

VOEDSELOPNAMEN VAN DE MARIENE PELAGISCHE COPEPOOD
TEMORA LONGICORNIS (MÜLLER)

RONALD W. VAN OOSTRUM

Verslagen
Rijks Instituut voor
Onderzoek der Zee, Texel

1980-5

All rights reserved

Internal reports are not to be reprinted or cited, it is only allowed by consent of the Netherlands Institute For Sea Research.

VOEDSELOPNAME VAN DE MARIENE PELAGISCHE COPEPOOD
TEMORA LONGICORNIS (MÜLLER)*

door

RONALD W. van OOSTRUM

INHOUD

I.	Summary	2
II.	Samenvatting	3
III.	Inleiding + vraagstelling	3
IV.	Materiaal en methoden	7
	4.1. Konditionering	7
	4.2. Algen	8
	4.3. <i>Oxyrrhis marina</i>	9
	4.4. Copepoden	10
	4.5. Voedselopname	12
	4.5.1. Algemeen	12
	4.5.2. Inleidende experimenten	14
	4.5.3. Standaardexperimenten	16
	4.5.4. Apparatuur	16
V.	Resultaten	17
	5.1. Copepoden kweken	17
	5.1.1. Algemeen	17
	5.1.2. Standaard kweken	18
	5.1.3. Speciale kweken	18
	5.1.4. Copepoden concentratie	20
	5.2. Experimenten	21
	5.2.1. Algemeen	21
	5.2.2. Inleidende experimenten	21
	a: Vraat op <i>Isochrysis</i> , <i>Rhodomonas</i> en <i>Oxyrrhis</i>	21
	b: Concentratie afhankelijke vraat	22
	c: Predatie van <i>Oxyrrhis</i> op <i>Rhodomonas</i>	23
	d: Invloed van schudden op vraat	25
	e: Discussie	25

*Verslag over werk verricht als doctoraal studie in de biologie voor de Rijks Universiteit te Leiden bij Prof. J. Ringelberg (G.U. Amsterdam) in het tijdvak november 1978 tot maart 1980 aan het NIOZ te Texel onder leiding van Dr. W.C.M. Klein Breteler.

5.2.3.	Standaard experimenten	28
5.2.4.	Gewichtsspecifieke vraat	31
5.2.5.	Bruto groei efficiëntie	31
5.2.6.	Toepassing vraatgegevens op een kweek- situatie	32
5.2.7.	Toepassing vraatgegevens op situatie in Noordzee	32
VI.	Discussie	33
VII.	Literatuur	44
	Tabellen46/53
	Grafieken54/65

I. SUMMARY

The planktonic calanoid copepod *Temora longicornis* was bred during 14 generations at 15°C on a diet of algae (*Rhodomonas* spec. and *Isochrysis galbana*) and a heterotrophic dinoflagellate (*Oxyrrhis marina*).

In addition to the cultivation of copepods continuous cultures of both the algae and the dinoflagellate were set up. The predation of *Oxyrrhis* on *Rhodomonas* was studied during 120 hours in dark. It was tried to get insight in the grazing of *Temora* on the food occurring in the culture tanks, especially *Oxyrrhis*. Except for naupliar stage I the food consumption was measured for all developmental stages at a concentration of 3500 *Oxyrrhis* cells ml⁻¹. It was observed that the logarithm of feeding - and filtering rate increased linearly with stage. Within the adult stage the food intake appeared to be independent of the weight of the copepods, both in ♂♂ and in ♀♀. The results of the grazing experiments have been extrapolated to the situation in the culture tanks and in the North Sea.

II. SAMENVATTING

De planktonische calanoïde copepood *Temora longicornis* werd een veertiental generaties gekweekt bij 15°C op een dieet van algen (*Rhodomonas spec.* en *Isochrysis galbana*) en een heterotrofe dinoflagellaat (*Oxyrrhis marina*). Naast de copepoden kweek werden continu-cultures opgezet van de beide algen en van de dinoflagellaat. De predatie van *Oxyrrhis* op *Rhodomonas* in het donker werd gedurende 120 uur gevolgd. Getracht is een inzicht te krijgen in de vraat van *Temora* op het voedsel in de kweekbakken en op *Oxyrrhis* in het bijzonder. M.u.v. het nauplius I stadium werd de voedselopname voor alle stadia bepaald bij een concentratie van 3500 *Oxyrrhis*-cellen per ml. Waargenomen werd dat de logarithme van de feeding- respectievelijk filtering rate lineair toenam met het stadium. De voedselopname binnen het copepodiet VI stadium bleek, zowel voor ♀♀ als voor ♂♂, onafhankelijk te zijn van het gewicht van deze copepoden. De vraatgegevens van de copepoden zijn geëxtrapoleerd naar de kweekbaksituatie en naar Noordzeesituaties.

III. INLEIDING

De biomassa van het mariene zoöplankton wordt voor het grootste deel gevormd door copepoden. Dit wordt bepaald niet veroorzaakt door de grootte van deze organismen. De meeste copepoden worden namelijk niet groter dan 1 à 2 mm en ze zijn daardoor ook niet van direkt economisch belang voor de mens. Maar het zijn de grote aantallen, waarin zowel de pelagische als de benthische copepoden voorkomen (ze overtreffen zelfs de insecten in totaal aantal), waardoor ze een hoofdrol spelen in de mariene voedselketen. Ze worden daarin beschouwd als de

belangrijkste schakel tussen het fytoplankton en de hogere organismen, zoals tal van invertebraten en vele vissoorten (o.a. haring en sprot). Copepoden worden tevens gebruikt als voedsel in viskwekerijen en als indicatoren voor de kwaliteit van het zeewater. Het spreekt daarom voor zich dat er aan deze diergroep veel onderzoek gedaan is en nog steeds gedaan wordt.

De Calanoiden vormen qua totale biomassa de belangrijkste subklasse van de planktonische copepoden. Veldonderzoek heeft geleerd dat in de zuidelijke Noordzee *Temora longicornis* (Müller), *Pseudocalanus elongatus* (Boeck), *Acartia clausi* (Giesbrecht) en *Centropages hamatus* (Lilljeborg) de vier meest voorkomende calanoïde copepodensoorten zijn (FRANSZ, 1975).

Gedurende de ontwikkeling doorlopen copepoden 6 naupliusstadia gevolgd door 6 copepodietstadia. Het zesde copepodietstadium is het voor de voortplanting zorgdragende adulte stadium.

In de wintermaanden komen alle ontwikkelingsstadia van deze soorten in relatief geringe hoeveelheden in zee voor. Gedurende de maanden maart en april nemen de aantallen sterk toe. Voor *T. longicornis* kunnen de aantallen per m³ zeewater in april waarden bereiken van 10.000 nauplius I + II, 3500 copepodiet I + II en 700 adulten (FRANSZ, 1975).

Voor een juiste interpretatie van de veldgegevens inzake de produktieprocessen in de Noordzee is kennis van de populatiedynamica en bioenergetica van de belangrijkste copepodensoorten noodzakelijk. In verband met de complexiteit van de veldsituatie is men al jaren bezig kweektechnieken te ontwikkelen om copepoden van generatie op generatie in het laboratorium te houden en hiermee onder standaardcondities de groei, sterfte, voedselopname e.d. te kunnen meten.

CORKETT, werkend met kweekvolumes van enkele liters, meldde in 1967 de eerste geslaagde kweekresultaten voor *T. longicornis*. Sinds die tijd zijn een aantal meestal zeer complexe kweeksystemen voor copepoden ontwikkeld (ZILLIOUX, 1969; PAF-FENHÖFER, 1970). Een zeer eenvoudige kweektechniek is inmiddels op het NIOZ ontwikkeld en copepodenpopulaties van diverse soorten zijn nu voortdurend voor experimenteel onderzoek beschikbaar (KLEIN BRETELER, 1980). Deze kweekopstelling voor de copepoden komt eenvoudigweg neer op een bak met 80 liter zee-water. Als voer voor de copepoden (+ 25 per liter) worden hierin twee algensoorten gedoseerd, namelijk *Isochrysis galbana* en *Rhodomonas* spec. Spontaan ontwikkelt zich in de bakken tevens een populatie van de heterotrofe dinoflagellaat *Oxyrrhis marina*. Dit organisme speelt een speciale rol binnen het kweekstelsel. In de eerste plaats verwijderen deze cellen algen en detritus uit het water en van de wanden. Dit voorkomt overdadige bacteriegroei en maakt het regelmatig verversen van het kweekmedium overbodig. Ten tweede is deze goed in suspensie blijvende dinoflagellaat qua grootte geschikt voedsel voor de copepoden.

Het doel van het één jaar durende onderzoek bij het NIOZ was de opname aan *Oxyrrhis*-cellen door de verschillende ontwikkelingsstadia van *Temora* aan de hand van vraatexperimenten te bepalen en hiermee de rol van deze dinoflagellaat in de kweekbakken op te helderen. Hiervoor was het nodig de bestaande kweektechnieken voor algen en calanoïde copepoden te bestuderen en vervolgens zulke kweken op te zetten en te bestuderen.

Aanvankelijk was de opzet van het experimentele onderzoek veel ruimer gekozen. Onder meer was het de bedoeling ook uit te zoeken hoe de totale voedselopname aan de algen *Isochrysis* en *Rhodomonas* en de dinoflagellaat *Oxyrrhis* per ontwikkelings-

stadium er in mengcultures uitzag en of daarbij sprake was van voedselselectie. Het oplossen van deze vragen vergt echter door de complexe voedselsituatie en doordat *Rohodomonas* vrij snel naar de bodem zakt, een uitgebreide proefopzet, die, mede door het uitblijven van geschikte meetapparatuur, er oorzaak van was dat het onderzoek zich voornamelijk concentreerde op bovenvermelde vraagstelling.

Als proefdier voor het eigen onderzoek werd op grond van beschikbaarheid in goede aantallen *Temora longicornis* gekozen. Dit organisme staat in de literatuur (o.a. MARSHALL, 1973) bekend als een omnivore copepood, die door middel van "filter feeding" zijn voedsel kan vergaren. Het filterfeeding mechanisme bij de calanoiden is uitgebreid beschreven door MARSHALL (1973). Het belangrijkste deel van het filterapparaat van *T. longicornis* wordt gevormd door de beide 2e maxillae (MARSHALL, 1973).

Deze lichaamsdelen hebben een scherm van lange setae, waarop setulae staan. De afstanden tussen de setulae en tussen de setae zijn bepalend voor de grootte van de deeltjes die op het filter achterblijven. Deze afstanden zijn binnen één maxilla niet constant. Dat betekent dat de kans dat deeltjes op het filter achterblijven, toeneemt naarmate deze deeltjes groter zijn.

NIVAL en NIVAL (1973) hebben voor een aantal copepodensoorten hiervoor zgn. filterefficiency-curves geconstrueerd. Zo'n Nival-curve voor een bepaalde copepodensoort mag echter niet beschouwd worden als een vast gegeven. De curve verandert namelijk per stadium (NIVAL, 1976) en het organisme is zelf in staat de afstanden tussen de setae enigszins aan te passen aan de grootte van de aanwezige voedseldeeltjes. Door verschillende onderzoekers is waargenomen dat copepoden een voorkeur aan de dag leggen voor de grotere deeltjes in een

mengsel van grote en kleine voedsel deeltjes (MARSHALL, 1973).

DANKBETUIGING

Mijn dank gaat in eerste instantie uit naar Wim Klein Breteler voor het begeleiden van het onderzoek, het corrigeren van het verslag en voor de hulp, ook buiten het gebied van onderzoek en de vriendschap die ik van hem mocht ontvangen.

Tevens wil ik Prof. J. Ringelberg bedanken voor zijn bereidheid de supervisie over het onderzoek op zich te nemen en voor de adviezen die hij mij tijdens de werkbijeenkomsten gaf.

Rob Dapper en Ben Greydanus ben ik zeer erkentelijk voor assistentie bij het gebruik van respectievelijk de terminal en het ELZONE particle counter system.

Lidy Everhardus, Jolanda van Iperen, Mike Kortekaas, Anton Wolfard en Theunis Piersma ben ik zéér dankbaar voor het typen van het verslag en het vervaardigen van de figuren.

Ook de bewoners van het logeergebouw de "Potvis", die door hun experimenten met het avondeten mij in staat stelden ook het menselijk vraatgedrag te bestuderen, zeg ik dank toe.

IV. MATERIAAL EN METHODEN

4.1. Konditionering

De algen en copepoden bevonden zich in twee aparte klimaatkamers bij een temperatuur van 15°C. De experimenten werden eens in deze gekonditioneerde kamers uitgevoerd. Het gebruikte zeewater, dat binnen het gebouw is opgeslagen in tanks van 60 m³, was afkomstig van de Waddenzee en had een saliniteit van 28‰.

4.2. Algen

De algen werden gekweekt in een chemostaat zoals schematisch is weergegeven in Fig. 1. De bouw van zo'n continu-cultuur geschiedde als volgt. Het glazen kweekvat C en alle er aan vast zittende onderdelen tot het glazen koppelstuk K1, werd als één geheel gedurende 1 uur in een autoclaaf gesteriliseerd. Dit zelfde gebeurde met het van alle overige onderdelen voorziene voorraadvat V, waaraan via koppelstuk K2 het vloeistoffilter F (Sartorius membraanfilter; $0.2 \mu\text{m}$) was verbonden. In het voorraadvat werd, na afkoeling, een verrijkt zeewatermedium (f/2 medium, GUILLARD, 1975) bereid. Een mengsel van 4 stockoplossingen (sporenelementen, NaNO_3 7½%, NaH_2PO_4 , $2\text{H}_2\text{O}$ ½% en vitamines) werd daartoe via filter F in het vat gebracht, waarna de inhoud eveneens via dit filter tot 20 liter werd aangevuld met 2μ voorgefiltreerd zeewater. Het filter werd hierna afgekoppeld. In een steriele kast werd uit een batch-cultuur (op het NIOZ van een aantal algensoorten aanwezig) ongeveer 1 ml van de gebruikte algensoort (*Isochrysis* of *Rhodomonas*) in het cultuurvat C overgebracht. Dit cultuurvat werd tussen twee lichtbronnen opgesteld en met behulp van koppelstuk K1 en een peristaltische pomp (Buchler Multi Staltic pump) met het voorraadvat V verbonden.

De lichtbronnen, elk bestaande uit twee 50 Watt Phillips 55 fluorescentiebuizen, zorgden samen met een tijdsklok voor een 16/8 uren licht/donker cyclus. Tussen de lichtbronnen en het cultuurvat werden zogenaamde waterschilden geplaatst ten einde de voor de lampen geproduceerde warmte zo veel mogelijk tegen te houden. De bij dit cultuursysteem gebruikte slangen waren van siliconenrubber en werden ontwikkeld met aluminiumfolie. Dit om bacteriegroei in de slangen, die ondanks de

steriele werkmethode toch plaatsvond, tegen te gaan. De watersloten zijn in het systeem opgenomen, omdat ze door de erin optredende overgangen van vloeistof-lucht-vloeistof goede barrières zijn voor bacteriën en andere infecties. Het gebruik van een magneet-roermotor was eigenlijk alleen in het geval van *Rhodomonas* noodzakelijk om deze algensoort in suspensie te houden, maar werd ook bij *IsochrYSIS* toegepast.

De pompsnelheid werd zo ingesteld dat de doorstroming ongeveer 500 ml per dag bedroeg. Dientengevolge moest per cultuur ongeveer eenmaal per maand een nieuw voorraadvat met f/2 medium worden bereid en aangesloten. Op het cultuuvat C werd via het lucht filter (Sartorius membraanfilter; 0.8 μm) perslucht aangesloten. Deze fungeerde als CO₂-bron voor de algen. Nadat waterslot 2 zich met vloeistof had gevuld, werd het wattenfilter in de afvoerslang verwijderd. De aldus opgezette continu-cultures kunnen langer dan een jaar onafgebroken functioneren.

Aantalsbepalingen van de algensuspensies werden gedaan met een Coulter counter model B en met een telkamer onder de microscoop. De concentraties van *IsochrYSIS* en *Rhodomonas* van de continu cultures varieerden respectievelijk van 2,8-4,6 en van 0,7-1,3 x 10⁶ cellen per ml.

4.3. *Oxyrrhis marina*

Uit een watermonster van een copepoden kweekbak werden ongeveer 10 *Oxyrrhis*-cellen geïsoleerd en gebracht in een glazen erlenmeyer van 1 liter zoals is weergegeven in Fig. 2.

Er zijn geen extra lichtbronnen bijgeplaatst, zoals dat het geval was bij de algencultures.

Gestart werd met een 1,1 liter kweek en een doorstroming

per dag van 175 ml. De aanvoer kwam direkt van een *Rhodomonas* continucultuur. Bij deze doorstroming was de *Oxyrrhis*-concentratie in de uitstroomfraktie 22.000-25.000 cellen per ml. De concentratie aan *Rhodomonas*-cellen in de uitstroomfraktie was minder dan 1⁰/100 van die in de instroomfraktie. Dit is gunstig omdat hierdoor *Oxyrrhis* bij benadering als monocultuur voor de experimenten aanwezig is.

Later werd i.v.m. een grotere behoefte aan *Oxyrrhis* overgestapt op een 2 liter-kweek en een doorstroming van 400 ml per dag. Hierbij varieerde de *Oxyrrhis*-concentratie van 40000 tot 50000 cellen per ml. De *Rhodomonas*-concentratie in de uitstroomfraktie van deze grotere kweek werd niet bepaald. Nageenog dezelfde dichtheden aan *Oxyrrhis* werden bereikt door een *Isochrysis*-cultuur als voeding aan te sluiten op een *Oxyrrhis*-kweek, maar omdat zichtbaar veel *Isochrysis*-cellen in de uitstroomfraktie aanwezig bleven werd hiermee niet verder geëxperimenteerd.

