

III.1. Analyse van de toe te passen methodiek

Het kwantificeren van de grazingflux kan gebeuren door middel van in situ metingen. Hierdoor wordt een beeld verkregen van de graasdruk die het zooplankton tijdens de meetperiode op een gegeven punt in de Oosterschelde heeft uitgeoefend. Een set van dergelijke metingen is echter onderhevig aan fluctuaties van alle parameters die in I. zijn opgenoemd. Teneinde functioneel interpreteerbare gegevens te verkrijgen, die toegankelijk zijn voor modelbouw en een systematische analyse van selectiviteit toelaten, moeten deze in situ metingen dus onderbouwd worden door experimenten uitgevoerd onder meer gecontroleerde omstandigheden. In deze experimenten kan de invloed van een

aantal parameters op het graasgedrag van enkele abundante zooplanktonsoorten worden nagegaan. Uit de aldus achterhaalde grazing-relaties kan, door middel van regelmatige bepalingen van standing stocks van zooplankton en seston, en milieufactoren, de in situ grazing berekend worden. Deze berekeningen kunnen dan weer worden vergeleken met de in situ metingen.

Uit II kwam reeds naar voren dat de samenstelling van het seston een prioritair te onderzoeken parameter is in de Oosterschelde - grazingproblematiek. Om de studie van deze parameters zo rechtstreeks mogelijk te betrekken op de reële Oosterschelde situatie, is geopteerd voor semi-in situ experimenten. In deze experimenten zijn de fluctuaties, te wijten aan samenstelling van het zooplankton, uitgeschakeld door steeds met eenzelfde genus te werken. De experimenten zijn uitgevoerd met natuurlijke Oosterscheldemonsters bij in situ temperatuur, zodat variaties in grazingactiviteit, te wijten aan samenstelling van seston of aan seizonale factoren, konden gemeten worden.

Het doel van deze semi-in situ experimenten is 3-ledig:

- Uittesten en bijstellen van de methodiek.
- Eventuele tendensen of graaspatronen in de Oosterschelde-grazing opsporen. Deze patronen zouden aanleiding kunnen geven tot hypothesen die dan gericht kunnen getoetst worden.
- Het bekomen van grazingdata voor natuurlijke Oosterscheldemonsters, vooruit lopend op in situ metingen met een daartoe ontworpen incubator.

De keuze van de proefdieren is gemaakt op basis van zooplanktongegevens verzameld in 1981.

Figuren 1a en 2a tonen dat copepoden gedurende het grootste deel van het jaar, zowel bij hoog als bij laag water, ruim 50% van het zooplankton natgewicht uitmaken (natgewicht berekend op basis van afmetingen, Bakker, niet publ.).

In de maanden mei en juni treedt een piek van Balanus sp. nauplii op, die tot 55% van de zooplanktonbiomassa uitmaakt. Binnen de groep van de copepoden is het genus Acartia dominant (figuren 1b and 2b). Deze dominantie is sterker uitgesproken bij laag dan bij hoog water. Op basis van deze vaststellingen zijn adulte Acartia sp. en grote Balanus sp. nauplii gebruikt voor de grazingexperimenten. Zoals uiteengezet in het onderzoeksvoorstel (Tackx, 1982) is de tellingsmethode (Fuller & Clarcke, 1936) het meest geschikt om grazingpatronen te detecteren. Deze methode werd tot nu toe met behulp van een Coulter counter toegepast. Een gedetailleerde uiteenzetting van de gebruikte methodiek wordt gegeven in III.3. en III.4.

III.2. Semi-in situ experimenten

III.2.1. Uitvoeringsschema

Monsternamen op LGPK (in de namiddag).

- 2 x 20 l watermonster vanaf halve diepte opgepompt.
- 1 high-speed trek (300 μ m net) op halve diepte. Het geconcentreerde zooplankton wordt in een ruime hoeveelheid Oosterscheldewater gebracht.
- Transport naar DIHO.
- Bewaring 's nachts in de klimaatkamer bij $\pm$ in situ temperatuur.

Eigenlijk experiment

- Water wordt over 100 μ m gefiltreerd.
- Hieruit worden 4 monsters van 100 ml genomen om de sestonconcentratie op $t=0$ te bepalen.
- Uit het zooplankton worden 4 x 50 Acartia's of grote Balanus nauplii geïsoleerd onder stereomicroscoop. Deze worden per 50 in bekertjes met 80 ml gefiltreerd Oosterscheldewater gebracht.
- 4 flessen worden gevuld met gefiltreerd Oosterscheldewater + 50 dieren (totaal volume 1 l).
- 4 flessen worden alleen met gefiltreerd Oosterscheldewater gevuld (controles).
- Alle flessen worden gemonteerd in een roterende incubator (2 rpm).
- Incubatie gebeurt in het donker bij in situ temperatuur (klimaatkamer).
- Op het einde van het experiment wordt uit elke fles een 100 ml monster (4 x 25 ml) genomen; en de concentratie ervan gemeten.

III.2.2. Uitwerking

De Coulter telt de concentratie van het seston, ingedeeld in een aantal grootte-klassen (kanalen). Door het aantal partikels in elk kanaal te vermenigvuldigen met het bijbehorend sferisch equivalent volume bekomt men de volumeverdeling van het monster over de verschillende grootte-klassen (distributiespectrum). Vergelijking van de gemiddelde distributiespectra van controle- en grazingflessen op het einde van het experiment geeft een eerste beeld van de grazing (vb. Fig. 10a).

Verdere berekeningen gebeuren volgens het exponentieel model van Frost (1972);

Voor elk coulterkanaal geldt:

$$\bar{B}_t^f = \bar{B}_0 e^{kt}$$

$\bar{B}_0$: gemiddelde concentratie van de 4 monsters op $t=0$ (partikels ml^{-1})

$k = \frac{1}{t} \ln \frac{\bar{B}_t^f}{\bar{B}_0}$	$\bar{B}_t^f$: gemiddelde concentratie van de 4 controleflessen op tijdstip t (partikels ml ⁻¹) f : fytoplankton
$B_t^{fz} = \bar{B}_0 e^{(k-g)t}$	k : groeiconstante (t ⁻¹)
$g = \frac{1}{t} \ln \frac{\bar{B}_t^f}{B_t^{fz}}$	B_t^{fz} : concentratie in 1 bepaalde grazingfles op tijdstip t (partikels ml ⁻¹) z : zooplankton
$F = \frac{V}{n} g$	g : grazingconstante (t ⁻¹) t : incubatietijd (uur)
$I = V \cdot g \int_{t=0}^t \bar{B}_0 e^{(k-g)t} dt$	F : filtering rate (ml dier ⁻¹ uur ⁻¹): is maat voor de graasdruk op het beschouwde kanaal
$= \frac{V \cdot g \bar{B}_0}{k-g} e^{(k-g)t} - 1$	V : volume waarin is gegraasd (ml) n : aantal dieren in de grazingfles
$I_a = \frac{I}{nt}$	I : ingestie gedurende tijd t (aantal partikels)
$I_v = I_a \cdot v_s$	I_a : ingestion rate (partikels dier ⁻¹ uur ⁻¹) v_s : sferisch equivalent volume I_v : ingestion rate (µm ³ dier ⁻¹ uur ⁻¹)

Tenslotte worden de ingestion rates van alle kanalen opgeteld om de totale ingestion rate (I_{tot}) in partikels dier⁻¹ uur⁻¹ en in µm³ dier⁻¹ uur⁻¹ te bekomen. De variatiecoëfficiënt (vc) op I en I_{tot} tussen de 4 grazingflessen wordt eveneens berekend.

III.3. Factoren die de variabiliteit van de ingestie-metingen beïnvloeden

In functie van de interpretatie van de resultaten (zie IV. en V.) is het noodzakelijk aan te stippen welke factoren de spreiding op de grazing resultaten beïnvloeden. Wanneer de filtering rate- en daaruitvolgend de ingestion rate (in aantal partikels dier⁻¹ uur⁻¹ en in volume dier⁻¹ uur⁻¹) bekeken worden per kanaal, speelt in eerste instantie het verschil in concentratie dat op het einde van het experiment gemeten wordt tussen controle- en grazingmonsters (gemiddelde waarden) een rol. Dit concentratieverschil is afhankelijk van de sestonconcentratie

op t_0 , de eventuele toe- of afname van dit seston, en de uitgeoefende grazing-druk. Dit in combinatie met de spreiding op elk van deze gemiddelden. In de controlemonsters kan spreiding veroorzaakt worden door:

- niet adequate replica's (vb. ongelijkmatige concentratieverdeling over de verschillende flessen ten gevolge van de manier van vullen).
- slecht reproduceerbare veranderingen die zich tijdens het experiment in het seston voordoen (groei van fytoplankton, uiteenvallen van partikels e.d.).
- niet representatieve subsampling uit de flessen.

In de grazingmonsters spelen dezelfde factoren als bij de controlemonsters. Hier kan tevens de grazing zelf variabel verlopen tussen de replica's. Door met populaties te werken (50 adulte Acartia's of 50 grote Balanus nauplii) wordt individuele variatie - de meest voor de hand liggende oorzaak van niet reproduceerbare grazing - in principe uitgeschakeld. Een zekere variabiliteit in totale biomassa per grazingfles kan echter nog optreden. Vooral met Balanus sp., waar de criteria bij het uitselecteren niet zo nauwkeurig te stellen zijn als bij volwassen Acartia's bestaat het risico dat in de ene fles bv. een aantal grotere dieren terecht komen dan in de andere.

Door de dieren na afloop van het experiment te verzamelen en te wegen kan men de ingestion rate berekenen per drooggewicht, wat een preciesere standardisatie betekent dan per dier. Het verzamelen van de dieren vereist echter filtratie op gaas van hoogstens 100 μm vóór telling van het monster. Bij filtratie op grotere maaswijdte of na telling, verliest men een aantal dieren die, of door het net gaan, of door de Coulter worden opgezogen. Uit de praktijk is gebleken dat deze filtratie op 100 μm invloed heeft op de distributie, ook al is er bij het begin van het experiment op 100 μm gefiltreerd. Om deze reden, is er voorkeur aan gegeven de dieren niet te verzamelen na de proef. Uit wat volgt zal trouwens blijken dat de belangrijkste bijdrage tot de variabiliteit in de metingen voorkomt uit de sestondistributies zelf, zodat preciese bepaling van de zooplankton-biomassa niet noodzakelijk is.

Theoretisch is op de totale ingestion rate (in aantal partikels $\text{dier}^{-1} \text{uur}^{-1}$ en in volume $\text{dier}^{-1} \text{uur}^{-1}$) een "compensatie" mogelijk voor grazing die per kanaal onregelmatig verloopt in de verschillende replica's. Zo kunnen bv. in de ene fles veel kleine en weinig grote partikels worden gegeten, en in de andere minder kleine en wat meer grote, wat eenzelfde ingestion rate (in volume $\text{dier}^{-1} \text{uur}^{-1}$) oplevert. Het uitschakelen van individuele variatie maakt deze fenomenen echter onwaarschijnlijk, zodat kan gesteld worden dat de spreiding op de totale ingestion rate door dezelfde factoren wordt beïnvloed als de spreiding op de ingestion rate per kanaal.

III.4. In situ metingen

III.4.1. De incubator

Om aan boord experimenten te kunnen uitvoeren die de natuurlijke omstandigheden zo goed mogelijk benaderen, is door Glassinstruments bv te Arnemuiden de hieronder beschreven incubator ontworpen en gebouwd (Fig. 3a, b).

De incubator is een bak van 840 x 688 x 740 cm, gebouwd uit perspex. Dit om maximale doorlaatbaarheid voor licht te bekomen. Indien gewenst kan met donkere flessen gewerkt worden.

Doorheen deze bak loopt een as, waarop 16 flessen (van 100 t/m 1000 ml inhoud) kunnen gemonteerd worden. Deze as roteert met een snelheid die regelbaar is tussen 0 en 6,5 rpm, zodat bezinking van seston tijdens het experiment wordt uitgesloten.

Via een slang die buitenboord hangt wordt door middel van een pomp (15 l min^{-1}) milieuwater beneden in de bak binnengepompt, dat via een overloop aan de bovenkant weer wegloopt. Door dit doorstroomsysteem en het roteren van de flessen, gebeurt het gehele experiment bij in situ temperatuur. De pomp is door middel van een reservoir en elektrode bewaking beveiligd tegen droogvallen bij eventuele onderbreking van de wateraanvoer. Het geheel is verstevigd door een roestvrij stalen raamwerk, dat via verstelbare draaipoten op het dek van het schip kan gemonteerd worden.

III.4.2. Uitvoering en uitwerking

Het uitvoeringsschema van de in situ experimenten is in essentie hetzelfde als dat van de semi-in situ experimenten. Bij in situ werk wordt het totale zooplankton van een bepaald volume water (meestal geconcentreerd) geïncubeerd in plaats van geïsoleerde dieren zodat men de totale "community grazing" meet. Omdat de diversiteit van het geïncubeerde zooplankton per fles aanzienlijk is (zowel wat betreft aantallen als soorten en stadia), wordt de ingestion rate van iedere grazingfles apart berekend ten opzichte van de gemiddelde controlewaarde. Dit levert dus 4 metingen van de ingestion rate, uitgedrukt in partikels per liter per uur, of in volume per liter per uur op.

De standing stock gegevens van de dag van de meting geven een eerste aanwijzing van de zooplanktonsoorten en aantallen die voor deze grazing verantwoordelijk

zijn. Een nadere identificatie kan gebeuren door het zooplankton uit de grazing-flessen te verzamelen (filtratie over 50 μm om ook kleine stadia te verzamelen), na telling met de coulter. Gezien het in dit geval eerder om een kwalitatieve identificatie dan een kwantitatieve bepaling van aantallen of gewichten gaat, is de fractie zooplankton die men verliest door telling met de Coulter te verwaarlozen.

IV. Resultaten

IV.1. Tijdreeksen

Op basis van literatuurgegevens (Roman & Rublee 1981) en eigen resultaten (Tackx & Polk, in voorbereiding) werd in eerste instantie de invloed van de gebruikte incubatietijd op de gemeten ingestion rate nagegaan. Zoals verwacht treedt een daling van de ingestion rate op met incubatietijd (bv. in Fig. 4).

Een beslissing omtrent een "standaard-incubatietijd" werd bemoeilijkt door de opvallend hoge spreiding op de Oosterschelde data. In tabel 1 zijn de resultaten van Oosterschelde experimenten (A) vergeleken met equivalente grazing resultaten bekomen met Acartia tonsa op Chlamydomonas sp. Met equivalent wordt bedoeld dat er, bij ongeveer gelijke sestonconcentraties (uitgedrukt in volume ml^{-1} ; vergelijk A_1 en B_1 : $2007 \cdot 10^3 \mu\text{m} \text{ ml}^{-1}$ en $1903 \cdot 10^3 \mu\text{m}^3 \text{ ml}^{-1}$) door grazing een ongeveer gelijk percentage verwijderd wordt (15% na 6 u in A_1 en 11% na 4u in B_1). Eenzelfde kwantitatieve grazing werd bij Chlamydomonas experiment (B) eveneens met 4 replica's gemeten met een vc van 22%, tegenover 113% in het Oosterschelde-experiment. Eenzelfde vergelijking gaat op voor de overige incubatietijden van A_1 en B_1 en ook voor A_2 en B_2 . A_3 t/m A_5 tonen dat deze hoge variabiliteit algemeen is voor de Oosterschelde experimenten (uitz. A_4 , 4 uur incubatie).

