

DE BETEKENIS VAN PREDATIE VOOR DE DICHTHEIDSAFNAME  
VAN DE CALANOIDE COPEPODEN IN JUNI/JULI IN  
DE ZUIDELIJKE BOCHT VAN DE NOORDZEE

PETER SEIP EN MARJA SEIP-OTTEMA

1  
Verslagen  
Rijks Instituut voor  
Onderzoek der Zee, Texel

1981-3

12946

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.

DE BETEKENIS VAN PREDATIE VOOR DE DICHTHEIDSAFNAME  
VAN DE CALANOIDE COPEPODEN IN JUNI/JULI IN  
DE ZUIDELIJKE BOCHT VAN DE NOORDZEE\*

door

PETER SEIP en MARJA SEIP-OTTEMA

INHOUD

1.	Summary & Samenvatting . . . . .	2-3
2.	Inleiding . . . . .	5
3.	Materiaal en algemene methoden . . . . .	6
	3.1. Monstername . . . . .	6
	3.1.1. Monstermethoden . . . . .	6
	3.1.2. Keuze gebieden en motivatie daar- van . . . . .	8
	3.1.3. Monsterschema: frequentie en volg- orde van bemonstering . . . . .	10
	3.2. Werkschema aan boord . . . . .	10
	3.3. Werkschema op het lab . . . . .	12
	3.3.1. Torpedovangsten . . . . .	12
	3.3.2. Isaacs-Kiddnetvangsten . . . . .	15
	3.4. Bepaling van (asvrij)drooggewicht en asvrij- drooggewicht-lengte relaties voor de preda- toren . . . . .	15
	3.4.1. De (asvrij)drooggewichtbepaling . . . . .	15
	3.4.2. Asvrijdrooggewicht-lengte relatie . . . . .	16
	3.5. Computerprogramma's . . . . .	17
	3.5.1. Voorbereidingen om programma's te kunnen gebruiken . . . . .	17
	3.5.2. PLANK, planktonprogramma van H.G. Fransz . . . . .	18
	3.5.3. HOPLA . . . . .	19
	3.5.4. DEVEL . . . . .	20
4.	Resultaten . . . . .	23
	4.1. Narcotiseren . . . . .	23

\* Intern verslag over werk verricht als doctoraal studie in de biologie voor de Universiteit te Leiden bij Prof. dr. K. Bakker en Drs. E. Meelis in het tijdvak april 1977 tot april 1978 aan het NIOZ te Texel onder leiding van Dr. H.G. Fransz.

4.2.	Resultaten maaginhoudonderzoek . . . . .	26
4.3.	Resultaten (asvrij)drooggewichtbepalingen en asvrij-drooggewicht-lengte relaties voor de predatoren . . . . .	27
4.4.	Resultaten verkregen m.b.v. het programma PLANK . . . . .	29
4.5.	Resultaten verkregen m.b.v. het programma DEVEL; produktiecijfers . . . . .	32
4.6.	Enkele waargenomen afwijkingen . . . . .	61
5.	Conclusies . . . . .	61
6.	Discussie . . . . .	63
7.	Literatuur . . . . .	65

## 1. SUMMARY

Investigating zooplankton populations in the North Sea several times a spring-peak density of herbivore copepod populations was observed in May/June, followed by a decline in June/July. This was for instance observed in 1973 in the Southern Bight (when a peak density of fish larvae coincided with that decline). The decline can be caused by lack of food (phytoplankton) and/or by heavy predation.

The goal of this doctoral research was to assess the role of predation in the, in June/July expected, decline of herbivore copepod populations. We investigated the following possible predators: fish larvae, hydromedusae, ctenophores and scyphomedusae. From June 14 to July 5 we sampled weekly in an coastal area and in a more offshore region along the Dutch coast. We determined the density and the length composition of the predator-species.

