DE INVLOED VAN PREDATIE OP DE ZOMERAFNAME VAN HET HERBIVOOR ZOOPLANKTON IN DE ZUIDELIJKE BOCHT VAN DE NOORDZEE

LOEK KUITERS

I

Verslagen
nds Instituut voor
ek der Zee, Texel

1980-11

12942

All rights reserved

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

printed by NIOZ *texel*

DE INVLOED VAN PREDATIE OP DE ZOMERAFNAME VAN HET HERBIVOOR ZOOPLANKTON IN DE ZUIDELIJKE BOCHT VAN DE NOORDZEE*

door

LOEK KUITERS

INHOUD

Summary & Samenvatting 2
I. Inleiding 3
1.1. Kader van het onderzoek 3
1.2. Het zooplanktonprojekt 4
1.3. Probleemstelling 6
II. Materiaal en Methode 6
2.1. Inleiding 6
2.2. Keuze van de gebieden 9
2.3. Monstermethode 9
2.4. Verwerking van de monsters 13
2.5. Verwerking van de gegevens 14
2.6. Enkele opmerkingen 18
III. Resultaten 20
3.1. Inleiding 20
3.2. Vergelijking van de vangstefficiënties van torpedo en Isaacs-Kidd net 20
3.3. Varianties tussen en binnen de gebieden . . 22
3.4. Biomassa's van copepoden en predatoren . . 30
3.5. Groeisnelheid, produktie en mortaliteit van copepoden 38
3.6. Produktie en konsumptie van predatoren . . 40
IV. Diskussie 46
4.1. Inleiding 46
4.2. Voedselbeperking bij copepoden 46
4.3. Voedselpreferenties van de diverse soorten predatoren 48
4.4. Invloed van predatie in de verschillende gebieden 50
4.5. Enkele algemene opmerkingen 52
V. Literatuur 53

*Verslag doktoraal onderzoek dierekologie, uitgevoerd op het NIOZ te Texel onder begeleiding van dr. ir. H.G. Fransz.

SUMMARY

Numerous predator species were found in the Southern Bight of the North Sea during the period June 18 - July 26 (1979). Four subareas distinguished differed in predator density, assumingly due to the abundance of the scyphomedusa *Cyanea lamarckii* in both coastal areas. It is not clear how the large jellyfish met their nutritional needs. During the last week they disappeared almost entirely. In the Southern Coastal subarea the density of fish larvae increased with the decline of *Cyanea*, but this might be caused by immigration from the south. In both offshore subareas, the predators fed probably mainly on animals other than copepods. In these subareas, *Pleurobrachia pileus* was one of the predominant species, but decreased significantly during the period of observation.

Along the shore the copepods were much more numerous than offshore. A low development rate was distinct in all subareas, possibily due to low food levels. A summer decline was very distinct in the Northern Coastal subarea , starting about July 10. Apparently, the summer decline in the Southern Coastal subarea started one week later.

In both offshore subareas, a summer decline of copepods was not observed.

The summer decline of copepod populations occurring near the coast was preceded by a shortness of food. The actual decline was probably caused by fish larvae predation and perhaps also by *Beroë* and *Cyanea*.

SAMENVATTING

In de Zuidelijke Bocht werden gedurende de periode 18 juni tot 26 juli (1979) een groot aantal soorten predatoren aangetroffen. De vier gebieden die onderscheiden werden verschillen onderling

in predator-dichtheid. Dit kon voor een groot deel worden toegeschreven aan het in grote getale voorkomen van *Cyanea* (blauwe haarkwal) in de beide kustgebieden. Het was niet duidelijk hoe deze grote kwallen in hun grote voedselbehoefte voorzagen. Gedurende de laatste week verdwenen ze vrijwel geheel. In het zuidelijk kustgebied nam met het verdwijnen van *Cyanea* het aantal vislarven sterk toe, maar dit moet waarschijnlijk voor een groot deel worden toegeschreven aan immigratie. In de beide offshore-gebieden voedden de predatoren zich waarschijnlijk voor een groot deel met andere dieren dan copepoden. *Pleurobrachia* was in deze gebieden een van de belangrijkste soorten, maar nam gedurende de periode sterk af.

Langs de kust kwamen de copepoden in veel grotere dichtheden voor dan in het buitengebied. Opmerkelijk was de geringe groei van de copepoden in alle gebieden, vermoedelijk als gevolg van voedselbeperking. In het noordelijk kustgebied trad heel duidelijk een zomerafname op, welke omstreeks 10 juli begon. Vermoedelijk begon in het zuidelijk kustgebied de zomerafname een week later. In de beide offshore-gebieden werd geen afname van de copepoden waargenomen.

De zomerafname, zoals die aan de kust optrad, werd voorafgegaan door voedselbeperking. De daadwerkelijke afname werd waarschijnlijk bewerkstelligt door predatie van vislarven en vermoedelijk eveneens van *Beroë* en van *Cyanea*.

I. INLEIDING

1.1. Kader van het onderzoek

Herbivoor zooplankton vervult een sleutelrol in het mariene ekosysteem: het zorgt ervoor dat voedingsstoffen beschikbaar komen voor hogere trofiese nivo's. Herbivoren voeden zich namelijk met primaire producenten en fungeren zelf als

voedsel voor carnivoren (STEELE, 1974). In de Zuidelijke Bocht van de Noordzee bestaat de herbivore zooplankton-biomassa voor ongeveer 70% uit (calanoïde) copepoden. Deze komen niet steeds in dezelfde aantallen voor, maar vertonen een duidelijke seizoensdynamiek (FRANSZ, 1978).

Copepoden vormen het hoofdbestanddeel van het voedsel van larvale vis (LEBOUR, 1918, 1919, 1920, 1921; RUSSELL, 1976). De beschikbaarheid van copepoden op het moment dat vislarven tot ontwikkeling komen zal in belangrijke mate de overlevingskans van deze larven bepalen. Dit is van belang omdat in het algemeen wordt aangenomen dat natuurlijke variaties in de visstand voor een groot deel zijn terug te voeren op hetgeen er met de jongste stadia gebeurt (STEELE, 1974; LAST, 1978). Tegen deze achtergrond in het van belang dat men inzicht krijgt in de faktoren die de seizoensdynamiek van copepoden veroorzaken.

1.2. Het zooplanktonprojekt

George Fransz (NIOZ) is al een aantal jaren bezig met het bestuderen van seizoensfluktuaties van copepoden in de Zuidelijke Bocht. In 1973 startte hij een zooplanktonprojekt. Allereerst heeft hij dichtheden en verspreiding van copepoden in dit gebied in de loop van een heel jaar gevolgd. Hij vond dat de copepoden in dit gebied een seizoensverloop vertonen, dat overeenstemt met het patroon dat in andere gebieden van de Noordzee is gevonden (DIGBY, 1950;ERIKSSON, 1973; zie ook figuur 1): vanaf begin maart nemen copepoden sterk in aantal toe tot piekdichtheden in de maand juni. Dit is de zogenaamde voorjaarsbloei. Deze piekdichtheden worden alleen in het kustgebied bereikt (FRANSZ,1977). Vanaf juli nemen de copepodenpopulaties in omvang af (zomerafname) tot lage dichtheden in

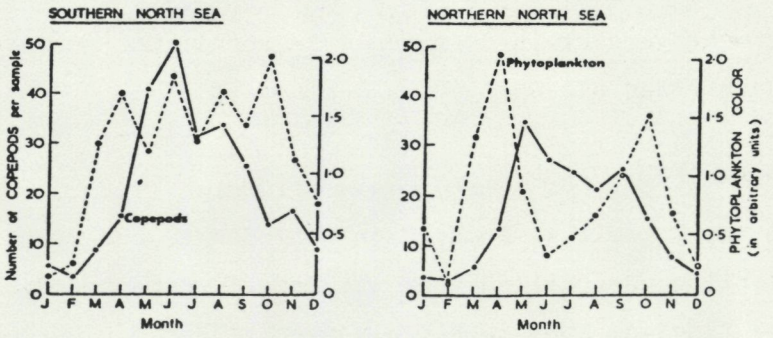


Fig. 1. Lange termijn gemiddelden van plankton cycli in twee delen van de Noordzee (naar Colebrook and Robinson, 1961). Phytoplankton dichtheden geschat naar de groenkleuring van het planktonnet.

herfst en winter. De zomerafname treedt met name op in het kustgebied.

Vervolgens is Fransz in 1974 de voorjaarsbloei nader gaan bekijken. Daarbij kwam onder andere naar voren dat deze bloei vermoedelijk geïnduceerd wordt door abiotiese faktoren, zoals temperatuur en daglengte (FRANSZ, 1976).

In 1977 werd begonnen met het bestuderen van de zomerafname. In 1973 viel deze samen met piekdichtheden van vislarven, zodat het vermoeden bestond dat predatie een belangrijke rol speelde in de zomerafname (FRANSZ, 1978). Tijdens de vroege zomer van '77 (14 juni tot 5 juli) werden dan ook naast herbivoren alle belangrijke predatoren bemonsterd. Dit onderzoek deed Fransz samen met twee studenten, te weten Marja Ottema en Peter Seip. Gedurende de periode dat er gemonsterd was bleek echter geen zomerafname te zijn opgetreden. Opvallend was ook dat het aantal vislarven in de periode een faktor 100 lager was dan in 1973 (FRANSZ, 1978).

Omdat in '77 de zomerafname niet werd waargenomen (vermoedelijk was de monsterperiode te kort) hebben wij in 1979 samen met Fransz opnieuw geprobeerd de zomerafname te bekijken.

In the periode van 18 juni tot 26 juli werd iedere week een monstertocht gemaakt in de Zuidelijke Bocht. Ook nu werden zowel herbivoren als carnivoren bemonsterd.

1.3. Probleemstelling

In the Zuidelijke Bocht zijn gebieden te onderscheiden die onderling verschillen voor wat betreft copepodendichtheid. Gebieden langs de kust in het algemeen rijker dan gebieden die verder uit de kust liggen (FRANSZ, 1976 en 1978). Ons aandeel in het onderzoek was na te gaan hoe talrijk de predatoren in de verschillende gebieden waren gedurende de periode dat een afname van de copepoden kon worden verwacht. Als er in de periode dat er gemonsterd was inderdaad een afname zou zijn opgetreden zouden we proberen na te gaan wat de rol van predatie hierin was.

II. MATERIAAL EN METHODE

2.1. Inleiding

Zoals al werd opgemerkt stond de volgende vraag centraal: wat is de invloed van predatie op de "standing stock" van copepoden in de Zuidelijke Bocht, gedurende de periode dat een afname van de copepoden kan worden verwacht. Er zal nu eerst worden ingegaan op de benadering die gevolgd werd.
On in het algemeen de invloed van predatie op de omvang van een prooipopulatie te kunnen vaststellen zijn de volgende gegevens van belang:

- talrijkheid en produktie per tijdseenheid van de prooi
- talrijkheid en konsumptie per tijdseenheid van predatoren.

De invloed van predatie zal strikt gesproken groot zijn, indien de dagelijkse konsumptie van predatoren relatief groot

is ten opzichte van de dagelijkse produktie van de prooipopulatie.

Als men een schatting wil maken van de dagelijkse konsumptie van de predatoren in de Zuidelijke Bocht doen zich de volgende komplikaties voor. De dagelijkse konsumptie kan worden geschat uit de dagelijkse produktie. (Hoe deze laatste variabele kan worden geschat zal in 2.5. aan de orde komen). Daarbij is het noodzakelijk de groeiefficiënties van de verschillende soorten predatoren te kennen. De groeiefficiëntie geeft aan hoeveel biomassa gekonsumeerd moet worden om een bepaalde hoeveelheid biomassa te kunnen produceren middels groei en reproduktie. Echter, de groeiefficiënties van de diverse soorten predatoren, zoals die in de Zuidelijke Bocht voorkomen, verschillen en zijn niet altijd nauwkeurig bekend. Konsumptieschattingen, gebasseerd op produktieschattingen, zullen onder meer om deze reden dus slechts ruwe schattingen zijn.

Een ander kruciaal punt is de konsumptie zelf. Men moet weten in hoeverre de predatoren daadwerkelijk copepoden konsumeerden. Er zullen immers naast copepoden ook andere voedselbronnen voor handen zijn. Kortom, als men op grond van produktie-schattingen van predatoren schattingen maakt van hun dagelijkse konsumpties en deze vergelijkt met de produktie-schattingen van de copepoden, zullen er een aantal onzekerheden zijn met betrekking tot de interpretatie.

Daarom leek het ons zinvol om naast de bovenstaande benadering de konsumpties te schatten uit onderzoek van maaginhouden en verteringssnelheden. Wij hebben dit geprobeerd met behulp van de zogenaamde Bajkov-methode. Bij gebruik van deze methode zou het mogelijk zijn onafhankelijke schatting te geven van de dagelijkse konsumptie van iedere predator-soort

(uitgezonderd grote kwallen, omdat bij deze dieren een duidelijke maag ontbreekt). Tevens zou kunnen worden vastgesteld in hoeverre er daadwerkelijk copepoden gekonsumeerd werden, omdat maaginhouden worden geanalyseerd. Hoe deze methode precies in zijn werk gaat, zal hier verder onbesproken blijven. Er wordt verwezen naar BAJKOV (1935).

Wij hebben een aantal malen geprobeerd de Bajkov-methode uit te voeren, maar zijn daarbij of een aantal moeilijkheden gestuit. Voor deze methode moesten aparte monstertochten gemaakt worden, waarbij 24 uur op één plek gemonsterd moest worden. Het bleek moeilijk te zijn een geschikte monsterplaats te vinden en wel de volgende reden: we zochten een plaats die rijk was aan zowel copepoden als predatoren, zodat er voldoende predatoren mét maaginhoud gevangen zouden worden. De kustgebieden leken aan deze eisen te voldoen. Echter, op de momenten dat we daar monsterden bleken er veel grote kwallen voor te komen, welke we juist niet konden gebruiken voor deze methode en welke het bovendien onmogelijk maakten om kleine predatoren, zoals vislarven snel uit de vangsten te verzamelen. Toen in de loop van de weken de grote kwallen verdwenen konden we om organisatoriese redenen helaas niet meer over het onderzoeksvaartuig beschikken, zodat we deze methode moesten laten schieten. Achteraf bleek ons bovendien dat deze methode, wat de uitwerking betreft, zeer arbeidsintensief zou zijn geweest.

Uiteindelijk waren we dus aangewezen op de eerste benadering, het schatten van dagelijkse konsumpties uit produktiegegevens van de predatoren, waarbij een aantal onzekerheden dus voor lief moesten worden genomen.

In de rest van dit hoofdstuk zal het volgende aan de orde komen: Zoals al werd opgemerkt is de Zuidelijke Bocht een gebied met gevariëerde prooidichtheid. Dit gegeven stond centraal

bij de keuze van geschikte monsterplaatsen (stations). In 2.2. zal daar nader op worden ingegaan. De wijze waarop zowel copepoden als predatoren werden bemonsterd zal in 2.3. uitgebreid aan de orde komen. In 2.4. zal vervolgens besproken worden hoe de monsters werden verwerkt, waarna in 2.5. zal worden aangegeven op welke wijze de diverse variabelen werden berekend.