IV.2. Onderzoek naar de oorzaak van de grote variabiliteit

Een aantal methodologische aspecten zijn als mogelijke oorzaak beschouwd:

IV.2.1. Vullen van flessen en methode van subsampling

Tabel 1 illustreert dat adequate replica's werden bekomen door bijzondere aandacht te besteden aan het fractioneel vullen van alle flessen tegelijkertijd, en door 4 x 25 ml samples met een ballonpipet te nemen. De variabiliteit van de ingestion rate waarden (in partikels $\text{dier}^{-1} \text{ uur}^{-1}$ en in $\mu\text{m}^3 \text{ dier}^{-1} \text{ uur}^{-1}$) werd hierdoor echter niet verminderd.

IV.2.2. Mortaliteit van de dieren

Door na verschillende incubatietijden de dieren te bekijken onder stereo-microscoop werd vastgesteld dat, na langer dan 12 uur incubatie, de activiteit van de dieren, vooral van de Acartia's aanzienlijk lager is dan bij het begin van de proef. De meeste dieren zijn nog wel in leven, maar zwemmen nog nauwelijks, wat niet overeenstemt met hun normaal gedrag zoals waargenomen in gezonde kweekpopulaties (W. Klein Breteler, pers. med.). Deze vaststelling bevestigt dus het voordeel van korte incubatietijden; maar deze leveren geen minder variabele I-waarden op dan langdurige incubaties.

IV.2.3. Lugolfixatie

In 1982 werden alle monsters gefixeerd met lugol en binnen de 2 weken geteld met de Coulter counter op DDML. Uit experimenten van W. Klein Breteler (1981) en O. Cromboom (1982) was gebleken dat lugol in de meeste gevallen een vervorming van het distributiespectrum, zoals gemeten met een elektronische partikelteller, veroorzaakt. Een experiment werd opgezet om de volgende vragen die zich in dit grazingonderzoek i.v.m. lugolfixatie stelden, te beantwoorden:

- In welke mate wordt het distributiespectrum van Oosterschelde-seston vervormd door toevoeging van lugol?
- Kan lugolfixatie de oorzaak zijn van grote spreidingen op de replica's?
- Wat is het effect van nifixatie met formol?

Telling werd uitgevoerd met een TA II coulter, uitgerust met een 100 μ m meetbuis. Door de hoge concentraties aan fixatief die gebruikt werden was er wel een invloed hiervan op de background. Daarom werd de background gemeten:

- met Oosterscheldewater gefiltreerd op .2 μ m. Dit op t=0, t=2 d. en t= 1 maand.
- gefiltreerd Oosterscheldewater + .5ml lugol; Dit op t= 0.
- gefiltreerd Oosterscheldewater + .5ml lugol + 10 ml formol (40%); Dit op t=0, t=2 d. en t=1 maand.

Schema lugol-experiment:

Monster gefiltreerd over 50 μ m gaas.

-t=0 15 100 ml flesjes gevuld (2 x 50 ml)

Fles 1-5

- . Telling (T)
- . ----
- . In koelbox
gevuld met
rest monster.

Fles 6-10

- . T
- . + .5 ml lugol
- . In donker
bij kamertemp.

Fles 11-15

- . T
- . + .5 ml lugol
- . In donker bij
kamertemp.

-t=4 u.

- . T
- . ----
- . koelbox

- . T
- . ----
- . donker

- . T
- . + 10 ml formol (40%)
- . donker

-t= 6 u.

- . T
- . koelbox

- . T
- . donker

- . T
- . donker

-t= 2 d.

- . T
- . weggegooid

- . T
- . donker

- . T
- . donker

-t= 1 maand

- . T
- . donker

- . T
- . donker

- Resultaten:

Figuren 5, 6 en 7 geven van een aantal metingen de gemiddelde distributiespectra van de 5 replica's. Alle waarden zijn gecorrigeerd voor background, gemeten met de bijpassende elektrolyt op de dag van telling. De reeks lugol-monsters is telkens gecorrigeerd met de background die op de eerste dag gemeten werd. De t_0 waarden van de verse monsters zijn als volgt weergegeven: Fig. 5: gemiddeld distributiespectrum van fles 1-5; Fig. 6: gemiddeld distributiespectrum van fles 6-10; Fig. 7: gemiddeld distributiespectrum van fles 11-15. Deze 3 gemiddelde distributiespectra liggen zeer dicht bij elkaar, wat aangeeft dat de 15 x 100 ml monsters adequate replica's zijn.

De distributiespectra bekomen met gefixeerde monsters kunnen dus in feite met elk van deze 3 t_0 distributiespectra vergeleken worden. Zo zijn in Fig. 5 de gemiddelden van fles 1-5, vers en op $t=6$ u; van fles 6-10 +lugol op $t=6$ u en van fles 11-15 + lugol + formol op $t=6$ u in 1 grafiek weergegeven.

Na 6 uur (Fig. 5) veroorzaakt lugolfixatie veranderingen van het distributiespectrum die belangrijker zijn dan de veranderingen die bij niet gefixeerde monsters in dit tijdsbestek plaatsvinden. De veranderingen bestaan uit een daling van concentratie in de meeste kanalen. Nafixatie met formol versterkt deze concentratiedaling.

Fig. 8 geeft de procentuele concentratieverandering t.o.v. de niet gefixeerde monsters op t_0 voor elk kanaal. 4 uur na fixatie met lugol is de verandering tamelijk constant over de verschillende kanalen: tussen -2% (kanaal 3) en -19% (kanaal 12). Na 2 dagen noteren we als uitersten -5% (kanaal 7,8) en -32% (kanaal 12). Na 1 maand echter bedraagt de verandering -82% in kanaal 4, en +18% in kanaal 10. Dit uit zich in een aanzienlijke vernauwing van het spectrum (Fig. 6). Uit Fig. 7 blijkt dat nafixatie met formol dit effect alleen maar versterkt. Om na te gaan of de vastgestelde concentratieveranderingen per kanaal in alle replica's op reproduceerbare wijze plaatsvinden is een F toets uitgevoerd: de variantie van de 5 gefixeerde replica's is vergeleken met de variantie van de 5 niet gefixeerde replica's op tijd 0.

Tabel 3 toont dat het aantal kanalen waarin de variantie van de gefixeerde replica's, significant ($p < 0.05$) groter is dan de variantie van de niet gefixeerde, toeneemt met de bewaartijd. Na 2 dagen is de variabiliteit in 10 van de 12 kanalen significant gestegen. Dit zou dus een belangrijke oorzaak van de grote variabiliteit in de ingestion rate-metingen kunnen zijn.

IV.3. Experimenten met niet gefixeerde monsters

Sinds 1983 is een experimentele standaardprocedure gebruikt van 50 dieren l^{-1} en 6 uur incubatietijd, zodoende konden niet gefixeerde monsters binnen 2 uur na afloop van het experiment op DDMI geteld worden. Sinds april beschikken wij op het DIHO over de TA II Coulter van de VU Brussel, wat de uitvoering van experimenten met niet gefixeerde monsters aanzienlijk vergemakkelijkt.

Tabel 4 geeft een overzicht van de resultaten tot nu toe bekomen. In Fig. 9 zijn de variatiecoëfficiënten uit Tabel 1 hernomen, en zijn die uit Tabel 4 toegevoegd. Hieruit blijkt dat het werken met niet gefixeerde monsters de variabiliteit van de resultaten inderdaad heeft gereduceerd. Toch blijft de variabiliteit in de regel hoger dan met de gebruikte methode kan bereikt worden (Chlamydomonas experiment). Uit deze grafiek blijkt ook dat men in de Oosterschelde meestal met hoge sestonconcentraties te maken heeft.

IV.4. Grazingpatronen

Fig. 10a toont dat in de experimenten met Acartia sp. bijna over de gehele range van 4 tot 30 μm (partikeldiameter) grazing gemeten wordt. Het filtratiepatroon (filtering rate in functie van grootte-klasse) vertoont hoge filtering rates voor partikels $> 15 \mu m$ (Fig. 10b). Een vergelijkbaar patroon wordt ook met Balanus sp. gemeten (Fig. 11a, b). Omdat de range $> 20 \mu m$ met de gebruikte 100 μm meetbuis op de coulter niet geheel betrouwbaar kan geanalyseerd worden, is overgeschakeld op een 200 μm buis, wat de betrouwbare meetrange opvoert tot 40 μm . Fig. 12a, b en 13a, b tonen dat met beide organismen een vrij gespreide grazing wordt teruggevonden, met hoge filtering rates voor partikels $> 10 \mu m$. Door combinatie van de 200 μm met een 560 μm meetbuis kan de range van 4 tot 120 μm geanalyseerd worden. Bij deze analyse worden de monsters vóór het experiment over 300 μm i.p.v. 100 μm gefiltreerd.

Fig. 14a, b toont dat Balanus sp. graast over de volledige range van 4 tot 50 μm , met hoge filtering rates vanaf 4 μm . Boven de 50 μm wordt geen grazing gemeten.

V. Typering van het Oosterscheldeseston

V.1. Distributiespectra

In Figuur 15 is het distributiespectrum van de Chlamydomonas cultuur en een Oosterscheldemonster (cf. IV.1., Tabel 1; B1 en A1) weergegeven. Alhoewel beide suspensies eenzelfde concentratie (in volume) aan partikels bevatten, is de distributie sterk verschillend: bij de Chlamydomonas cultuur is de biomassa geconcentreerd in een smalle piek van 2 tot 10 μm diameter, terwijl het Oosterscheldeseston verspreid is over een range van 4 tot 30 μm .

Fig. 16 geeft een vergelijking weer tussen distributiespectra van de Oosterschelde en van de Grevelingen. Het Grevelingenseston wordt gekenmerkt door vrij lage concentraties met één uitgesproken piek. Het Oosterscheldeseston daarentegen vertoont hoge concentraties over een brede range, met meerdere pieken. Dit breed uitgespreide distributiespectrum blijkt dus vrij typisch te zijn voor een biotoop als de Oosterschelde.

Uit het voorgaande en in combinatie met wat in IV.4. vermeld wordt volgt de conclusie dat de grote variabiliteit op de ingestion rate bepalingen niet in hoofdzaak aan methodologische fouten, maar veeleer aan de aard van het Oosterscheldeseston zelf te wijten is.

V.2. Microscopische sestonanalyses

Vooraleer over te gaan tot interpretatie van de gemeten grazing-patronen, is het nuttig een aantal resultaten van de microscopische sestonanalyses weer te geven.

Bij microscopische analyse wordt het seston ingedeeld in 4 componenten: detritus, μ materiaal, zand en fytoplankton. Van de laatste categorie worden alle herkenbare soorten apart geteld. Van de belangrijkste fytoplanktonsoorten worden de afmetingen genoteerd, terwijl detritus en μ -materiaal worden ingedeeld in verschillende fracties: 1-5 μm , 5-20 μm , 20-50 μm en > 50 μm . Het μ -materiaal wordt gevormd door partikels van enkele μm groot, die los of in aggregaten voorkomen. In sommige van deze aggregaten zijn microflagellaten te onderscheiden. Van het totale μ -materiaal is door regressieanalyse (gegevens 1982) aangetoond dat dit wel een sterke correlatie met POC, maar niet met chlorofyl vertoont (Bakker, Rijk en Tackx, 1983). Waarschijnlijk is dit μ -materiaal dus een bepaalde vorm van detritus.

In functie van het grazingonderzoek is de procentuele volumebijdrage van elke component in de verschillende onderscheiden fracties berekend.

Het jaarverloop (1982) van deze percentages is weergegeven in figuren 17 t/m 20.

In de fractie 1-5 μm (Fig. 17) kan alleen onderscheid gemaakt worden tussen μ -materiaal (inclusief detritus) en fytoplankton, dat volledig uit niet diatomeeën bestaat. Van juni tot midden april wordt deze fractie voor 95% door μ -materiaal gevormd; alleen tijdens een lentepiek (eind april-mei) vormt het fytoplankton tot 40% van het volume. Phaeocystis pouchetii is de belangrijkste soort in deze piek.

De fractie 5-20 μm (Fig. 18) vertoont meer fluctuatie: van september tot half mei bestaat ze voor gemiddeld 70% uit μ -materiaal, 5 à 20% detritus en voor het overige bijna volledig uit zand. Het fytoplankton (diatomeeën en niet-diatomeeën samen) vertoont 2 pieken: één eind mei (75%) en één in de 2^e helft van juli (85%). De eerste piek wordt gevormd door Rhizosolenia delicatula en Cryptomonas sp., de tweede door Rhizosolenia delicatula, Chaetoceros sp. en Cryptomonas sp.

In de fractie 20-50 μm (Fig. 19) schommelt het percentage μ -materiaal op onregelmatige wijze tussen 30 en 80%. Detritus en zand vertonen analoge schommelingen tussen 10 en 35%. In deze fractie is het fytoplankton bijna het gehele jaar door van belang: het maakt $\pm$ 10% uit van het volume, met verscheidene pieken tot 35% en tussendoor een aantal kleinere pieken. In deze pieken zijn de belangrijkste soorten: Biddulphia aurita (begin maart); Biddulphia aurita en Thalassionema nitzschioides (eind april); Mesodinium rubrum (begin juni) en Lauderia borealis (eind juli). Daarnaast zijn soorten als Asterionella kariana, A. japonica, Pennaten sp. en Nitzschia closterium in deze fractie aanwezig.

In de fractie > 50 μm (Fig. 20) is de bijdrage van μ -materiaal het kleinst: gemiddeld ongeveer 30%. Detritus is van begin september tot midden juni de hoofdcomponent: 3 tot 60%. Zand vormt in deze periode 5 tot 20%. Het fytoplankton vertoont in deze fractie belangrijke pieken in juni (85%) en eind juli-begin augustus (93%). Het gaat hier om diatomeeën met Cerataulina bergonii als belangrijkste soort in juni, en Biddulphia sinensis en Coscinodiscus granii in juli-augustus.

Samenvattend kan gesteld worden dat de verschillende fracties in hun samenstelling seizoensvariaties vertonen. Voor de fracties < 20 μm komen deze variaties er globaal op neer dat μ -materiaal in de lente-zomerperiode als hoofdcomponent wordt vervangen door fytoplankton, dat in meerdere pieken voorkomt. In de fractie > 50 μm wordt detritus door fytoplankton vervangen. In de fractie 20-50 μm blijft de verhouding tussen de componenten iets meer stabiel over het jaar.