4.4. Copepoden

Het kweekstelsel voor de copepoden, dat gezien z'n eenvoud in vergelijking met de kweeksystemen beschreven door ZILLIOUX (1969) en PAFFENHÖFER (1970) nauwelijks de term systeem verdient, bestond uit een groene (glasvezel versterkte) polyester bak met een inhoud van 100 liter, waarop ter voorkoming van verontreinigingen door spatwater een doorzichtige perspex deksel werd gelegd. Perslucht zorgde zachtjes borrelend voor menging en aeratie van het water. Boven de kweekbakken werden lichtbronnen aangebracht. Deze bestonden uit twee 40 Watt Phillips 55 fluorescentiebuizen die aangesloten op een tijd-klok zorgden voor een 12/12 uurs licht/donker cyclus. Met behulp van een door een tijd-klok gestuurde peristaltische

pomp werd tweemaal daags een mengsel van *Rhodomonas* en *Isochrysts* (+ 300 ml Iso + Rho per 24 h) in de kweekbak gepompt.

In oktober 1978 werd met een schepnet (maaswijdte 100 μm) plankton verzameld uit Waddenzee water in een openlucht basin van het gewezen Mosselproefstation op Texel. In het laboratorium werden uit dit monster een honderdtal calanoïde copepoden geïsoleerd en naar een gereedstaande kweekbak overgebracht. Na een aantal weken bleken zich in deze bak populaties van *Acartia discaudata*, *A. clausi*, *Centropages hamatus* en *Temora longicornis* te hebben ontwikkeld. Van de laatste drie soorten werden volwassen individuen geïsoleerd en hiermee werden monocultures van copepoden gestart. Na het bestuderen van morfologische verschillen tussen de ontwikkelingsstadia van deze soorten is uitsluitend met *Temora* verder gekweekt.

Eén *Temora*-generatie duurde onder de gegeven omstandigheden ongeveer drie weken. Telkens als voldoende nieuw broed geproduceerd was (> 50 eieren + nauplius I en II per liter), werd de helft van zo'n kweekbak via een 100 μm gaas naar een nieuwe bak geheveld. Door 100 μm gaas passeren alleen eieren en nauplius I en II. Vervolgens werden beide bakken met 2 μm gefiltreerd zeewater weer aangevuld tot 80 liter. Copepoden voor experimenten werden gehaald uit de nieuwe bak. De oude bak bleef enige tijd als reserve gehandhaafd.

Soms bloeide in een kweekbak een niet nader geïdentificeerde fototrofe μ flagellaat of bacterie op, waardoor het water een intens groene kleur kreeg. Alhoewel dit organisme geen merkbare invloed had op de copepodenpopulatie, werd ze er toch steeds zo goed mogelijk uitgewassen. Dit wassen gebeurde door de copepoden te verzamelen in een netje (maaswijdte 50 μm) en dit netje vervolgens een aantal malen te dompelen in een serie van 5 emmers waarin zich 2 μm gefiltreerd zeewater bevond.

Gegevens betreffende groei en overleving van de copepoden in de kweken werden verkregen door in de kweekbakken 2 à 3 maal per week te monstereën. Deze copepoden als ook die voor de experimenten werden bemonsterd m.b.v. een steekbuis (diameter 4 cm) met een demonteerbare nylon bodemzeef (maaswijdte 50 μm) en overgebracht in petrischaaltjes met 5 ml zeewater en een verdovend middel (0,05% MS 222). Vervolgens werden de copepoden bekeken met een binoculair dat voorzien was van een oculair micrometer (vergroting 40x).

Verdoving van de copepoden was noodzakelijk voor het bepalen van stadium en lengte (thoraxlengte bij de copepodieten en totale lichaamslengte bij de nauplii) en voor het isoleren van snel zwemmende organismen in verband met de voedselexperimenten. De gebruikte concentratie aan verdovend reagens was voldoende om de copepoden binnen 1 minuut te verdoven. Na een verblijf van 15 minuten (langer is niet getest) in deze oplossing leidde het overbrengen van de copepoden naar zeewater zonder verdovingsmiddel binnen twee minuten tot een volledig herstel van de zwemactiviteiten. Uitwendig waarneembare invloeden van een zware verdoving, zoals het krommen van de antennes of het blijvend naar achteren strekken van de zwempoten, traden bij de gebruikte concentratie aan MS 222 niet op.

4.5. Voedselopname

4.5.1. Algemeen

De vraatexperimenten, uitgevoerd in 100-1000 ml beker-glazen, werden tussen 16.00 h en 17.00 h gestart en duurden ongeveer 18 uur. De bekerglazen werden met aluminiumfolie lichtdicht afgesloten. De concentraties van de voedseldeeltjes werden bepaald m.b.v. een deeltjesteller. In eerste instantie

was dit een ELZONE particle counter, later een Coulter counter model B. Aan de hand van hiermee verkregen gegevens werden de "filtering rate" en de "feeding rate" berekend. De feeding rate (Fe) geeft aan voedselcellen een copepod in een uur heeft opgenomen. De filtering rate (Fi) geeft aan uit hoeveel ml suspensie deze cellen afkomstig zijn en wordt ook wel met "volume swept clear" aangeduid. De filtering rate is feitelijk een maat voor de aktiviteit van de copepoden. Fi werd berekend volgens: (RIGLER, 1971)

$$Fi = \frac{\{(\ln Exp_o - \ln Exp_t) - (\ln Blanco_o - \ln Blanco_t)\} \times v}{t \times n}$$

Hierin zijn Exp_o en Exp_t de gemeten concentratie van de voedseldeeltjes in de experimentpotjes op tijdstip o respectievelijk t. V. is het volume (ml) van het water in het potje, t de tijdsduur in uren en n het aantal copepoden in het experiment. Daar de concentraties op $t = o$ in de blanco en in het experimentpotje altijd gelijk waren kon de formule vereenvoudigd worden. Omgerekend naar ml "swept clear" per copepod per dag werd de formule:

$$Fi = \frac{(\ln Blanco_t - \ln Exp_t) \times V \times 24}{t \times n}$$

De feeding rate werd berekend uit de filtering rate en de gedurende het experiment gemiddeld aanwezige voedselconcentratie:

$$Fe = Fi \times \frac{Exp_o + Exp_t}{2}$$

De experimenten zijn onder te verdelen in inleidende en standaardexperimenten.

4.5.2. Inleidende experimenten

Deze experimenten waren nodig om inzicht te krijgen in de methodiek en in factoren die van invloed zijn op het vraatgedrag. Uitgezocht werd o.a. hoeveel copepoden van de diverse stadia nodig waren om bij verschillende hoeveelheden en soorten voedsel een significant waarneembare vraat te krijgen. Details van toegepaste variaties in de proefopzet zijn bij de resultaten van de diverse experimenten vermeld. Het voedsel werd bereid door de suspensies van de continucultures met $0.2 \mu\text{m}$ gefiltreerd zeewater tot de gewenste concentratie te verdunnen.

Aanvankelijk werd een aantal opvolgende ontwikkelingsstadia voor een experiment bij elkaar genomen. In een later stadium van de inleidende experimenten werd gewerkt met afzonderlijke stadia. Bij vergelijkende experiment werd veel gewerkt met ~~00~~¹¹ C6 omdat deze snel te isoleren zijn en er voor een goed meetbare vraat minder individuen nodig zijn dan van de jongere stadia. De voor een experiment geselecteerde copepoden werden m.b.v. een micropipet uit het schaalpje met verdovend reagens direkt overgebracht in de experimentpotjes.

Omdat de hoeveelheid voedseldeeltjes die de copepoden tijdens een experiment eten veel groter moet zijn dan de meetfout (+ $2\frac{1}{2}\%$) werd de concentratie copepoden gebaseerd op een totale vraat van 20% in 18 uur. Bij de berekeningen hiervoor moet rekening gehouden worden met 1. the individuele variabiliteit in voedselopname binnen één stadium, 2. het per copepood minimaal noodzakelijke volume zeewater voor normaal gedrag, 3. het beschikbare en binnen bepaalde tijdsgrenzen isoleerbare aantal copepoden. Aangenomen werd dat het gebruik van tien of meer copepoden per experimentpotje een redelijk betrouwbare waarde opleverde voor de gemiddelde vraat in een stadium. De invloed

van het verschijnsel "crowding" op de vraat is voor o.a. *Eurytemora affinis*, *Acartia tonsa* en *A. clausi* beschreven (RICHMAN, 1977). Noch voor *T. longicornis*, noch voor andere calanoïde copepoden waren over het verschijnsel "crowding" in de literatuur eenduidige uitspraken te vinden. Als minimum volume voor 1 adulte *Temora* werd 20 ml aangehouden (POULET, 1978; MARSHALL, 1973). Voor de overige stadia is naar verhouding van de geschatte lichaamsvolumina eenzelfde minimum volume berekend (zie Tabel I). Hierbij moet worden aangetekend dat met deze methode voorbijgegaan is aan de verschillen in zwemsnelheid tussen de stadia, en dat tevens een homogene verdeling van de copepoda over de beschikbare ruimte is verondersteld. Bij de vraatexperimenten was het per copepood beschikbare volume altijd ongeveer gelijk aan of groter dan het minimaal noorzakelijke volume.

Na een experiment werden de copepoden van de voedseldeeltjes gescheiden m.b.v. een zeefje (50 μm nylon gaas). Nadat de voedselconcentraties van de experimentpotjes en de blanco's waren bepaald, werden de copepoden opnieuw bekeken. Eerst zonder verdoving, om beschadigingen en sterfgevallen tijdens het experiment te kunnen constateren, en vervolgens met verdoving om het stadium en de lichaamslengte te bepalen.

Omdat tijdens het experiment vervellingen optraden werd de voedselopname gerelateerd aan het gemiddelde stadium, berekend uit het gemiddeld ingezette stadium en het gemiddelde stadium van de copepoden na afloop van het experiment.

De predatie-experimenten van *Oxyrrhis* op *Rhodomonas* werden ten einde het uitzakken van *Rhodomonas* te voorkomen uitgevoerd op een schudtafel. Een nadere omschrijving dan zachtjes zwenken is niet te geven. Uit een drie liter glazen erlenmeyer, waarin zich 2 liter suspensie bevond, werden monsters van 100 ml ge-

haald voor de Coulter counter. Er is slechts één experiment met copepoden op de schudtafel uitgevoerd. Dit is bij het experiment vermeld.

De O₂-metingen zijn uitgevoerd met een YSI zuurstof meter.

4.5.3. Standaardexperimenten

De inleidende experimenten, die gekenmerkt werden door het vele variëren van factoren, resulteerden in een standaardtechniek waarmee een serie vraatexperimenten werd uitgevoerd. In deze experimenten werd alleen nog maar met *Oxyrrhis* als voedsel gewerkt.

Teneinde de voedingstoestanden van de copepoden aan het begin van de experimenten met elkaar in overeenstemming te brengen, werd een adaptatiefase ingelast tussen het selecteren van de copepoden en de start van een experiment. Hierin kregen de copepoden de tijd te wennen aan de gekozen voedselsituatie. Deze adaptatiefase duurde 4 tot 5 uur en de copepoden konden in deze tijd ook volledig herstellen van de behandeling en de verdoving. Voor alle ontwikkelingsstadia van *Temora* (m.u.v. NI) werd de voedselopname bepaald bij 3500 *Oxyrrhis*-cellen per ml. Deze concentratie komt overeen met de gemiddelde concentratie *Oxyrrhis* in de kweekbakken. In de standaardexperimenten werden alle aantalsbepalingen aan *Oxyrrhis* gedaan met de Coulter counter model B.

4.5.4. Apparatuur

Het lag in de bedoeling de deeltjesspectra bij de vraatexperimenten te bepalen met de zeer geavanceerde deeltjesteller, het 128 kanaals "computerized ELZONE particle counter system".

In afwachting van de komst van dit in de V.S. bij de firma Particle Data LTD bestelde apparaat, werd tijdens het vooronderzoek dankbaar gebruik gemaakt van eenzelfde soort apparaat dat toebehoorde aan het BOEDE. De hiermee verkregen getallen boden goede mogelijkheden voor een direkte grafische en statistische verwerking. Hiertoe werden eenvoudige computerprogramma's ontworpen en getest (zie appendix). De levering van de deeltjesteller bleef i.v.m. exportproblemen in de V.S. uit en heeft zelfs nu, ruim een jaar na de besteldatum nog niet plaats gehad.

Het apparaat van het BOEDE verdween regelmatig ten behoeve van hun eigen veldonderzoek enige weken uit het laboratorium. Hierdoor konden met dit apparaat slechts enkele experimenten worden uitgevoerd. De overige experimenten werden uitgevoerd met behulp van een minder geavanceerde, maar wel voortdurend beschikbare Coulter counter model B. Dit apparaat kan de deeltjes slechts in één kanaal, weliswaar met instelbare onder- en bovengrens van de deeltjesgrootte, tellen, zodat het spectrum van de deeltjesgrootte niet verkregen werd. Van elk te meten monster werd met dit apparaat 8 maal een volume van 0,5 ml geteld. Het 95% betrouwbaarheidsinterval behorende bij het gemiddelde ervan bedroeg bij concentraties van 3000-4000 cellen per ml, maximaal $\pm 2,5\%$.

V. RESULTATEN

5.1. Copepoden kweken

5.1.1. Algemeen

De van generatie op generatie voortgaande *Temora* kweek was, zoals vermeld, de bron van de bij de vraatexperimenten gebruikte copepoden. Er is geen poging gedaan om een nauwkeurige indruk te krijgen van de populatiedynamische aspecten binnen het kweekstelsel.

5.1.2. Standaard kweken

De gemiddelde dichtheden, waarin *Isochrysis*, *Rhodomonas* en *Oxyrrhis* in de kweekbakken voorkomen en hun diameters zijn weergegeven in Tabel II. Aan de hand van de gegevens uit deze Tabel en de eigenschappen van het voedingsapparaat van *T. longicornis* is het mogelijk een idee te krijgen van de bijdrage, die elk van deze soorten voedsel kan leveren aan het totale voedselpakket van deze copepood. Uit Tabel II blijkt dat *Oxyrrhis* verreweg het grootste deel uitmaakt van het aanwezige voedsel in de standaard kweekbakken.

De kernmerken en groottes van de ontwikkelingsstadia van *T. longicornis* zijn samengevat in Tabel III.

In Tabel IV (generatie 1) en Figuur 3 is de copepodenontwikkeling van een standaardkweek weergegeven. In deze figuur is tevens het verloop van de *Oxyrrhis*-concentratie weergegeven.

5.1.3. Speciale kweken

Na een zestal generaties van de *Temora*-kweek waren de vraatexperimenten in een stadium dat het belang van vooradaptatie werd ingezien. Besloten werd toen de kweekbakken alleen nog maar te voeren met *Rhodomonas*. De gedachte hierachter was dat de *Oxyrrhis*-cellen nagenoeg alle *Rhodomonas*-cellen zouden wegvreten, zodat een voedingssituatie ontstond met *Oxyrrhis*, waaraan de copepoden zich zouden adapteren, die nagenoeg overeenkwam met die van de vraatexperimenten. De copepodenontwikkeling van de 3 achtereenvolgende generaties na generatie 1 van Tabel IV zijn weergegeven in Tabel IV (generatie 2, 3 en 4) en Fig. 3. Ook in deze figuur is het verloop van de *Oxyrrhis*-concentratie weergegeven. Naast de verschillen in *Oxyrrhis*-concentratie, verschilden ook de dichtheden van kleine deeltjes

(< 6 μm) sterk. In de standaardkweek (Fig. 3) bevonden zich redelijk veel (\pm 15.000) kleine deeltjes. De 2e generatie werd gestart met 20 liter zeewater uit standaardkweek 1 en werd alleen nog maar gevoerd met *Rhodomonas* (\pm 500 ml uit continu-cultuur per 24 h.). μ Flagellaten begonnen op te bloeien. De 3e generatie werd in verband met een gering aantal nauplii per liter in generatiebak 2 nagenoeg geheel overgeheveld in generatiebak 3. Tegen het einde van de 3e generatie was deze kweekbak sterk verontreinigd met μ flagellaten, die het water intens groen kleurden en met ciliaten. Deze ciliaten kwamen qua grootte overeen met kleinere *Oxyrrhis*-cellen en werd bij de concentratie bepalingen van *Oxyrrhis* met de Coulter-counter als zodanig meegeteld. Teneinde al deze verontreinigingen in de kweekbak kwijt te raken, werd voor de 4e generatie meer dan een week van te voren een kweekbak gestart met alleen *Rhodomonas* en *Oxyrrhis*, zie Fig. 4. Nadat de *Oxyrrhis*-populatie zich had gestabiliseerd, was er een voedselsituatie in deze kweekbak aanwezig die nagenoeg overeen kwam met die in de vraatexperimenten. Een uitstekende mogelijkheid voor langere adaptatie. Nadat deze situatie was ontstaan werden gewassen nauplii in de bak gedaan. De nauplii bleken echter, zeer waarschijnlijk door het gering aantal kleine voedseldeeltjes (zie Fig. 5) niet in staat tot ontwikkeling te komen (zie Tabel IV). Gedurende de eerste negen dagen was nauwelijks van een ontwikkeling te spreken, wel van een grote mortaliteit onder de nauplii. Van 56 per liter daalde het aantal in deze negen dagen tot 10 copepoden per liter. Aan voorwaarden voor complete adaptatie aan deze situatie is dus onmogelijk te voldoen.

Hierna is met materiaal uit de oude bak (generatie 3) een nieuwe kweek gestart en werd *Isochrysis* weer in het voedings-schema opgenomen; m.a.w. werd weer overgegaan tot de standaardkweken.