Unfortunately we missed the decline of the herbivore copepod populations (in connection with the fixed sail-scheme). The development of the zooplankton may be retarded by the low (water) temperatures in the spring of 1977. This research cannot give an answer to the earlier stated problem. What we were

able to do was to investigate if we could find a relationship between the amount of presence and production respectively mortality of the several predator-species on the one side and the copepods on the other hand.

We found that the fish larvae can develop when the copepod densities are low. In that case they will presumably eat other animals. However when the densities of the copepods are high, as observed in the coastal area, the relative developmental rates are higher for both the hydromedusa *Phialidium hemisphaericum* and the ctenophore *Beroë gracilis* and the fish larvae. Compared with preceding research the development of the fish larvae was rather moderate (the density was as much as hundred times lower than in 1973 during the same period in the same area). A possible reason for that is the competition for food by for instance *Phialidium h.*, that abounded in 1977. Another reason can be that *Phialidium h.* as the scyphomedusae *Aurelia aurita*, *Cyanea lamarckii* and *Chrysaora hysoscella* also can eat fish larvae, so that they may have caused by predation the low densities of the fish larvae.

## 1. SAMENVATTING

Bij het onderzoeken van zoöplanktonpopulaties in de Noord-zee werd een aantal malen (o.a. in 1973 in de Zuidelijke Bocht) een voorjaarspiek in mei/juni waargenomen in de dichtheden van het herbivore zoöplankton, gevolgd door een sterke terugval daarvan in juni/juli. Deze terugval kan worden veroorzaakt door voedselgebrek en of door hoge predatiedruk.

Het doel van ons doctoraal onderzoek was aan te geven welke rol predatie speelt bij de in juni/juli 1977 verwachte terugval van het herbivore zoöplankton. Daarbij hebben wij als

mogelijke predatoren onderzocht: de vislarven, de hydromedusen, de ctenophoren en de scyphomedusen. Van 14 juni tot 5 juli hebben wij wekelijks monsters genomen in het gebied langs de Nederlandse kust en in een meer uit de kust gelegen gebied. Uit de monsters determineerden we de predator soorten en bepaalden de dichtheden en de lengte samenstelling.

Helaas hebben wij (i.v.m. vastliggend vaarprogramma) de terugval van het herbivore zoöplankton gemist. Vanwege de lage voorjaarstemperaturen kan een vertraging in de ontwikkeling van het zoöplankton zijn op getreden. Ons onderzoek kan dan ook geen antwoord geven op de eerder genoemde probleemstelling; wel hebben we kunnen kijken of we een verband konden vinden tussen de mate van voorkomen en produktie resp. mortaliteit van de verschillende predatoren en de copepoden.

Er bleek dat de vislarven zich bij lage copepoden dichtheden kunnen ontwikkelen waarbij ze vermoedelijk ook op andere dieren predeerden. Echter bij hogere copepoden dichtheden, zoals waargenomen langs de Nederlandse kust, zijn de relatieve ontwikkelingsnelheden zowel bij de hydromeduse *Phialidium hemisphaericum* en de ctenophoor *Beroë gracilis* als bij de vislarven hoger. Vergeleken met eerder onderzoek hadden de vislarven zich dit jaar zeer matig ontwikkeld (100 maal zo lage dichtheid als in 1973 langs de Nederlandse kust werd gevonden). Een mogelijke oorzaak daarvan is de concurrentie die de vislarven ondervonden van o.a. *Phialidium h.*, die dit jaar in grote getale aanwezig was. Daarbij komt dat *Phialidium h.* zich, evenals de scyphomedusen *Aurelia aurita*, *Cyanea Lamarekii* en *Chrysaora hysoscella*, ook wel voedt met vislarven, zodat ook de predatiedruk een belangrijke oorzaak zou kunnen zijn van het in geringe mate voorkomen van de vislarven.