VI. Interpretatie van de grazingpatronen

De microscopische sestongegevens laten ons toe de verkregen grazing resultaten in enige mate te concretiseren. De grazingpatronen vertonen enerzijds een spreiding over een brede range van grootteklassen, anderzijds wordt verhoogde filtratie op partikels van 10-50 μm gemeten. De fractie van 20-50 μm is diegene waarin fytoplankton bijna het hele jaar door een belangrijk aandeel vormt. De experimenten die de range van 4 tot 50 μm bestrijken, dateren vanaf mei 1983. In de periode april-juni 1982 werd 10 à 30% van de 20-50 μm fractie door fytoplankton gevormd (Fig. 17). De hoge filtering rates gemeten in de range van 20-50 μm zouden dus op selectieve grazing op fytoplankton kunnen wijzen. Gezien het globale belang van μ -materiaal in de fracties $< 20 \mu\text{m}$, is het waarschijnlijk dat dit materiaal een belangrijke voedselcomponent uitmaakt voor de grazing die we in deze range detecteren. Het ontbreekt ons momenteel aan voldoende metingen over de volledige range van 4 tot 120 μm om verdere interpretatie van de grazingpatronen en de invloed van seizoenale variaties in sestonsamenstelling hierop uit te voeren.

Wel kan gesteld worden dat de dominante planktonorganismen in de Oosterschelde zich over een brede range van partikelgrootten voeden. Gezien de hoge concentraties en het uitgespreide distributiespectrum van het Oosterscheldeseston heeft deze gespreide grazing, per kanaal van de coulter, kleine concentratieverschillen tussen controle- en grazing flessen tot gevolg. Dit geeft aanleiding tot grote spreiding op de resultaten (cf. IV.4.). De hoge variabiliteit op de ingestiemetingen kan dus geïnterpreteerd worden als een gevolg, en tevens een onrechtstreekse aanduiding van het grazinggedrag van de dieren in dit biotoop. De hypothese dat er naast een "basisvoeding" op μ -materiaal een selectie voor groter fytoplankton optreedt is verenigbaar met recente literatuur gegevens. Price et al. (1983) hebben met high-speed cinematography aangetoond dat sommige copepodesoorten continu partikels $< 12 \mu\text{m}$ verzamelen, terwijl partikels $> 12 \mu\text{m}$ afzonderlijk gedetecteerd en behandeld worden.

VII. Planning

Het verdere onderzoek zal erop gericht zijn de hierboven geformuleerde hypothese te toetsen. Dit zal in eerste instantie gebeuren door de voortzetting van de semi-in situ experimenten in de loop van het jaar. Dit zal toelaten het jaarverloop van de grazingpatronen vast te leggen, en relaties met seizoenale variaties in sestonsamenstelling na te gaan. Omdat een preciese koppeling van

Coulter- en microscopische tellingen problemen oplevert (Harbison & McAllister 1980, Prins 1983), zullen een beperkt aantal microscopische tellingen aan de grazingmonsters zelf gedaan worden, ter identificatie van de selectief begraasde componenten. Parallel met de semi-in situ experimenten zullen ook regelmatig in situ metingen op LGPK worden uitgevoerd. Deze zullen in de eerste plaats dienen om te controleren of de community grazing dezelfde patronen oplevert als de semi-in situ experimenten.

In tweede instantie zal in enkele 12 of 24-uursmetingen gekeken worden naar dag-nacht ritmen in de grazing, die eventueel in rekening dienen gebracht te worden bij de kwantificering van de totale grazing. Deze metingen zullen in samenwerking met andere pelagiale deelprojecten van BALANS uitgevoerd worden. Ook zal door de VU Brussel tegelijkertijd grazing met de C-14 methode gemeten worden.

Een aantal in situ metingen zijn ook gepland in de mond van de Oosterschelde. Dit om een globale vergelijking tussen de grazing in de kom en in de mond mogelijk te maken.

Tevens zal tijdens de tweede fase van dit onderzoek de wisselwerking tussen consumptie- en biomassagegevens verder benut en uitgediept worden.

Literatuur

- Bakker, C. & N. de Pauw, 1974. Comparison of brackish water plankton assemblages of identical salinity ranges in an estuarine tidal (Westerschelde) and stagnant (Lake Veere) environment (SW Netherlands). I. Phytoplankton. *Hydrobiol. Bull.* 8: 179-189.
- Bakker, C. & N. de Pauw, 1975. Comparison of plankton assemblages of identical salinity ranges in estuarine tidal, and stagnant environments. II. Zooplankton. *Neth. J. Sea Res.* 9, 145-165.
- Bakker, C. & F. Vegter, 1978. General tendencies of phyto- and zooplankton-development in two closed estuaries (Lake Veere and Lake Grevelingen) in relation to an open estuary (Eastern Scheldt) (SW Netherlands). *Hydrobiol. Bull.* 12, 226-245.
- Bakker, C., J.C.M. Rijk & M.L.M. Tackx, 1983. Contribution and nature of μ -cell aggregates in the seston of the Eastern Scheldt estuary. DIHO - Progress Report 1982, in press.
- Cromboom, O., 1982. Experiment: fixatie. Notitie BION-themagroep "grazing".
- Frost, B.W., 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod Calanus pacificus. *Limnol. & Ocean.* 17, 805-815.
- Fuller, J.L. & G.L. Clarke, 1936. Further experiments on the feeding of Calanus finmarchicus. *Biol. Bull. Woods Hole*, 70: 308-320.
- Harbison, G.R. & V.L. McAlister, 1980. Fact and artifact in copepod feeding experiments. *Limnol. & Ocean.* 25: 971-981.
- Klein Breteler, W.C.M., 1981. Grootteveranderingen van algen onder invloed van lugol. Notitie BION themagroep "grazing".
- Odum, E.P., 1977. Fundamentals of ecology. Ed.: Saunders.
- Prince, H.J., G.A. Paffenhöfer & J.R. Strickler, 1983. Modes of cell capture in calanoid copepods. *Limnol. & Ocean.* 28, 116-123.
- Prins, T., 1983. Een microscopische en coulter counter analyse van samenstelling en hoeveelheid van het seston in Oosterschelde en Grevelingen. DIHO Studentenverslag D2-1983.
- Roman, M.R. & P.A. Rublee, 1980. Containment effects in copepod grazing experiments: a plea to end the black box approach. *Limnol. & Ocean.* 25, 982-990.
- Tackx, M.L.M., 1982. Onderzoeksvoorstel BALANS deelproject 3: consumptie zooplankton.
- Tackx, M.L.M. & P. Polk. Effect of incubation time and concentration of animals in grazing experiments using a narrow size range of particles. In prep.

Tabel 1: Vergelijking tussen Oosterschelde (A) en Chlamydomonas (B) experimenten.

$\bar{B}_0$: sestonconcentratie op $t=0$ ($\mu\text{m}^3 \cdot 10^3 \text{ ml}^{-1}$)

t : incubatietijd (uur)

I : ingestie (μm^3) uitgedrukt als % van $\bar{B}_0$. volume waarin ge graasd

vc: variatiecoëfficiënt op I

exp.	Bo	t	I	vc
A				
1	2007	6	15	113
		18	14	32
		24	8	52
2	5664	4	4	51
		8	3	67
3	6666	4	7	120
		8	6	110
4	6884	4	11	7
		20	1	61
		24	3	69
5	12715	4	25	105
		8	14	98
		16	7	88
B				
1	1903	4	11	22
		16	15	22
		24	21	20
2	4867	4	5	26
		16	10	33
		24	13	40

Tabel 2. Variabiliteit van replica's bij verschillende methoden van vullen van flessen en subsampling.

a) Flessen één na één gevuld; subsampling met gewoon pipet.

b) Flessen gelijktijdig fractioneel gevuld; subsampling met ballonpipet.

- vc $\bar{B}_0$: variatiecoëfficiënt op de 4 totale concentratiewaarden (uitgedrukt in partikels ml^{-1}) van de t=0 monsters.
- t : incubatietijd (uur).
- vc $\bar{B}_t^f$: variatiecoëfficiënt op de 4 totale concentratiewaarden (uitgedrukt in partikels ml^{-1}) van de controle flessen op tijdstip t.
- vc $\bar{B}_t^{fz}$: variatiecoëfficiënt op de 4 totale concentratiewaarden (uitgedrukt in partikels ml^{-1}) van de grazingflessen op tijdstip t.
- vc I_a : variatiecoëfficiënt op de 4 ingestie rate waarden (uitgedrukt in partikels $dier^{-1} \text{ uur}^{-1}$).
- vc I_v : variatiecoëfficiënt op de 4 ingestie rate waarden (uitgedrukt in $\mu m^3 \text{ dier}^{-1} \text{ uur}^{-1}$).

	vc $\bar{B}_0$	t	vc $\bar{B}_t^f$	vc $\bar{B}_t^{fz}$	vc I_a	vc I_v
a)		6	11	22	139	113
		18	14	11	63	32
		24	18	7	56	52
	12	6	16	10	143	95
		18	22	12	113	51
		24	22	16	108	52
	12	6	16	18	113	46
		18	22	18	94	44
		24	22	19	70	35
b)	8	4	4	10	137	120
		8	6	7	176	110
	7	4	5	5	78	51
		8	9	6	113	67
	3	4	4	4	52	74
		20	9	6	145	61
		24	5	6	123	69

Tabel 3: F-toets tussen lugol-monsters en niet gefixeerde monsters op t=0.

* : S^2 nat. monster > S^2 + lugol

+ : S^2 + lugol > S^2 nat. monster

p < 0.05

Kan.	Diam. (µm)	Bewaartijd lugol-monsters		
		t=4 u	t=6 u	t=2 d
3	1,80			+
4	2,27		+	+
5	2,86			+
6	3,61		*	+
7	4,54		+	+
8	5,73	+	+	+
9	7,21			+
10	9,09			
11	11,45			+
12	14,43		+	+
13	18,18	*	+	+
14	22,90	+	+	

Tabel 4: Experimenten met niet-gefixeerde monsters.

Incubatietijd: 6 uur; Conc. dieren: 50 l^{-1} (uitz. 5. Bal. (25): 25 l^{-1}).

Bo : sestonconcentratie op $t=0$ ($\mu\text{m}^3 \cdot 10^3 \text{ ml}^{-1}$).

I : ingestie uitgedrukt als % van Bo . volume waarin gegraasd.

vc: variatiecoëfficiënt op I .

Exp.	Coulter Meetbuis	dier	Bo	I	v.c.
1.	ZB	Acartia	9802	7	18
	100	Balanus	8993	6	68
2.	ZB	Ac.	6732	7	36
	100	Ac.	2930	8	50
3.	TA II	Ac.	6786	10	80
	100				
4.	TA II	Ac.	4378	5	64
	100	Bal.	4324	11	28
5.	TA II	Bal (25)	4470	6	52
	200	Bal.	3334	5	41
6.	TA II	Bal.	8845	7	55
	200				
	560				

Fig. 1 a) Percentage van het zooplankton natgewicht dat uitgemaakt wordt door copepoden (●—●) en door Balanus sp. nauplii (○—○) bij hoogwater (gegevens 1981, LGPK).
b) Percentage van het natgewicht aan copepoden dat uitgemaakt wordt door Acartia sp. bij hoogwater (gegevens 1981, LGPK).

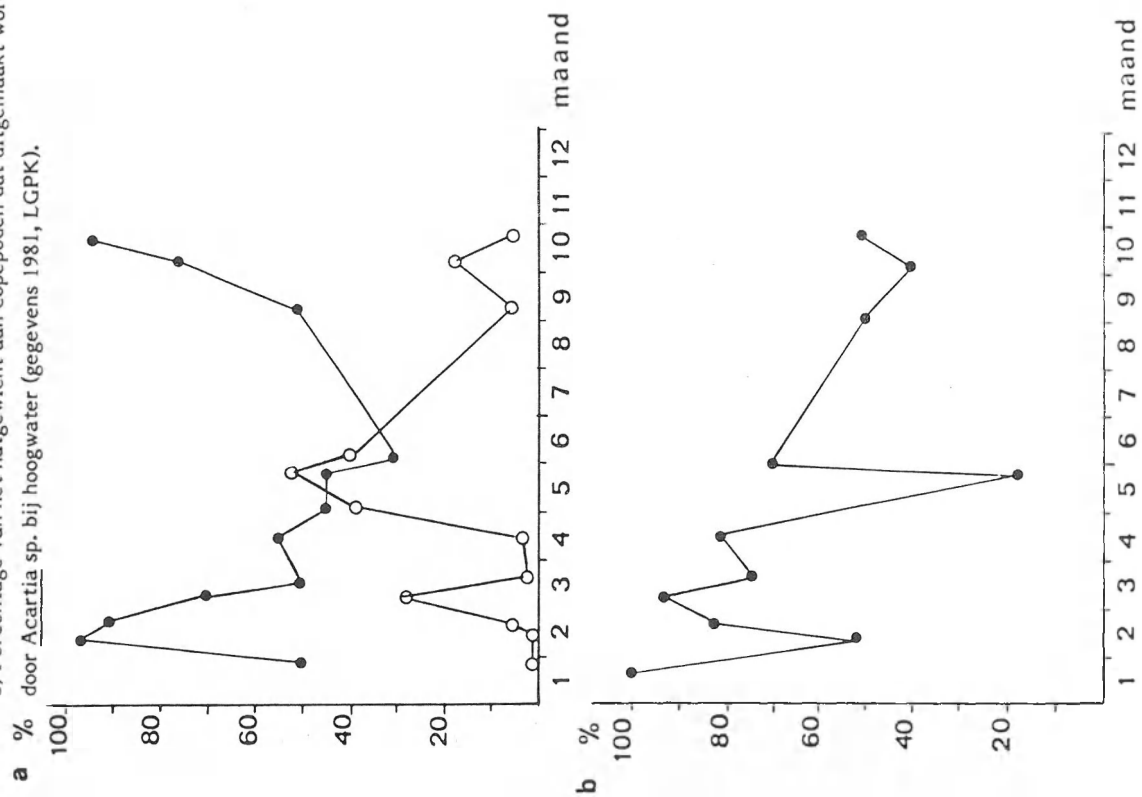


Fig. 2 a) en b): idem als Fig. 1; bij laag water.