2.2. Keuze van de gebieden

In de periode van 18 juni tot 26 juli werden er in de Zuidelijke Bocht van de Noordzee 6 identieke vaartochten gemaakt. Er werden in totaal 4 gebieden onderscheiden, te weten een noordelijk en zuidelijk offshore-gebied en een noordelijk en zuidelijk kust-gebied. Uitgaande van eerder onderzoek van George Fransz uit 1973 kon men grote verschillen in dichtheden van het herbivoor zooplankton verwachten tussen de gebieden onderling. De betreffende gebieden werden iedere 7 dagen bemonsterd. Slechts tussen de 5^{e} en de laatste tocht zat (om praktiese reden) een periode van 9 dagen. Tijdens elke tocht werd ieder gebied op 3 (vaste) stations bemonsterd, teneinde de variantie van elke gebiedswaarneming wat te verkleinen. De posities van de monsterstations staan weergegeven in figuur 2. De volgorde waarin de stations werden aangedaan was iedere week hetzelfde (van 1 naar 12).

2.3. Monstermethode

Er werd gemonsterd met zowel een planktontorpedo als met een Isaacs-Kidd-net. Als torpedo werd gebruikt een gemodificeerde "Gulf-III high speed sampler". Deze bestaat uit een cylindriese aluminium buis met een lengte van 2 meter en een diameter van 50 cm. Aan de achterzijde zijn 3 stabilisatievinnen aangebracht en aan de voorzijde is een reduktie-konus

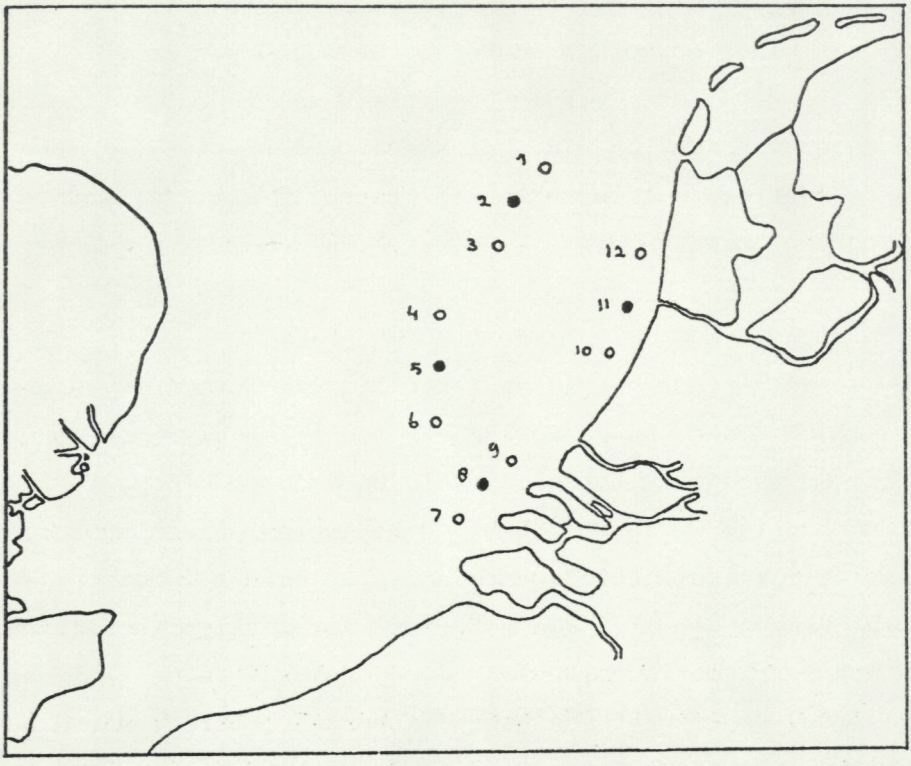


Fig. 2. Posities van de stations in de Zuidelijke Bocht die in de periode 18 juni-26 juli 1979 wekelijks bemonsterd werden. Symbolen O geven de stations aan waar naast de torpedo ook het Isaacs-Kidd net werd gebruikt. Geografiese posities van de stations: 1 (52°55'N 4°00'O); 2 (52°50'N 3°50'O); 3 (52°43'N 3°43'O); 4 (52°25'N 3°22'O); 5 (52°15'N 3°21'O); 6 (52°05'N 3°20'O); 7 (51°45'N 3°32'O); 8 (51°49'N 3°40'O); 9 (51°56'N 3°47'O); 10 (52°20'N 4°20'O); 11 (52°30'N 4°26'O); 12 (52°40'N 4°30'O).

gemonteerd met een lengte van 30 cm en een diameter van 18 cm. Op de mondopening is nog een cylindriese buis met een lengte van 35 cm aangebracht, teneinde te voorkomen dat de drukgolf voor de reduktie-konus de dieren de kans zou geven te ontsnappen. In de torpedo bevindt zich een konies toelopend planktonnet van de perlon-gaas met een maaswijdte van 300 µm. Op deze torpedo is een vergelijkbare, maar kleinere torpedo aangebracht met een lengte van 1 meter en een diameter van 16 cm. De mondopening heeft een diameter van 7 cm, waarachter zich een planktonnet bevindt met een maaswijdte van 50 µm. Beide torpedo's

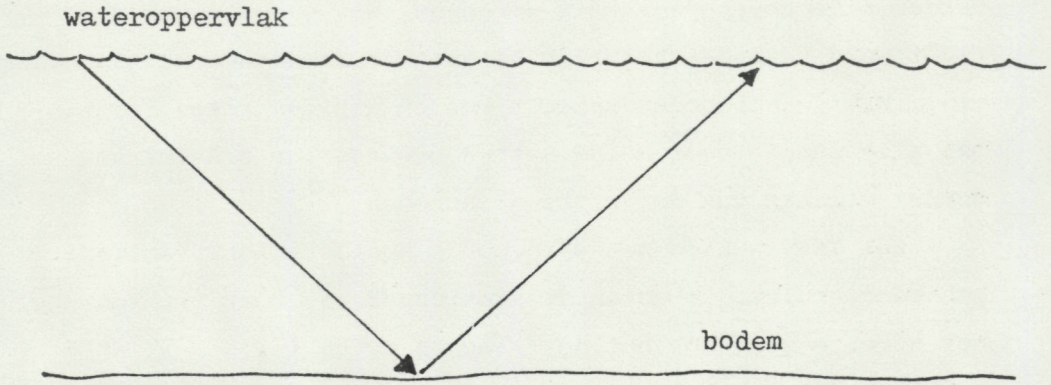


Fig. 3. Dubbele "oblique haul", zoals die werd uitgevoerd met zowel de torpedo als het Isaacs-Kidd net.

zijn uitgerust met een stroommeter, zodat bij iedere trek het volume van het doorgestroomde water kan worden bepaald. De gehele kombinatie kan gesleept worden en op diepte worden gebracht met behulp van een depressor.

Het Isaacs-Kidd net heeft een lengte van ± 15 meter, een mondopening van 2 bij 3 meter en een maaswijdte van 2 à 3 mm. Het net loopt konies toe en is uitgerust met een depressor (scheg) en, in de mondopening, een stroommeter.

Zowel met de torpedo als met Isaacs-Kidd net werd bij iedere trek een dubbele "oblique haul" gemaakt (zie figuur 3), zodat alle waterlagen in gelijke mate bemonsterd werden. In vertikale richting gebeurde dit met een snelheid van ± 10 meter per 1½ minuut. In horizontale richting werden de torpedo en het Isaacs-Kidd net gesleept met een konstante snelheid van respektievelijk 5 en 2 knopen.

De torpedokombinatie werd ieder week op alle 12 stations gebruikt. Tijdens een trek werd er gemiddeld zo'n 20 m^3 water gefilterd. Met het grote torpedo-net (300 µm) werden met name de grotere stadia van de copepoden én alle predatoren gevangen, uitgezonderd de grote kwallen. Met het kleine net (50 µm)

werden alle copepode-stadia gevangen. Wat de predatoren betreft werd verondersteld dat het grote torpedo-net alle stadia ving. Wat de copepoden betreft konden uit de retentieratio's van alle stadia voor beide netten nauwkeurige schattingen worden gemaakt van de juiste dichtheden.

Het Isaacs-Kidd net werd op de hoofdstations van ieder gebied gebruikt, te weten de stations 2, 5, 8 en 11. Vanwege het slechte weer kon het net slechts op de 1^e, 3^e, 5^e en 6^e tocht worden gebruikt. Met dit net werden met name de grotere predatoren gevangen en per trek werd er gemiddeld zo'n 2500 m^3 water gefilterd.

N.b. De volumes van het doorgestroomde water per trek staan voor zowel de torpedo als het Isaacs-Kidd net weergegeven in Tabel I.

Tabel I
Volume van het doorgestroomde water (m^3) per trek voor de torpedo en het Isaacs-Kidd-net.

Station	week 1	week 2	week 3	week 4	week 5	week 6	gem.
Torpedo:							
1	21.68	15.06	16.77	24.36	21.73	23.93	
2	19.96	14.48	18.91	33.18	19.62	20.01	
3	18.86	15.19	18.10	25.23	19.65	21.56	
4	16.33	19.71	22.95	44.08	35.98	37.15	
5	19.15	15.94	22.80	51.25	23.80	32.60	
6	26.15	12.85	29.34	32.60	26.27	40.83	
7	14.40	7.01	16.37	19.82	14.31	17.85	
8	19.97	14.08	18.29	21.94	18.20	19.95	
9	24.96	15.52	17.55	19.89	9.02	15.86	
10	13.37	6.85	15.70	16.89	16.91	18.62	
11	10.44	14.46	14.79	12.02	17.41	22.11	
12	9.84	13.51	15.61	13.70	18.79	26.30	
							20.28
Isaaca-Kidd-net							
2	2440		3590		3460	3880	
5	2960		3920		2080	3720	
8	1780		2050		1590	1960	
11	1430		1910		2410	3600	
							2674

Bij iedere trek werden de volgende gegevens genoteerd: positie van het station m.b.v. DECCA, diepte, tijdstip en tijdsduur van de trek, stroommeterstanden, temperatuur van het water, troebelheid van het water, zoutgehalte windrichting en windsnelheid.

2.4. Verwerking van de monsters

De netten werden uitgespoeld met zeewater en de vangsten werden gekonserveerd in een oplossing van 4%, met borax geneutraliseerde, formaline in zeewater. Van grote Isaacs-Kidd net vangsten werd het totale volume bepaald en werd een submonster van 4 liter bewaard en gefixeerd. Op het laboratorium was de werkwijze als volgt:

Torpedovangsten:

Zowel de 300 µm als de 50 µm monsters werden m.b.v. een kolom planktonzeven gesplitst in een grove en een fijne fraktie. Vislarven, hydromedusen en ribkwallen kwamen voornamelijk in de grove 300 µm-fraktie voor, zodat wij slechts die fraktie gebruikten voor het tellen van predatoren. Doorgaans werden de gehele monsters geteld. Slechts voor die soorten, die heel talrijk bleken werd m.b.v. een plankton-splitter een fraktie van het monster genomen.

Isaacs-Kidd net vangsten:

Na splitsing van de monsters in talrijke en minder talrijke soorten werden de minder talrijke soorten uit de gehele monsters geteld. Van de talrijke soorten werd m.b.v. een plankton-splitter een fraktie genomen en geteld. Wij hebben ons beperkt tot de belangrijkste groepen predatoren, te weten: vislarven, hydromedusen, ctenophoren en scyphomedusen (grote kwallen). Van iedere soort werden lengteklassen onderscheiden met een stapgrootte van 1 mm (Scyphomedusen, 1 cm) en werden aantallen per lengteklasse geteld.

De vislarven werden gedetermineerd door Ed Verburg aan de hand van RUSSELL (1976). Hydromedusen, ctenophoren en scyphomedusen werden door mij bekeken m.b.v. RUSSELL (1950 en 1974). Wat de vislarven betreft, bleek het met de beschikbare apparatuur niet mogelijk onderscheid te maken tussen larven van sprot *(Sprattus sprattus)*, ansjovis *(Engraulis encrasicolus)* en sardien *(Sardina pilchardus)*. Met een fase-kontrast-mikroskoop zou dit probleem zijn op te lossen (NICHOLS, 1978). Deze vislarven werden samengebracht onder "haringachtigen". Dezelfde moeilijkheid deed zich voor bij larven van tong *(Solea solea)* en dwergtong *(Buglosidium luteum)*. Deze werden samengenomen als "tongachtigen".

Tenslotte nog een opmerking over de term "vislarven": Feitelijk waren alle vislarven die in de monsters werden aangetroffen in het post-larvale stadium. Dit is het stadium na het verdwijnen van de dooierzak, waarbij de ontwikkeling naar het juveniele stadium plaatsvindt (RUSSELL, 1976). Nietemin zal om praktiese reden steeds de term vislarven worden gebruikt.

2.5. Verwerking van de gegevens

In het navolgende zal worden aangegeven welke grootheden berekend en hoe dit in zijn werk ging. Alle berekeningen werden uitgevoerd voor iedere soort afzonderlijk en herhaald voor de vier gebieden die onderscheiden werden.

Biomassa per m^3

Aan de hand van het doorgestroomde volume en aantallen per lengteklasse werden dichtheden per m^3 uitgerekend. Vervolgens werden deze dichtheden m.b.v. lengte-asvrijdrooggewicht-relaties uitgedrukt in biomassa per m^3. In 1977 waren deze relaties voor alle soorten predatoren reeds bepaald. De berekeningen werden eerst uitgevoerd per station. Daarna werd steeds de

biomassa van een soort in een gebied geschat door middeling van de 3 stations-waarnemingen.

"Linear daily rate of change per unit"

Van het verloop van de biomassa in de tijd werd met behulp van lineaire regressie de richtingscoëfficient geschat. Deze coëfficient is een maat voor de "rate of change" gedurende de gehele periode. Na deling van deze coëfficient door de gemiddelde biomass in de periode krijgt men een relatieve maat in handen, de "linear daily rate of change per unit". Deze grootheid geeft aan of de biomassa van een soort in de gehele periode toe- of afnam en met welke snelheid dit gebeurde.

Dagelijkse produktie per m^3

Voor het schatten van de dagelijkse produktie per m^3 werd uitgegaan van het model van FRANSZ (1976):

$$\frac{D_{i_t} - D_{i_o}}{t} = d_{i-1} \cdot \frac{D_{i-1_t} + D_{i-1_o}}{2} - (d_i + m_i) \cdot \frac{D_{i_t} + D_{i_o}}{2} + \bar{e}$$

De gebruikte symbolen hebben de volgende betekenis: D_{i_t} dichtheid van het i^{de} ontwikkelingsstadium op tijdstip t (aantal/m^3), t tijdsinterval tussen de dichtheidsbepalingen (dagen), d_i relatieve ontwikkelingssnelheid van het i^{de} stadium (/dag), d.w.z. de snelheid waarmee dieren overgaan van het i^{de} naar het $i+1^{de}$ ontwikkelingsstadium, m_i relatieve sterftesnelheid van het i^{de} stadium (/dag) en $\bar{e}$ toevalsterm, die het gevolg is van migratie en afwijkingen bij het monsteren. Opmerkingen bij het model:

1. De relatieve ontwikkelingssnelheden, d_i, met behulp waarvan de produktie van een soort wordt geschat, wordt in het model konstant verondersteld gedurende de monsterperiode. Immers er wordt slechts één schatting voor d_i gemaakt.