5.1.4. Copepoden concentratie

Voor het verkrijgen van goed meetbare vraat tijdens de vraatexperimenten was het noodzakelijk van de jongere ontwikkelingsstadia veel individuen per experiment in te zetten. Zo waren bijvoorbeeld meer dan 500 nauplii II voor een experiment nodig. Normaalgesproken bevonden zich in een kweekbak ongeveer 10 N II per liter. Dit betekent dat in zo'n geval minimaal 50 liter (van de aanwezige 80 liter) gebruikt zou moeten worden. Bij 50 N II per liter zou men "slechts" minimaal 10 liter nodig hebben. Daarom werden een aantal kweken niet zoals gebruikelijk overgeënt zodra er ongeveer 40 N I en N II aanwezig waren, maar werd gewacht tot er ongeveer 500 nauplii per liter waren geproduceerd. Deze grote dichtheden lijken bij jonge nauplii geen problemen te geven. Echter met het voortschrijden van de ontwikkeling grazen ze dan in toenemende mate *Oxyrrhis* weg en ontstaat er uiteindelijk bij de volwassen dieren gebrek aan voedsel, waardoor geen broed wordt geproduceerd. Ten tweede blijken bij zulke hoge dichtheden veel beschadigingen aan de furca en de antennes van de copepoden voor te komen, waardoor ze ongeschikt worden voor de vraatexperimenten. Bij vele copepoden waren dan nog slechts stompjes van de antennes over.

De *Temora's* vertoonden duidelijk positieve fototaxis, m.a.w. ze zwommen naar een aangeboden lichtbron toe. Van deze eigenschap is soms bij het isoleren gebruik gemaakt. Ook in de kweekbakken met de vele copepoden (daar was het waarschijnlijk juist door de grote aantallen zichtbaar) trad, m.i. onder invloed van de lichtbron, gedurende bepaalde momenten van de dag "patch"-vorming op, aan beide zijden van de bak recht onder de lichtbron.

5.2. Experimenten

5.2.1. Algemeen

Zoals in de inleiding al is vermeld was het in eerste instantie de bedoeling om met behulp van "grazing" experimenten inzicht te krijgen in de vraat tijdens de verschillende ontwikkelingsstadia op de drie potentiële voedselbronnen: *Isochrysis*, *Rhodomonas* en *Oxyrrhis*. En tevens of door het aanbieden van mengsels van twee of drie van deze voedselsoorten vóór - of afkeur van de copepoden voor één van de deelnemende componenten aangetoond kon worden. In eerste instantie werd bij deze inleidende experimenten veel gevarieerd ten einde een idee te krijgen van het vraatgedrag van de ontwikkelingsstadia op de drie in diverse concentraties aangeboden soorten voedsel. De resultaten zijn i.v.m. de sterk wisselende omstandigheden en de vaak weinig significante vraat, niet geschikt om in detail te beschrijven. Er bleek uit dat het voor het uitvoeren van vergelijkbare en reproduceerbare experimenten nodig is zo veel mogelijk factoren, zoals b.v. de hoeveelheid voedsel en het aantal copepoden per experiment, constant te houden.

5.2.2. Inleidende experimenten

a) Vraat op *Isochrysis*, *Rhodomonas* en *Oxyrrhis*.

Teneinde de "grazing" van de copepoden op de drie verschillende voedselsoorten onderling en met de literatuur te kunnen vergelijken, werden voedingssituaties gecreërd met ongeveer 200 en 400 μg C per liter (PAFFENHÖFER, 1967). De volumina (μm^3) van de voedseldeeltjes werden met de formule (MULLIN, 1966):

$${}^{10}\log C = 0.76 {}^{10}\log V - 0.29$$

omgerekend naar picogrammen C (zie Tabel V). De resultaten van deze met 10 adulte *Temora* mannetjes per experimentpotje van 400 ml uitgevoerde experimenten zijn weergegeven in Tabel VI. In deze tabel is te zien dat bij *Isochrysis* en *Rhodomonas* de filtering rate (Fi) min of meer onafhankelijk is van de aangeboden concentratie van voedseldeeltjes. Fe is daardoor evenredig met die concentratie. Bij *Oxyrrhis* is echter Fi wel afhankelijk van, en de totale hoeveelheid opgenomen cellen (Fe) daardoor onafhankelijk van de aangeboden hoeveelheid *Oxyrrhis* cellen in de experiment potjes. De copepoden compenseren een lagere *Oxyrrhis* concentratie dus door een grotere activiteit. De lage waarden van Fi bij de twee algen t.o.v. die bij *Oxyrrhis* zijn te verklaren door verschillen in filter-efficiëntie of door aan te nemen dat deze algen ongewenst voer zijn. Van de experimenten 1, 3 en 5 van Tabel VI zijn de spectra van de experiment potjes en de blanco's na afloop van de experimenten (de hieruit te berekenen *Oxyrrhis* aantallen per ml worden gebruikt in de formule voor de vraatberekening; zie materiaal en methoden IV) weergegeven in de Figuren 6a, 7a en 8a. Hierin is duidelijk een afname van het aantal cellen te zien in de aanwezigheid van copepoden t.o.v. de blanco's. In de Figuren 6b, 7b en 8b is het verloop van de blanco's gedurende het experiment weergegeven. Hierin is te zien dat alle drie de voedseldeeltjes gedurende het experiment kleiner van grootte zijn geworden.

b) Concentratie afhankelijke vraat

Gekeken is vervolgens naar de invloed van de *Oxyrrhis* concentratie op de vraat van de copepoden. De resultaten hiervan zijn weergegeven in Tabel VII en Figuur 9. Erg veel duidelijkheid verschaft dit experiment niet. Wel is duidelijk dat beneden 2000 cellen per ml. Fe afneemt met het lager worden van

de concentraties, en zijn de copepoden waarschijnlijk maximaal actief. De experimenten van Tabel VI en VII zijn een aantal dagen na elkaar uitgevoerd. De gebruikte copepoden kwamen dan ook waarschijnlijk uit kweekbakken met verschillende voedings-situaties. Verschillen in vooradaptatie van de copepoden zouden een verklaring kunnen zijn voor verschillen in filtering rate bij dezelfde voedselconcentratie tussen deze experimenten (Tabel VI en VII).

Nadat was overgegaan tot het uitvoeren van de experimenten onder standaard condities is dit experiment herhaald. De concentratie aan *Oxyrrhis*-cellen in de kweekbak werd voor dit experiment een aantal dagen kunstmatig op \pm 3500 cellen per ml gehouden. De resultaten hiervan zijn weergegeven in Tabel XVIII en Fig. 10. Fig. 10 suggereert dat onder de gekozen adaptatie toestand, de vraat tussen 3000 en 4000 cellen per ml onafhankelijk is van de voedselconcentratie. Dit is tevens het gebied, waarin de standaard experimenten plaats vonden.

c) Predatie van *Oxyrrhis* op *Rhodomonas*.

Zoals al eerder vermeld lag het ook in de bedoeling copepodenvraat te meten aan mengcultures. Teneinde deze vraat op de afzonderlijke componenten te kunnen berekenen, is het noodzakelijk de relaties tussen de componenten te kennen. (De aantalsverhoudingen in de kweekbakken zijn al aangegeven in Tabel II). Als voorbereiding op zulke experimenten werden pogingen gedaan om inzicht te krijgen in de predatie van *Oxyrrhis* op *Rhodomonas*. Deze experimenten werden, om het uitzakken en het reproduceren van de *Rhodomonas*-cellen tegen te gaan op een schudtafel in het donker uitgevoerd.

In experiment 1 (Fig. 11) was de aantalsverhouding *Oxy* : *Rho* = 1:5,5 Qua volumeverhouding kwam dit overeen met 3 : 1. Daar 70 % van de populatie al binnen 5 uur was verdwenen,

was deze startsituatie niet geschikt voor een 18 uur durend "grazing"-experiment met copepoden. De aantalsverhouding werd daarom veranderd. in ongeveer 1 : 100. Qua volumeverhouding kwam dit overeen met 1 : 6.

De resultaten van dit experiment zijn weergegeven in Fig. 12. In deze figuur zijn duidelijk twee fasen te onderscheiden. Een eerste fase van ongeveer 7 uur waarin de *Oxyrrhis*-cellen zich vol eten met *Rhodomonas* (± 11 per *Oxyrrhis*). Onder de microscoop waren de *Rhodomonas*-cellen in het *Oxyrrhis*-lichaam als afzonderlijke cellen herkenbaar. Gevolgd door een tweede fase waarin de *Oxyrrhis*-cellen zich gingen delen en waarin ze niet of nauwelijks nog aten.

Daar dit experiment maar gedurende 25 uur is gevolgd ontbrak mogelijk het, voor de grazingexperimenten meest interessante stuk. Door de lange generatietijd van *Oxyrrhis* (zie discussie) werd nl. verwacht dat de fase waarin *Oxyrrhis* zich deelde, gevold zou worden door een fase waarin de totale aantallen van zowel de *Rhodomonas*-cellen als van de *Oxyrrhis*-cellen niet zoveel zouden veranderen. Het experiment is daarom herhaald en gedurende 120 uur gevolgd (Fig. 13). De eerste 24 uur verliepen zoals verwacht na het voorgaande experiment. Opmerkelijk was echter dat het aantal *Oxyrrhis*-cellen zich meer dan verdubbelde. Een verklaring hiervoor is mogelijk te vinden in de aanwezigheid van al gedeelde, maar nog aan elkaar zittende *Oxyrrhis*-cellen in het startmateriaal. Deze worden door de Coulter-counter als enkele deeltjes geteld en hierdoor ontstaat dan een onderschatting van het totale aantal *Oxyrrhis*-cellen in de startsituatie. Een andere mogelijkheid is dat de *Oxyrrhis*-cellen zich na 7 uur continu gaan delen tot het tijdstip, waarop voor *Oxyrrhis* een ongunstige situatie ontstaat. Deze tweede mogelijkheid is echter minder aannemelijk, daar

vanaf de eerste delingen geen voedsel meer door *Oxyrrhis* is opgenomen.

De afname van het aantal *Oxyrrhis*-cellen na de delingsfase wijst er m.i. op dat de situatie in de experimentruimte ten nadele van in ieder geval *Oxyrrhis* aan het veranderen is. Hierdoor lijkt deze fase niet zo geschikt om een vraatexperiment met copepoden in uit te voeren.

d) Invloed van schudden op vraat.

Zoals vermeld werden bovenstaande experimenten uitgevoerd op een schudtafel. Daarom is ook gekeken naar de mogelijke invloed van het schudden op het vraatgedrag van de copepoden en op het verloop van de blanco waarden. Hiervoor werd de vraat van nauplii op *Oxyrrhis* getest. De resultaten zijn weer gegeven in Tabel IX. Het verschil van de blanco's met en zonder schudden was slechts 1,2% en viel daarmee binnen de meetfout. Het verschil in berekende vraat, groot 13%, lijkt significant, maar kan m.i. geheel verklaard worden door het verschil in copepodensamenstelling van de twee experimenten (zie Fig. 15 en Tabel IX).

e) Discussie.

Door de resultaten van de inleidende "grazing"-experimenten, waarbij aan dezelfde ontwikkelingsstadia ongeveer dezelfde voedselsituaties werden aangeboden, met elkaar te vergelijken bleek, dat de verkregen resultaten nogal van elkaar verschilden. Bij het zoeken naar factoren die deze variabiliteit zouden kunnen veroorzaken, is gekeken naar 1) het water, 2) het voedsel en 3) copepoden.

Het gebruikte zeewater was constant van samenstelling en temperatuur (15°C). Het werd 1 dag voor experimenteel gebruik gefiltreerd (0,2 µm) en afgesloten in de klimaatkamer

bewaard. Ook de O_2 -concentratie in het experimentwater veranderde niet meetbaar. Het O_2 -verbruik van de *Oxyrrhis*-cellen in donker werd gedurende 1 dag gevolgd in een 1 liter beker-glas met 6000 cellen per ml. Er werd geen afname van de O_2 -concentratie gemeten. Het O_2 -verbruik van *T. longicornis* werd in de literatuur (MARSHALL, 1973) opgezocht. Berekeningen wezen uit dat een gemiddeld O_2 -verbruik van $0,1 \mu l O_2$ per adulte copepode per uur in de experimentpotjes niet kon leiden tot een significante afname van de beschikbare hoeveelheid zuurstof. Het water in de experimentpotjes was nagenoeg met O_2 verzadigd ($5,2 \text{ ml } O_2/\text{liter}$). Fysische factoren hebben dus waarschijnlijk geen invloed gehad op de reproduceerbaarheid van de experimenten.

Bij het voedsel waren wel vraagtekens te plaatsen, vooral wat betreft de kwaliteit van *Oxyrrhis*. De hoeveelheid *Rhodomonas*, die als voer aan de *Oxyrrhis*-cultuur werd toegevoegd was per voeding constant ($100 \text{ ml } Rhodomonas$ -suspensie uit een continu cultuur bij ± 1 liter *Oxyrrhis*-cultuur). Dit voeren varieerde echter van 1 x per dag tot 1 x per week. Hierdoor bleken naast verschillen in dichtheden ook verschillen op te treden in de groottes van de *Oxyrrhis*-cellen en mogelijk in de kwaliteit als voedsel. De verschillen in grootte van de cellen zouden kunnen leiden tot verschillen in filter efficiency. Daarnaast is het mogelijk dat *Oxyrrhis*, na een aantal dagen niet gevoerd te zijn, minder aantrekkelijk voedsel of zelfs giftig wordt.

Teneinde voortaan de beschikking te hebben over *Oxyrrhis*-cellen met constante eigenschappen werd het voeren met *Rhodomonas* geautomatiseerd. Het voeren geschiedde in eerste instantie 1 x per uur, later continu. De noodzaak van standaard voedsel kon bovendien worden aangetoond (Tabel XII). De experi-

menten 6 en 7 van deze tabel werden op dezelfde dag uitgevoerd en verschilden qua opzet alleen in het voedsel van elkaar. Experiment 7 was een standaard experiment, terwijl bij experiment 6 gewerkt is met *Oxyrrhis*-cellen die gedurende 2 dagen niet gevoerd waren. Uit de resultaten blijkt ten eerste, dat er grote verschillen in berekende F_i en F_e zijn tussen de twee experimenten, en ten tweede dat de vraat in het experiment met de normaal gevoerde *Oxyrrhis*-cellen veel groter was dan in het andere experiment.

De variaties die konden optreden in de voorbehandeling van de copepoden waren de zwaarte en duur van de verdoving. Teneinde deze variaties zoveel mogelijk tegen te gaan werd uitgetest wat de lichtste verdoving was, waarmee goed gewerkt kon worden. Bij het selecteren van de stadia werden tevens kleinere monsters dan gebruikelijk genomen (10-15 copepoden per monster), zodat de verblijfsduur van de copepoden in het verdovende reagens werd beperkt tot maximaal 5 minuten, waardoor tevens de invloed van een mogelijke temperatuurschok werd verkleind.

Het enige dat nu nog als mogelijke variabele restte, was de tot nu toe onderschatte adaptatie van de copepoden aan de soort en de hoeveelheid voedsel. Daarom werd een experiment gestart waarbij 2 groepen van 30 copepoden elk eerst 24 uur geadapteerd werden aan ± 1000 en ± 5000 *Oxyrrhis*-cellen per ml. Vervolgens werd de vraat gemeten van beide groepen bij beide concentraties (Tabel X). Uit deze tabel blijkt duidelijk dat zowel de hoeveelheid voedsel waaraan de copepoden gewend zijn, als de daarbij behorende voedingstoestand inderdaad van invloed zijn op de vraat. Na adaptatie aan ± 1000 *Oxyrrhis*-cellen per ml leidt het aanbieden van een 5 x zo hoge *Oxyrrhis*-concentratie nauwelijks tot een verhoogde voed-

selopname. Het omgekeerde proces (5000 → 1000) leidt echter tot een beduidend lagere voedselopname.

Teneinde de voedingstoestanden van de copepoden aan het begin van de experimenten met elkaar in overeenstemming te brengen, werd een adaptatiefase van 4-5 uur ingelast tussen het selecteren van de copepoden en de start van een experiment, waarin de copepoden de tijd hadden te wennen aan de gekozen voedselsituatie van 3500 *Oxyrrhis*-cellen per ml. De bij de experimenten 19 en 20 van Tabel XII gebruikte adulte copepoden zijn i.p.v. 4 uur ongeveer 30 uur voorgedaapteerd in een 1 liter bekerglas (zonder doorluchting). Tevens bevond zich hierin i.t.t. de normale adaptatiepotjes ook veel detritus. Dit adaptatiewater had voor de aanvang van het experiment al een wittige kleur gekregen, hetgeen wijst op een sterke bacteriegroei. De geringe voedselopname gedurende deze experimenten wordt dan ook gewijst aan een aantasting van de conditie van deze copepoden tijdens de voor-adaptatie.

5.2.3. Standaardexperimenten

Om praktische redenen (zie Materiaal en methoden 4.5.3.) werd het overige onderzoek beperkt tot de vraat van *T. longicornis* op *Oxyrrhis*. Deze eencellige dinoflagellaten blijven uitstekend in suspensie en dit maakt het gebruik van een schudtafel overbodig.

Bij het eerste experiment, dat met de adaptatiefase werd uitgevoerd, werd voor het laatst gebruik gemaakt van het "ELZONE particle counter system" van het BOEDE. Het experiment had tot doel om een indruk te krijgen van de vraag van nauplii op *Oxyrrhis* bij standaard voercondities (3500 cellen/ml). Ter vergelijking is dit experiment ook m.b.v. de Coulter-counter model B doorgemeten. De resultaten zijn vermeld in

Tabel XI en Fig. 14. Bij dit experiment werden ongeveer 600 nauplii (stadium 3, 4, 5 en 6) ingezet in 110 ml. Na het experiment werden teruggevonden: 79N3, 197N4, 234N5, 117N6 en 2C1 (totaal 629). De geringe verschillen in gemeten *Oxyrrhis*-concentratie bij de twee telapparaten kunnen m.i. verklaard worden door meetfouten.