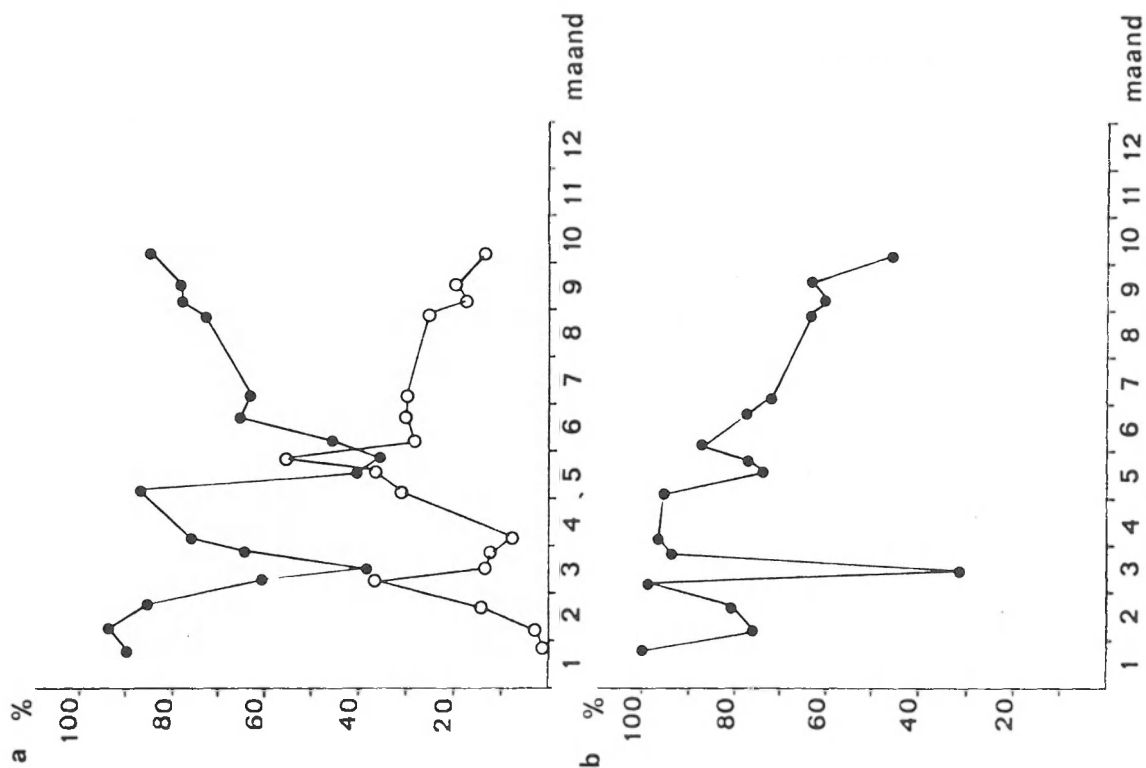
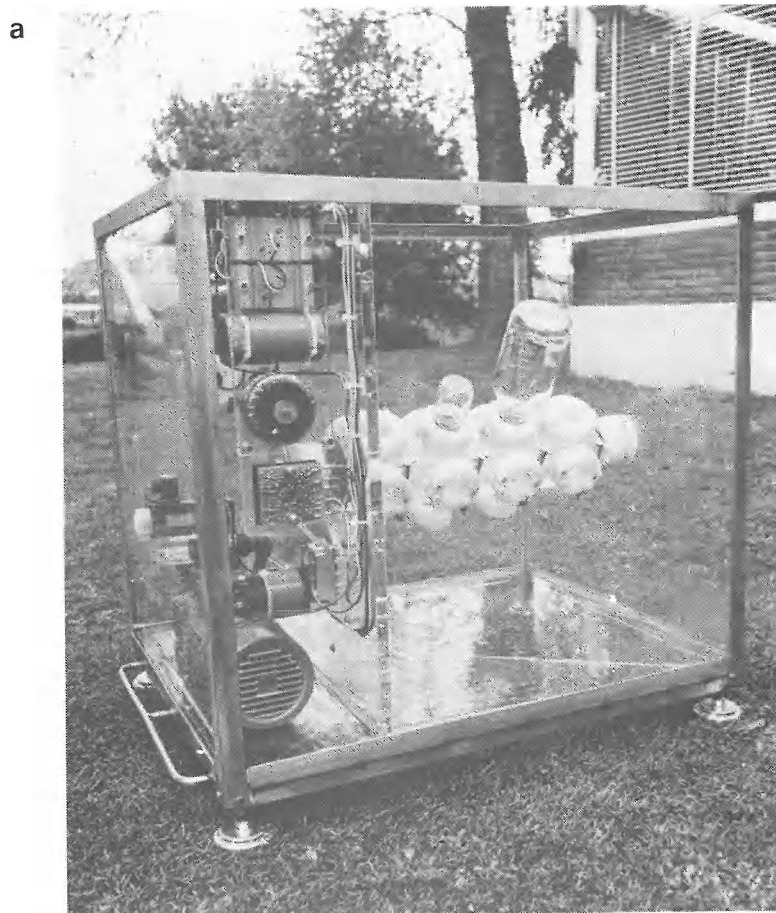


Fig. 3 Incubator voor in situ experimenten met 100 ml en 1000 ml fles gemonteerd.



Incubator in werking aan boord.

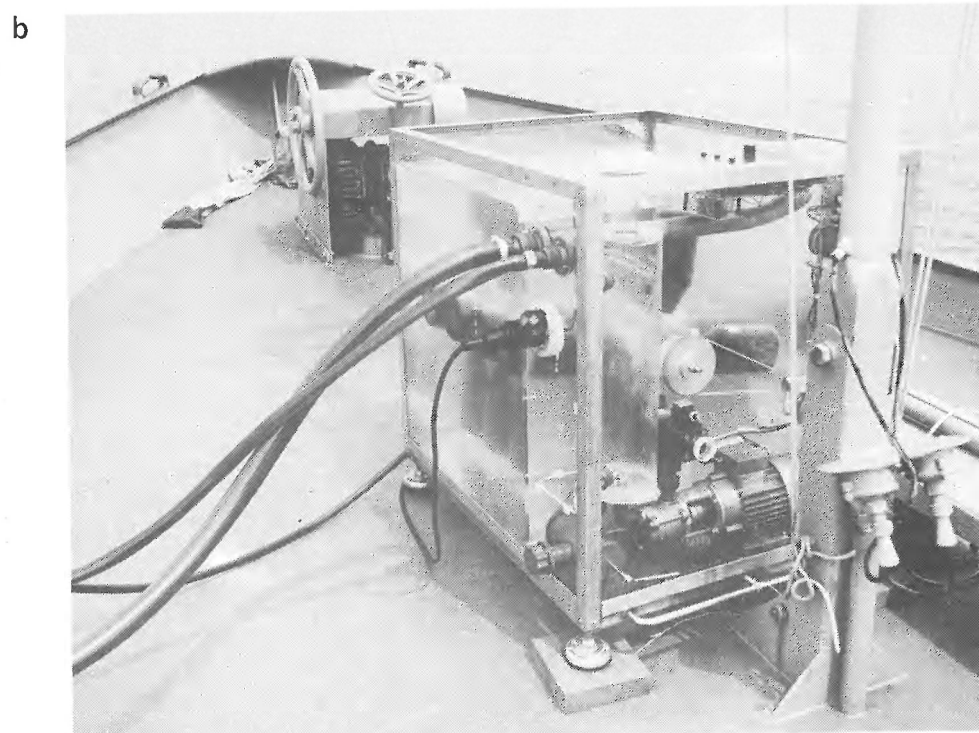


Fig. 4 Ingestion rate (I ; $\mu\text{m}^3 \cdot 10^5 \cdot \text{dier}^{-1} \cdot \text{uur}^{-1}$) in functie van incubatietijd (t ; uur).
Getallen tussen haakjes: variatiecoëfficiënt op de 4 replica's.

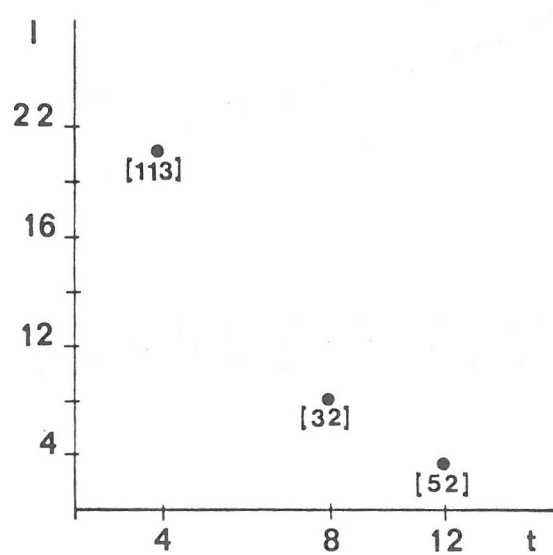


Fig. 5: Lugolexperiment. Distributiespectra (gemiddelden van 5 replica's) van:

- niet gefixeerde monsters t=0 uur (—).
- niet gefixeerde monsters t=6 uur (— — —).
- met lugol gefixeerde monsters t=6 uur (- - - - -).
- met lugol en formol gefixeerde monsters t=6 uur (- - - - -).

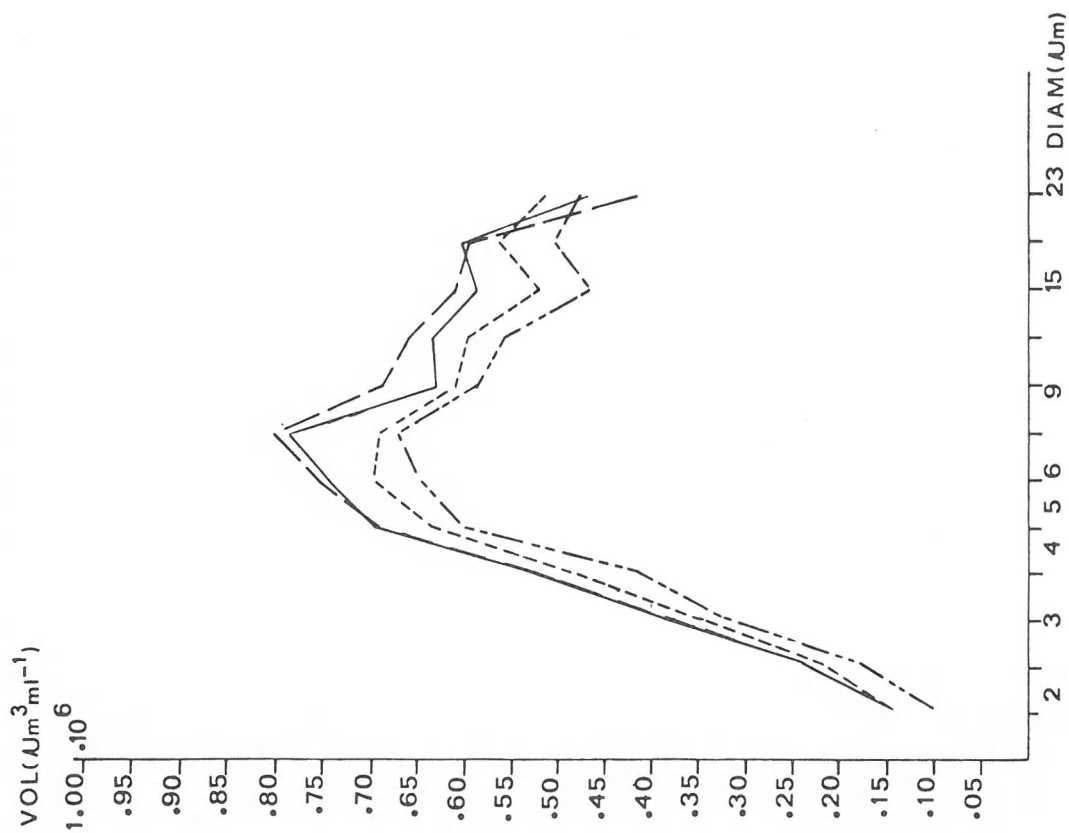


Fig. 6: Lugolexperiment. Distributiespectra (gemiddelden van 5 replica's) van:

- niet gefixeerde monsters t=0 uur (—).
- met lugol gefixeerde monsters t=2 dagen (— — —).
- met lugol gefixeerde monsters t=1 maand (- - - - -).

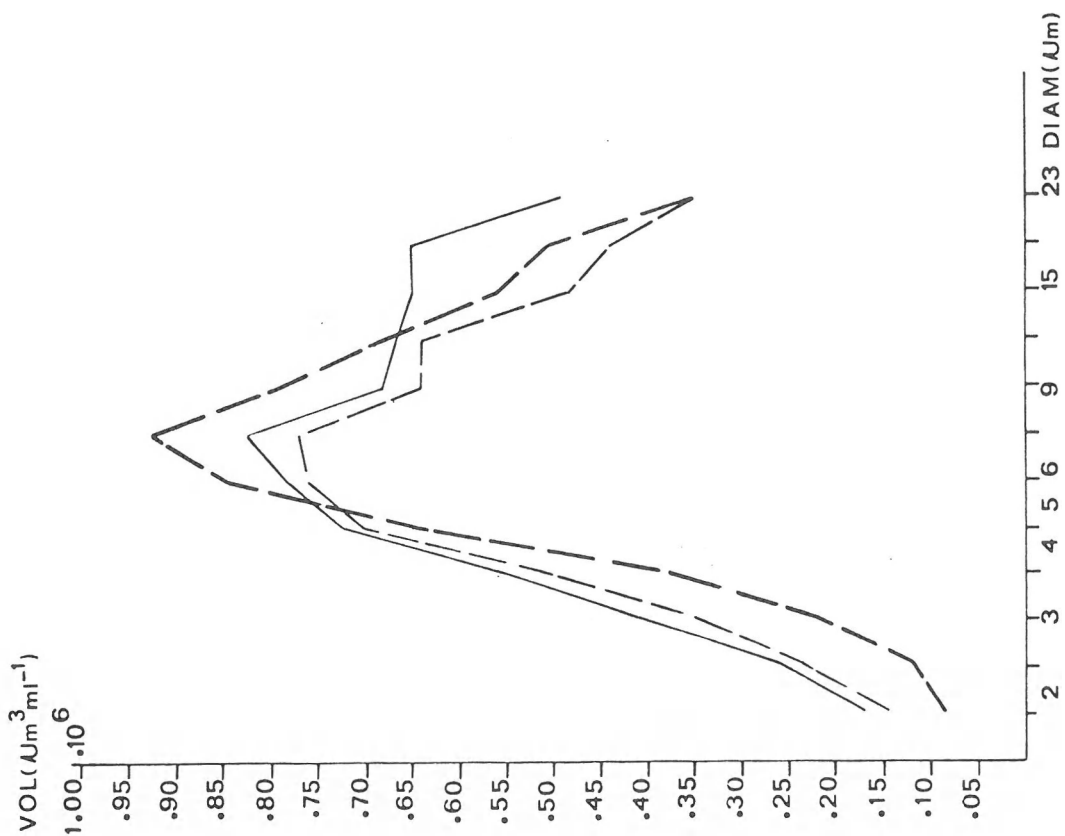


Fig. 7: Lugol experiment. Distributionspectra (gemiddelden van 5 replica's) van:

- niet gefixeerde monsters t=0 uur (—).
- met lugol en formol gefixeerde monsters t = 2 dagen (- - -).
- met lugol en formol gefixeerde monsters t = 1 maand (-o-o-o-).