2. Het gemiddelde gewicht van ieder ontwikkelingsstadium wordt verondersteld konstant te zijn. (W_i komt nog ter sprake).

3. Een andere veronderstelling van het model is dat dichtheidsveranderingen tussen twee vaartochten lineair verlopen. Mits de periode tussen de monsternames maar klein zijn, zal dit bij benadering gelden (in ons geval was dit inderdaad slechts 7 dagen).

4. De toevalsterm $\bar{e}$ komt mede tot stand t.g.v. migratie. Het model gaat er van uit dat de verwachting van $\bar{e}$ gemiddeld nul is. Met andere woorden, zowel immigratie als emigratie zijn te verwaarlozen. In de Zuidelijke Bocht bestaat een reststroom, die loop van zuid naar noord. Via het Kanaal wordt Noord- Atlanties-oceaanwater aangevoerd. Hoe sterk deze stroom is, is niet geheel duidelijk (VAN BENNEKOM e.a., 1975), maar men schat de verblijftijd van het water in de Zuidelijke Bocht gemiddeld op zo'n 2½ maand, ($\pm$ 2 mijl per dag). Daarbij moet worden opgemerkt dat dit sterk kan fluktueren. Gezien de vermoedelijk lage snelheid van deze reststroom én de zooplankton armte van het oceaanwater lijkt het vooralsnog toegestaan migratie (ook tussen de onderscheiden gebieden) te verwaarlozen.

Per soort werden 5 tot 8 ontwikkelingsstadia onderscheiden, afhankelijk van de "size-range". Een ontwikkelingsstadium bestond uit een samenvoeging van 2 à 3 lengteklassen. Aan de hand van de dichtheden van een stadium, die op 6 tijdstippen bepaald werden, kan m.b.v. multipele regressie een schatting worden gemaakt van d_i en m_i en hun betrouwbaarheidsintervallen. Men krijgt dus voor ieder gebied afzonderlijk één schatting van d_i en m_i voor alle ontwikkelingsstadia van alle soorten. Naarmate er meer vaartochten worden gemaakt, worden de betrouwbaarheidsintervallen van d_i en m_i kleiner, omdat het regressievlak dan op meer punten is gebaseerd. In ons geval zijn de regressievlakken v.w.b. de torpedomonsters gebaseerd op 5 punten

en voor de Isaacs-Kidd net gegevens op 3 punten.

De waarden die voor d_i waren gevonden, werden als volgt gekorrigeerd: Bij de waarde van d_i werd de helft van het betrouwbaarheidsinterval opgeteld en deze som werd vervolgens gehalveerd. De reden hiervan is dat de werkelijke waarde van d_i ergens tussen 0 en de betrouwbaarheidslimiet zal liggen, vermoedelijk dichtbij het midden. Negatieve uitkomsten worden zo gekorrigeerd. Bij de korrektie van de m_i-waarden werd rekening gehouden met het feit dat de variantie van het verschil $(d_i + m_i) - d_i$ gelijk is aan de som van de varianties van $(d_i + m_i)$ en d_i.

De dagelijkse produktie van ieder ontwikkelingsstadium tussen twee waarnemingsperioden kon als volgt worden berekend:

$$P_i = d_i \cdot \frac{D_{i_t} + D_{i_o}}{2} \cdot (W_{i+1} - W_i)$$

W_i is het gemiddelde asvrijdrooggewicht van het i^{de} stadium. De dagelijkse produktie van een soort als geheel volgt uit de sommering van P_i over alle stadia.

Opmerking: Het aantal schattingen van d_i met een redelijk betrouwbaarheidsinterval (< 1) bleek bij de meeste soorten predatoren beperkt te zijn. Bovendien bleken alle gekorrigeerde waarden van d_i veel hoger te liggen dan de niet gekorrigeerde waarden. Er werd daarom besloten om per soort één gemiddelde schatting van d_i aan te houden (gemiddeld over alle stadia en alle gebieden) en bovendien de niet-gekorrigeerde waarden te gebruiken, omdat de gekorrigeerde waarden zeker een overschatting zouden geven.

Dagelijkse mortaliteit per m^3

De biomassa-afname t.g.v. mortaliteit van elk ontwikkelingsstadium is te berekenen uit de relatieve sterftesnelheid:

$$M_i = m_i \cdot \frac{D_{i_t} + D_{i_o}}{2} \cdot W_i$$

Door sommering van M_i over alle stadia volgt de dagelijkse mortaliteit voor de soort als geheel. Echter, ook het aantal betrouwbare schattingen van m_i was per soort zeer beperkt. Daarom werden voor de predatoren geen schattingen gemaakt van de dagelijkse mortaliteit.

"Turnover-rate"

De "turnover-rate" geeft aan de dagelijkse produktie per eenheid biomassa: P/B. Dit is een relatieve maat voor de produktie, die het mogelijk maakt groei-eigenschappen van soorten onderling te vergelijken. Het wordt simpelweg berekend uit de produktie gedeeld door de gemiddelde biomassa in de periode.

2.6. Enkele opmerkingen

Wat de copepoden betreft werden gegevens van George Fransz gebruikt.De dagelijkse produkties werden evenals bij de predatoren berekend uit de relatieve groeisnelheden. Voor het berekenen van de dagelijkse mortaliteit moest noodgedwongen een andere benadering worden gevolgd, omdat het aantal betrouwbare schattingen van de relatieve sterftesnelheden gering was. De dagelijkse mortaliteit van een soort werd berekend uit de linear daily rate of change en de dagelijkse produktie. De linear daily rate of change geeft aan de nettoverandering in de biomassa per dag, gemiddeld over de gehele periode. Deze nettoverandering is het resultaat van de dagelijkse produktie en de dagelijkse mortaliteit. Omdat voor de daily rate of change en de dagelijkse produktie schattingen waren, kon hieruit een ruwe schatting worden gemaakt van de dagelijkse mortaliteit.

Voor zowel de torpedo als het Isaacs-Kidd net werd een "filtration-efficiency" aangehouden van 100%. De filtratie-efficiëntie geeft de verhouding aan tussen de hoeveelheid water die het plankton-net tegenkomt en de hoeveelheid water die er daadwerkelijk doorheen stroomt. Van de Gulf-III high speed sampler is bekend dat de filtratie-efficiëntie aan het begin van een trek dichtbij de 100% ligt (SCHNACK, 1974). Gedurende de trek bestaat de kans dat het net echter in meerdere of mindere mate dichtslibt ("clogging") tengevolge van bijvoorbeeld algen. De gemiddelde filtratie-efficiëntie zal in het geval van "clogging" kleiner zijn dan 100%. Toename van "clogging" tijdens een oblique haul kan leiden tot het in niet gelijke mate bemonsteren van de verschillende dieptes. Dit zal de resultaten beïnvloeden indien de organismen niet homogeen verdeeld zijn over de waterlagen. Schnack heeft gevonden dat vislarven bij gereduceerde filtratie-efficiëntie de high-speed-sampler kunnen ontwijken.

Tijdens onze trekken bleek dat het net met name gedurende de eerste weken inderdaad "clogging" vertoonde ten gevolge van het massaal voorkomen van de μ-flagellaat Phaeocystis. De gemiddelde filtratie-efficiëntie zal dus niet steeds 100% zijn geweest. Echter vanwege gebrek aan andere informatie hierover is daar verder geen rekening mee gehouden.

Een laatste opmerking betreft de wijze waarop de berekeningen werden uitgevoerd. Er werd gebruik gemaakt van bestaande komputerprogramma's van Fransz, te weten PLANK, HOPLA en DEVEL. Hier en daar hebben wij deze programma's aangepast voor de predatoren. De programma's werden "gedraaid" op het rekencentrum ACCU in Utrecht.

III. RESULTATEN

3.1. Inleiding

Zoals al werd opgemerkt, is bij het monsteren van predatoren gebruik gemaakt van zowel een torpedo als een Isaacs-Kidd net. Om uit te maken welke vangsten de beste schattingen gaven van de dichtheden werden allereerst de vangstefficiënties van de beide netten vergeleken. Dit zal ter sprake komen in 3.2. Aan de hand van de dichtheidsschattingen (biomassa's) is vervolgens gekeken of een samenvatting van steeds drie stations-waarnemingen tot één gebieds-waarnemingen zinvol was. Met andere woorden, er werd nagegaan of de variantie tussen de gebieden in het algemeen groter was dan de variantie binnen de gebieden (variantie tussen de stations). De resultaten hiervan staan in 3.3 weergegeven. Na deze noodzakelijke eerste stappen bij het bestuderen van de resultaten zullen in 3.4 de biomassa's van zowel de copepoden als de predatoren aan de orde komen. In de laatste hoofdstukjes zal worden ingegaan op de groei, produktie en mortaliteit van copepoden (3.5) en op de produktie en konsumptie van predatoren (3.6).

3.2. Vergelijking van de vangstefficiënties van torpedo en Isaacs-Kidd net

Voor de stations waar zowel de torpedo als het Isaacs-Kidd net werden gesleept (station 2, 5, 8 en 11; zie ook figuur 2) zijn de biomassa-schattingen van de predatoren vergeleken, teneinde te kunnen uitmaken welke schattingen het meest betrouwbaar waren. De verschillende soorten werden samengevat in twee kategorieën, te weten kleine kwallen (hydromedusen en ctenophoren) en vislarven. Scyphomedusen zijn bij deze vergelijking buiten beschouwing gelaten, omdat voor deze relatief grote dieren zonder meer kan worden aangenomen dat het gebruik

Tabel II
Totale biomassa (mg/m^3) van kleine kwallen (ctenophoren, hydromedusen) en vislarven in torpedo- en Isaacs-Kidd-net-vangsten.

Week	Station	KLEINE KWALLEN		VISLARVEN	
		Torpedo	Isaacs-K	Torpedo	Isaacs-K
1	2	1.140	3.730	1.590	0.005
	5	1.404	2.420	1.526	0.379
	8	-	-	0.476	0.088
	11	-	4.519	-	0.077
3	2	3.547	2.079	2.117	0.088
	5	2.930	3.016	0.804	0.062
	8	-	0.003	0.963	0.796
	11	0.024	0.028	0.978	0.033
5	2	1.269	0.299	1.350	0.012
	5	0.429	0.144	1.138	0.240
	8	0.009	0.053	2.521	0.664
	11	0.148	0.019	1.410	0.269
6	2	0.096	0.197	0.582	0.022
	5	0.003	0.019	0.519	0.058
	8	-	0.165	2.891	1.844
	11	-	0.012	0.434	0.233

van het Isaacs-Kidd net de beste vangstmethode is.

In Tabel II staan voor ieder station de beide vangsten naast elkaar. Per kategorie predatoren is getoetst of de verschillen in biomassa signifikant waren. Daarbij is gebruik gemaakt van de Rangtekentoets van Wilcoxon (SOKAL & ROHLF, 1969). Voor wat betreft de kleine kwallen bleek dat er geen signifikant verschil bestond tussen de torpedovangsten en de Isaacs-Kidd net vangsten ($\alpha < 0.01$). Wat de vislarven betreft was het verschil signifikant ($\alpha < 0.01$): met het Isaacs-Kidd net bleken minder vislarven gevangen te zijn.

Voor dit resultaat is een vrij plausibele verklaring te geven als men let op het verschil in maaswijdte tussen het planktonnet van de torpedo (300 µm) en het Isaacs-Kidd net (2 à 3 mm). De kleine kwallen zijn in het algemeen groter dan

2 mm en zijn min of meer bolvormig of rond en afgeplat. Dit betekent dat ontsnapping door de mazen van het Isaacs-Kidd net niet vaak optreden. Vislarven daarentegen zijn meest langerekt en hebben een geringe diameter. Dientengevolge zal de ontsnappingskans van deze dieren het grootst zijn bij het Isaacs-Kidd net. Op grond van dit resultaat is besloten zowel voor de kleine kwallen als voor de vislarven de biomassaschattingen aan te houden van de torpedovangsten.

Opmerking: De ctenophoor *Beroë* bleek in de torpedovangsten niet of nauwelijks voor te komen, terwijl in de Isaacs-Kidd-net-vangsten soms aanzienlijke aantallen werden aangetroffen. Een verklaring hiervoor zou kunnen zijn dat *Beroë* "patchiness" vertoonde op een dusdanig kleine schaal dat bij bemonstering met de torpedo (20 m^3 per trek) de kans op vangst veel kleiner was dan bij bemonstering met het Isaacs-Kidd net (2500 m^3 per trek). De Isaacs-Kidd net vangsten werden daarom behalve voor de scyphomedusen tevens gebruikt voor de biomassaschatting van *Beroë*.

3.3. Varianties tussen en binnen de gebieden

Er werden in totaal vier gebieden onderscheiden, een noordelijk en zuidelijk offshoregebied en een noordelijk en zuidelijk kustgebied. Per gebied waren er, iedere week waarnemingen (3 stations) voor wat betreft predatoren-biomassa's. Er is op twee manieren naar varianties gekeken:

1. Er is een schatting gemaakt van de gemiddelde variantie binnen een gebied. Er zijn diverse bronnen voor deze variantie aan te wijzen. Er zal een natuurlijke variantie zijn in de totale predatorenbiomassa tussen de stations van één gebied, samenhangend met patchiness etc. Tevens zal er variantie optreden tengevolge van de gevolgde monster- en telmethode. Het

is echter niet mogelijk om deze varianties van elkaar te onderscheiden. Daarvoor zou meerdere keren op één station gemonsterd moeten zijn.

2. Tevens is een schatting gemaakt van de variantie tussen de gebieden. Deze variantie zal het gevolg zijn van zowel de variantie binnen de gebieden als van het verschil in biomassa tussen de gebieden. Door te toetsen of de variantie tussen de gebieden signifikant groter is dan de variantie binnen de gebieden, kan worden nagegaan of de gebieden onderling verschilden voor wat betreft de totale predatoren-biomassa.

N.b. er werd bij het berekenen van deze varianties uitgegaan van predatorenbiomassa's van de torpedovangsten. Scyphomedusen en *Beroë* vallen hier dus buiten. De reden hiervoor was dat de biomassa's van scyphomedusen dermate groot én variabel waren dat vrijwel alle variantie aan deze dieren zou zijn toe te schrijven.

ad 1. Gemiddelde variantie binnen de gebieden:

Voor ieder gebied werd (op alle monstertijdstippen) een standaarddeviatie berekend. Deze spreiding in de waarnemingen tussen de stations werd uitgedrukt als percentage van het gemiddelde, de zogenaamde "coëfficient of variation", on de gebieden onderling te kunnen vergelijken. De resultaten staan in Tabel IIIa. Opvallend is dat de spreiding nogal uiteenliep, zowel tussen de verschillende gebieden als per gebied in de tijd. Gemiddeld over alle stations en alle tijdstippen was de spreiding van de waarnemingen van één gebied zo'n 50% van het gemiddelde, hetgeen aan de hoge kant is. Mogelijkerwijze trad er in bepaalde mate "patchiness" of en waren de predatoren dus niet zo homogeen verdeeld over de stations van één gebied. Een andere oorzaak voor deze hoge spreiding zou kunnen zijn dat de hoeveelheid water die per trek gefilterd werd, nl. 20 m^3,

Tabel IIIa
Spreiding in de predatoren-biomassa binnen de gebieden. (gebaseerd op de torpedovangsten).