Vervolgens is de vraat van elk ontwikkelingsstadium apart (m.u.v. het eerste naupliusstadium) van *T. longicornis* op *Oxyrrhis* onder standaardcondities bepaald m.b.v. de Coulter counter model B. De resultaten m.b.v. de feeding rate en de filtering rate zijn weergegeven in Tabel XII en respectievelijk in de Figuren 15 en 16. In Fig. 16 zijn tevens de filtering rate-waarden opgenomen van het nauplius 6 stadium en adulte mannetjes, die verkregen zijn uit voorgaande experimenten met een gemiddelde *Oxyrrhis*-concentratie van 1000 cellen per ml. Deze gegevens zijn afkomstig uit Tabel V, experiment 6; Tabel VII, experiment 3; Tabel IX en Tabel X, experiment 1. Uit de kweekgegevens is gebleken dat de groei van *T. longicornis* in het gebruikte kweekstelsel isochroon is, hetgeen wil zeggen dat elke stadium even lang duurt (gem. 1,7 dagen, KLEIN BRETELIER, 1980). Daarom is de horizontale as van deze figuren ook als een tijdas op te vatten en weerspiegelt de rechte de toenemende vraat op *Oxyrrhis* in de kweekbakken in de tijd. De vraat van reeds 10 dagen volwassen copepoden (Tabel XII, experiment 27 en 28) kon daarom in Fig. 15 worden onderscheiden van die van pas (+ 3 dagen) volwassen dieren (Tabel XII, experiment 21 t/m 26). Deze figuren suggereren een rechtlijnig verband tussen het stadium en de feeding - respectievelijk filtering rate. Opvallend daarbij is, dat de relatie voor nauplii en copepodieten (t/m C4) hetzelfde is. Het ♂ C5 en

zowel het ♂ als het ♀ C6 stadium wijken duidelijk van deze relatie af.

In Figuur 16 is te zien dat de aktiviteiten van de copepoden bij \pm 1000 *Oxyrrhis*-cellen/ml ongeveer 2 x zo hoog liggen als bij de standaardexperimenten met 3500 cellen/ml.

De bij de experimenten betrokken copepoden zijn niet gewogen, wel is de cephalothoraxlengte bepaald: Met de relatie tussen de cephalothoraxlengte (L in μm) en het asvrij drooggewicht (g in μg) van de copeodieten:

$\log G = 3,5166 \log L - 8,9690$ (Bron: KLEIN BRETELER) en de gegevens die beschikbaar waren over de gemiddelde thoraxlengte van de copepodietstadia zijn gewichten berekend behorend bij deze stadia (Tabel XIV).

Het gemiddelde gewicht, berekend uit individuele lengtes voor elk stadium was theoretisch juister geweest, maar het verschil is gering door de kleine spreiding binnen de lengtes. Deze berekende gewichten van de stadia zijn met de feeding rate waarden van deze stadia uit Fig. 15 uitgezet in Fig. 17. Deze figuur laat een lineaire toename van de opgenomen hoeveelheid *Oxyrrhis* cellen per copepood per 24h. met toenemend gewicht zien op een log - log schaal. Ook hier wijken het ♀ C 5 en het ♂ en ♀ C 6 stadium duidelijk van dit band af.

Bij de experimenten 21 t/m 28 van Tabel XII zijn de cephalothorax lengten individueel gemeten en omgerekend in μg a.v.d. gewicht en is per experiment het gemiddelde a.v.d. gewicht van de copepoden bepaald. Deze gegevens zijn in Fig. 17 gemerkt met een "e". Aan de figuur is te zien dat de vraat binnen het C 6 stadium voor zowel ♀ als ♂ onafhankelijk is van het gewicht.

Verwerking en toepassingen vraatgegevens

5.2.4. Gewichtsspecifieke vraat

Met de uit Fig. 15 afgeleide Fe waarden per stadium en de gewichten van de stadia zoals deze vermeld zijn in Tabel XIV zijn de gewichtsspecifieke vraat (Fe/G, in cellen per μg copepod per dag) voor de verschillende copepodietstadia uitgerekend. De hierbij verkregen (Tabel XIII) zijn tegen het gewicht uitgezet in Fig. 18. Voor de experimenten 21 t/m 28 van Tabel XII is uit de gemeten vraat en de uit de gemeten cephalothorax lengten berekende gemiddelde a.v.d. gewichten eveneens de gewichtsspecifieke vraat berekend. Deze zijn in Fig. 18 gemerkt met een "e" (zie ook Tabel XIII). In deze figuur is een lichte stijging te zien van de gewichtsspecifieke vraat bij het doorlopen van de ontwikkelingsstadia C I t/m C IV. Daarnaast is te zien dat de gewichtsspecifieke vraat bij een gelijk gewicht van de copepod bij de ♀♀ van het 5e en 6e copepodietstadium veel hoger licht dan bij de ♂♂ van het 5e respectievelijk 6e stadium. Binnen het C 6 stadium (zowel voor ♂ als ♀) is de gewichtsspecifieke vraat duidelijk afhankelijk van het gewicht. Aangezien de voedselopname binnen het 6e stadium constant en afhankelijk van het gewicht is (Fig. 17), is de daling van de gewichtsspecifieke vraat geheel toe te schrijven aan de variatie in gewicht binnen dit stadium.

5.2.5. Bruto groei efficiëntie

Aan de hand van de gewichtstoename per stadium (1.7 dagen, zie Fig. 19) is de produktie (P) per copepod van een bepaald stadium per dag berekend. Samen met de gegevens over de vraat (Fe) per copepod per dag zijn hieruit de bruto groei efficiënties ($P/\text{Fe} \times 100$) berekend (zie Tabel XIV). Deze zijn vrij

constant voor alle copepodietstadia en schommelen rond de 40%.

5.2.6. Toepassing van vraatgegevens op een kweeksituatie

Als we de relatie tussen Fe en het stadium uit Fig 15 koppelen aan de gegevens over de aantallen en de stadia van copepoden uit de kweekbakken, dan kan een indruk verkregen worden van de vraat op *Oxyrrhis* in de kweekbakken. Dit is gedaan voor de kweekgegevens zoals vermeld in Fig. 3 en Tabel IV, generatie 1 vanaf het 6e nauplius stadium. Dit is tevens het moment dat de *Oxyrrhis* populatie gaat afnemen (Fig. 3). In Tabel XV is berekend hoe de concentratie-daling van *Oxyrrhis* er in een kweekbak uit zou zien, uitgaande van de vraatgegevens in Fig. 15, van de beginconcentraties van *Oxyrrhis* van 5000 cellen per ml toen de copepoden gemiddeld in het 6e nauplius-stadium waren en van de gemiddelde concentraties aan copepoden-poden zoals die in de kweekbak (Tabel IV, 1e generatie) aanwezig waren. Ondanks dat geen rekening gehouden is met de concentratie afhankelijkheid van de vraat, komt deze berekende curve toch vrij goed overeen met de curve die gebaseerd is op directe metingen (Fig. 3). Als aangenomen wordt dat de groei en de mortaliteit van *Oxyrrhis* in deze kweeksituatie geen rollen van betekenis spelen (zie discussie) dan betekent dit dat de vraat van *Temora* op *Oxyrrhis*, zoals gemeten in de experimentpotjes overeen komt met de vraat die in de kweekbakken plaatsvindt.

5.2.7. Toepassing vraatgegevens op situatie in Noordzee

Teneinde enigszins een indruk te krijgen van de bijdrage die de jongere ontwikkelingsstadia kunnen leveren aan de vraat

op de Noordzee, zijn gegevens over natuurlijke dichtheden van *T. longicornis* (FRANSZ, 1975) gekoppeld aan de vraat in de diverse stadia (Fig. 15).

De verkregen resultaten zijn voor twee periodes in het voorjaar weergegeven in Tabel XVI. Alhoewel bij het vertalen van de met *Oxyrrhis* verkregen resultaten naar een veldsituatie uiterst voorzichtig moet worden omgesprongen, is het m.i. aan de hand van deze tabel te zien dat de voedselrelaties en - behoeften van de nauplii en de jonge copepodietstadia op sommige momenten van het jaar wel eens veel belangrijker kunnen zijn dan die van de adulte copepoden. Dit bevestigt de door FRANSZ (1975) geopperde veronderstelling dat, alhoewel nage- noeg al het onderzoek aan grazing is uitgevoerd met adulte copepoden, de rol van de nauplii en jonge copepodieten in de voedselketen wel eens veel belangrijker kon zijn.

VI. DISCUSSIE

Tot nog toe werd onderzoek met betrekking tot de voeding en respiratie van *T. longicornis* meestal uitgevoerd met adulte copepoden uit het veld (GAULD, 1951; BERNER, 1962; MARSHALL & ORR, 1966). Slechts enkele experimenten zijn uitgevoerd met gekweekte *Temora's* en voor zover de voedselopname van verschillende ontwikkelingsstadia werd bepaald, werd hiervoor altijd een aantal ontwikkelingsstadia te samen genomen (HARRIS & PAFFENHÖFER, 1976).

Als voedsel werden meestal mono- of mengcultures van algen of fytoplankton monsters uit het veld aangeboden.

Bij de tijdens dit onderzoek uitgevoerde experimenten werd m.u.v. het nauplius I stadium voor alle ontwikkelingsstadia van *Temora* bij 15°C de predatie op de dinoflagellaat *Oxyrrhis marina* bepaald. De aangeboden hoeveelheid *Oxyrrhis* in de

experimenten was ongeveer 3500 cellen/ml, wat gelijk is aan de gemiddelde concentratie van dit organisme in de kweekbakken onder vaste voedselcondities, zoals beschreven door KLEIN BRETELER (1980). Deze hoeveelheid *Oxyrrhis* komt overeen met ongeveer $770 \mu\text{g C.l}^{-1}$, een waarde die in het voorjaar tijdens algenbloei in de Noordzee maximaal kan worden bereikt (KLEIN BRETELER, pers. Comm.).

Ook de generatietijd van *Temora* in de kweekbakken (± 3 weken) komt overeen met de kortste tijden waargenomen in het veld bij 15°C .

De meeste onderzoeken aan de voedselopname van copepoden zijn uitgevoerd met de celtel-methode. Ook deze experimenten zijn uitgevoerd met een Coulter counter. De met de gegevens van dit apparaat te berekenen afname van het aantal voedsel-deeltjes in de experimentpotjes is eigenlijk het netto verschil tussen wat weggegeten is en wat er door groei is bijgekomen. Deze groei is niet direkt uit het mogelijke verloop van een blanco te halen, omdat daarin de eventuele invloed van bemesting door copepoden ontbreekt. De verkregen waarden voor de voedselopname kunnen dus mogelijk enigszins een onderschatting zijn. Ook is bij het uitvoeren van de experimenten geen rekening gehouden met een mogelijk dag/nacht ritme in het vraatgedrag. De experimenten zijn wel in het donker en gedurende een groot deel van de 24 uren-cyclus uitgevoerd.

In het hoofdstuk resultaten is vermeld, dat de experimenten met *Rhodomonas* als voedsel, i.v.m. het tamelijk snel uitzakken van deze cellen, op een schudtafel zouden worden uitgevoerd. Het water in de kweekbakken wordt door het doorborrelen met lucht in beweging gehouden. Deze waterstroming is voldoende om de toegevoegde *Rhodomonas*-cellen gedurende meer dan een dag nagenoeg geheel in suspensie te houden. Dit is

experimenteel bepaald. Dit betekent dat de in de kweekbak (Fig. 4) dagelijks toegevoegde *Rhodomonas*-cellen geheel door de aanwezige *Oxyrrhis*-cellen worden weggegeten. Dit komt voor deze situatie bij het constante aantal van 3600 *Oxyrrhis*-cellen/ml neer op 2 Rho's/Oxy/dag. (Dagelijks voer: 495 ml met $1,2 \times 10^6$ Rho/ml).

Voor de continucultures van *Oxyrrhis* zijn uit de doorstroming eveneens berekeningen te maken van de vraat van *Oxyrrhis* op *Rhodomonas* en van de generatietijden van *Oxyrrhis* bij deze voedselopnamen. Voor de 1,1 liter *Oxyrrhis*-kweek kwamen de berekeningen uit op 5,3 Rho's/Oxy/dag met een generatietijd van 6,3 dagen. Voor de 2 liter kweek op respectievelijk 5,8 Rho's/Oxy/dag en 5 dagen. Bij overmaat voedsel werd in de exponentiële groeifase (Fig. 4) een generatietijd berekend van ongeveer 15 uur. De langere generatietijden worden veroorzaakt door een lagere voedselconcentratie. Bij 2 Rho's/Oxy/dag neemt het aantal *Oxyrrhis*-cellen in een kweekbak niet meer toe (Fig. 4). Daar in blanco's van de experimenten het aantal *Oxyrrhis*-cellen in afwezigheid van voedseldeeltjes niet merkbaar in aantal afneemt, is het waarschijnlijk dat ook in de kweekbakken de mortaliteit van *Oxyrrhis* verwaarloosbaar is. Deze twee punten te samen betekenen dat ook van groei van *Oxyrrhis* in deze situatie nauwelijks sprake kan zijn en dat rekening gehouden moet worden met zeer lange generatietijden in de copepodenkweekbakken.

Kleine voedseloverschotten in de kweekbakken, ontstaan door vermindering van het aantal *Oxyrrhis*-cellen door copepodenvraat, zullen i.v.m. de lange generatietijden en de "lag-fase", niet leiden tot een snelle aanvulling van het aantal *Oxyrrhis*-cellen tot het evenwichtsniveau. In de kweekbak-situatie van Fig. 4 zou een halvering van het aantal *Oxyrrhis*-cellen

leiden tot een voedselrantsoen van 4 Rho's/Oxy/dag, wat nog minder is dan in de continucultuur. De uiteindelijke generatietijd in de kweekbak zal dus meer dan 6 dagen bedragen bij een halvering van de *Oxyrrhis*-populatie. Bij een in de tijd langzaam in aantal afnemende *Oxyrrhis*-populatie (Fig. 3) zal hierdoor dan ook de groei van *Oxyrrhis* in deze kweekbak niet noemenswaardig zijn.

Uit het bovenstaande kan geconcludeerd worden dat de afname van het aantal *Oxyrrhis*-cellen in de kweeksituatie van fig.3 nagenoeg geheel door copepodenvraat veroorzaakt moet zijn. Uit het gegeven dat het simulatiemodel de werkelijke kweeksituatie goed benadert, mag dan afgeleid worden dat de met de experimenten verkregen resultaten gebruikt mogen worden bij het interpreteren van de *Oxyrrhis*-variaties in de kweekbakken.

Een rechtlijnig verband tussen de 10-logaritme van de opgenomen hoeveelheid voedsel (Fe) en de aktiviteit (Fi) met de ontwikkelingsstadia van *T. longicornis* is aangetoond (Fig. 15 en 16). Ondanks dat het gebruikelijk is Fe en Fi uit te zetten tegen het gewicht, is er alles voor te zeggen, om dit te doen tegen het ontwikkelingsstadium. Behalve dat er van de nauplii geen gegevens over gewichten beschikbaar zijn, werd een experiment doorgaans verricht met dieren uit één stadium (Tabel XII), waarbinnen geen anatomische veranderingen plaats vinden. De eigenschappen van het voedingsmechanisme zijn stadium afhankelijk. Dit is b.v. te zien aan het verschuiven van de filtering efficiëntie curve bij het doorlopen van de verschillende stadia (NIVAL, 1976).

Van het verband tussen voedselopname en ontwikkelingsstadium wijken de vraat van de ♀♀ uit het C5 stadium en van zowel de ♀♀ als de ♂♂ van het C6 stadium af. Voor het ♂ C6

stadium van *T. longicornis* is de zelfde afwijking van de regressie-vergelijking ook gevonden door HARRIS & PAFFENHÖFER (1976).

De afwijkingen van de voor de jongere stadia gevonden relatie zijn het gemakkelijkst te begrijpen als we bekijken wat er met het opgenomen voedsel gebeurt. Het voedsel wordt voor een deel geassimileerd en de vrijgekomen energie wordt gebruikt voor: 1. het metabolisme (40-85%), 2. de groei (0-50%), 3. de vervellingen (enkele procenten) en 4. de reproductie (0-15%). De gegeven percentages zijn schattingen verkregen uit de literatuur (o.a. PARSONS, TAKAHASHI & HARGRAVE, 1977). Voor N 1 t/m C 4 gelden de punten 1 t/m 3. Aangenomen wordt dat de aanleg van de geslachtsprodukten bij de ♀♀ van het 5e copepodiet stadium al zulke vormen aanneemt, dat meer voedsel wordt opgenomen dan op grond van de regressielijn verwacht zou worden. Direct na het voor de laatste maal vervellen (C 5 - C 6) zullen de adulten zeker nog enige tijd (in gewicht) groeien. Gezien het isochrone karakter van de groei zal dit proces waarschijnlijk binnen twee dagen stoppen. Daarmee komt voor de adulte copepoden punt 2 nl. het voor de groei noodzakelijke voedsel te vervallen. Als aangenomen wordt dat in de produktie van de mannelijke geslachtsprodukten niet veel energie gaat zitten, dan is hiermee verklaard dat de totale vraat van deze copepoden onder de regressielijn waarden ligt. Het verschil in vraat tussen de gemeten waarde en de regressielijn waarde is dan een maat voor de hoeveelheid voedsel die voor de groei nodig is geweest. Voor het ♂ C 6 stadium komt het er op neer dat \pm 27% van het dagelijkse voedsel werd gebruikt voor de groei. De vraat van de adulte vrouwtjes wijkt af van het gegeven verband door 1) het stoppen van de groei en 2) de op gang zijnde eiproduktie.