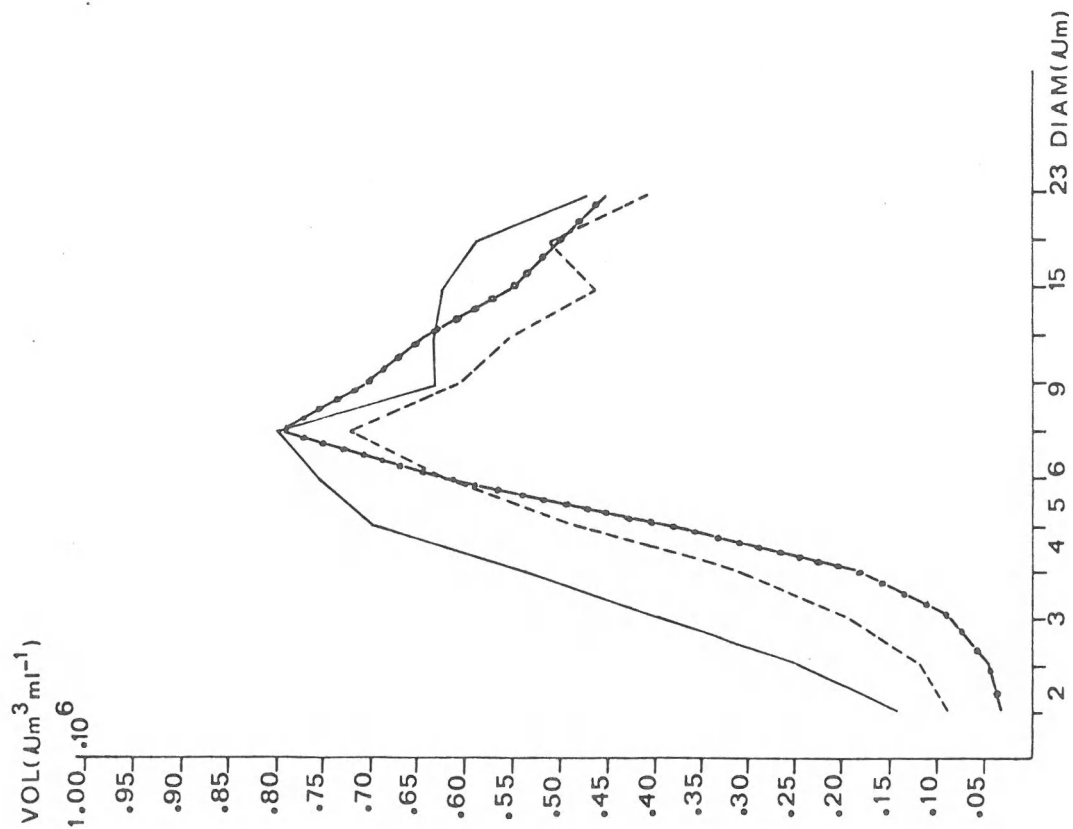


Fig. 8: Lugolproef. Procentuele concentratieverandering per kanaal van de lugol monsters t.o.v. de niet gefixeerde monsters op t=0 uur.

- t = 4 uur (—)
- t = 2 dagen (—)
- t = 1 maand (—)

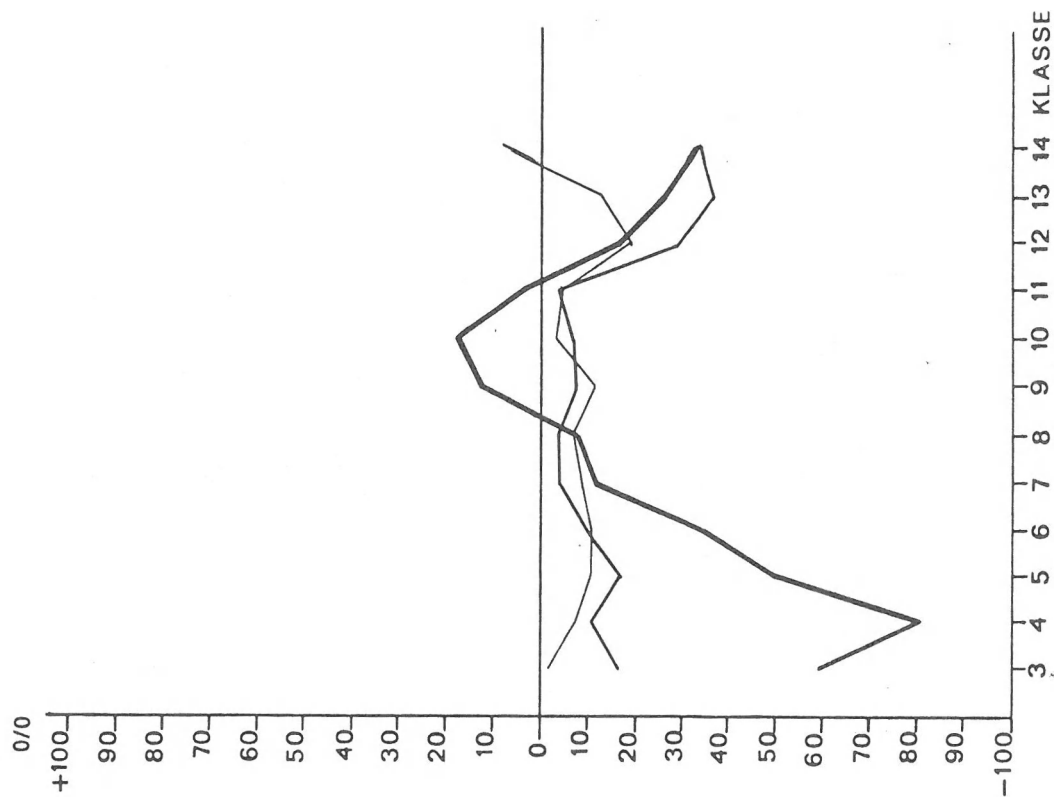


Fig. 9: Variatiecoëfficiënten op de ingestion rates:

Chlamydomonas experimenten (●).

Oosterschelde experimenten met gefixeerde monsters (★).

Oosterschelde experimenten met niet gefixeerde monsters (■).

absis: sestonconcentratie ($\mu\text{m}^3 \cdot 10^3 \text{ ml}^{-1}$) op $t=0$.

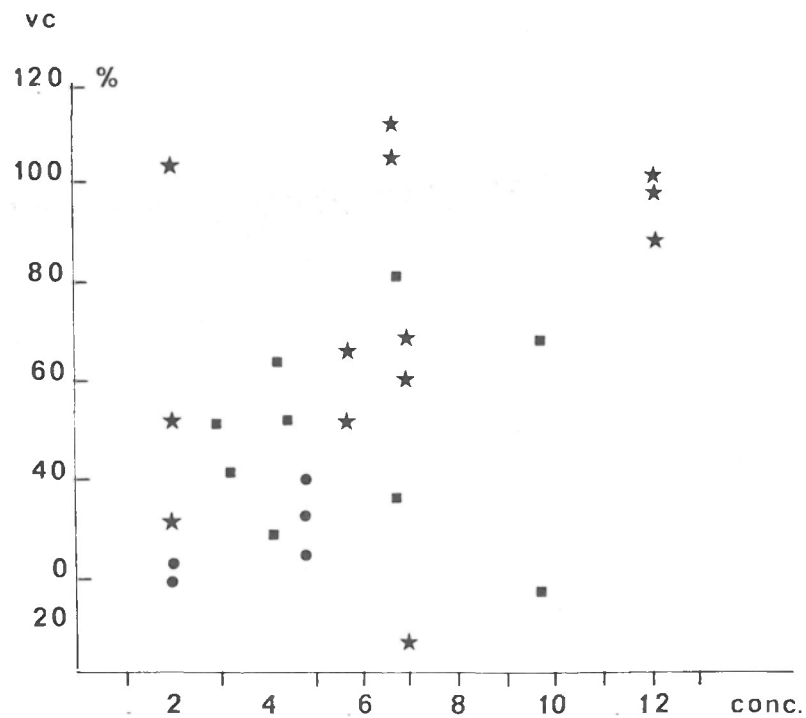


Fig. 10: *Acartia* sp.: grazingpatroon gemeten met 100 μm buis.

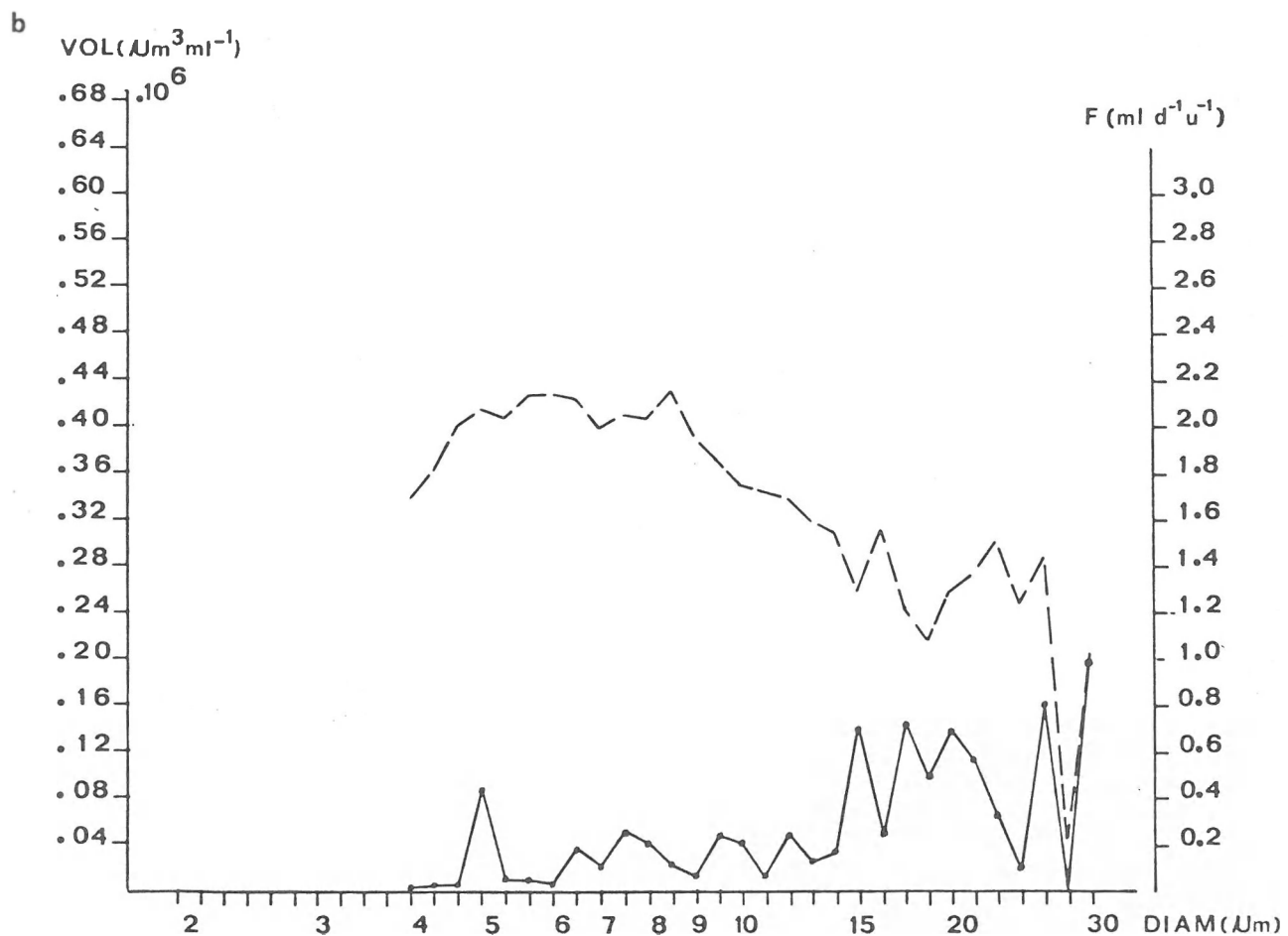
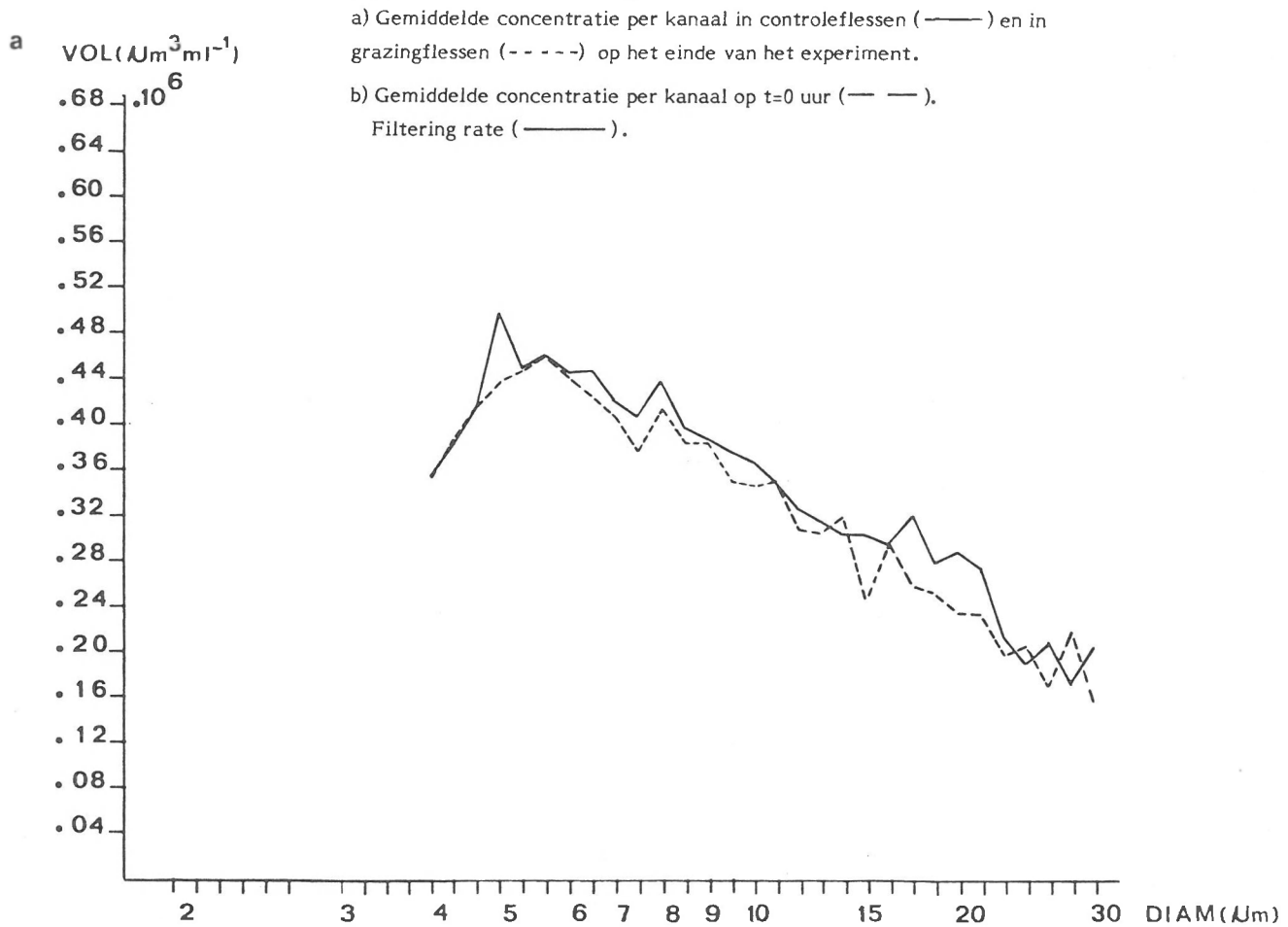


Fig. 11: *Balanus* sp.: Grazingpatroon gemeten met 100 μm buis.

a) en b) zoals in Fig. 10.