Week	Gemiddelde biomassa mg/m^3	Standaard-deviatie	Coefficient of variation
Noordelijk-offshoregebied:			
1	2.780	1.421	51.11%
2	4.231	0.767	18.13%
3	5.715	0.865	15.13%
4	1.985	0.150	7.57%
5	2.157	0.874	40.53%
6	0.735	0.097	13.24%
Zuidelijk-offshoregebied:			
1	7.958	6.067	76.24%
2	5.113	3.609	70.59%
3	4.241	1.065	47.52%
4	1.463	0.259	17.73%
5	1.448	0.453	31.29%
6	0.639	0.135	21.17%
Noordelijk-kustgebied:			
1	0.082	0.115	141.42%
2	0.748	0.773	103.35%
3	0.837	0.372	44.41%
4	0.783	0.335	42.80%
5	1.275	0.537	42.13%
6	0.919	0.343	37.32%
Zuidelijk-kustgebied:			
1	2.265	1.664	73.45%
2	1.767	0.465	26.34%
3	2.131	1.605	75.31%
4	2.953	1.200	40.65%
5	1.573	1.027	65.31%
6	6.367	5.604	88.02%

nogal laag was, hetgeen relatief kleine monsters oplevert. Doorgaans streeft men ernaar 50 m^3 water per trek te bemonsteren. Variantie tengevolgde van de gevolge telmethode zal gering zijn geweest, omdat vrijwel alle monsters in hun geheel geteld werden. Zoals al werd opgemerkt is niet precies te achterhalen wat de grootste bron van variantie is. Echter het gemiddeld nivo

Tabel IIIb
Varianties tussen en binnen gebieden v.w.b. predatoren-biomassa (uitgezonderd scyphomedusen). Alvorens de varianties werden berekend, zijn alle biomassa-waarden gecodeerd met +10 en daarna log-getransformeerd.

Week	Variantie tussen gebieden	Variantie binnen gebieden	F_s	Signifikantie	Variantie t.g.v. gebiedseffekt	Variantie t.g.v. gebiedseffekt als % van totale variantie
1	0.027	0.009	3.00	P<0.10	0.006	40%
2	0.013	0.005	2.60	P<0.25	0.003	33%
3	0.014	0.002	7.00	P<0.025	0.004	67%
4	0.003	0.001	3.00	P<0.10	0.001	50%
5	0.011	0.032	0.34	-	-	-
6	0.193	0.040	4.83	P<0.05	0.051	56%

van de spreiding geeft wel aan met welke standaardfout in de waarnemingen rekening moet worden gehouden.

ad 2. Variantie tussen de gebieden:

Om te kijken of er een signifikant verschil bestond tussen de gebieden voor wat betreft predatoren-biomassa, werd de variantie tussen de gebieden getoetst tegen de variantie binnen de gebieden. Dit werd voor iedere monsterweek afzonderlijk gedaan. Er werd gebruik gemaakt van variantieanalyse (SOKAL & ROHLF, 1969), en daarvoor was nodig dat alle waarnemingen log-getransformeerd werden om tegemoet te komen aan de eis van homogeniteit van varianties. De resultaten staan weergegeven in Tabel IIIb.

Op alle momenten dat er gemonsterd is, de vijfde week uitgezonderd, bestond er een signifikant verschil tussen de gebieden voor wat betreft de predatoren ($\alpha < 0.10$). De variantie ten gevolge van het gebiedseffekt was gemiddeld 50% van de totale variantie. In niet statistiese termen betekent dit dat het verschil tussen de gebieden groter was dan het verschil tussen de stations van een gebied. Dit maakt het zinvol om voor

de predatoren steeds drie stations-waarnemingen samen te vatten tot één gebiedswaarneming. Er kan op deze plaats nog worden gememoreerd dat de gebieden zo gekozen waren, dat er grote

Tabel IV

Biomassa (mg/m^3) en linear daily rate of change per unit van copepoden en predatoren in het noordelijk-offshoregebied.

week:	1	2	3	4	5	6	Gem. bio-massa	Rate of change
Copepoden:								
Temora l.	1.608	1.038	0.425	0.875	2.716	4.839	1.917	0.046
Acartia cl.	1.609	1.546	1.236	0.269	0.523	2.468	1.275	0.003
Centropages h.	2.410	0.127	0.096	0.100	1.888	3.014	1.273	0.027
Pseudocalanus e.	0.743	-	0.072	0.012	-	0.079	0.151	-0.085
Totaal	6.370	2.711	1.829	1.256	5.127	10.400	4.616	0.025
Vislarven:								
Haringachtigen	0.860	0.933	1.488	0.694	0.975	0.304	0.876	-0.016
Pomatoschystus	0.004	0.002	0.059	0.053	0.037	0.040	0.032	0.033
Callionymus ret.	0.020	0.014	0.017	0.011	0.010	0.063	0.022	0.037
Hyperoplus l.	-	0.002	0.012	0.011	0.049	0.148	0.037	0.096
Merlangus m.	0.033	0.007	0.123	0.028	-	0.003	0.033	-0.033
Trisopterus l.	-	-	-	-	-	-	-	-
Trachinus v.	-	-	0.002	0.010	0.009	0.083	0.017	0.106
Trachurus tr.	-	0.044	0.006	0.003	0.056	0.026	0.023	0.028
Limanda lim.	0.057	0.078	0.073	0.007	0.021	0.016	0.042	-0.041
Tongachtigen	0.049	0.028	0.042	0.010	-	-	0.022	-0.065
Totaal	1.022	1.108	1.887	0.827	1.157	0.683	1.114	-0.010
Hydromedusen en Ctenophoren:								
Phialidium h.	-	0.076	0.198	0.030	0.189	0.049	0.090	0.016
Pleurobrachia p.	1.721	2.986	3.630	1.128	0.809	0.003	1.713	-0.041
Beroë gr.	-		-		-	0.002	0.001	0.044
Totaal	1.721	3.062	3.828	1.158	0.998	0.055	1.804	
Scyphomedusen:								
Aurelia a.	0.459		-		-	0.357	0.204	-0.018
Cyanea l.	3.528		0.001		-	-	0.882	-0.100
Chrysaora h.	-		-		-	0.509	0.127	0.088
Totaal	3.987		0.001		-	0.866	1.213	

verschillen zouden bestaan voor wat betreft herbivoren-biomassa (zie blz. 9).

Tabel V
Biomassa (mg/m^3) en linear daily rate of change per unit van copepoden en predatoren in het zuidelijk-offshoregebied.

week:	1	2	3	4	5	6	Gem. bio-massa	Rate of change
Copepoden:								
Temora l.	2.060	11.385	3.218	6.090	9.364	3.651	5.961	0.002
Acartia cl.	2.061	8.044	3.205	4.143	6.705	4.187	4.724	0.006
Centropages h.	0.745	4.754	3.423	3.218	8.531	9.414	5.014	0.043
Pseudocalanus e.	0.232	6.778	1.014	7.094	25.282	7.416	7.969	0.046
Totaal	5.098	30.961	10.860	20.545	49.882	24.668	23.669	0.002
Vislarven:								
Haringachtigen	1.092	2.662	0.985	0.675	0.798	0.398	1.102	-0.033
Pomatoschystus	0.027	0.027	0.024	0.037	0.087	0.041	0.040	0.024
Callionymus ret.	0.018	0.056	0.019	0.008	0.052	0.022	0.029	-0.001
Hyperoplus l.	-	0.007	0.021	0.039	0.121	0.024	0.035	0.051
Merlangus m.	0.368	0.221	0.019	0.035	-	-	0.107	-0.089
Trisopterus l.	-	0.007	0.003	-	-	-	0.002	-0.056
Trachinus v.	-	-	-	-	0.005	0.002	0.001	0.081
Trachurus tr.	-	0.021	0.075	0.074	0.144	0.120	0.072	0.052
Limanda l.	0.035	0.008	-	0.001	-	-	0.007	-0.103
Tongachtigen	0.037	0.057	0.024	-	-	-	0.020	-0.074
Totaal	1.576	3.086	1.188	0.874	1.206	0.610	1.415	-0.030
Hydromedusen en Ctenophoren:								
Phialidium h.	0.009	0.057	0.180	0.037	0.196	0.029	0.085	0.015
Pleurobrachia p.	6.367	1.960	0.871	0.552	0.035	-	1.631	-0.090
Beroë gr.	-		-		-	-	-	-
Totaal	6.376	2.017	1.051	0.589	0.231	0.029	1.716	
Scyphomedusen:								
Aurelia a.	0.605		-		-	-	0.151	-0.100
Cyanea l.	0.101		-		4.224	2.274	1.650	0.055
Chrysaora h.	-		-		0.593	0.232	0.206	0.055
Totaal	0.706		-		4.817	2.506	2.007	

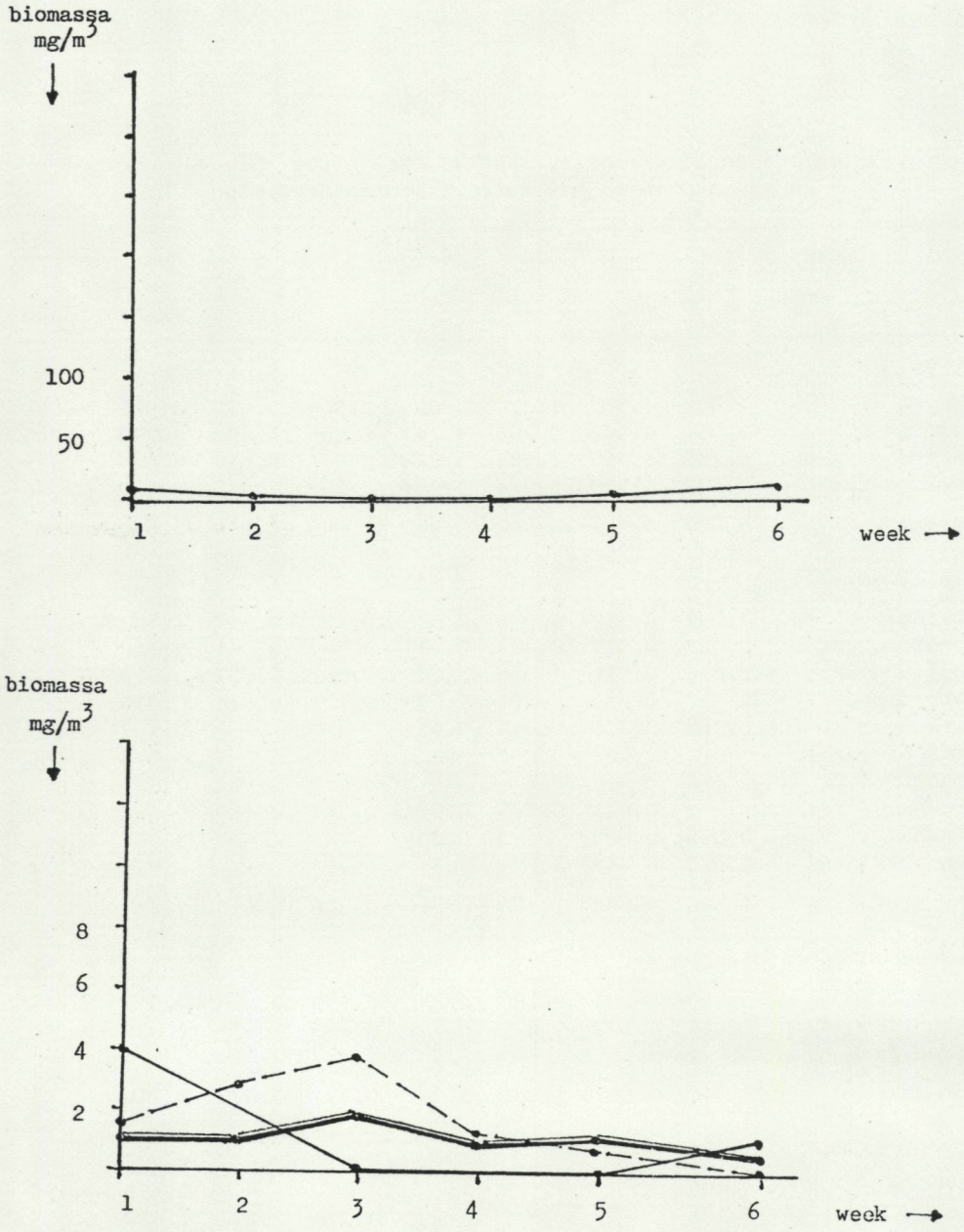


Fig. 4. a. Totale biomassa copepoden. b. Biomassa predatoren: vislarven (dubbele lijn), ctenophoren en hydromedusen (streeplijn) en scyphomedusen (getrokken lijn).

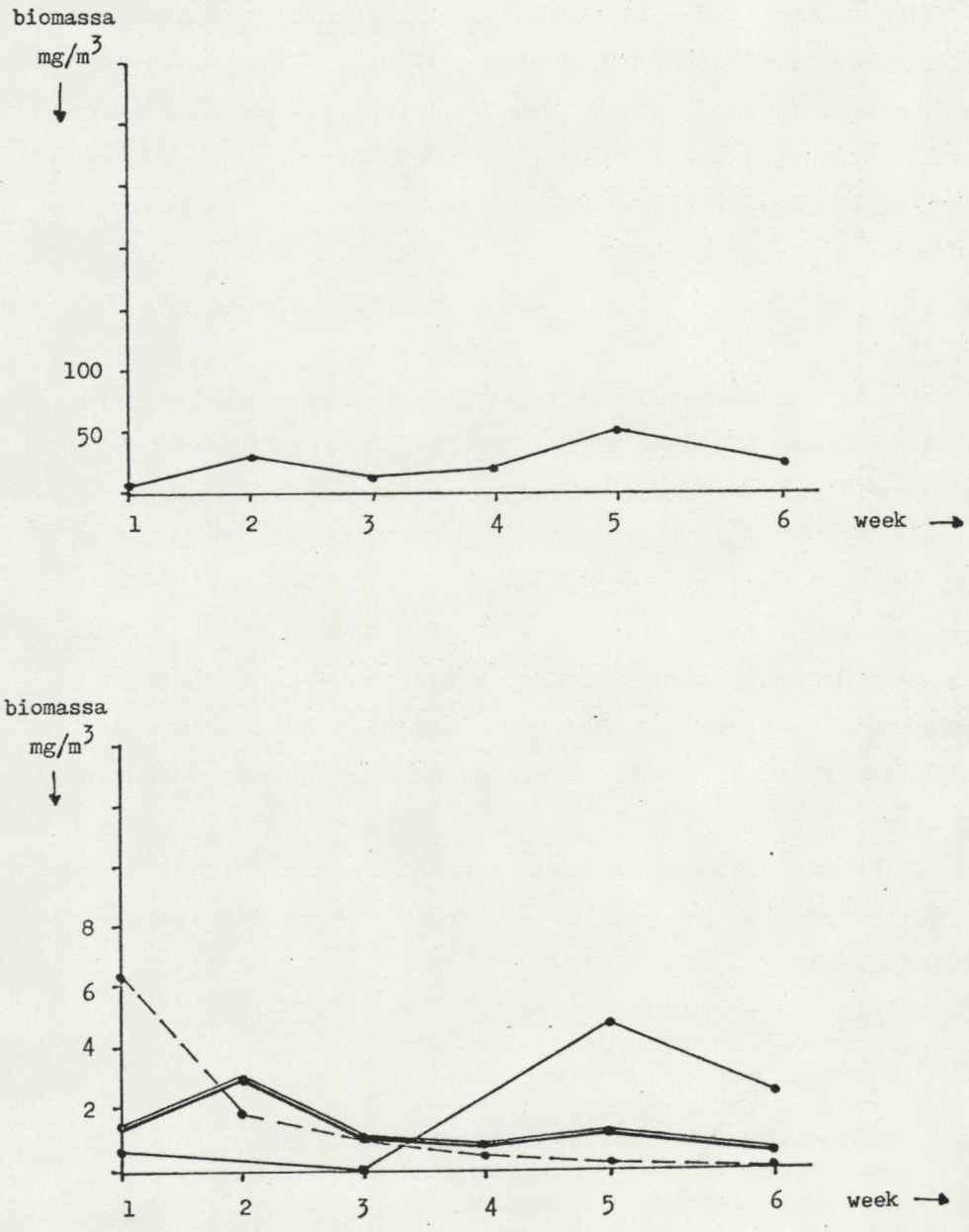


Fig. 5. a. Totale biomassa copepoden. b. Biomassa predatoren: vislarven (dubbele lijn), ctenophoren en hydromedusen (streeplijn) en scyphomedusen (getrokken lijn).