Als aangenomen wordt dat de voor het metabolisme noodzakelijke hoeveelheid voedsel voor $\overset{\text{♂}}{\text{♂}}$ en $\overset{\text{♀}}{\text{♀}}$ van gelijke grootte ongeveer hetzelfde is, dan kan het verschil in voedselopname tussen een adult mannetje en een adult vrouwtje beschouwd worden als een maat voor de hoeveelheid voedsel die door het vrouwtje wordt opgenomen voor de eiproduktie. Onder de gegeven omstandigheden komt dit neer op 50% van het door de vrouwtjes opgenomen voedsel. Dit is veel meer dan de 12% die CORNER (1967) geeft voor *Calanus helgolandicus*. MARSHALL en ORR (1955) hebben echter aangetoond dat het aantal eieren dat door *Calanus* geproduceerd wordt afhankelijk is van de hoeveelheid beschikbaar voedsel en de 12% van CORNER kan dan ook aan de lage kant zijn. Ook *Temora* gaat bij slechte voercondities (b.v. heel weinig *Oxyrrhis*) niet over tot eiproduktie (KLEIN BRETELER, pers. comm.). De gemeten voedselopname voor de adulte stadia (1 cop. = 6.1 $\mu\text{g C}$) is bij de experimentele voedselsituatie van $\pm 770 \mu\text{g C.L.}^-$ ongeveer 4.6 $\mu\text{g C}$ en 9.5 $\mu\text{g C}$ per dag voor respectievelijk $\overset{\text{♂}}{\text{♂}}$ en $\overset{\text{♀}}{\text{♀}}$.

Er zijn redelijk veel literatuurgegevens over de filtering rate van *Temora* maar deze hebben nagenoeg allemaal betrekking op metingen aan adulte organismen uit het veld. Maximale Fi waarden waren 12 ml./cop./dag bij 10°C (GAULD, 1951), 150 ml. (CUSHING, 1958) en 27.2 ml. voor adulte vrouwtjes (BERNER, 1962), 21 ml. (MARSHALL en ORR, 1966), 12.5 ml. voor C 4/5 bij 12-18°C (HARGRAVE en GEEN, 1970) en 245 ml./cop./dag voor adulte vrouwtjes bij 12.5°C (HARRIS en PAFFENHÖFER, 1976).

Daar de filtering rate sterk afhankelijk is van het soort en de hoeveelheid voedsel, en van de temperatuur is het moeilijk om vergelijkingen te maken. De experimenteel bepaalde Fi waarden van 6 ml. voor adulte mannetjes en 12 ml. voor de adulte vrouwtjes komen echter redelijk overeen met de gemid-

delde F_i waarden van GAULD (1951) van 8.4 ml. bij 10°C en van BERNER (1962) van 5.8 ml.

Door bij het uitzetten van de Fe-rate gebruik te maken van het gemiddeld aanwezige ontwikkelingsstadium van de copepoden in de experimentpotjes, wordt een methodische fout gemaakt. Door de experimentiële toename van de voedselopname bij het doorlopen van de ontwikkelingsstadia zal de gemeten vraat iets hoger zijn dan die bij het gemiddeld aanwezige stadium behoort. Deze fout is echter verwaarloosbaar, zolang met niet meer dan één of twee stadia te gelijk gewerkt wordt. Dat Fig. 16 ongeveer hetzelfde beeld laat zien als Fig. 15 is niet verwonderlijk daar de feeding-rate berekend is m.b.v. de filtering-rate ($\text{Fe} = \text{gem. conc.} \times F_i$). De spreiding van de punten binnen één stadium is echter bij F_i (Fig. 16) iets groter dan bij Fe (Fig. 15). Dit wijst erop dat de copepoden hun activiteiten zo aan passen, dat de verschillen in *Oxyrrhis* concentratie in de experimentpotjes (Tabel XII) niet leiden tot een verschil in totaal opgenomen hoeveelheid voedsel. Dat de copepoden bij deze voedselconcentratie geen maximale en dus een nog regelbare vraataktiviteit ten toon spreiden, is te zien aan de F_i waarden die verkregen zijn bij experimenten met nauplii en adulte copepoden bij ± 1000 *Oxyrrhis* per ml. De bij deze voedselconcentratie gemeten F_i -waarden liggen ongeveer twee maal zo hoog als bij 3500 *Oxyrrhis*-cellen/ml. (Fig. 16). Door het reguleren van de voedselopname is Fe onafhankelijk van de voedselconcentratie in het gebied van 2500-4500 *Oxy*'s/ml (Tabel XII). Dit wordt m.i. ook aangetoond met het concentratie experiment zoals weergegeven in Figuur 10. Dit betekent echter wel dat bij het berekenen van de voedselopname in het gebied waar de Fe maximaal is (Fig. 10) niet van exponentiele maar van rechtlijnige verbanden uitgegaan moet worden.

De regressievergelijking van C1 t/m C4 uit Fig. 17 is: $\log Fe = 1.10 \log avd \text{ (in } \mu\text{g)} + 3.29$. De helling van 1.10 is veel groter dan de gebruikelijke 0.75 die meestal verkregen wordt bij het uitzetten van het metabolisme tegen het gewicht. PAFFENHÖFER en HARRIS (1976) vonden voor *Calanus elongatus* hellingen die varieerden met de voedselconcentratie. Bij 25 $\mu\text{g C.l}^{-1}$ was deze helling 1.13; bij 50 $\mu\text{g C.l}^{-1}$: 0.75 en bij 200 $\mu\text{g C.l}^{-1}$: 0.99.

De berekende brutogroeiefficiënties van 35 - 45 % voor C1 t/m C5 komen goed overeen met de berekeningen voor andere calanoïde copepoden (MULLIN en BROOKS, 1970, SUSHCHENYA, 1970), maar laten geen sterke daling zien bij toenemend gewicht zoals bij *Acartia* gevonden is door TAIKA (1971).

Bij de berekening van de bruto groeiefficiënties zijn de gegevens over de gewichtstoename van de copepoden in de kweekbaksituatie gekoppeld aan de vraat van de copepoden op een monocultuur van *Oxyrrhis*. Als het voedsel van de copepoden echter voor een aanzienlijk deel uit iets anders dan deze dinoflagellaten bestaat, dan is het niet juist de groeiefficiënties zo te berekenen.

De van C1 t/m C4 stijgende gewichtsspecifieke vraat (Fig. 18) zou gezien het lineaire verband tussen de logaritme van het gewicht en het stadium (Fig. 19) kunnen wijzen op een dalende assimilatie met toenemend gewicht. Behalve in Fig. 17 is ook in Fig. 18 te zien dat binnen het C6 stadium de vraat (Fe) onafhankelijk is van het gewicht van de copepoden. Vergelijkende literatuur ontbreekt.

Aan de resultaten van HARRIS en PAFFENHÖFER (1976) is te zien dat de gemeten Fe en Fi waarden van *T. longicornis* bij een zelfde gewicht aan copepoden maximaal wel een faktor 10 uit elkaar liggen. De gebruikte methodiek bij de vraatexperi-

menten in dit onderzoek leverde Fe en Fi-waarden per stadium op die minder dan een faktor 1.5 uit elkaar liggen. Deze goede reproduceerbaarheid van de resultaten komt m.i. mede door de adaptatiefase voor de start van de experimenten. Het optreden van adaptatieprocessen aan voedselsituaties is zowel voor copepoden in het veld (POULET, 1978) als in het laboratorium (DONAGHAY, 1979) aangetoond. Indien de *Oxyrrhis*-concentratie in de kweekbakken gedurende de gehele levenscyclus van *T. Longicornis* min of meer constant gehouden kan worden op een gewenst niveau, dan zou dit nog een duidelijke verbetering m.b.t. de vooradaptatie zijn. Gezien de zeer geringe groei en mortaliteit van *Oxyrrhis* na het bereiken van een evenwichtssituatie (Fig. 4) is het dan tevens mogelijk de vraat van *Temora* op *Oxyrrhis* te bestuderen met water uit de kweekbakken (=100 % vooradaptatie).

Met de gedane experimenten is het mogelijk een globaal idee te krijgen van hetgeen zich afspeelt in de kweekbakken en de rol die *Oxyrrhis* hierbij speelt. De korte generatietijd van de copepoden, het niet maximaal filtreren bij de aanwezige voedselhoeveelheid, de isochrone groei van de copepoden en de grote eiproduktie van de $\text{oo}^{\text{++}}$ wijzen er op dat er overmaat voer voor de copepoden aanwezig is. Dat de isochrone groei voor de nauplii en de copepodieten hetzelfde is wijst er tevens op dat ook de samenstelling van het voedsel geschikt is voor alle ontwikkelingsstadia van *T. longicornis*. Juist deze samenstelling van het voedsel is van belang voor de waargenomen generatietijd en niet de hoeveelheid voedsel uitgedrukt in $\mu\text{g C.l}^{-1}$. De potentiële voedselbronnen die in de kweekbakken (de soms aanwezige verontreinigingen met μ flagellaten en ciliaten buiten beschouwing gelaten) aanwezig zijn, zijn : 1) *Isochrysis* , 2) *Rhodomonas* , 3) *Oxyrrhis* , 4) Detritus en bacteriën, 5) eigen

"faecal pellets" en 6) eigen nauplii. De vraat van *Temora* op de eigen nauplii is mij uit de literatuur niets bekend. Daar dit maar een aantal dagen in de kweekbak mogelijk zou zijn nl. nadat al broed geproduceerd is, is het voor het begrijpen van het kweekstelsel gedurende de gehele levenscyclus ook niet van belang. De "faecal pellets" liggen op de bodem, zijn niet zo voedzaam en het is dan ook niet aannemelijk dat in een kweekbak met overmaat voedsel van deze potentiële voedselbron gebruik gemaakt zal worden. Uit binoculair waarnemingen van watermonsters is gebleken dat t.o.v. het volume aan *Oxyrrhis* het detritus te verwaarlozen is. Detritus is op zich ook niet erg voedzaam. Het zijn de bacteriën die op de detritus zitten die het geheel nog enige voedingswaarde kunnen geven. Bacteriën kunnen i.v.m. hun geringe afmetingen alleen gekoppeld aan detritus worden opgenomen en bij gebrek aan detritus kan ook dit dus geen rol van betekenis spelen. Ook op de wanden en de bodem is meestal nauwelijks sprake van detritus. Hiermee is meteen een van de hoofdfuncties van *Oxyrrhis* in het kweekstelsel aangegeven, nl. het schoonhouden van de kweekbakken. Dit leidt in de gevallen zonder infecties met μ Flagellaten tot nagenoeg galshelder water in de kweekbakken. De toegevoegde hoeveelheid *Rhodomonas* in de kweekbakken wordt nagenoeg direkt en geheel door de aanwezige *Oxyrrhis*-cellen weggegeten. *Rhodomonas* zal dan ook gezien de zeer geringe concentratie waarin het in de kweekbakken voorkomt nauwelijks een rol van betekenis spelen in het voedselpakket van *Temora*. Voor het in stand houden van de gegevens *Oxyrrhis*-populatie in het kweekstelsel is *Rhodomonas* echter onmisbaar. Naast detritus en *Rhodomonas* zal *Oxyrrhis* zeker ook predateren op *Isochrysis* en de kleine voedseldeeltjes ter grootte van *Isochrysis*, die vaak in zeer grote aantallen (15000/ml.) voorkomen. Omdat de celgrootte van *Isochrysis*,

Rhodomonas en *Oxyrrhis* in deze volgorde toeneemt lijkt *Oxyrrhis*, gezien de literatuurgegevens over filterefficiënties (MARSHALL, 1973 ; NIVAL, 1973 ; POULET, 1978) en voedselpreferentie (DONAGHAY en SMALL, 1979), door zijn grootte en door zijn relatief hoge biomassa (zie Tabel II) potentieel de belangrijke voedselbron van de copepoden in de geschetste Kweeksituatie te zijn. De "impact" van de copepoden populatie op het voedsel wordt bij het voortschrijden van de ontwikkeling van de copepoden niet alleen steeds groter maar de met de voortgaande ontwikkeling gepaard gaande veranderingen in filterefficiënties van de copepoden verandert ze tevens van aard.

Het belang van *Oxyrrhis* hoeft dus voor alle ontwikkelingsstadia niet even groot te zijn. Voor *C. hamatus* werd reeds aangetoond dat voor de normale ontwikkeling van de naupliusstadia de aanwezigheid van *Oxyrrhis* geen vereiste is. De ontwikkelingsnelheid van de copepodietstadia werd echter zonder *Oxyrrhis* sterk geremd (KLEIN BRETELER, pers. med.). Dat de jonge ontwikkelingsstadia van *T. longicornis* een duidelijke behoefte hebben aan kleine voedseldeeltjes bleek uit het uitblijven van groei bij gebrek eraan, (Tabel IV, generatie 4). Deze behoefte is aanwezig ondanks de mogelijkheid van deze stadia om *Oxyrrhis*-cellen op te nemen in aantallen die overeenkomen met de regressielijn-waarden die ook voor oudere stadia gelden (Fig. 25). Dat de oudere stadia nauwelijks kleine deeltjes opnemen is wellicht af te leiden uit de geringere filterefficiëntie van de adulte copepoden (zie pag. 22) voor deeltjes met deze groottes en de geringe activiteit die in aanwezigheid van standaardconcentraties van *Oxyrrhis* aan de dag gelegd wordt (Fig. 16). Hoe en wanneer in de ontwikkeling van de copepoden deze verschuivingen plaatsvinden, is alleen met geavanceerde meetapparatuur te achterhalen. Het zal duidelijk zijn dat een expo-

amentiële toename van de voedselbehoefte een steeds grotere begrazing van de kweekbak met zich meebrengt. De kweekbak heeft echter maar een beperkte capaciteit en tegen de tijd dat de copepoden volwassen worden zien we bij een dichtheid van + 20 copepoden per liter dat de begrazing zulke vormen aanneemt dat dit het instorten van de *Oxyrrhis*-populatie ten gevolge heeft. Dit gaat gepaard met een toename van de *Isochrysis* en de *Rhodomonas* concentratie. Juist dit instorten van de *Oxyrrhis*-populatie is een bewijs van de noodzakelijke aanwezigheid van deze dinoflagellaat bij de aanwezige concentratie van andere voedseldeeltjes in de kweekbakken.

VII. LITERATUUR

- BERNER, A., 1962. Feeding and respiration in the copepod *Temora longicornis* (Müller). J. Mar. Biol. Ass. U.K. 42: 625-640.
- CORKETT, C.J., 1967. Technique for rearing marine calanoid copepods in laboratory conditions. Nature, Lond. 216: 58-59.
- CORNER, E.D.S., 1967. On the nutrition and metabolism of zooplankton. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 47: 259-270.
- CUSHING, D.H., 1958. The effect of grazing in reducing primary production: a review. Rapp. et proc. verb. Cons. perm. Int. pour l'expl. de la mer. 144: 149-154.
- DONAGHAY, P.L., & L.F. SMALL, 1979. Long-term food modification by *Acartia clausi*: a preliminary view. Mar. Biol. 52: 129-136.
- FRANSZ, H.G., 1975). The spring development of calanoid copepod populations in the Dutch coastal waters as related to primary production. 10th Eur. Sym. on Mar. Biol. 2: 247-269.
- GAULD, D.T., 1951. The grazing rates of planktonic copepods. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 29: 695-706.
- GUILLARD, R.R.L., 1975. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. In: Smith, W.L., Chanley, M.H. (eds) Culture of marine invertebrate animals. Plenum Press, New York, pp. 29-60.
- HARGRAVE, B.T. & G.H. GEEN, 1970. Effects of copepod grazing on two natural phytoplankton populations. J. Fish. Res. Bd. Can. 27: 1395-1403.
- HARRIS, R.P., & G.A. PAFFENHÖFER, 1976. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis* Müller. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 56: 675-690.
- KINNE, O., 1977. (ed) Marine ecology, Vol III, cultivation, Part 2. Wiley, London, pp. 579-1293.
- KLEIN BRETELER, W.C.M., 1980. Continuous breeding of marine pelagic copepods in the presence of heterotrophic dinoflagellates. Mar. Ecol. Progr. Ser. 2: 229-233.

- MARSHALL, S.M., & A.P. ORR, 1966. Respiration and feeding in some small copepods. J. Mar Biol. Ass. U.K. 46: 513-530.
- MARSHALL, S.M., 1973. Respiration and feeding in copepods. In: Russell, F.S., Yonge, M. (ed) Advances in marine biology, Vol 11, Academic Press, London, pp. 57-120.
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR, 1955. The biology of a marine copepod, *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), Oliver & Boyd, Edinburgh 188 p.
- MULLIN, M.M., P.R. SLOAN & R.W. EPPLEY, 1966. Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 11: 307-311.
- MULLIN, M.M., & E.R. BROOKS, 1970. The effect of concentration of food on body weight, cumulative ingestion, and rate of growth of the marine copepod *Calanus helgolandicus*. Limn. Oceanogr. 15: 748-755.
- NIVAL, S., & P. NIVAL, 1973. Efficacité de filtration des copépodes planctoniques. Anns. Inst. Océanogr., Paris, 49: 135-144.
- NIVAL, S., & P. NIVAL, 1976. Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): Effects on grazing. Limn. Oceanogr. 21: 24-38.
- PAFFENHÖFER, G.A., 1970. Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions. Helgoländer wiss. Meeresunters. 20: 346-359.
- PARSONS, T.R., M. TAKAHASHI, & B. HARGRAVE, (eds) 1977. Biological Oceanographic Processes, 2nd edition, Pergamon Press, Oxford.
- POULET, S.A., 1978. Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. Limnol. Oceanogr. 23: 1126-1143.
- RICHMAN, S., D.R. HEINLE, & F. HUFF, 1977. Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay. Mar. Biol. 42: 69-84.
- RIGLER, F.H., 1971. Zooplankton In: Edmondson, W.T., G.G. Winberg (eds) IBM Handbook no. 17.
- SUSHCHENYA, L.M., 1970. Food rations, metabolism and growth of crustaceans. In: Steele, J.H. (ed) Marine food chains, Oliver & Boyd, Edinburgh, pp. 127-141.
- ZILLIOUX, E.J., 1969. A continuous recirculating culture system for planktonic copepods. Mar. Biol. 4: 215-218.