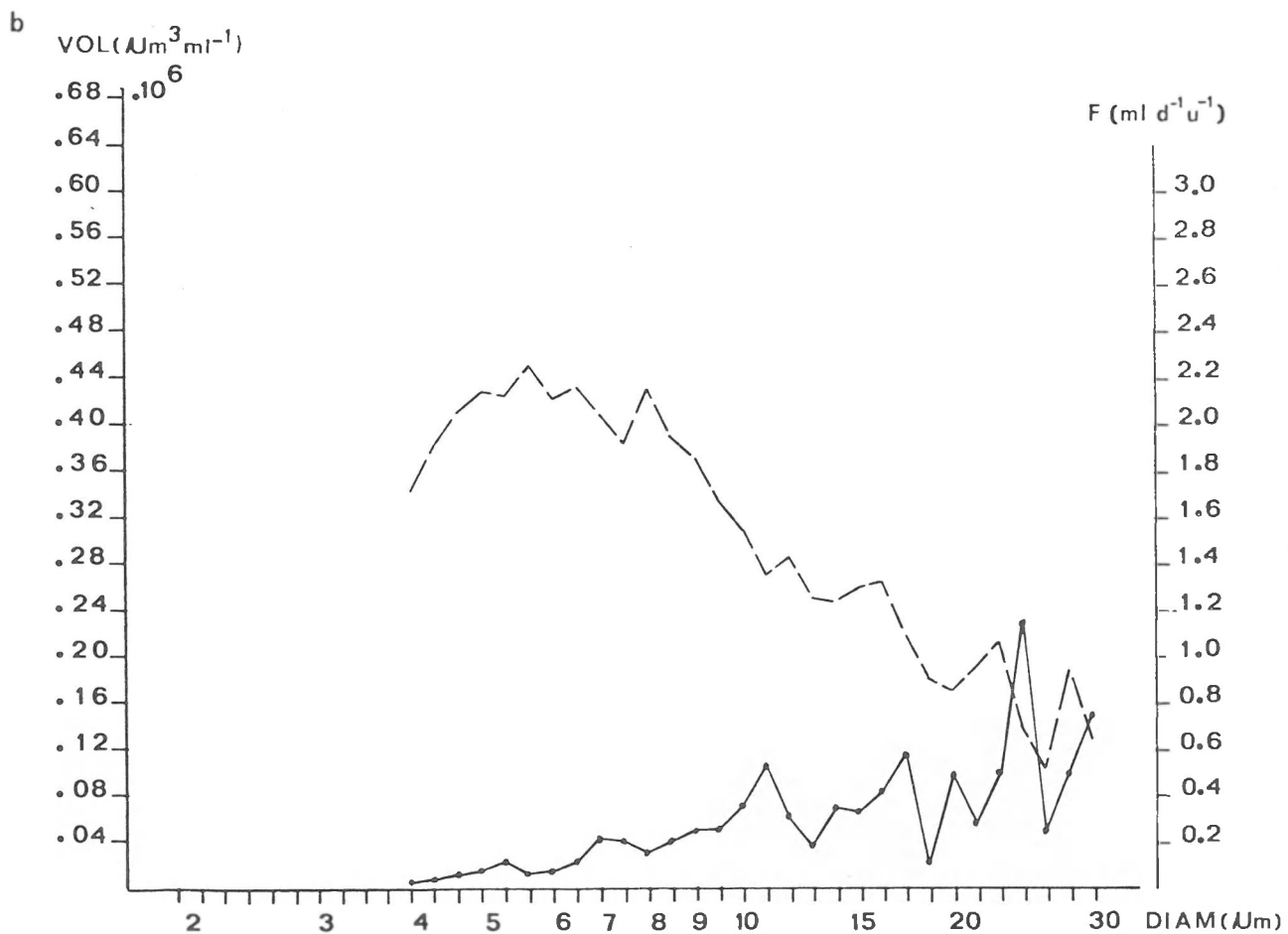
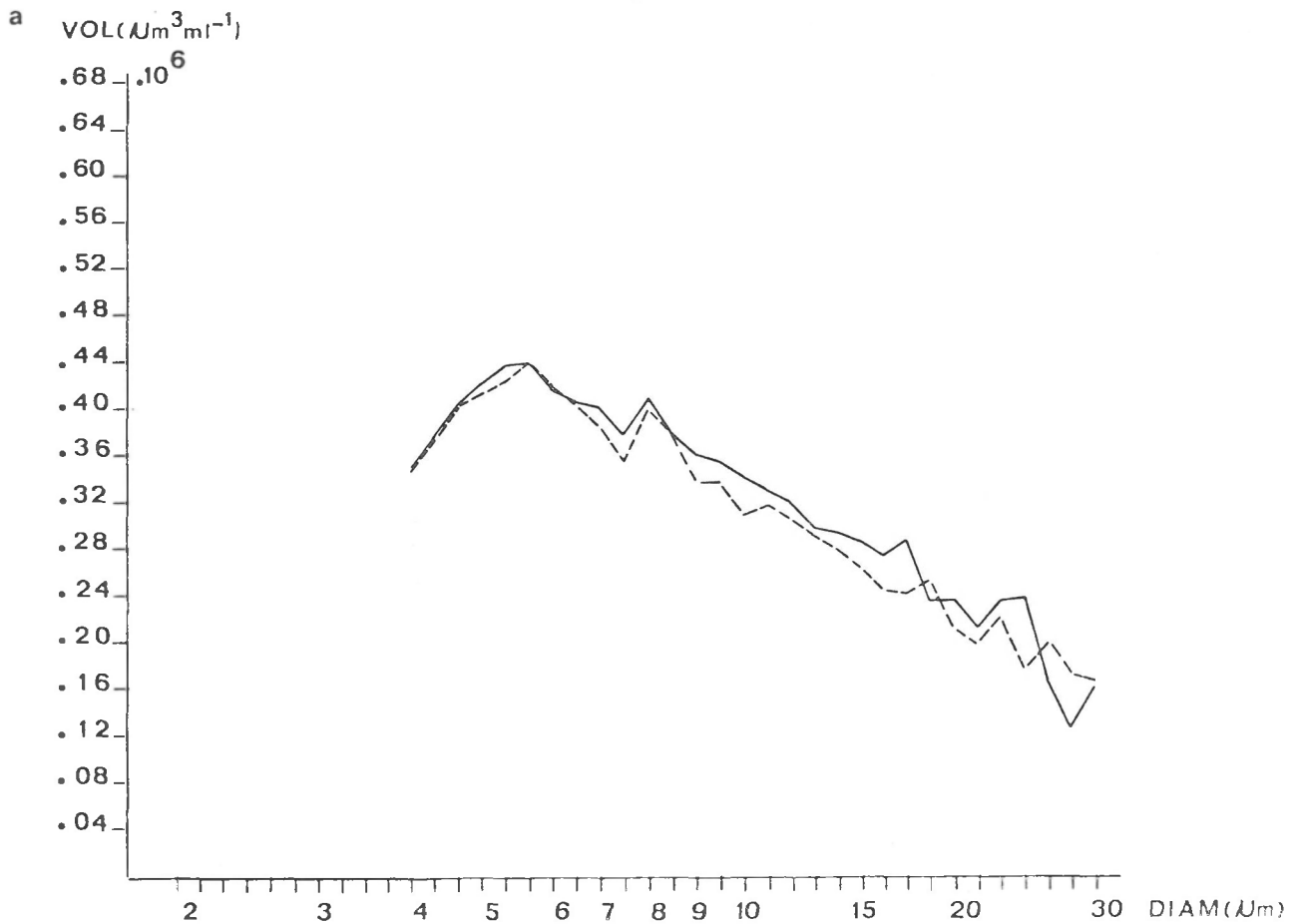


Fig. 12: *Acartia* sp.: Grazingspatroon gemeten met 200 μm buis.
a) en b) zoals in Fig. 10.

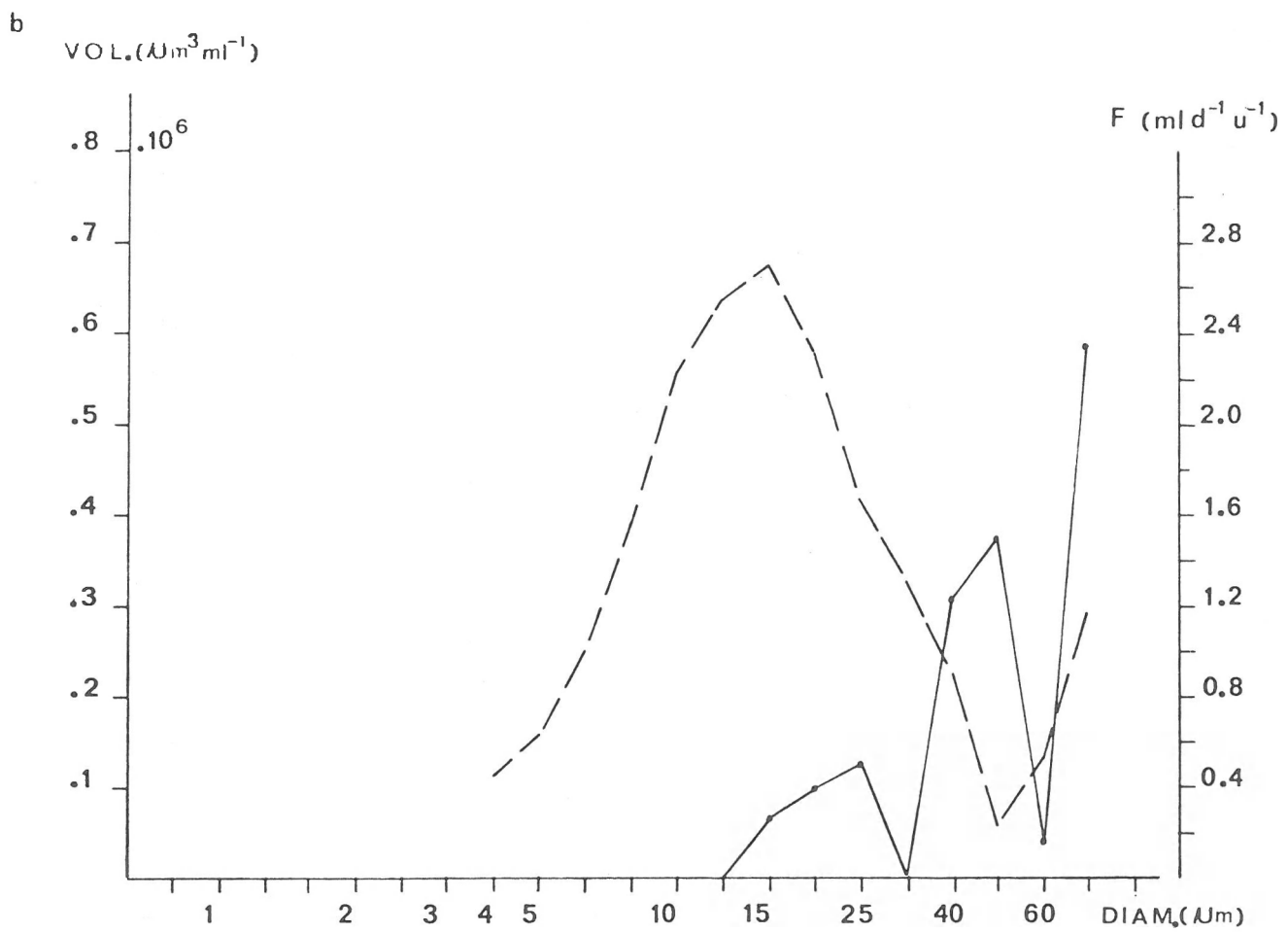
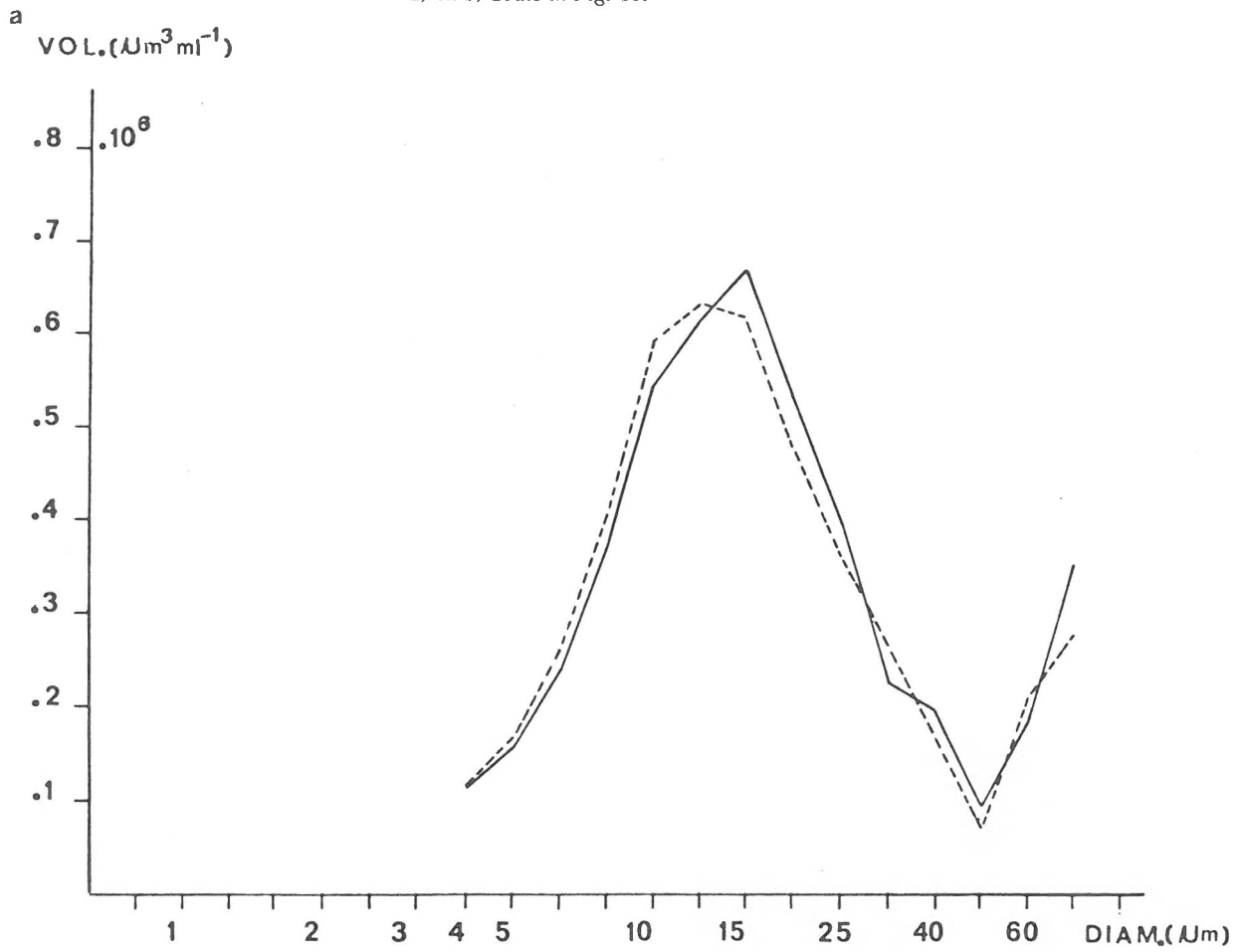


Fig. 13: *Balanus* sp.: Grazingpatroon gemeten met 200 μm buis.

a) en b) zoals in Fig. 10.