3.4. Biomassa's van copepoden en predatoren

De belangrijkste copepoden waren, evenals voorgaande jaren, *Temora longicornis*, *Acartia clausi*, *Centropages hamatus* en *Pseudocalanus elongatus*. Een overzicht van de soorten carnivoren die werd aangetroffen vindt men hier onder. In het navolgende zal per gebied worden aangegeven hoe talrijk copepoden en predatoren waren.

Noordelijk en zuidelijk offshoregebied (Table IV, V en fig. 4, 5).

De totale biomassa van copepoden was in beide gebieden relatief laag, met name in het noordelijk offshoregebied. Ook in '77 was dit het geval (FRANSZ, 1978). Uit het feit dat de "linear daily rate of change" in beide gebieden positief was, valt af te leiden dat er gedurende de monsterperiode geen afname optrad in deze gebieden.

Wat de predatoren betreft, vislarven, ctenophoren en scyphomedusen kwamen gemiddeld in vergelijkbare hoeveelheden (biomassa's) voor. Onder de vislarven domineerden de haringachtigen (sprot e.a.).

Overzicht van de soorten predatoren die in de Zuidelijke Bocht in de periode van 18 juni tot 26 juli 1979 werden aangetroffen:

Vislarven

Sprattus sprattus (sprot)
Engraulis encrasicolus (ansjovis)
Sardina pilchardus (sardien)
Pomatoschystus spec. (grondel)
Callionymus reticulatus (raster pitvis)
Hyperoplus lanceolatus (smelt)
Merlangus merlangus (wijting)
Trisopterus luscus (steenbolk)
Trachinus vipera (kleine pieterman)
Trachurus trachurus (horsmakreel)
Scomber scombrius (makreel)
Limanda limanda (schar)
Solea solea (tong)

Buglossidium luteum (dwergtong)
Onos cimbrius (4-dradige meun)
Trigla lucerna (rode poon)

Ctenophoren (ribkwallen)

Pleurobrachia pileus
Beroë gracilis

Hydromedusen (kleine kwallen)

Phialidium hemisphaericum
Sarsia tubulosa
Eucheilota maculata
Phialella quadrata
Obelia spec.
Bougainvillia principis
Laodicea undulata
Mitrocomella polydiademata
Eirene viridula

Scyphomedusen (grote kwallen)

Cyanea lamarckii (blauwe haarkwal)
Aurelia aurita (oorkwal)
Chrysaora hyoscella (kompaskwal)
Rhizostoma octopus (bloemkoolkwal)

De andere vislarven-soorten kwamen in onderlinge vergelijkbare, doch geringe dichtheden voor. Waarschijnlijk nam de totale biomassa van vislarven in het zuidelijk-offshoregebied af. De ctenophoor *Pleurobrachia pileus* kwam in beide gebieden aanvankelijke in relatief grote dichtheden voor, maar was aan het eind van de periode (26 juli) vrijwel geheel verdwenen. *Beroë*, de andere ctenophoor, kwam in deze gebieden vrijwel niet voor. Van de hydromedusen (pelagiese stadia van poliepen) was *Phialidium hemisphaericum* de belangrijkste soort, maar was niet talrijk (in tegenstelling tot '77). *Cyanea* was de belangrijkste scyphomeduse. In het zuidelijk offshoregebied, namen de scyphomedusen gedurende de laatste weken toe.

Tabel VI

Biomassa (mg/m^3) en linear daily rate of change per unit van copepoden en predatoren in het noordelijk-kustgebied.

Week:	1	2	3	4	5	6	Gem. bio-massa	Rate of change
Copepoden:								
Tem. l.	191.760	147.519	135.418	231.165	104.093	29.037	139.823	-0.025
Ac. cl.	18.603	69.788	29.234	39.678	58.084	9.442	37.472	-0.009
Cent. h.	11.515	59.125	49.625	111.462	35.533	16.055	47.219	-0.000
Pseud. e.	13.880	25.088	20.996	10.933	11.874	9.795	15.428	-0.018
Totaal	235.758	301.520	235.273	393.238	209.584	64.329	239.950	-0.017
Vislarven:								
Har.	0.066	0.639	0.485	0.061	0.879	0.654	0.464	0.027
Pom.	0.006	0.098	0.299	0.307	0.062	0.228	0.167	0.024
Call. r.	-	-	0.018	-	0.016	-	0.006	0.019
Hyp. l.	-	-	0.011	-	-	-	0.002	-0.024
Merl. m.	-	-	-	-	-	-	-	-
Tris. l.	-	-	-	-	-	-	-	-
Trach. v.	-	-	-	-	-	-	-	-
Trach. t.	-	0.003	-	0.372	0.204	0.035	0.102	0.041
Lim. l.	-	-	-	-	-	-	-	-
Tong.	-	0.015	0.017	-	-	-	0.005	-0.046
Totaal	0.072	0.754	0.828	0.780	1.225	0.920	0.746	0.028
Hydromedusen en Ctenophoren:								
Phial. h.	-	0.003	0.009	0.004	0.050	-	0.011	0.045
Pleur. p.	0.009	0.020	-	-	-	-	0.005	-0.081
Beroë g.	4.483		0.027		0.011	0.010	1.133	-0.099
Totaal	4.492	2.278	0.036	0.023	0.061	0.010	1.149	
Scyphomedusen:								
Aur. a.	-	-	-	-	-	-	-	-
Cyanea l.	1.117		9.168		2.663	0.751	3.425	-0.015
Chrys. h.	-		-		0.031	-	0.008	0.041
Totaal	1.117		9.168		2.694	0.751	3.433	

Tabel VII

Biomassa (mg/m^3) en linear daily rate of change per unit van copepoden en predatoren in het zuidelijk-kustgebied.

Week	1	2	3	4	5	6	Gem. bio-massa	Rate of change
Copepoden:								
Tem. l.	114.035	52.720	92.542	90.261	118.694	40.622	84.819	-0.009
Ac. cl.	20.678	26.649	37.592	22.343	32.934	20.456	26.775	-0.000
Cent. h.	20.909	27.629	89.812	45.500	19.313	4.895	34.668	-0.018
Pseud. e.	20.748	3.591	0.536	32.345	24.068	47.045	21.389	0.042
Totaal	176.370	110.589	220.482	190.449	195.009	113.008	167.651	-0.003
Vislarven:								
Har.	0.727	1.672	1.929	2.378	0.717	4.736	2.027	0.036
Pom.	1.520	0.089	0.176	0.488	0.476	1.460	0.701	0.009
Call.r.	-	-	-	0.028	0.032	-	0.001	0.044
Hyp. l.	-	-	-	0.034	-	-	0.001	0.019
Merl.m.	0.004	-	-	0.065	-	-	0.012	0.012
Tris. l.	-	-	-	-	-	-	-	-
Trach. v.	-	-	-	-	-	-	-	-
Trach. t.	0.012	0.003	0.006	0.012	0.357	0.168	0.093	0.076
Lim. l.	0.001	-	-	-	-	-	-	-0.096
Tong.	-	0.002	0.020	0.003	-	-	0.004	-0.026
Totaal	2.265	1.767	2.131	2.952	1.552	6.364	2.839	-0.030
Hydromedusen en Ctenophoren:								
Phial. h.	-	-	-	0.009	0.006	0.003	0.003	0.053
Pleur. p.	-	-	-	-	-	-	-	-
Beroë g.	-		-		0.002	0.132	0.034	0.086
Totaal	-	-	-	0.010	0.008	0.135	0.037	
Scyphomedusen:								
Aur. a.	-		-		-	-	-	-
Cyanea l.	30.672		47.852		23.912	0.487	25.731	-0.056
Chrys. h.	-		-		-	-	-	-
Totaal	30.672		47.852		23.912	0.487	25.731	-0.056

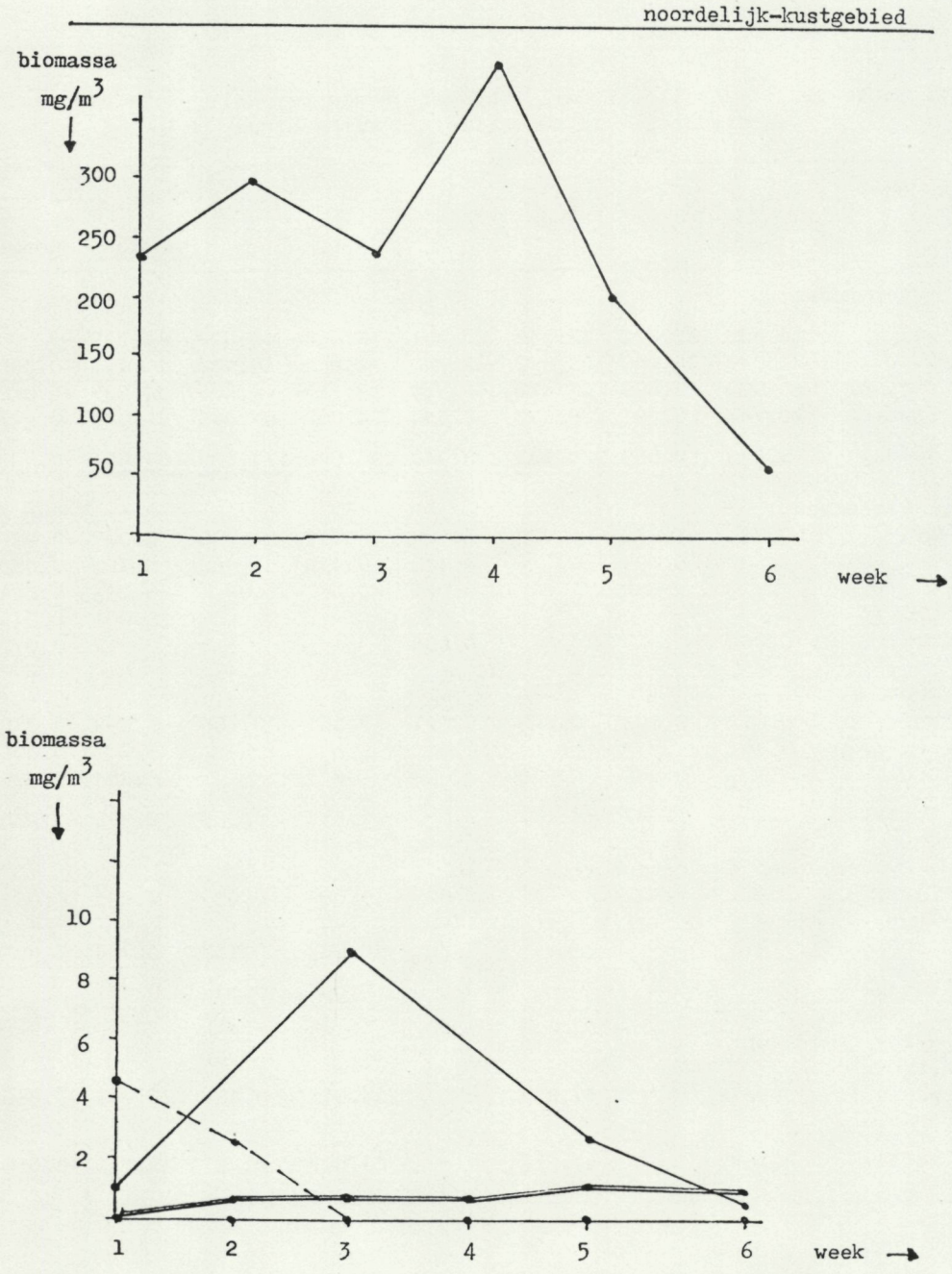


Fig. 6. a. Totale biomassa copepoden. b. Biomassa predatoren: vislarven (dubbele lijn), ctenophoren en hydromedusen (streeplijn) en scyphomedusen (getrokken lijn).