Tabel I

De gemiddelde lengte en het geschatte volume van de ontwikkelingsstadia van *Temora*, en, hieruit berekend, het minimum volume water dat nodig is voor normaal gedrag.

Stadium	Gem.lengte in μm	Geschat vol in μm^3	min.vrij vol in ml.
C 6	800	100 x 10^6	20
C 5	700	70	14
C 4	600	40	8
C 3	500	25	5
C 2	400	12	2.5
C 1	300	5	1
N 6	350	8.4	1
N 5	300	5.3	0.6
N 4	250	3.1	0.4
N 3	200	1.6	0.2
N 2	150	0.7	0.08
N 1	100	0.2	0.02




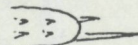
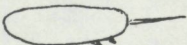
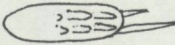
Tabel II

Globale concentratie, grootte en volume van de algen en hun bijdrage tot de totale biomassa van de algen in standaardcultures van *Temora*.

	Gem.aantal cellen/ml	Sferische diam. in μm	Gem.vol per cel in μm^3	Totale cel volume in $\mu\text{m}^3/\text{ml}$	% van tot. cel volume
Iso	15000	4-5.5	40	0.60×10^6	7
Rho	500	5-8	145	0.07×10^6	1
Oxy	3500	12-21	2300	8.05×10^6	<u>92</u>
					100%

Tabel III

Totale lengte (nauplii) en cephalothorax lengte (copepodieten) en morfologische kenmerken van de ontwikkelingsstadia van *Temora*. (" $\frac{1}{4}$ " en " $\frac{1}{2}$ " staan voor het jongste voetpaar, en geven de relatieve lengte t.o.v. die van de reeds volgroeide poten).

Stadia	Grootte in μm	Kenmerken		
N I	108 - 156			
N II	168 - 204			
N III	192 - 228			
N IV	240 - 264	}		
N V	276 - 324			
N VI	336 - 396			
			<u>aantal segmenten</u>	<u>aantal poot-</u>
			abdomen	paren
C I	300 - 348	1	5	2 $\frac{1}{4}$
C II	348 - 456	1	6	3 $\frac{1}{4}$
C III	408 - 528	2	6	4
C IV m	504 - 660	3	6	4 $\frac{1}{2}$
v		3	6	4 $\frac{1}{2}$
C V m	564 - 816	4	5	4 $\frac{1}{2}$
v		3+bobbel	5	4 $\frac{1}{2}$
C VI m	672 -1056	5	5	4+klauw+antenne knik
v		3+bobbel +genitale opening	5	4 $\frac{1}{2}$

Tabel V
Aantal benodigde cellen per ml. van *Isochrysis*, *Rhodomonas* en *Oxyrrhis*
voor het verkrijgen van 200 en 400 $\mu\text{g C}$ per liter.

	200 $\mu\text{g C.L}^{-1}$	400 $\mu\text{g C.L}^{-1}$
Iso	20000	40000
Rho	7500	15000
Oxy	1000	2000

Tabel VI
De vraat van een adult mannetje *Temora longicornis* op diverse soorten
en concentraties voedsel.

Exp. nr.	Voedsel	Gem. aantal cellen per ml. tijdens exp.	Fi	Fe
1	Iso	38690	2.47	95423
2	Iso	20057	2.75	55188
3	Rho	14814	3.58	53080
4	Rho	2759	3.48	25258
5	Oxy	2023	6.95	14060
6	Oxy	979	16.42	16074

Tabel VII
De vraat van een adult mannetje *Temora longicornis* bij verschillende
Oxyrrhis concentraties en 10 copepoden per experimentpotje van 400 ml
(zie Fig. 9).

Exp. nr.	Gem. aantal Oxy's/ml.	ΔC in %	Fi	Fe
1	234	16.5	11.7	2734
2	414	26.6	17.5	7259
3	1024	20.2	12.6	12929
4	1926	20.6	12.8	24601
5	3852	11.7	6.9	26619
6	5498	13.7	8.1	44523

Tabel VIII

De vraat van een adult mannetje *Temora longicornis* bij verschillende *Oxyrrhis* concentraties en 10 copepoden per experimentpotje (zie Fig.10).

Exp. nr.	Vol.exp.potjes	Gem. aantal Oxy's/ml.	Fi	Fe	Gem. a.v.d. in μg per Copepod
1	450	851	9.23	7857	11.07
2	263	1785	5.81	10375	10.38
3	200	2598	6.71	17427	11.78
4	178	3561	4.58	16296	11.91
5	158	4460	3.34	14916	13.90
6	144	5443	3.44	18726	23.81

Tabel IX

Invloed van het schudden op het vraatgedrag van Nauplii. Prooi; *Oxyrrhis*. Experimentvolume; 200 ml. *Oxyrrhis* - concentratie in Kweekbak; 2000 cellen per ml.

Schud- den	Stadia		Gem.tij- dens exp.	Gem.Conc tijdens Exp.	ΔC in%	Fi	Fe	Fe in%
	Bij in- zetten	Na experiment						
-	42 N5+N6	3N5,33N6,6CI	N6.1	1077	14.9	1.1	1146	100
+	41 N5+N6	9N5,32N6,1CI	N5.8	1103	13.6	0.9	994	87

Tabel X

De vraat van een adult mannetje *Temora longicornis* afhankelijk van de algenconcentratie en de adaptatie aan die concentratie.

24 uur adaptatie aan:		Gem.Conc.Oxy's tijdens Exp.	Fi	Fe
1.	\pm 1000 Oxy's/ml.	941	10.7	10059
2.	\pm 1000 Oxy's/ml.	4606	2.4	11177
3.	\pm 5000 Oxy's/ml.	979	6.1	5940
4.	\pm 5000 Oxy's/ml.	4449	3.1	13582

Tabel XI

Vergelijking van de resultaten van één vraatexperiment, doorgemeten op twee verschillende deeltjestellers.

Spsteem	Gem.conc.tijdens exp.	Fi	Fe
ELZONE system	2896	0.186	539
Coulter - Counter B	2987	0.175	523

Tabel XII

Overzicht van de vraatexperimenten onder standaardcondities van *Temora longicornis* in de diverse ontwikkelingsstadia.

Nr. exp.	Ingezet stadium	Gem.stadium tijdens exp.	Aantal cop.	Vol. exp. in ml.	Gem.conc. Oxy's/ml.	Fi	Fe	Gem.avd. per cop. in µg
1	N 2	N 2.1	563	60	2914	0.05	147	
2	N 3	N 3.1	313	50	3304	0.07	220	
3	N 4	N 4.1	121	50	3473	0.12	425	
4	N 4+5	N 4.9	286	100	3340	0.20	684	
5	N 6	N 6.3	118	100	3595	0.33	1184	
6	C 1	C 1.2	61	100	3475	0.46	1586	
7	C 1	C 1.2	58	100	2532	0.81	2048	
8	C 2	C 2.3	28	100	3258	1.21	3935	
9	C 3	C 3.2	16	100	3506	2.06	7222	
10	C 3	C 3.2	19	100	3015	2.15	6486	
11	C 3	C 3.3	16	100	3570	1.73	6177	
12	C 4	C 4.2	20	200	2968	4.70	13918	
13	C 4	C 4.2	14	200	3630	3.30	11971	
14	C 4	C 4.2	14	200	3654	2.98	10893	
15	C 5	C 5.1 m	20	250	4259	4.14	17646	
16	C 5	C 5.1 m	22	400	3615	4.53	16376	
17	C 5	C 5.2 m	18	360	3111	6.10	18984	
18	C 5	C 5.2 v	10	200	2897	11.05	32013	
19	-	C 6 m	10	300	3840	1.12	4257	12.94
20	-	C 6 v	10	375	3823	1.82	6969	15.02
21	-	C 6 m	10	300	3509	5.60	19654	11.91
22	-	C 6 m	10	300	3491	6.22	21695	13.90
23	-	C 6 m	10	300	3523	5.57	19635	23.81
24	-	C 6 v	10	375	3339	12.65	42227	16.38
25	-	C 6 v	10	375	3382	11.48	38835	17.21
26	-	C 6 v	10	375	3381	11.67	39449	19.02
27	-	C 6 m	16	320	3500	6.15	21509	20.85
28	-	C 6 v	15	630	3502	14.81	48156	19.43

Tabel XIII

De gewichtsspecifieke vraat van de copepodieten van *Temora longicornis*.
De gegevens van experiment 21 t/m 28 zijn afkomstig uit Tabel XII.

Exp. nr.	Stadium	Gem. a.v.d./Cop.	Fe	Gew. spec. vraat in cellen/ μ g.Cop./dag
--	C1	0.99	1950	1970
--	C2	1.63	3350	2055
--	C3	2.68	5700	2127
--	C4	4.31	9700	2251
--	C5	7.84	16500	2105
--	C5	7.84	30000	3827
--	C6	13.53	21000	1552
--	C6	13.53	43000	3178
21	m C6	11.91	19654	1650
22	m C6	13.90	21695	1561
23	m C6	23.81	19635	825
24	v C6	16.38	42227	2578
25	v C6	17.21	38835	2257
26	v C6	19.02	39449	2074
27	m C6	20.85	21509	1032
28	v C6	19.43	48156	2478

Tabel XIV

Bruto groei-efficiënties van copepodieten van *T. longicornis*. Bij de berekening van de productie is gebruikt gemaakt van het verband $1 \mu\text{g avd.} = 0.451 \mu\text{g C}$ (Paffenhöfer); $1 \text{ Oxy} = 220 \times 10^{-12} \text{ gr. C}$ (experimenteel bepaald; bron: Klein Breteler).

Stadium	Gem. lengte in μm	Bijbehorend avd. in μg	Prod. in $\mu\text{g C}$ per dag/cop.	Vraat in $\mu\text{g C/dag/cop.}$	Bruto groei-eff. in %
C I	354	0.99	0.172	0.429	40
C II	408	1.63	0.278	0.737	38
C III	470	2.68	0.433	1.254	35
C IV	538	4.31	0.933	2.134	44
C V	638	7.84	1.510	3.630	42
C VI	745	13.35	-	-	-

Tabel XV

Berekening van de *Oxyrrhis*-consumptie in de kweekbakken door de copepoden populatie tijdens de ontwikkeling van Nauplius VI tot adulte copepodiet.

Stadium	Gem.vraat/1.9 dag per copepode	Aantal cop./ltr.	Beginconc. van <i>Oxyrrhis</i> bij de aanvang van een stadium
N6	2185	30	5000
C1	3705	30	4934
C2	6232	30	4823
C3	10830	25	4636
C4	18430	20	4365
C5	43700	15	3996
C6	30000/dag	15	3341
		15	2891 na 1 dag
		15	2441 na 2 dagen
		15	1991 na 3 dagen

Tabel XVI

Berekening van de algen-consumptie in de Noordzee door de verschillende ontwikkelingsstadia van de copepoden populatie. Concentraties algen en copepoden uit Fransz (1975).

Stadium	Aantal/m ³	Gemiddelde vraat/ind. in cellen/ cop/24.h.	Totale vraat in cellen	% van de tot.vraat
<u>2 april 1974</u>				
N1 t/m N4	7500	175	13.1 x 10 ⁵	} 66
N5 + N6	7500	875	65.6 x 10 ⁵	
C1 + C2	3500	2550	89.0 x 10 ⁵	} 19
C3 t/m C5	500	9600	48.0 x 10 ⁵	
Male	60	22000	13.2 x 10 ⁵	} 15
Female	60	43000	25.8 x 10 ⁵	
			254.7 x 10 ⁵	100%
<u>10 april 1974</u>				
N1 t/m N4	8000	175	14 x 10 ⁵	} 25
N5 + N6	5500	875	48 x 10 ⁵	
C1 + C2	3500	2550	89 x 10 ⁵	} 40
C3 t/m C5	2500	9600	240 x 10 ⁵	
Male	350	22000	77 x 10 ⁵	} 35
Female	300	43000	129 x 10 ⁵	
			597 x 10 ⁵	100%

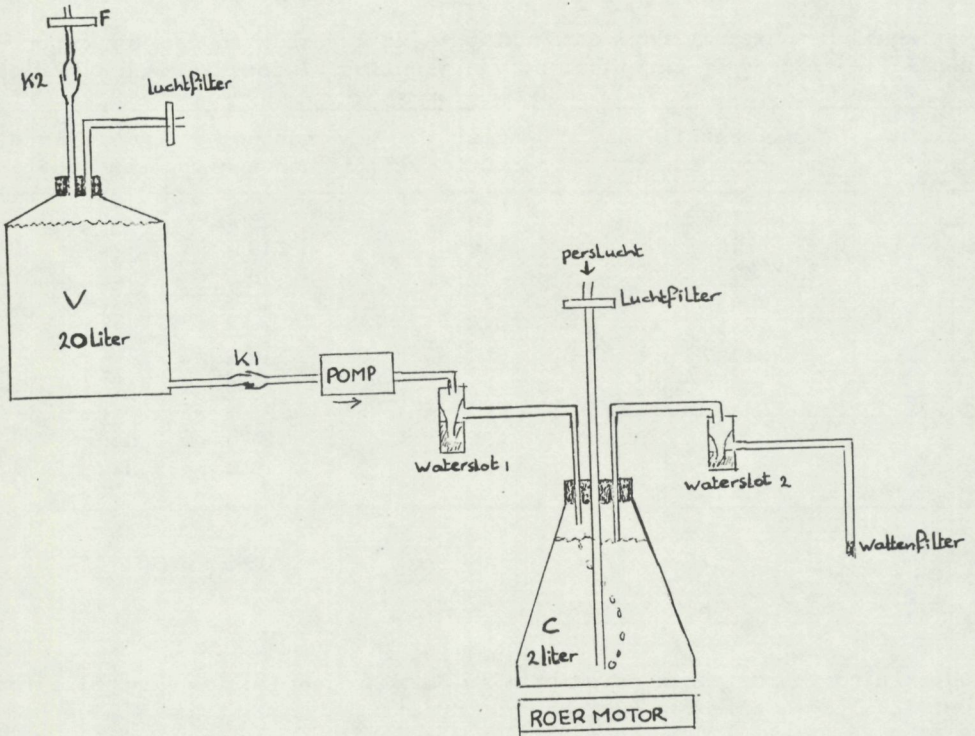


Fig. 1. Algen continucultuur met voorraadvat (V) cultuurvat (C) koppelsstuk (K) en vloeistoffilter (F).

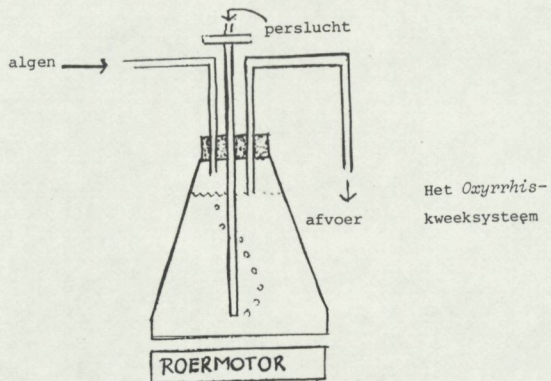


Fig. 2. *Oxyrrhis* continucultuur.

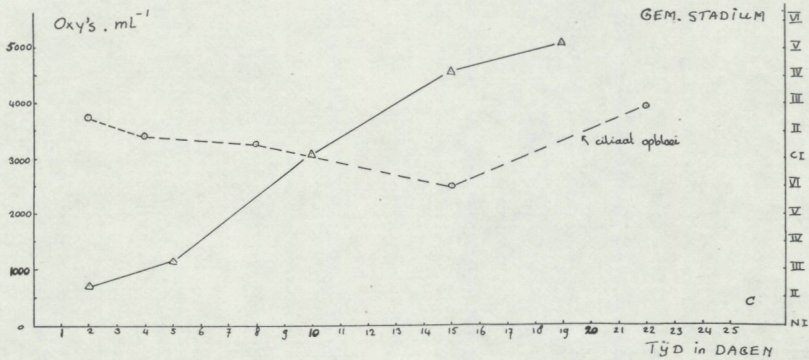
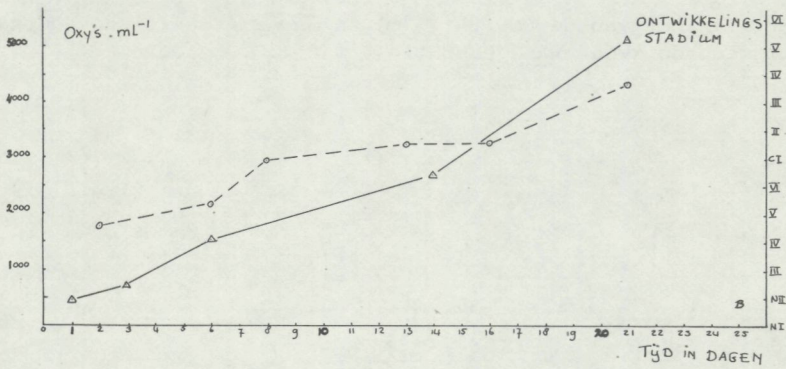
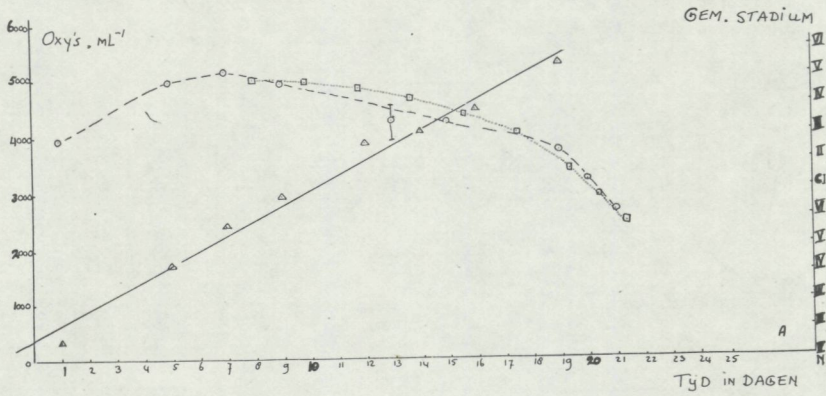


Fig. 3. De ontwikkeling (stadia (Δ)) van *T. longicornis* in de generaties 1, 2, en 3 en de verandering van de *Oxyrrhis* concentratie (O) in de kweekbak in de loop van de tijd. Voor de eerste generatie tevens de berekende *Oxyrrhis* concentratie o.i.v. de vraat (\square).