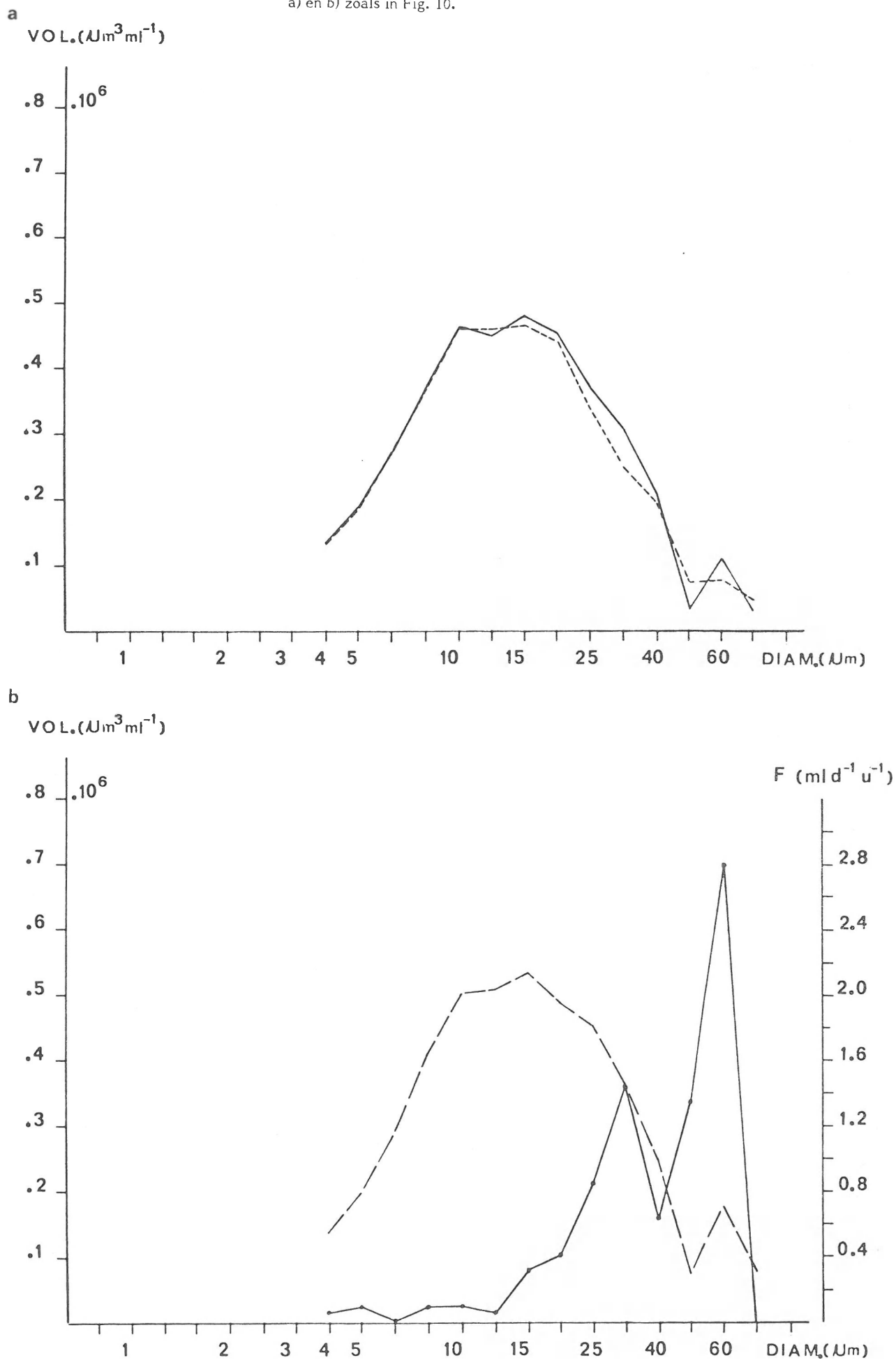


Fig. 14: *Balanus* sp.: Grazingpatroon gemeten met 200 μm en 560 μm buis.

a) en b) zoals in Fig. 10.

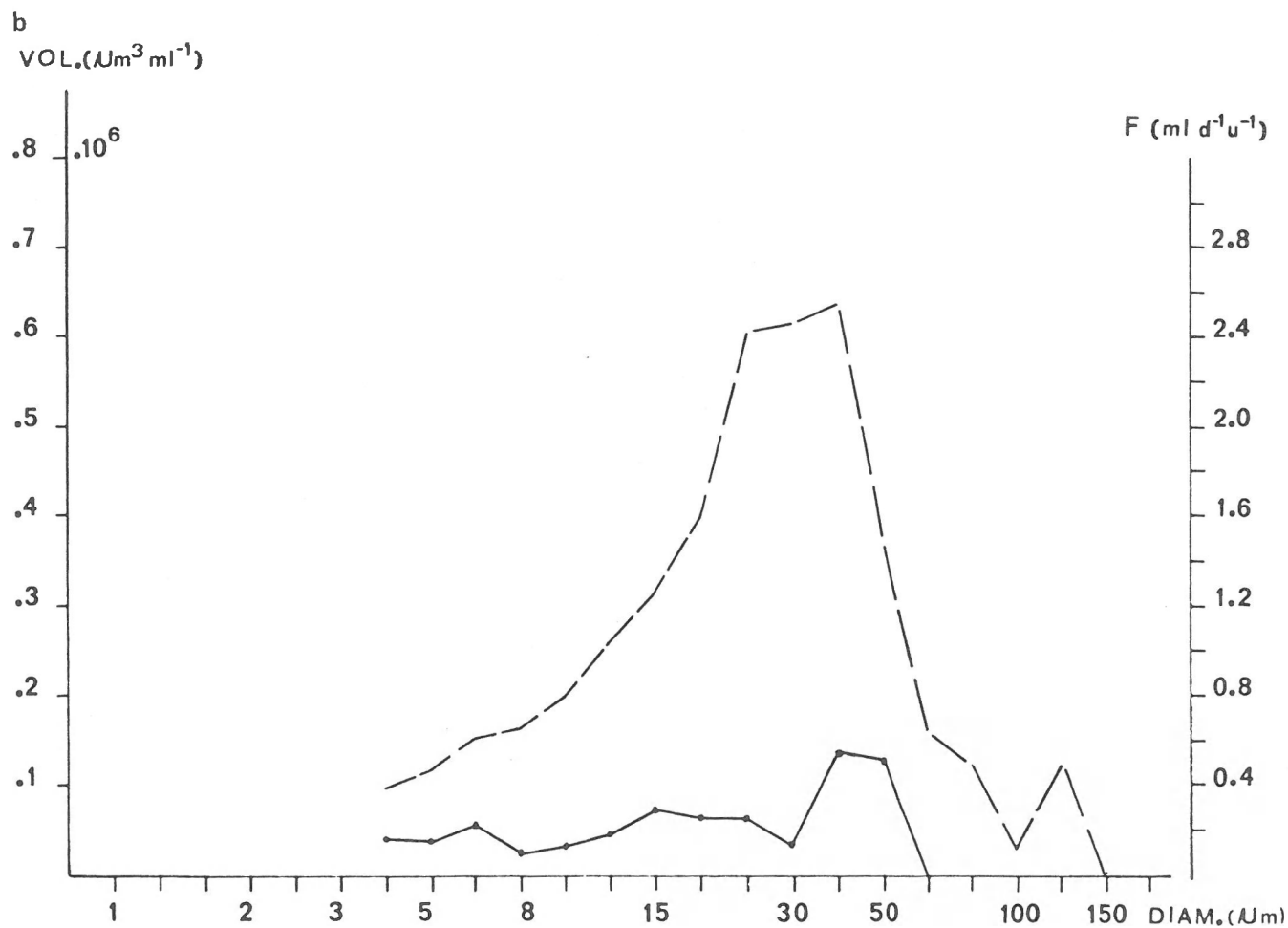
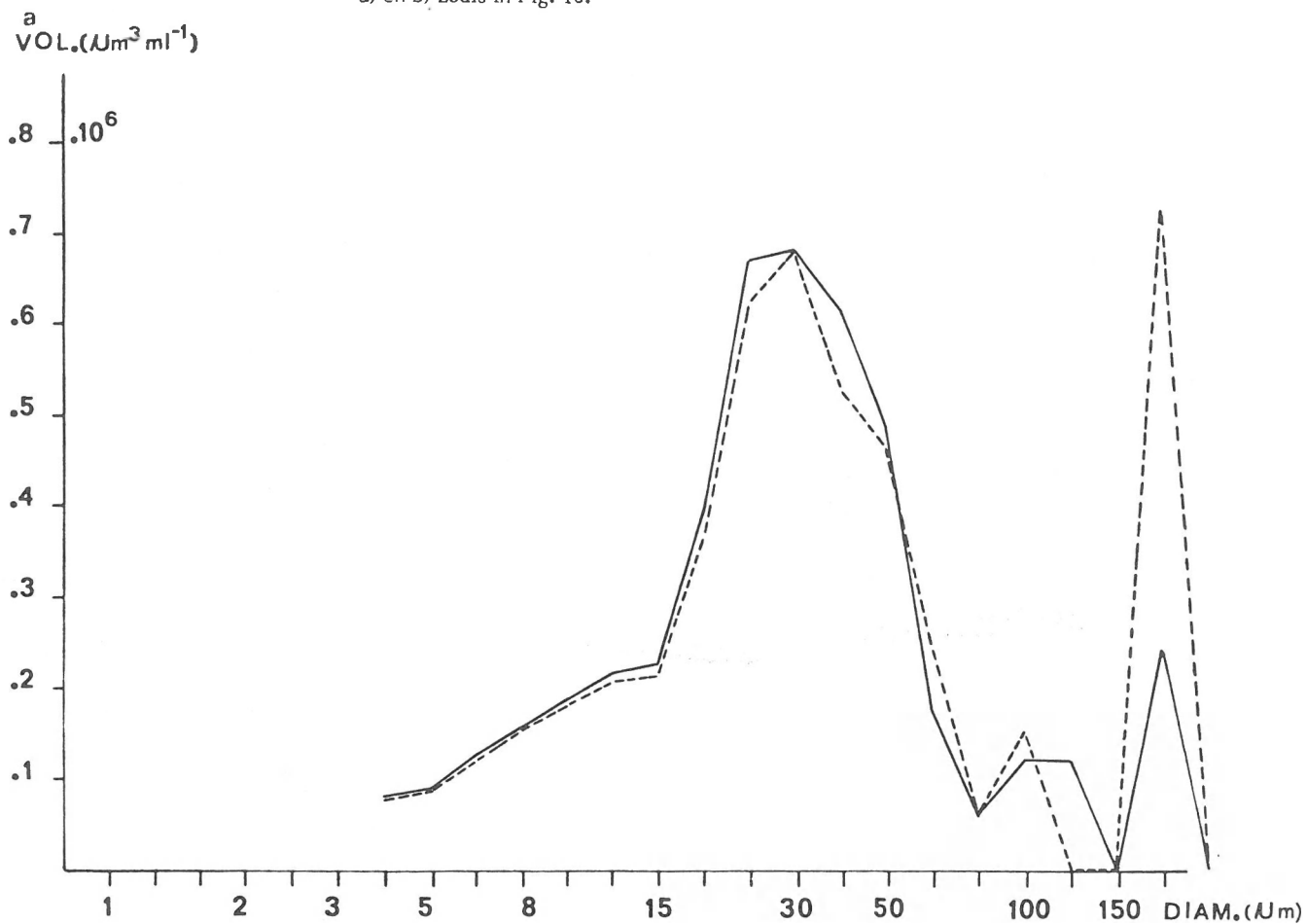


Fig. 15: Distributiespectrum van *Chlamydomonas* sp. (—●—) en Oosterschelde seston (---★---) (Tabel 1; B₁ en A₁).

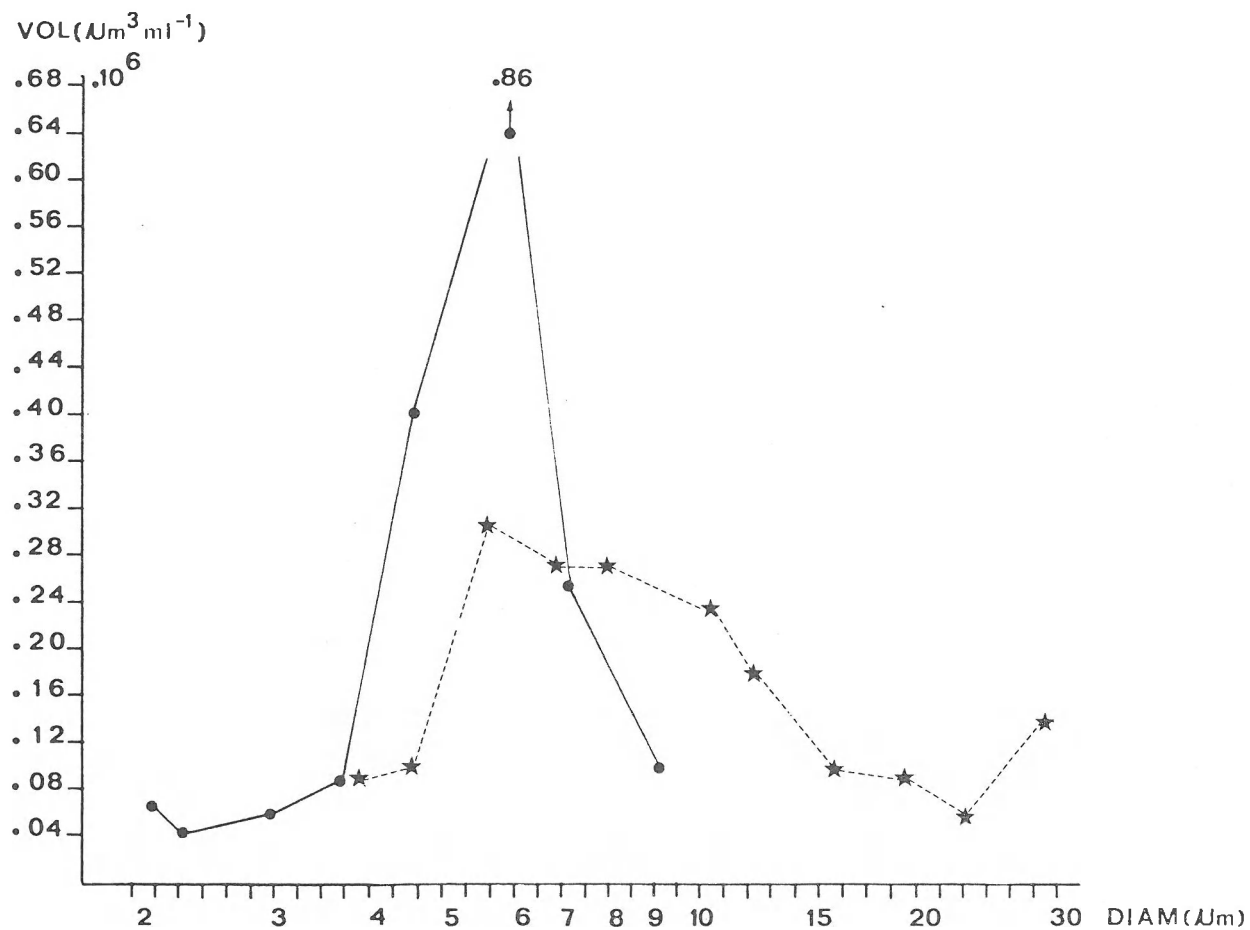


Fig. 16: Distributiespectra van Grevelingen- en Oosterscheldeseston (naar Prins, 1983).