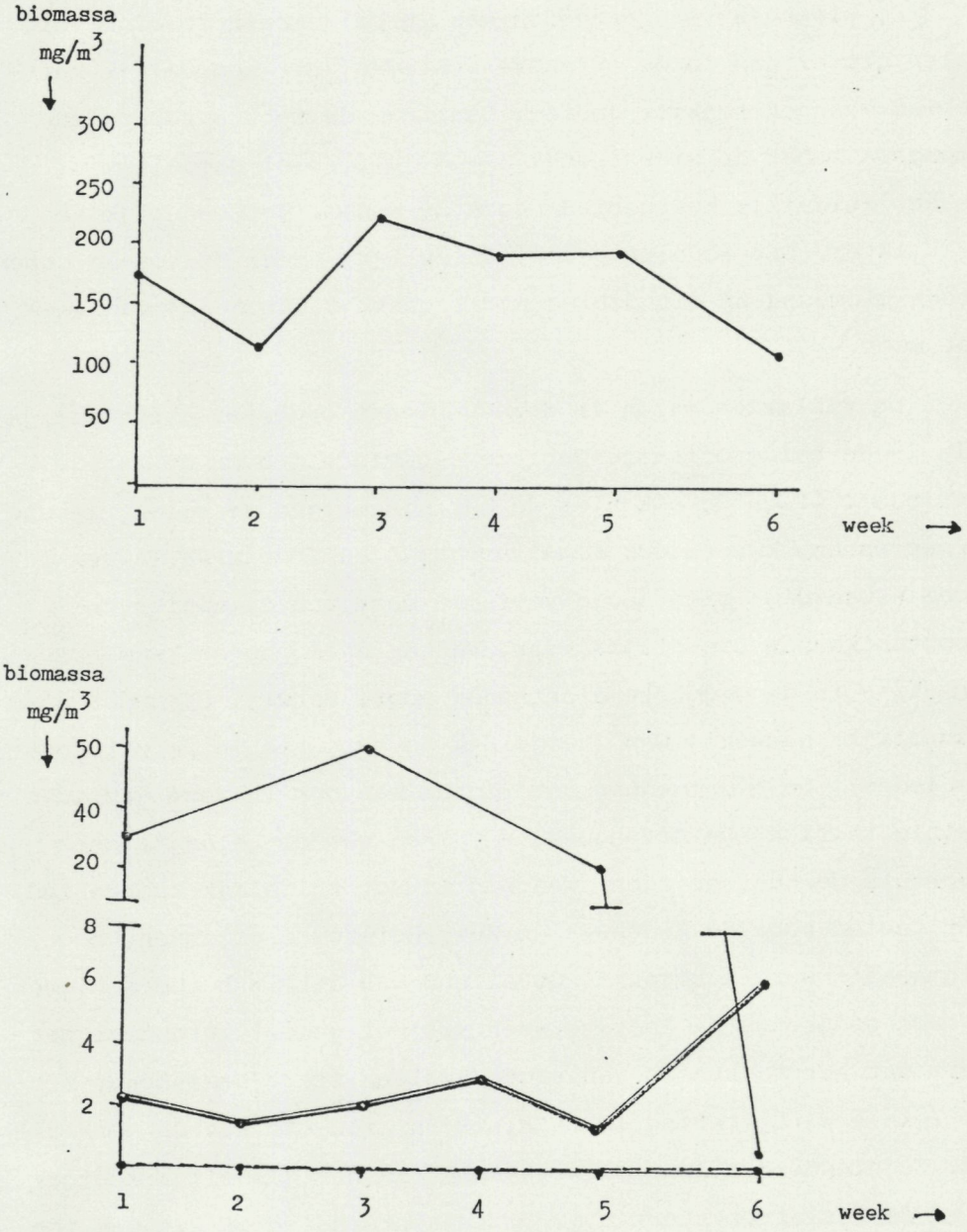


Fig. 7. a. Totale biomassa copepoden. b. Biomassa predatoren: vislarven (dubbele lijn), ctenophoren en hydromedusen (streeplijn) en scyphomedusen (getrokken lijn).

Noordelijk en zuidelijk kustgebied (Tabel VI, VII en Fig. 6, 7).

De biomassa van copepoden was in beide kustgebieden vele malen groter dan in de offshore-gebieden. Het noordelijk kustgebied was het rijkste gebied. Daar nam de totale copepodenbiomassa vanaf de vierde week (± 10 juli) heel duidelijk af. In het zuidelijk kustgebied begon dé afname vermoedelijk een week later. Dit is niet geheel duidelijk, omdat de totale copepoden-biomassa in dit gebied nogal sterk fluktueerde van week tot week.

De vislarven waren in deze gebieden ongeveer even talrijk als in de beide offshore-gebieden (gemiddeld over de gehele periode). Ofschoon ook hier de haringachtigen de belangrijkste groep waren, kwamen ook *Pomatoschystus* en *Trachurus*-larven in noemenswaardige dichtheden voor. De rest van de vislarvensoorten kwamen nauwelijks voor. Van de ctenophoren kwam *Beroë gracilis* in de grootste dichtheden voor, terwijl *Pleurobrachia* nauwelijks aanwezig was (vergelijk de sutuatie in de offshore-gebieden). De hydromeduse *Phialidium* was ook in deze gebieden weinig talrijk. De scyphomeduse *Cyanea* was de belangrijkste soort in de kustgebieden, waarbij in het zuidelijk kustgebied, het gebied voor de Zweeuwse en Zuid-Hollandse eilanden, hoge biomassa's werden bereikt. Opvallend was dat in beide gebieden *Cyanea* gedurende de laatste week vrijwel geheel verdween. Het feit dat het voorkomen van grote kwallen sterk samenhangt met de lokale windrichting (MÖLLER, 1979a) zou dit kunnen verklaren. Gedurende die laatste week namen in het zuidelijk kustgebied de vislarven sterk toe. Om te achterhalen of dit was toe te schrijven aan het verdwijnen van *Cyanea* als predator en/of voedselkonkurrent werden de "size-frequency-distributions" van de belangrijkste vislarven bekeken (haringachtigen en gron-

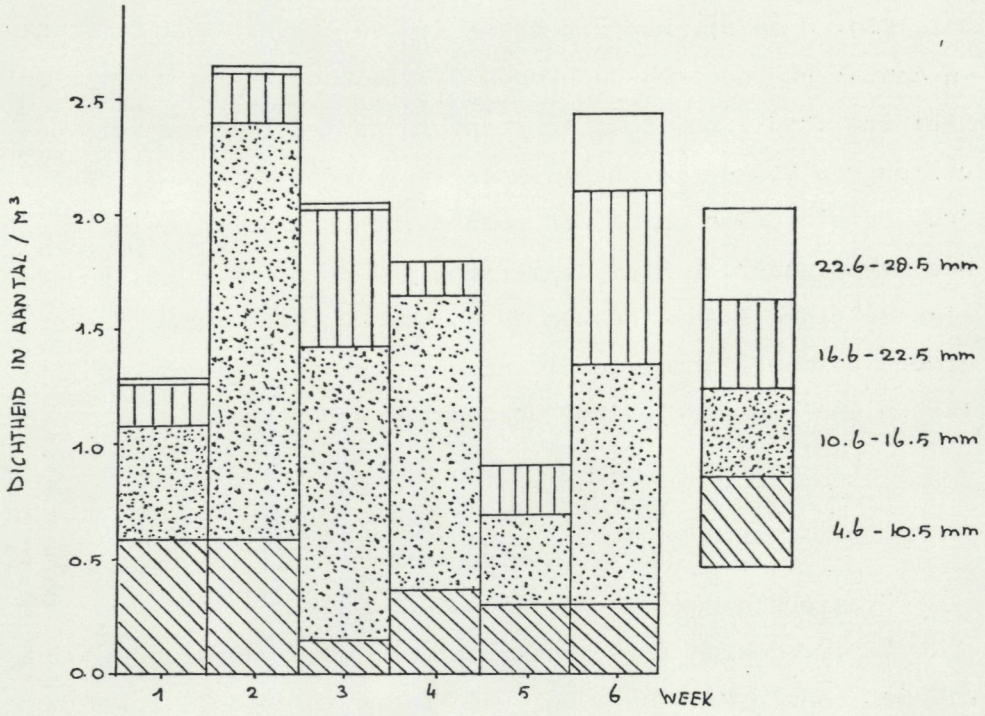


Fig. 8. Grootte verdeling van Haringachtigen in het zuidelijk kustgebied.

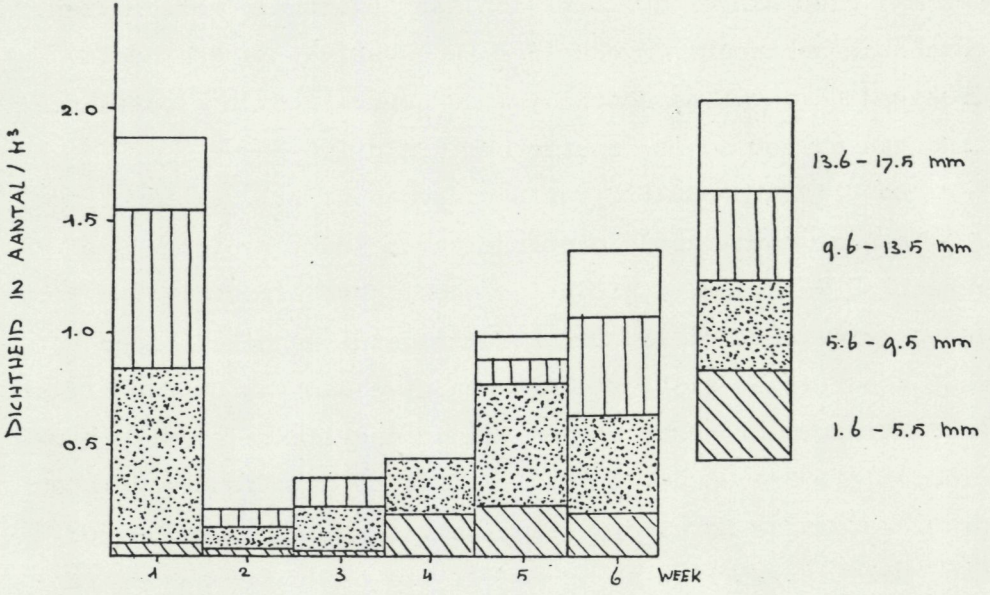


Fig. 9. Grootte verdeling van *Pomatoschystus* in het zuidelijk kustgebied.

del, Fig. 8 en 9). Daaruit bleek dat de grotere stadia sterk in aantallen toenamen gedurende die laatste week, terwijl de kleinste stadia nagenoeg konstant in aantal bleven. Het wegvallen van *Cyanea* zal beslist een vermindering van de predatiedruk op vislarven en/of een toename van hun groeisnelheid hebben veroorzaakt. Echter de verschillen in dichtheden van de afzonderlijke stadia tussen de 5de en 6de week waren dermate groot dat mogelijk een deel van de biomassa-toename van vislarven aan immigratie moet worden toegeschreven.

3.5. Groeisnelheden, produktie en mortaliteit van copepoden

Groeisnelheden van de copepoden:

De gemiddelde relatieve groeisnelheden van de copepoden, die met behulp van het model van Fransz (zie pag. 15) werden geschat, staan weergegeven in Tabel VIII. Omdat het aantal betrouwbare schattingen van de groeisnelheden beperkt was, leek het mij niet zinvol om te kijken naar eventuele verschillen tussen de gebieden. Om een idee te geven van de gemiddelde groeisnelheid van de copepoden: de generatietijd (ontwikkeling van ei tot adult) duurde gemiddeld 100 dagen.

Dagelijks produktie van de copepoden:

Aan de hand van de groeisnelheden kon vervolgens een schatting worden gemaakt van de dagelijkse produktie van copepoden (zie Tabel VIII). De produktiegetallen geven, daar het ruwe schattingen zijn, slechts het nivo aan van de dagelijkse produktie. In de kustgebieden was de dagelijkse produktie het grootst (1500-4000 µgr/m^3 dag). In de beide offshoregebieden produceerden de herbivoren aanzienlijk minder: 200-300 µgr/m^3 dag. Deze verschillen in de dagelijkse produktie hangen vanzelfsprekend nauw samen met de verschillen in biomassa tussen

Tabel VIII

Gemiddelde biomassa, groeisnelheid, dagelijkse produktie, dagelijkse mortaliteit, turnover-rate, en mortaliteit van copepoden in de afzonderlijke gebieden, gedurende de gehele monsterperiode.

	Gem. biomassa mg/m^3	Groei-snelheid stadia/dag	Dagelijkse produktie $\mu g/m^3$, dag	Dagelijkse mortaliteit $\mu g/m^3$, dag	P/B	M/B
Noordelijk-offshoregebied:						
Temora	1.917	0.060	112	24	0.058	0.013
Acartia	1.275	0.010	7	3	0.006	0.002
Centropages	1.273	0.160	166	132	0.130	0.104
Pseudocalanus	0.151	?	8	21	0.050	0.139
Totaal	4.616		293	180	0.064	0.039
Zuidelijk-offshoregebied:						
Temora	5.961	0.010	23	11	0.004	0.002
Acartia	4.724	0.010	30	2	0.006	-
Centropages	5.014	0.040	110	-	0.022	-
Pseudocalanus	7.969	?	42	-	0.005	-
Totaal	23.669		205	13	0.009	0.001
Noordelijk-kustgebied:						
Temora	139.823	0.037	2296	5792	0.016	0.041
Acartia	37.472	0.004	108	445	0.003	0.012
Centropages	47.219	0.046	1446	1446	0.031	0.031
Pseudocalanus	15.428	?	165	442	0.011	0.029
Totaal	239.950		4015	8125	0.017	0.034
Zuidelijk-kustgebied:						
Temora	84.819	0.003	95	668	0.001	0.008
Acartia	26.775	0.025	360	360	0.013	0.013
Centropages	36.668	0.052	792	1416	0.022	0.039
Pseudocalanus	21.389	?	113	-	0.005	-
Totaal	167.651		1360	2444	0.008	0.015

de gebieden. Een relatieve maat voor de produktie is de produktie per eenheid biomassa, P/B de zogenaamde "turnover-rate". Dit geeft aan hoeveel er per dag gereproduceerd wordt per eenheid biomassa. In vrijwel alle gebieden produceerden de copepoden 1-2% drooggewicht per dag. In het noordelijk offshoregebied werd 6% drooggewicht per dag geproduceerd.

Dagelijkse mortaliteit van de copepoden:

De mortaliteit van de copepoden verschilde nogal van gebied tot gebied (zie Tabel VIII). In de beide offshore-gebieden was de dagelijkse mortaliteit 15-200 µgr/m^3 dag en in de kustgebieden was dit 2500-8000 µgr/m^3 dag. Evenals de produktie kan de mortaliteit worden uitgedrukt per eenheid biomassa, M/B. In het noordelijk- offshoregebied en het noordelijk kustgebied was de mortaliteit per eenheid biomassa het hoogst: 3-4% drooggewicht per dag. In de beide zuidelijke gebieden was dit 1-1.5%.

Tabel IX

Relatieve groeisnelheden (stadia/dag) van de verschillende soorten predatoren, gemiddeld over alle stadia en over alle gebieden. De relatieve groeisnelheden van de scyphomedusen zijn gebaseerd op literatuurgegevens.

Vislarven:		Kleine kwallen:	
Haringachtigen	0.07	*Pleurobrachia p.*	0.02
Pomatoschystus	0.15	*Beroë gr.*	0.50
Callionymus ret.	0.01	*Phialidium h.*	0.03
Hyperoplus l.	0.05		
Merlangus m.	0.05		
Trisopterus l.	?	Scyphomedusen:	
Trachinus v.	?	*Aurelia a.*	0.12
Trachurus tr.	0.08	*Cyanea* l.	0.12
Limanda lim.	0.01	*Chrysaora h.*	0.12
Tongachtigen	0.28		

3.6. Produktie en konsumptie van predatoren

Dagelijkse produktie van de predatoren:

Bij de schattingen van de dagelijkse produkties van de predatoren, die staan weergegeven in Tabel X, moeten een tweetal opmerkingen worden gemaakt:

1. Ook bij de predatoren was het aantal betrouwbare schattingen van de groeisnelheid per soort gering. Daarom werd besloten zowel te middelen over de stadia (van iedere soort) als over de gebieden, zodat uiteindelijk per soort één schatting werd verkregen voor de groeisnelheid in het gehele gebied van de Zuidelijke Bocht (zie Tabel IX).

Tabel Xa
Gemiddelde biomassa, dagelijkse produktie en dagelijkse konsumptie van predatoren in het noordelijk-offshoregebied, gedurende de gehele monsterperiode.