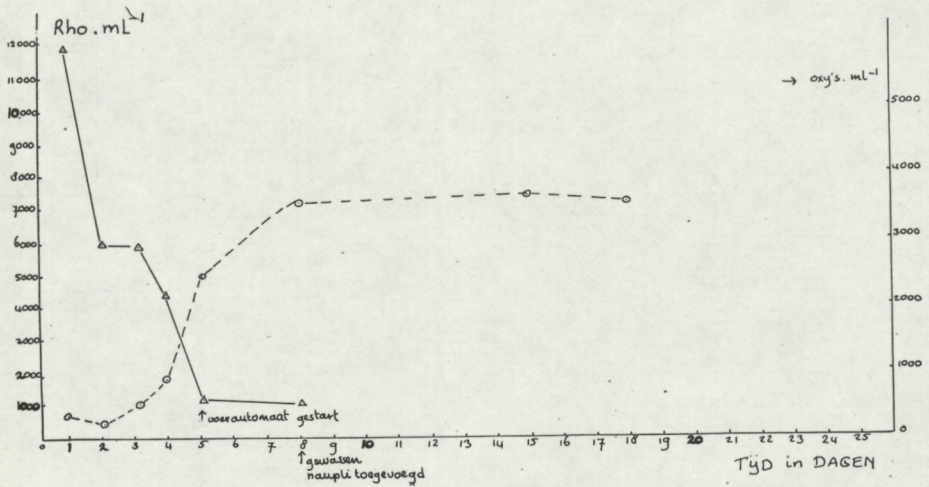


Fig. 4. Het verloop van de *Oxyrrhis* (O) en *Rhodomonas* (Δ) concentratie voor en tijdens de kweek van generatie 4 van *T. longicornis*.

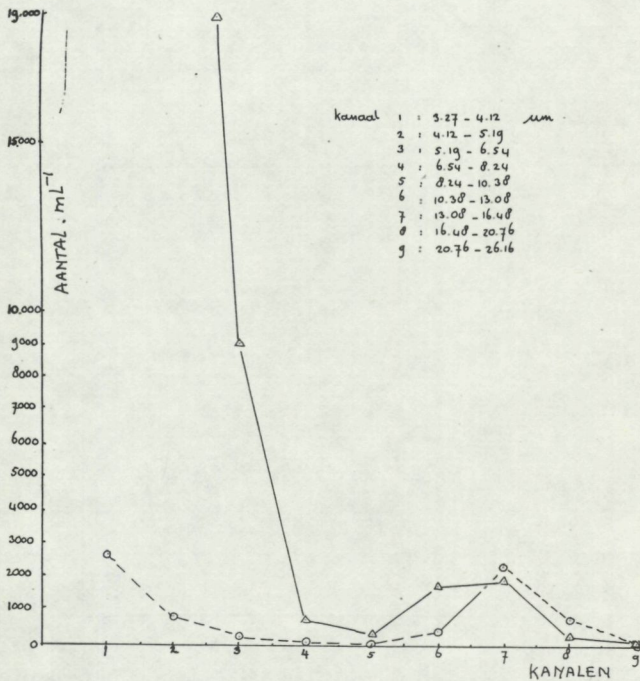


Fig. 5. Het voedselspectrum voor nauplii in met μ flagellaten verontreinigd water (Δ) en in schoon water met een nieuwe algen suspensie (O).

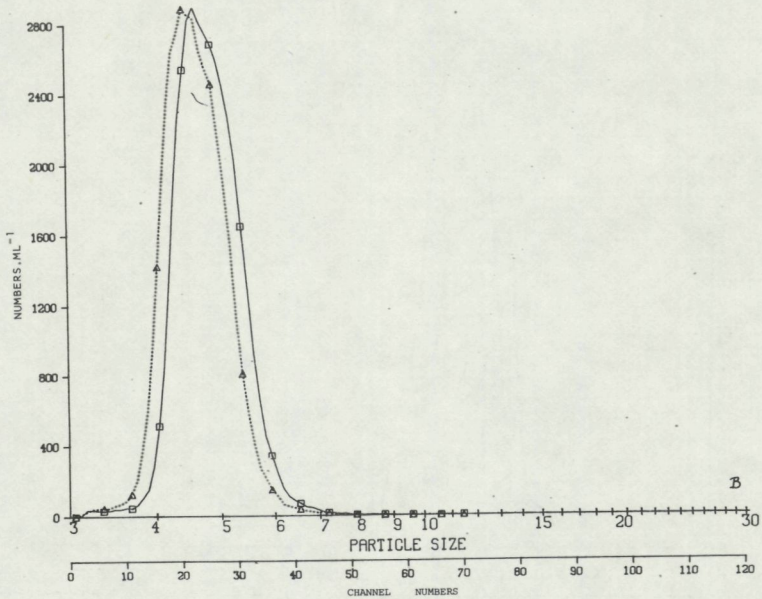
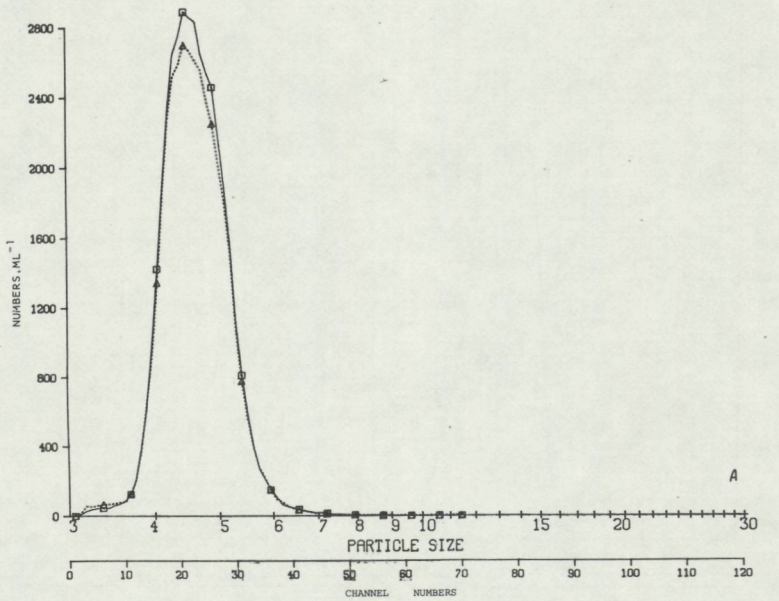


Fig. 6. a. Aantalsverdeling van de deeltjesgrootte in een *Isochrysis*-suspensie aan het eind van een grazing-experiment met (Δ) en zonder (\square) copepoden. Adulte mannetjes van *T. longicornis*. b. Verandering van de deeltjesgrootte van *Isochrysis* zonder copepoden aan het begin van een experiment (\square) en 18 uur later (Δ).

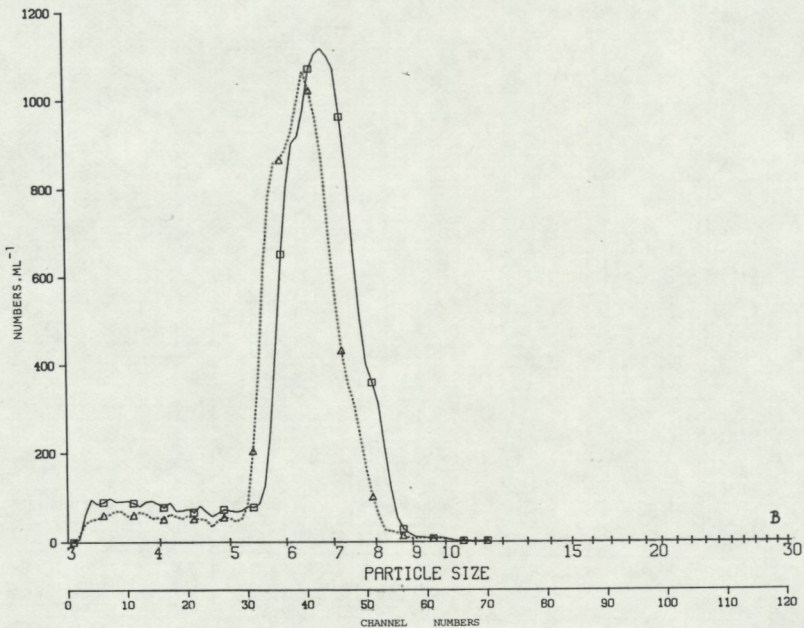
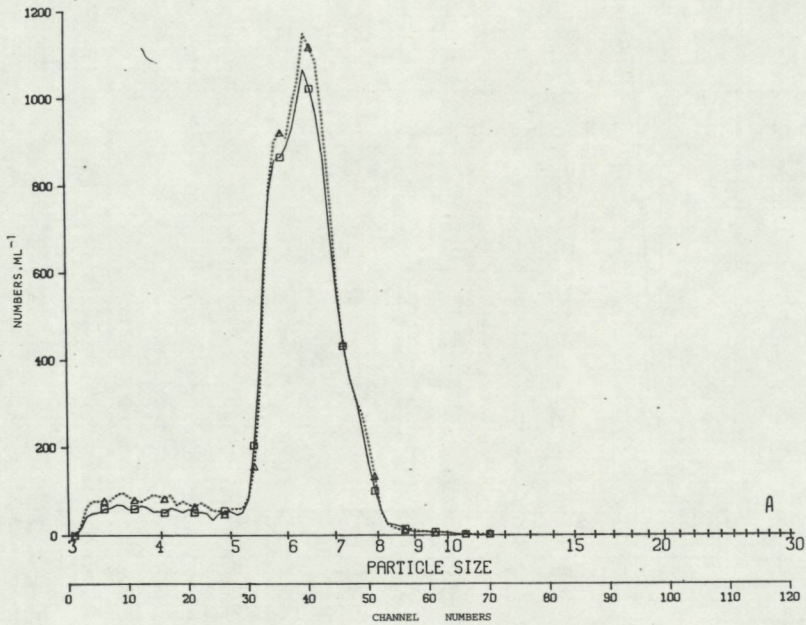


Fig. 7. a. Aantalsverdeling van de deeltjesgrootte in een *Rhodomonas*-suspensie aan het eind van een grazing experiment met (Δ) en zonder (□) copepoden. Adulte mannetjes van *T. longicornis*. b. Verandering van de deeltjesgrootte van *Rhodomonas* zonder copepoden aan het begin van een experiment (□) en 18 uur later (Δ).

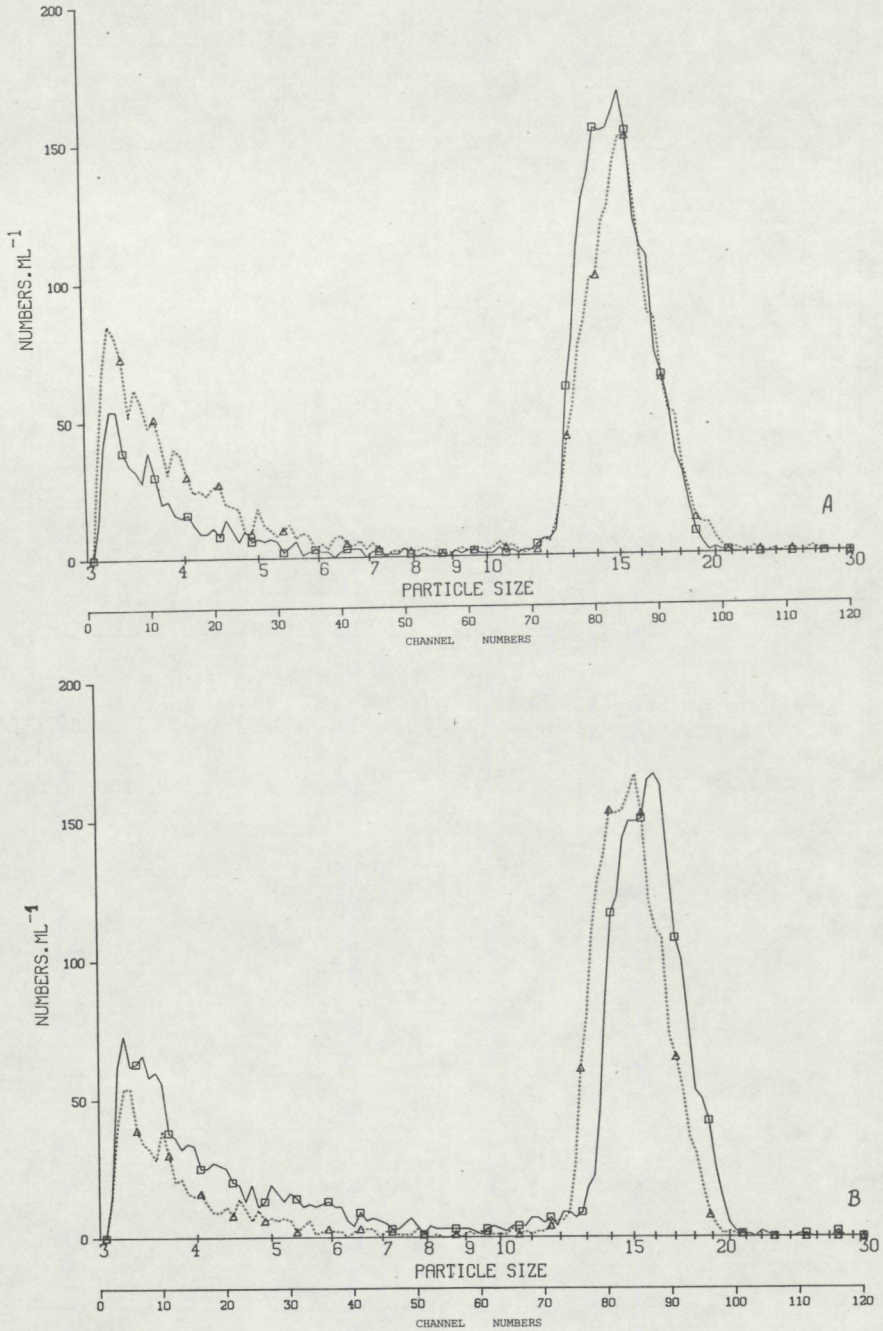


Fig. 8. a. Aantalsverdeling van de deeltjesgrootte in een *Oxyrrhis*-suspensie aan het eind van een grazing experiment met (Δ) en zonder (□) copepoden. Adulte mannetjes van *T. longicornis*. b. Verandering van de deeltjesgrootte van *Oxyrrhis* zonder copepoden aan het begin van een experiment (□) en 18 uur later (Δ).

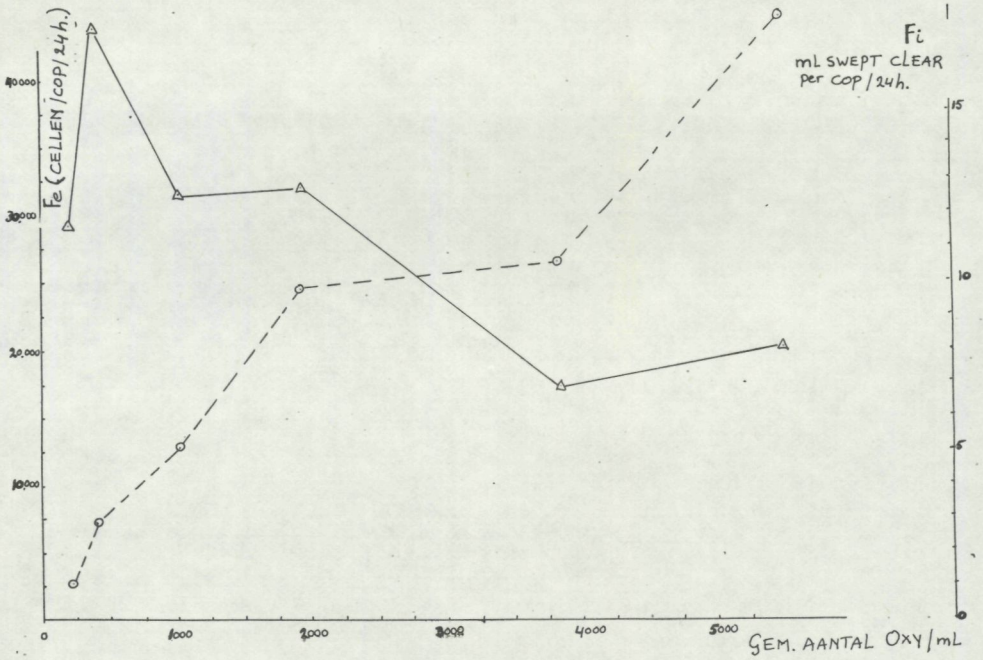


Fig. 9. Filtering rate (Δ) en feeding rate (O) van een mannetje *T. longicornis* afhankelijk van de *Oxyrrhis*-concentratie.