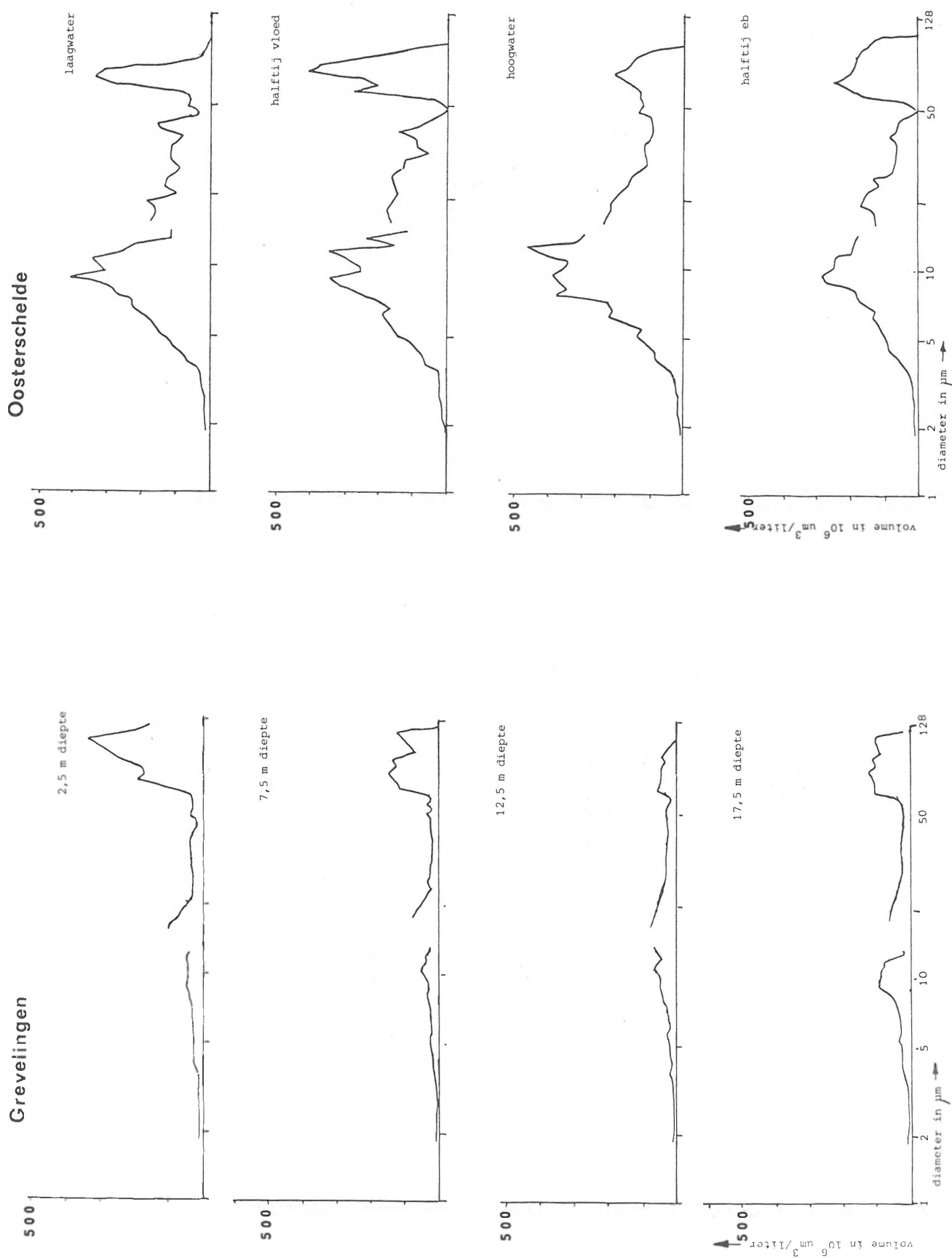


Fig. 17: Microscopische sestonanalyse: procentuele volume-samenstelling van de fractie 1-5 μm .

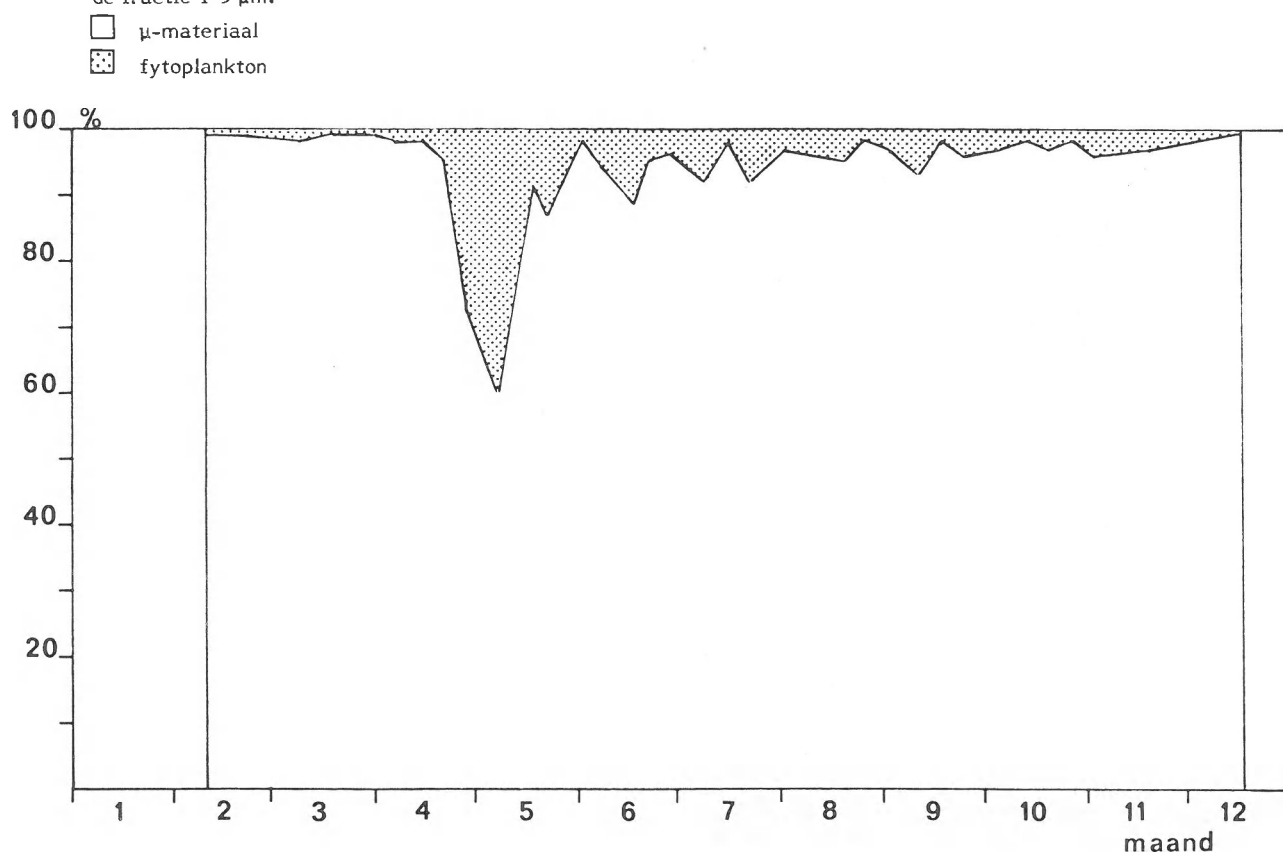


Fig. 18: Microscopische sestonanalyse: procentuele volume-samenstelling van de fractie 5-20 μm .

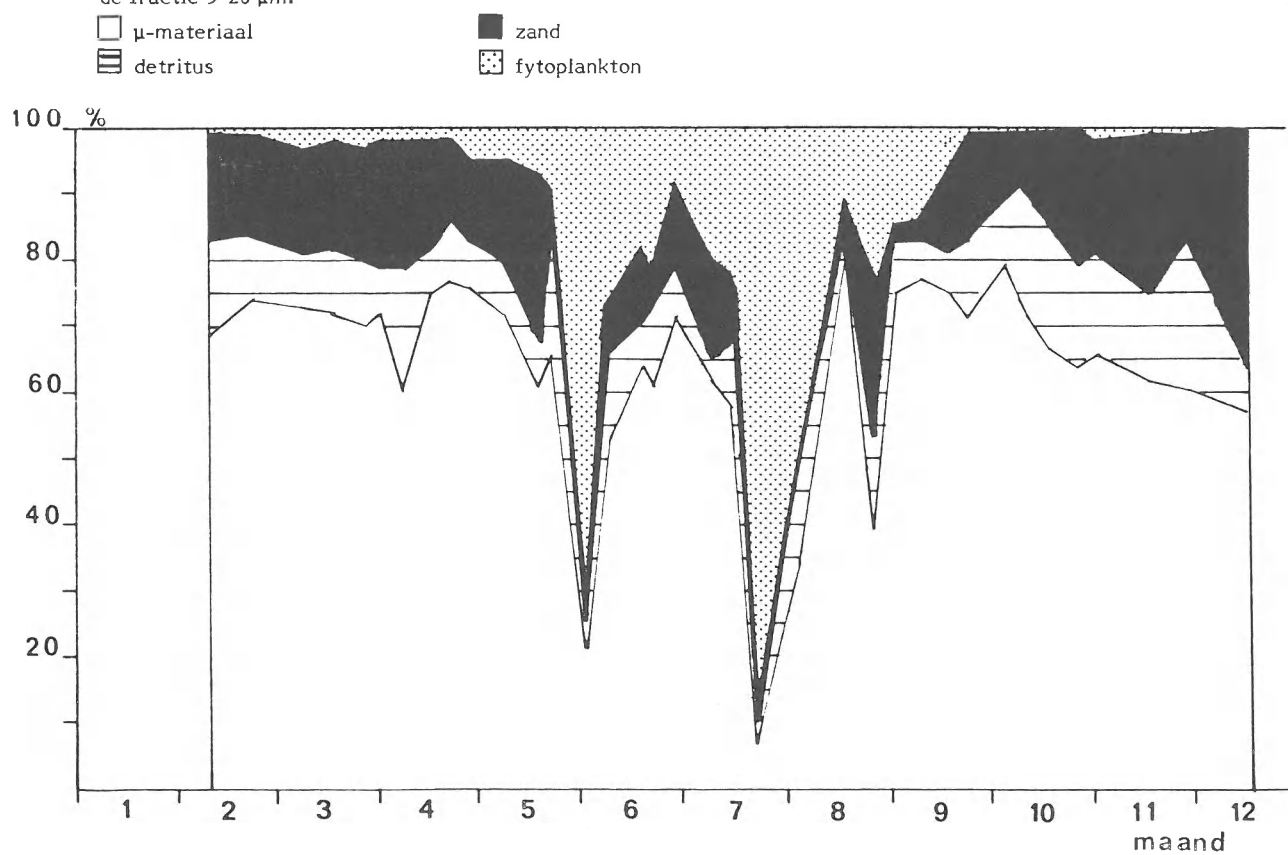


Fig. 19: Microscopische sestonanalyse: procentuele volume-samenstelling van de fractie 20-50 μm .

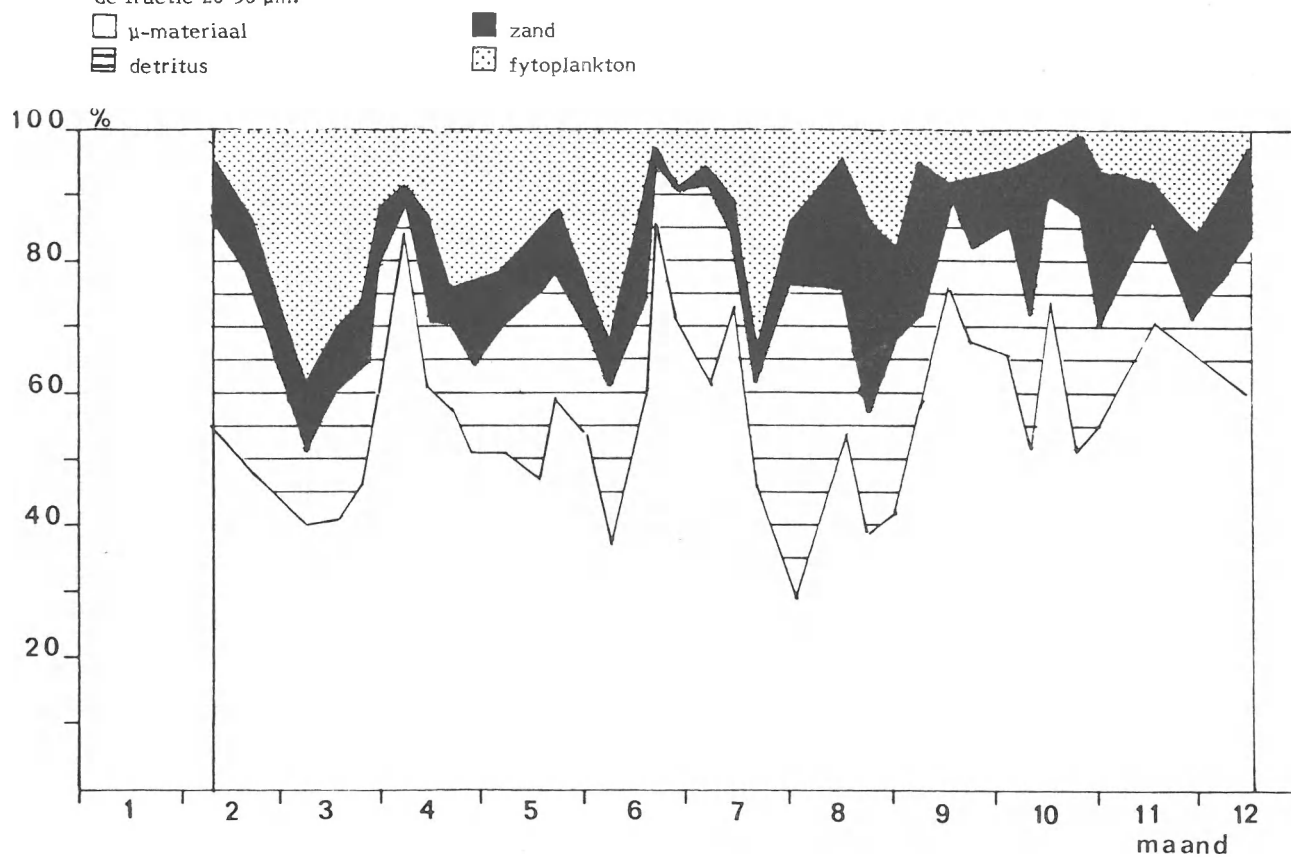


Fig. 20: Microscopische sestonanalyse: procentuele volume-samenstelling van de fractie > 50 μm .