	Gem. biomassa mg/m^3	Dagelijkse produktie $\mu g/m^3$,dag	Dagelijkse konsumptie $\mu g/m^3$,dag
Vislarven:			
Haringachtigen	0.876	93	465
Pomatoschystus spec.	0.032	7	35
Callionymus ret.	0.022	-	-
Hyperoplus l.	0.037	2	10
Merlangus m.	0.033	2	10
Trisopterus l.	-	-	-
Trachinus v.	0.017	-	-
Trachurus tr.	0.023	3	15
Limanda l.	0.042	1	5
Tongachtigen	0.022	7	35
Totaal	1.114	115	575
Hydromedusen:			
Phialidium h.	0.090	4	40
Ctenophoren:			
Pleurobrachia p.	1.713	69	690
Beroë gr.	0.001	-	-
Scyphomedusen:			
Aurelia a.	0.204	7	47
Cyanea l.	0.882	17	113
Chrysaora h.	0.127	8	53
Totaal	1.213	32	213
Alle predatoren	4.121	220	1518

2. Voor de scyphomedusen werden niet de veld-schattingen van de groeisnelheid gebruikt, omdat die mijns inziens geenszins betrouwbaar zijn. Ten eerste zijn de grote kwallen in de gehele periode slechts vier maal bemonsterd (Isaacs-Kidd net) en bovendien hing het voorkomen van de grote kwallen waarschijnlijk in belangrijke mate samen met de lokale windrichting. Om toch een schatting te kunnen maken van hun dagelijkse produktie werd de literatuur geraadpleegd. Over de

Tabel Xb
Gemiddelde biomassa, dagelijkse produktie en dagelijkse konsumptie van predatoren in het zuidelijk-offshoregebied, gedurende de gehele monsterperiode.

	Gem. biomassa mg/m^3	Dagelijkse produktie $\mu g/m^3$,dag	Dagelijkse konsumptie $\mu g/m^3$,dag
Vislarven:			
Haringachtigen	1.102	113	565
Pomatoschystus spec.	0.040	9	45
Callionymus ret.	0.029	1	5
Hyperoplus l.	0.035	2	10
Merlangus m.	0.107	6	30
Trisopterus l.	0.002	-	-
Trachinus v.	0.001	-	-
Trachurus tr.	0.072	9	45
Limanda l.	0.007	-	-
Tongachtigen	0.020	6	30
Totaal	1.415	146	730
Hydromedusen:			
Phialidium h.	0.085	3	30
Ctenophoren:			
Pleurobrachia p.	1.631	29	290
Beroë gr.	-	-	-
Scyphomedusen:			
Aurelia a.	0.151	2	13
Cyanea l.	1.650	42	280
Chrysaora h.	0.206	7	47
Totaal	2.007	51	340
Alle predatoren	5.138	229	1390

groei van scyphomedusen is betrekkelijk weinig bekend, zo bleek. THIEL (1966) heeft voor de soort *Rhizostoma octopus* een groeikurve weten op te stellen door deze dieren gedurende een geheel groeiseizoen te monsteren (in de Kielse Bocht). Daaruit bleek dat *Rhizostoma* een relatief hoge groeisnelheid bezat. Onder experimentele omstandigheden is door KRÜGER (1968) bij een aantal soorten scyphomedusen, waaronder *Cyanea* en *Chrysaora*, gekeken naar de zuurstof-behoefte van grote kwallen. Ook hij vond

Tabel Xc
Gemiddelde biomassa, dagelijkse produktie en dagelijkse konsumptie van predatoren in het noordelijk-kustgebied, gedurende de gehele monsterperiode.

	Gem. biomassa mg/m^3	Dagelijkse produktie $\mu g/m^3$,dag	Dagelijkse konsumptie g/m^3,dag
Vislarven:			
Haringachtigen	0.464	85	425
Pomatoschystus spec.	0.167	35	175
Callionymus ret.	0.006	-	-
Hyperoplus l.	0.002	-	-
Merlangus m.	-	-	-
Trisopterus l.	-	-	-
Trachinus v.	-	-	-
Trachurus tr.	0.102	5	25
Limanda l.	-	-	-
Tongachtigen	0.005	2	10
Totaal	0.746	127	635
Hydromedusen:			
Phialidium h.	0.011	-	-
Ctenophoren:			
Pleurobrachia p.	0.005	-	-
Beroë gr.	1.133	105	1050
Scyphomedusen:			
Aurelia a.	-	-	-
Cyanea l.	3.425	649	4329
Chrysaora h.	0.008	5	33
Totaal	3.433	654	4362
Alle predatoren	5.328	886	6047

een opmerkelijk hoog metabolisme. De groeikurve van THIEL werd gebruikt om een groeisnelheid te schatten van de grote kwallen in de Zuidelijke Bocht.

Bekijkt men alle predatoren tezamen, dan waren de kustgebieden het produktiefst voor wat betreft predatoren: 700-900 $\mu gr/m^3$ dag. In de offshoregebieden werd gemiddeld 200-250 $\mu gr/m^3$ dag geproduceerd door de predatoren. Het verschil tussen de gebieden was vrijwel geheel toe te schrijven aan de grote

Tabel Xd
Gemiddelde biomassa, dagelijkse produktie en dagelijkse konsumptie van predatoren in het zuidelijke-kustgebied, gedurende de gehele monsterperiode.

	Gem. biomassa mg/m^3	Dagelijkse produktie µg/m^3,dag	Dagelijkse konsumptie µg/m^3,dag
Vislarven:			
Haringachtigen	2.027	123	615
Pomatoschystus spec.	0.701	51	255
Callionymus ret.	0.001	-	-
Hyperoplus l.	0.001	-	-
Merlangus m.	0.012	-	-
Trisopterus l.	-	-	-
Trachinus v.	-	-	-
Trachurus tr.	0.093	11	55
Limanda l.	-	-	-
Tongachtigen	0.004	-	-
Totaal	2.839	185	925
Hydromedusen:			
Phialidium h.	0.003	-	-
Ctenophoren:			
Pleurobrachia p.	-	-	-
Beroë gr.	0.034	4	40
Scyphomedusen:			
Aurelia a.	-	-	-
Cyanea l.	25.731	497	3315
Chrysaora h.	-	-	-
Totaal	25.731	497	3315
Alle predatoren	28.607	686	4280

kwallen, die vermoedelijk snel groeiden én talrijk waren in de kustgebieden. In het noordelijk kustgebied leek ook *Beroë* een belangrijke producent. De dagelijkse produktie van vislarven was in alle gebieden van een vergelijkbare orde van grootte: 100-200 µgr/m^3 dag, oftewel 7-17% drooggewicht per dag.

Dagelijkse konsumptie van de predatoren:

De dagelijkse voedselopname van een soort is veel hoger dan de dagelijkse produktie, omdat slechts een gedeelte van het opgenomen voedsel, gebruikt wordt voor produktie (groei). De verhouding tussen voedselopname en daadwerkelijke groei is de zogenaamde groeiefficiëntie. Uit de literatuur blijkt dat deze groeiefficiëntie nogal kan verschillen van soort tot soort. In het algemeen wordt de groeiefficiëntie van predatoren geschat op 20-40% (STEELE, 1974). Bij ctenophoren is dit percentage meestal kleiner dan 10% (REEVE & WALTER, 1978). REEVE e.a. (1978) hebben de groeiefficiëntie van *Pleurobrachia* bepaald en zij schatten deze 2-7%. Dat deze soorten zo'n relatief lage efficiëntie hebben hangt volgens hen samen met het feit dat het "organic dilute organisms" zijn. Van scyphomedusen is de groeiefficiëntie nauwelijks bekend. FRASER (1970) heeft onder experimentele omstandigheden enkele waarnemingen gedaan. Hij kwam tot een schatting van 15%.

Voor het schatten van de dagelijkse konsumpties van de belangrijkste predatoren uit de dagelijkse produkties zijn de volgende groeiefficiënties aangehouden: ctenophoren en hydromedusen 10%, vislarven 20% en scyphomedusen 15%.

De resultaten van de konsumpties staan weergegeven in Tabel X. De totale dagelijkse konsumptie van predatoren was waarschijnlijk het grootst in de kustgebieden, met name in het noordelijk kustgebied: 4000-6000 µgr/m^3 dag. De scyphomedusen waren hiervoor voor het grootste deel verantwoordelijk. De konsumpties in de beide offshoregebieden bedroeg naar schatting, 1400-1500 µgr/m^3 dag, hetgeen aanzienlijk minder is.

IV. DISKUSSIE

4.1. Inleiding

Allereerst zal, op grond van de resultaten zoals die in het voorgaande hoofdstuk zijn weergegeven, worden nagegaan wat de invloed was van predatie op de "standing stock" van copepoden. Daarbij zullen achtereenvolgens aan de orde komen:

- de produktie (groei en reproduktie) van de copepoden in samenhang met hun voedselsituatie in de Zuidelijke Bocht (4.2),
- de voedselpreferenties van de diverse soorten predatoren, zoals beschreven in de literatuur (4.3),
- de samenhang tussen enerzijds de konsumptie van predatoren en anderzijds de biomassa-veranderingen van copepoden, zoals die in de Zuidelijke Bocht gedurende de zomer werden waargenomen (4.4).

Tenslotte zullen de konklusie in een breder kader worden geplaatst. Daarbij zal in het kort worden aangegeven hoe in het algemeen gedacht wordt over de rol die predatie speelt met betrekking tot de zomerafname van zooplankton (4.5).

4.2. Voedselbeperking bij copepoden

De gebieden verschilden onderling aanzienlijk voor wat betreft copepoden-dichtheden. De kustgebieden waren vele malen rijker dan de offshoregebieden. Dit stemt overeen met bevindingen van voorafgaande jaren (FRANSZ, 1978). De groeisnelheden van de copepoden waren in alle gebieden van een vergelijkbare orde van grootte. De ontwikkeling van ei tot adult (de generatietijd) zou bij deze groeisnelheden zo'n 100 dagen in deslag nemen, hetgeen aanzienlijk langer is dan de generatietijd die in de literatuur in het algemeen wordt aangehouden:

onder optimale voedselomstandigheden en bij een temperatuur van 15-16°C zou de generatietijd slechts 20-30 dagen zijn (CORKETT & McLAREN, 1970; GAUDY, 1970; EVANS, 1977). De copepoden vertoonden dus geringe groei, waarschijnlijk als gevolg van voedselbeperking. Dientengevolge was tevens de dagelijkse produktie gering: 1-2% drooggewicht per dag. Onder optimale omstandigheden zou dit zo'n 15-20% zijn (GAUDY, 1970).

Tevens bestonden de copepodenpopulaties voor een relatief groot gedeelte uit adulten (20-30%), hetgeen eveneens zou wijzen op voedselbeperking (FRANSZ, 1978). Slechts in het noordelijk offshoregebied was het percentage adulten wat lager (5-15%). In dit gebied was de copepodendichtheid het laagst en vermoedelijk deed voedselbeperking zich hier dan ook het minst gelden.

Vervolgens kan de vraag worden gesteld waarom in alle gebieden in bepaalde mate voedselbeperking optrad. Herbivore copepoden zijn deels afhankelijk van het fytoplankton en deels van andere bronnen zoals heterotrofe bakterieën en detritus (LANDRY, 1977). Het fytoplankton neemt gedurende de zomermaanden in de Zuidelijke Bocht echter niet af, maar vertoont van week tot week slechts fluktuaties (COLEBROOK & ROBINSON, 1961; zie ook figuur 1). Ook deze zomer was dit waarschijnlijk het geval (GIESKES & KRAAY, in prep.). Wel verandert gedurende het groeiseizoen de soortensamenstelling van het fytoplankton, d.w.z. het relatieve belang van µ-flagellaten, dinoflagellaten en diatomeeën is niet steeds gelijk (GIESKES & KRAAY, 1977). Er zou een soort van successie optreden (HARDY, 1956).

Gedurende het seizoen worden copepoden dus gekonfronteerd met een "veranderlijk fytoplankton", niet zozeer wat betreft dichtheid als wel kwa soortensamenstelling en dus kwa gemiddelde grootte van de voedseldeeltjes. Dit zou zijn weerslag

kunnen hebben op de groei van copepoden, omdat het "size-selective-feeders" zijn. LANDRY (1977) zegt daarover het volgende:

Het voedsel dat copepoden kunnen eten valt voor wat betreft de afmetingen binnen een bepaalde "range". Het zijn filter-feeders en de afmetingen van de "filtering-appendages" stellen een ondergrens aan de afmetingen van potentiële voedseldeeltjes. Tevens is er een bovengrens die bepaald wordt door de lichaamsgrootte als geheel. Bovendien zouden grotere deeltjes efficiënter gegeten worden dan kleinere voedseldeeltjes. Met andere woorden, copepoden eten meer en groeien sneller naarmate de "beschikbare" voedseldeeltjes groter zijn aldus LANDRY.

Samengevat, size-selective feeding processes zouden van invloed zijn op de mate waarin voedsel in het algemeen en fytoplankton in het bijzonder daadwerkelijk beschikbaar is voor copepoden. Met andere woorden, ondanks het niet afnemen van het fytoplankton zou toch voedselbeperking kunnen optreden. Tegen deze achtergrond zouden de geringe groeisnelheden van copepoden te verklaren zijn.

Welnu, uit de geringe groeisnelheden van de copepoden, zoals die deze zomer werden waargenomen, mag mijns inziens gekonkludeerd worden dat de invloed van predatie op de copepoden-populaties relatief groot moet zijn geweest. Immers, in het algemeen zal het aandeel van de faktor predatie in de aantalsregulatie van prooidieren groter zijn, naarmate de prooipopulatie langzamer groeit.

4.3. Voedselpreferenties van de diverse soorten predatoren

Om kwantitatief de invloed van predatie te kunnen vaststellen in het nodig de dagelijkse produktie van de copepoden

te vergelijken met de dagelijkse konsumptie van de predatoren in de betreffende periode. Belangrijk daarbij is te weten in hoeverre de konsumptie van de diverse soorten predatoren ook daadwerkelijk konsumptie van copepoden betrof. Om hier achter te komen zou in feite maaginhouds-onderzoek moeten worden gedaan. Waarom dit niet is gedaan werd in 2.1. al aangegeven. Om toch iets te kunnen zeggen over voedselpreferenties bij de soorten predatoren die werden aangetroffen is de literatuur geraadpleegd. De resultaten hiervan zullen nu in het kort worden weergegeven:

De voedselkeuze van larvale vis hangt nauw samen met het ontwikkelingsstadium. Het voedsel van postlarven (het stadium van de door ons gevangen vislarven) bestaat in hoofzaak uit copepoden (LEBOUR, 1919). Alle copepoden-stadia worden in meerdere of mindere mate gegeten, al naar gelang de afmeting van de postlarve. In het algemeen heeft iedere vislarven-soort een specifieke voorkeur voor de bepaalde copepoden-soorten (LEBOUR, 1920; LAST, 1978).