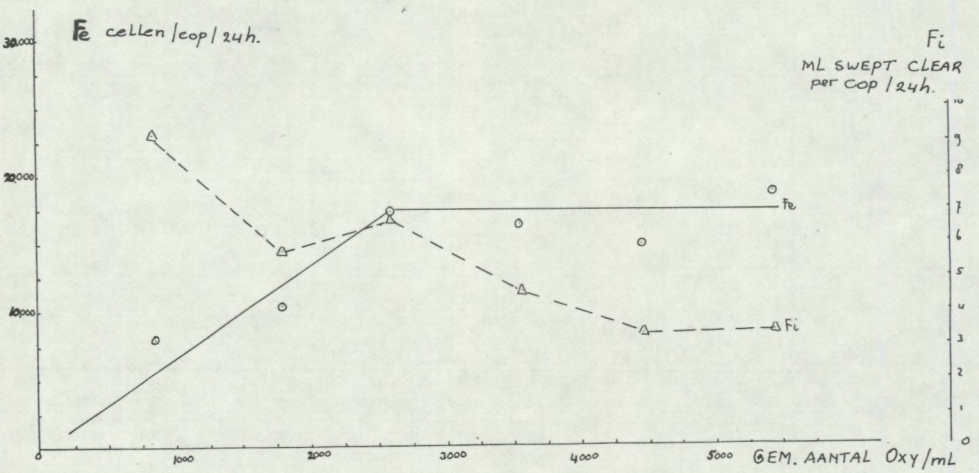


Fig. 10. Filtering rate (Δ) en feeding rate (O) van een mannetje *T. longicornis* afhankelijk van de *Oxyrrhis*-concentratie onder standaardcondities.

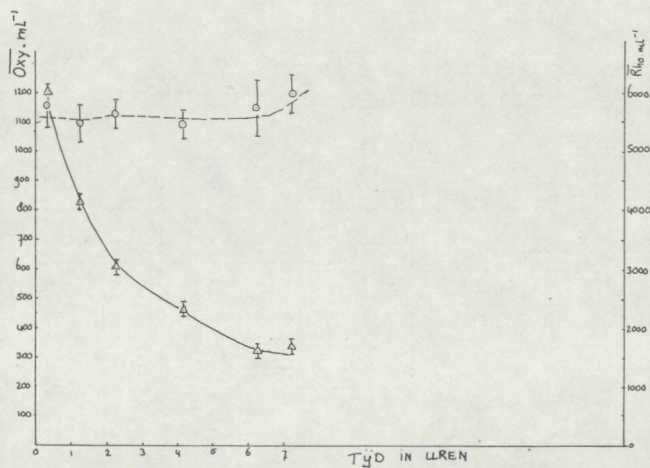


Fig. 11. De predatie van *Oxyrrhis* op *Rhodomonas*. Gemiddelde *Oxyrrhis*-concentratie (O) en *Rhodomonas*-concentratie (Δ) met 95% betrouwbaarheidsinterval van het gemiddelde in de loop van de tijd.

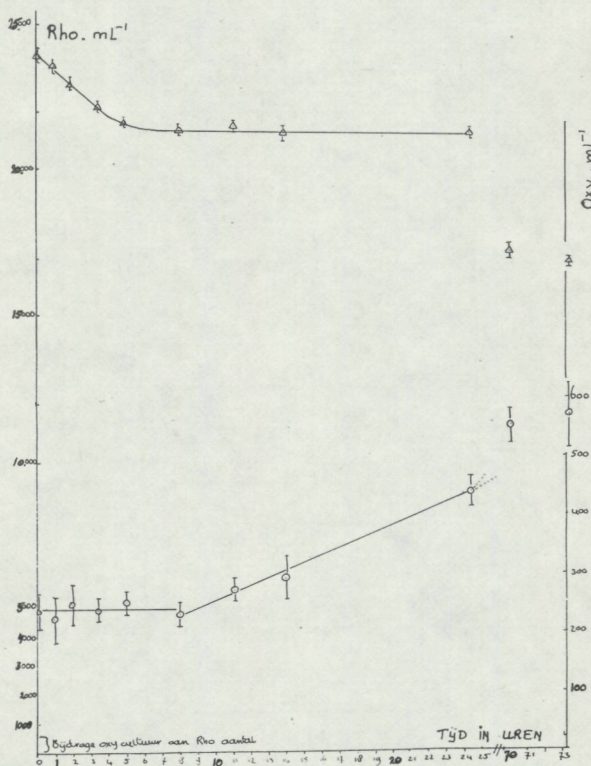


Fig. 12. De predatie van *Oxyrrhis* op *Rhodomonas*. Gemiddelde *Oxyrrhis*-concentratie (O) en *Rhodomonas*-concentratie (Δ) met 95% betrouwbaarheidsinterval van het gemiddelde in de loop van de tijd.

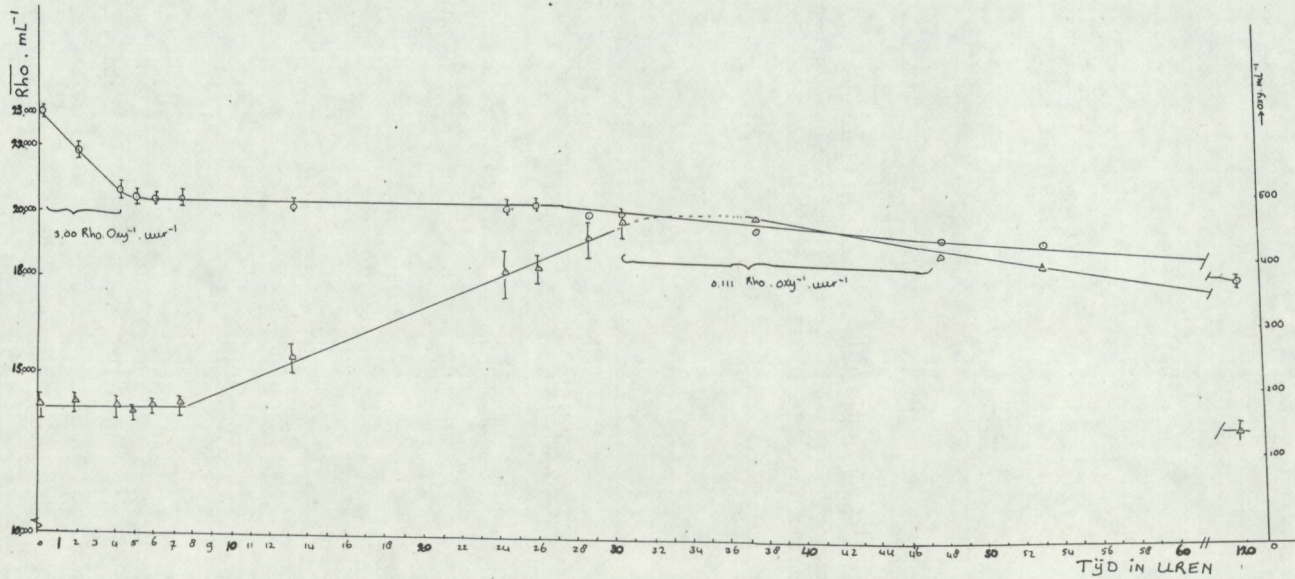


Fig. 13. De predatie van *Oxyrrhis* op *Rhodomonas*. Gemiddelde *Oxyrrhis*-concentratie (O) en *Rhodomonas*-concentratie (Δ) met 95% betrouwbaarheidsinterval van het gemiddelde in de loop van de tijd.

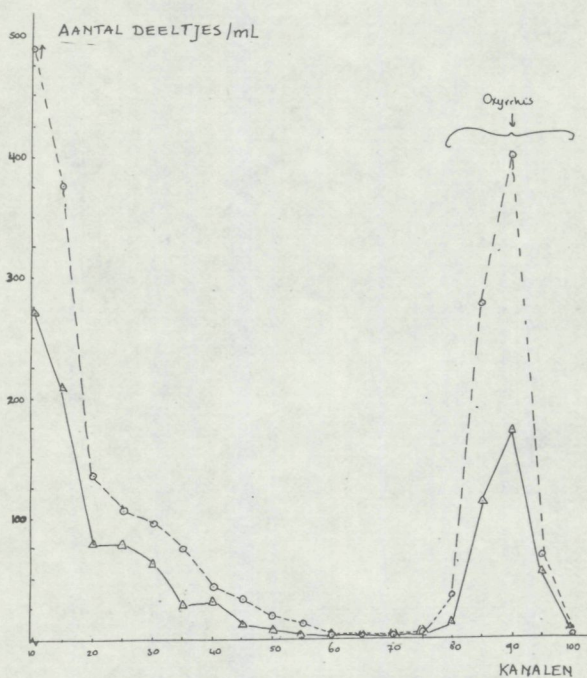


Fig. 14. Deeltjes spectrum voor (O) en na (Δ) vraat door naupli (3, 4, 5, en 6) *T. longicornis*. Voor bijbehorende diameters van de kanalen zie fig. 6a.

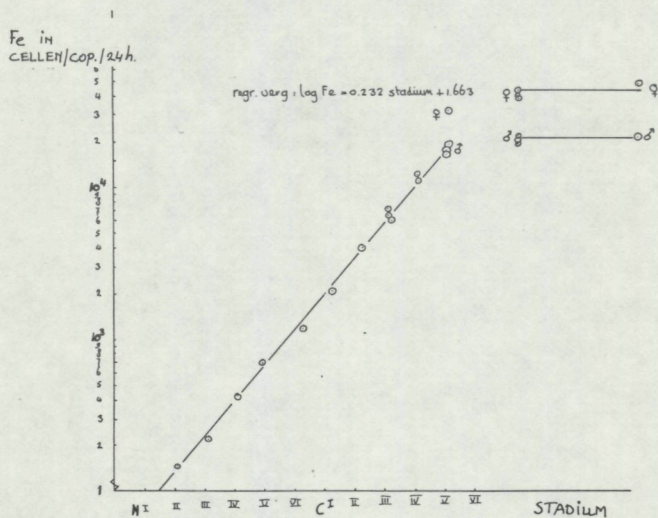


Fig. 15. Feeding rate van de ontwikkelingsstadia van *T. longicornis* bij 3500 *Oxyrhis* cellen/ml.

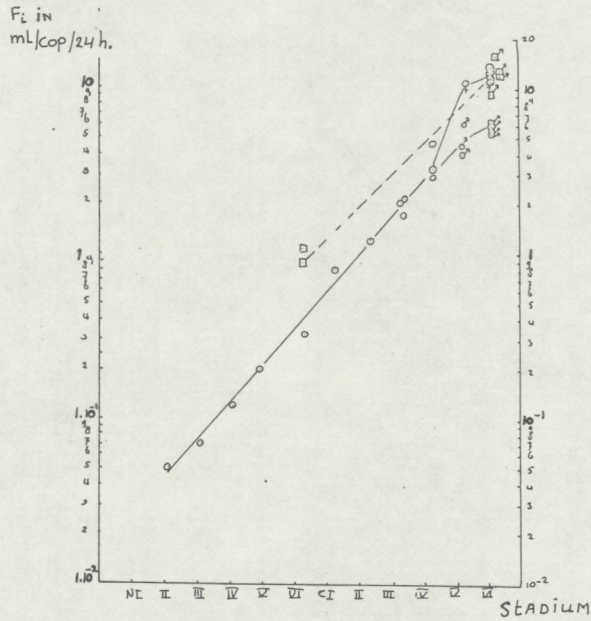


Fig. 16. Filtering rate van de ontwikkelingsstadia van *T. longicornis* bij 3500 (O) en 1000 (□) *Oxyrrhis*-cellen per ml.

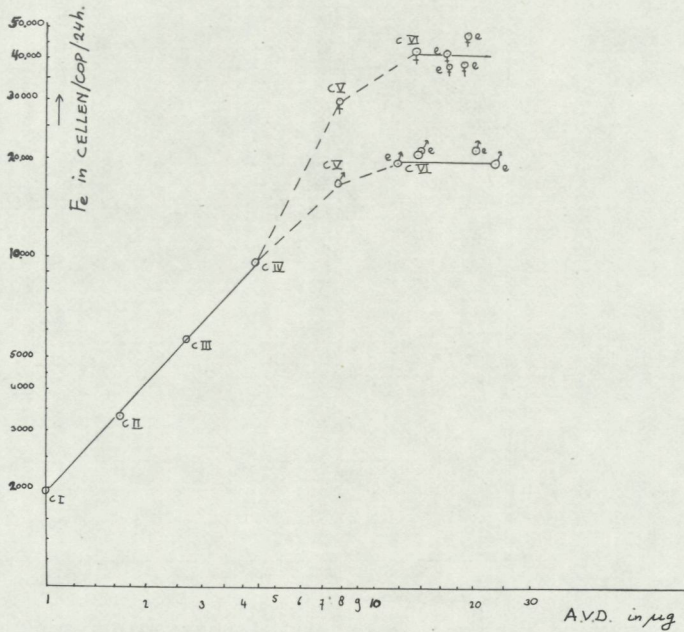


Fig. 17. De feeding rate van *T. longicornis* uitgezet tegen het asvrij-droog gewicht (μg) bij 3500 *Oxyrrhis*-cellen/ml.

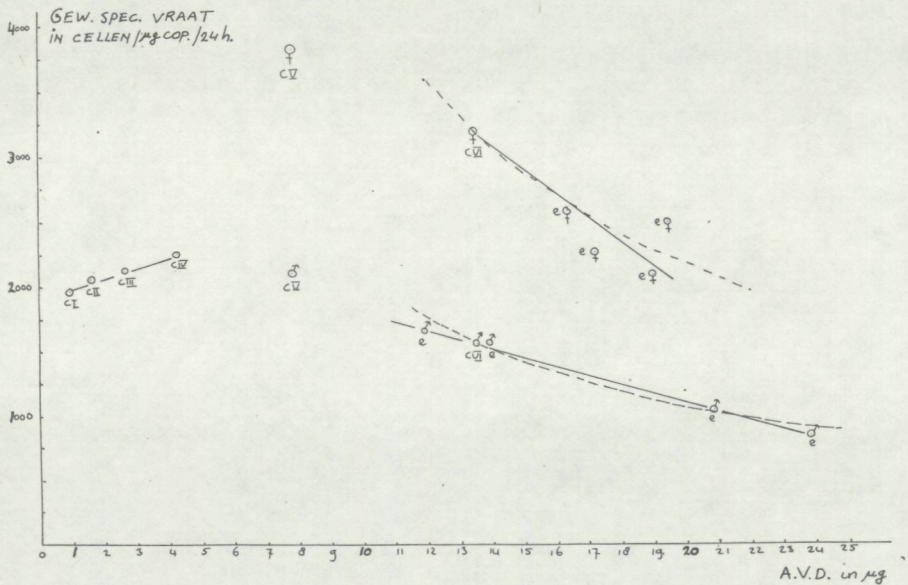


Fig. 18. De gewichtsspecifieke vraat van *T. longicornis* uitgezet tegen het asvrij drooggewicht (μg) bij 3500 *Oxyrrhis*-cellen ml^{-1} . Vraat per stadium afgeleid uit Fig. 15 (c); gewicht uitgeschatte gem. lengte per stadium. Vraat C VI experimenteel bepaald (e); gewicht berekend uit gemeten lengte binnen C VI. De relatie behorend bij de c en e waarden (getrokken lijnen) en de berekende relatie indien de feeding rate binnen C VI constant is (gestippelde lijnen).

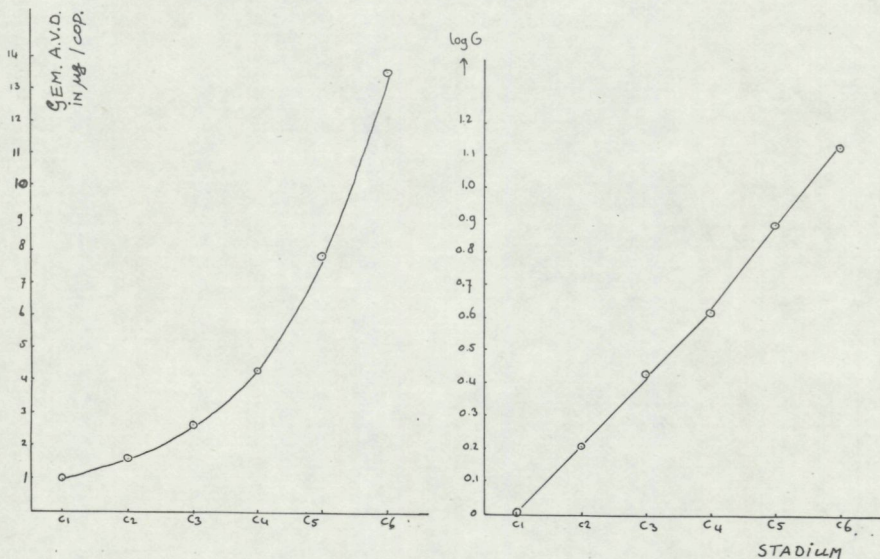


Fig. 19. Het asvrij drooggewicht en de logarithme daarvan afhankelijk van het ontwikkelingsstadium van *T. longicornis*.