De ctenophoor *Pleurobrachia* zou een "miscellaneous feeder" zijn (LEBOUR, 1920 en 1923; FRASER, 1970). Behalve copepoden worden tevens viseieren, vislarven, zoëalarven etc gegeten. *Beroë* heeft een voorkeur voor *Pleurobrachia* (GREVE, 1971), maar zou zich eveneens voeden met vislarven en copepoden (LEBOUR, 1922 en 1923).

Van de Scyphomedusen is weinig bekend over de voedselkeuze. *Aurelia* zou viseieren en vislarven, ctenophoren en medusen eten, maar een voorkeur hebben voor copepoden (MÖLLER, 1979a). Het staat vast dat scyphomedusen er in het algemeen een uitgebreid menu op nahouden (KRÜGER, 1968).

4.4. Invloed van predatie in de verschillende gebieden

Noordelijk en zuidelijk offshoregebied:

In de beide offshoregebieden was de gemiddelde dagelijkse konsumptie van alléén vislarven al groter dan de dagelijkse produktie van copepoden. De totale copepoden-biomassa nam in deze gebieden echter niet af. Dit betekent dat de vislarven deels andere voedsel-bronnen aanwendden, ondanks hun sterke voorkeur voor copepoden. Een verklaring hiervoor zou kunnen zijn dat er bij vislarven "threshold response" optrad. Dat wil zeggen dat de dichtheden van copepoden onder een bepaalde drempelwaarde lagen met als gevolg dat vislarven "switching" vertoonden. Op deze wijze zouden copepoden gevrijwaard zijn van sterke predatie op het moment dat ze in lage dichtheden voorkomen. Deze gedachte dat er "threshold for zooplankton-mortality" zou zijn als gevolg van "threshold response" bij predatoren is afkomstig van STEELE (1974 en 1976).

De afname van *Pleurobrachia* in deze gebieden kon niet worden toegeschreven aan het voorkomen van *Beroë*. Overigens is de afname van *Pleurobrachia* in deze periode een bekend verschijnsel. Volgens FRASER (1970) bereikt *Pleurobrachia* in de Zuidelijke Bocht piekdichtheden in de maanden mei en juni. Daarna zou gedurende de zomer een afname optreden, gevolg door een tweede piek in het najaar. De beperkte afname van vislarven in deze gebieden was waarschijnlijk het gevolg van predatie en/of voedselkonkurrentie door scyphomedusen.

Zuidelijk-kustgebied:

De dagelijkse konsumptie van *Cyanea* was in het zuidelijk kustgebied waarschijnlijk bijzonder hoog. Het is niet duidelijk waarmee zij zich voedden. Zelfs de totale produktie van zowel

copepoden als vislarven, medusen etc was nog niet groot genoeg om in de voedselbehoefte van de grote kwallen te voorzien. De grote voedselbehoefte van scyphomedusen is een probleem dat in de literatuur op verschillende plaatsen wordt aangeroerd (THIEL, 1964; MILLER & WILLIAMS, 1972). Omdat de copepoden in dit gebied vermoedelijk pas aan het einde van de periode afnam en *Cyanea* al vanaf de eerste week in hoge biomassa's voorkwam, lijkt het niet waarschijnlijk dat copepoden een belangrijke voedselbron waren. De zeer sterke afname van *Cyanea* gedurende de laatste week moet waarschijnlijk worden toegeschreven aan de weersomstandigheden (windrichting). Opvallend was dat met het verdwijnen van *Cyanea* het aantal vislarven sterk toenam in dit gebied. Echter, uit een analyse van de "size-frequency-distributions" van vislarven kwam naar voren dat deze toename waarschijnlijk samenhing met immigratie, ofschoon een sterke vermindering van de predatiedruk en/of voedselkonkurrentie zeker zal zijn opgetreden. Het (vermoedelijke) afnemen van de biomassa van copepoden aan het einde van de periode hing waarschijnlijk samen met deze sterke toename van het aantal vislarven.

Noordelijk-kustgebied:

In het noordelijk kustgebied was de afname van copepoden het duidelijkst. De totale dagelijkse konsumptie van de predatoren was hier tevens het hoogst. Evenals in het zuidelijk kustgebied was *Cyanea* de soort met de grootste dagelijkse konsumptie. Opvallend hoog was ook de konsumptie van *Beroë*. Omdat *Pleurobrachia* in dit gebied niet of nauwelijks voorkwam zal *Beroë* zich in belangrijke mate hebben gevoed met copepoden en eventueel vislarven. De gemiddelde dagelijkse konsumptie van de vislarven was te laag om de afname van de copepoden volledig te kunnen verklaren. Vermoedelijk speelde tevens

Beroë en eventueel *Cyanea* hierin een rol. Ook in dit gebied verdween *Cyanea* vrijwel geheel gedurende de laatste week van de periode. Maar in tegenstelling tot het zuidelijk kustgebied namen de vislarven niet in belangrijke mate toe. Dit zou eveneens aanwijzing kunnen zijn dat de toename van vislarven in het zuidelijk kustgebied in belangrijke mate moet worden los gezien van het verdwijnen van *Cyanea*.

4.5. Enkele algemene opmerkingen

Ik heb de indruk dat aan de rol van predatie in het mariene ekosysteem in het algemeen weinig aandacht wordt besteed. Bij het opstellen van modellen voor plankton-ekosystemen bijvoorbeeld, wordt altijd in eerste instantie gekeken naar interakties tussen het fytoplankton en het herbivore zooplankton (zie bijv. STEELE, 1974; KREMER & NIXON, 1978). De afname van het herbivore zooplankton, gedurende de vroege zomer, wat overigens een algemeen verschijnsel is in kustgebieden op gematigde breedtes (COLEBROOK & ROBINSON, 1961; HARDY, 1956) wordt in vele gevallen dan ook uitsluitend toegeschreven aan de afname van het fytoplankton. Uiteraard is de interaktie tussen het fytoplankton en het zooplankton belangrijk, maar de interaktie tussen het zooplankton en de carnivoren lijkt dit eveneens te zijn.

Er zijn tal van situaties bekend waarin een afname van het zooplankton samenviel met een sterke toename van de predatiedruk. Met name ctenophoren worden vaak genoemd in dit verband BARLOW, 1955; CRONIN, 1962; FRASER, 1962). Maar ook andere predator-soorten zijn soms verantwoordelijk voor een afname van het zooplankton. HUNTLEY & HOBSON (1978) beschrijven een situatie waarin hydromedusen (*Phialidium gregarium*) verant-

woordelijk waren voor een zooplanktonafname. MÖLLER (1979) vond in de Kielse Bocht een verband tussen het massaal optreden van *Aurelia aurita* en een afname van copepoden.

In de Zuidelijke Bocht lijkt de zomerafname van copepoden, zoals die in '79 langs de kust optrad, ook sterk samen te hangen met predatie. Maar voedselbeperking speelt eveneens een belangrijke rol.Waarschijnlijk gaat aan de afname een sterke vermindering van de groei van copepoden vooraf als gevolg van een geringe hoeveelheid "beschikbaar voedsel". De invloed van predatie zou dientengevolge toenemen. Vislarven en waarschijnlijk in bepaalde mate eveneens *Beroë* en *Cyanea* zouden de uiteindelijke afname vervolgens bewerkstellingen. De gedachte dat de zomerafname van het herbivoor zooplankton geïnitieerd wordt door voedselbeperking en uiteindelijk bewerkstelligd wordt door predatie vinden we ook bij KREMER (1979): "For some periods of time, particular after a biomass peak, the zooplankton may be food limited and unable to sustain the calculated average growth rate. The major role of predation on the zooplankton would then be to modify the underlying basic oscillating processes, not initiate them".

V. LITERATUUR

BAJKOV, A.D., 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions.—Trans. Am. Fish. Soc. 65: 288-289.

BARLOW, J.P., 1955. Physical and biological processes determining the distribution of zooplankton in a tidal estuary.—Biol. Bull. 109: 211-255.

BENNEKOM VAN, A.J., W.W.C. GIESKES, & S.B. TIJSSEN, 1975. Eutrophication of Dutch coastal waters.—Proc. R. Soc. Lond. B. 189: 359-374.

COLEBROOK, J.M., & G.A. ROBINSON, 1961. The seasonal cycle of the plankton in the North Sea and the North-Eastern Atlantic. J.—Cons. Int. Explor. Mer. 26: 156-165.

CORKETT, C.J., & I.A. McLAREN, 1970. Relationships between development rate of eggs and older stages of copepods.—J. Mar. Biol. Ass. U.K. 50: 161-168.

CRONIN, L.E., J.C. DAIBER, & E.M. HURLBURT, 1962. Quantitative seasonal aspects of zooplankton in the Delaware River Estuary.—Chesapeake Sci. 3 (2): 63-93.

DIGBY, P.S.B., 1950. The biology of the small planktonic copepods off Plymouth.—J. Mar. Biol. Ass. U.K. 29: 393-417.

ERIKSSON, S., 1973. Abundance and conposition of zooplankton on the west coast of Sweden.—Zoon 1: 113-123.

EVANS, F., 1977. Seasonal density and production estimates of commoner planktonic copepods of Northumberland coastal waters.—Estuarine and Coastal Mar. Sci. 5(2): 223-241.

FRANSZ, H.G., 1976. The spring development of calanoid copepods populations in the Dutch coastal waters as related to primary production. —Proc. 10th EMBS, Ostend, Belgium. Vol. 2: 247-269.

——, 1977, Productiviteit van zooplankton in de Zuidelijke Bocht van de Noordzee.—Vakbl. Biol. 17, 57: 288-291.

FRANSZ, H.G., M. OTTEMA, & P.A. SEIP, 1978. Abundance and growth of fish larvae during the summer decline of copepod populations in Dutch coastal waters of the North Sea and possible interactions with jellyfish and ctenophores.—Int. Counc. Explor. Sea. C.M. 1978/L:19.

FRASER, J.H., 1962. The role of ctenophores and salps in zooplankton production and standing crop.—Rapp. P.-v. Réun. Cons. Perm. Explor. Mer. 153: 121-123.

——, 1969. Experimental feeding of some medusae and chaetognatha.—J. Fish. Res. Bd. Canada. 26: 1743-1762.

——, 1970. The ecology of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* in Scottish waters.—J. Cons. Int. Explor. Mer. 33(2): 149-168.

GAUDY, R., 1976. Study of plankton in northern part of Bay of Villefranche-sur-Mer at end of spring (May 17th to June 16th 1971) 3. Secundary production of pelagic copepods. Vie et Milieu, serie B-oceanography. 26(1): 77-106.

GIESKES, W.W.C., & G.W. KRAAY, 1977. Continuous plankton-records: changes in the plankton of the North Sea and its eutrophic Southern Bight from 1948 to 1975.—Neth. J. Sea Res. 11(3/4): 334-364.

GREVE, W., 1971. Ökologische Untersuchungen an *Pleurobrachia pileus*.I. Freilanduntersuchungen. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 22: 303-325.

HARDY, A.C., 1956. The Open Sea. Collins, London. 335 pp.

HUNTLEY, M.E., & L.A. HOBSON, 1978. Medusa predation and plankton dynamics in a temperate fjord, British Columbia.—J. Fish. Res. Bd. Canada. 35: 257-261.

KREMER, J.N., & S.W. NIXON, 1978. A coastal marine ecosystem: Simulation and Analysis. 217pp. Heidelberg, Springer-Verslag.

KREMER, P., 1979. Predation by the ctenophore Mnemiopsis leidyi in Narragansett Bay, Rhode Island.—Estuaries, Vol. 2: 97-105.

KRÜGER, F., 1968. Stoffwechsel und Wachstum bei Scyphomedusen.—Helgoländer wiss. Meeresunters. 18: 367-383.

LANDRY, M.R., 1976. The structure of marine ecosystems: an alternative. —Mar. Biol. 35: 1-7.

——, 1977. A review of important concepts in the trophic organization of pelagic ecosystems.—Helgoländer wiss. Meeresunters. 30: 8-17.

LAST, J.M., 1978. The food of four species of Pleuronectiform larvae in the eastern English Channel and southern North Sea.—Mar. Biol. 45: 359-368.

LEBOUR, M.V., 1918. The food of post-larval fish.—J. Mar. Biol. Ass. U.K. 11: 433-469.
——, 1919. The food of post-larval fish. II.—J. Mar. Biol. Ass. U.K. 12: 22-47.
——, 1920. The food of young fish. III.—J. Mar. Biol. Ass. U.K. 12: 261-324.
——, 1921. The food of young Clupeoïds.—J. Mar. Biol. Ass. U.K. 12: 458-467.
——, 1922. The food of plankton organisms.—J. Mar. Biol. Ass. U.K. 12: 644-677.
——, 1923. The food of plankton organisms. II.—J. Mar. Biol. Ass. U.K. 13: 70-92.
MARTENS, P., 1977. Die planktischen sekundär- und tertiärproduzenten im Flachwasserökosystem der westlichen Ostsee.—Coll. reprints Inst. Meereskunde, Univ. Kiel. 1977, (157): 60-71.
MILLER, R.J., & R.B. WILLIAMS, 1972. Energy requirements and food supplies of ctenophores and jellyfish in the Patuxent River Estuary. Chesapeake Sci. 13: 328-331.
MÖLLER, H., 1979a. Significance of coelenterates in relation to other plankton organisms.—Meeresforsch. 27: 1-18.
——, 1979b. Predation of *Aurelia* medusae on herring larvae in Kiel Bight.—Int. Counc. Explor. Sea C.M./L:1.
NICHOLS, J.H., & R.J. WOOD, 1978. Sorting and identification techniques for clupeoid larvae.—J. Cons. int. Explor. Mer.38: 48-53.
REEVE, M.R., & M.A. WALTER, 1978a. Laboratory studies of ingestion and food ultilization in lobate and tentaculate ctenophores.—Limnol. Oceanogr. 23(4): 740-751.
REEVE, M.R., & M.A. WALTER, 1978b. Nutritional ecology of ctenophores. A review of recent research.—Advances Mar. Biol. 15: 249-287. Ed. by F.S. Russell and M. Yonge.
RUSSELL, F.S., 1953. The medusae of the British Isles I. Cambridge, University Press.
——, 1970. The medusae of the British Isles II. Cambridge, University Press.
——, 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. Academic Press, London, New York, San Francisco, 524 pp.
SCHNACK, D., 1974. On the reliability of methods for quantitative surveys of fish larvae. Coll. reprints. Inst. Meereskunde, Univ. Kiel. 1974.
STEELE. J.H., 1974. The structure of marine ecosystems. Cambridge, Harvard, University Press. 128 pp.
——, 1976. The role of predation in ecosystem models.—Mar. Biol. 35: 9-11.
STEELE, J.H., & M.M. MULLIN, 1977. Zooplankton dynamics. The Sea, Vol. 6: 857-889. Ed. by E.D. Goldberg et. al. Wiley-Interscience.
SOKAL, R.R., & F.J. ROHLF, 1969. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman and Company, San Francisco. 776 pp.
THIEL, H., 1964. Untersuchungen über die Ernährungsweise und der Nahrungskreislauf bei Rhizostoma octopus. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 61: 247-269.
——, 1966. Untersuchungen über die Herkunft, das Auftreten, das Wachstum und die Fortpflanzung von Rhizostoma octopus im Elbmündungsgebiet. Abh. Verh. Naturw. Ver. Hamburg.