## 2. INLEIDING

In 1973 werd er in de Zuidelijke Bocht van de Noordzee onderzoek verricht (FRANSZ, 1975) naar zoöplanktonpopulaties, waarbij o.a. werd gekeken naar het jaarlijkse verloop van de dichtheden en de verspreiding van deze populaties. Daarbij werd er een voorjaarspiek in mei/juni waargenomen in de dichtheden van het herbivore zoöplankton, gevolgd door een sterke terugval daarvan in juni/juli. Dit verschijnsel is ook elders in de Noordzee waargenomen bijv. door DIGBY (1950) en ERIKSSON (1973). Het kan worden veroorzaakt door voedselgebrek (te weinig fytoplankton) of door hoge predatiedruk. Bij het onderzoek van FRANSZ in 1973 viel deze sterke terugval in de aantallen copepoden samen met een piek in de dichtheden van de vislarven, zodat deze de belangrijkste predatoren leken.

Het doel van ons doctoraal onderzoek is nu om aan te geven welke rol predatie speelt bij de in juni/juli 1977 verwachte terugval van het herbivore zoöplankton in het in Fig. 1 aangegeven deel van de Zuidelijke Bocht van de Noordzee. De monsters voor dit onderzoek werden tijdens vier vaartochten, met het onderzoekschip M.S. Aurelia, verzameld, die in de periode van 14 juni - 5 juli 1977 met een tussenpoos van een week werden uitgevoerd. Daarbij hebben wij als mogelijke predatoren onderzocht: de vislarven en de kwallen (hydro- en scyphomedusen) en de ribkwallen (ctenophoren).

Aangezien in 1973 vier soorten calanoïde copepoden verantwoordelijk waren voor  $\pm 70\%$  van de biomassa van het herbivore zoöplankton, werden bij het onderzoek van 1977 speciaal deze soorten (*Temora longicornis* (Müller), *Centropages hamatus* (Lilljeborg), *Acartia clausi* (Giesbrecht) en *Pseudocalanus elongatus* (Boeck)) geteld door de werkgroep Pelagische Systemen van het NIOZ.

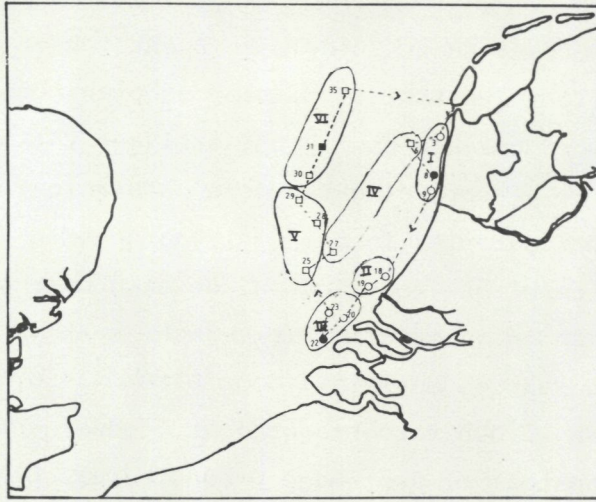


Fig. 1. Het onderzoeksgebied met daarin aangegeven de bemonsterde stations, deelgebieden en volgorde van bemonstering. De stations in het kustgebied zijn aangegeven door een o en in het offshore gebied door een □ ; ● en ■ zijn stations waar tevens het Isaacs-Kidd net werd gebruikt.

Bij het tellen wordt gelet op de soortensamenstelling, ontwikkelingsstadium en lengteverdeling van de individuen. Met deze gegevens kunnen schattingen worden verkregen van ontwikkelingsnelheid, productie en mortaliteit van de onderzochte soorten herbivoren en predatoren.

### 3. MATERIAAL EN ALGEMENE METHODEN

#### 3.1. Monstername

##### 3.1.1. Monstermethoden

Er werd bemonsterd met de planktontorpedo en het Isaacs-Kiddnet. De planktontorpedo is een meermalen gemodificeerde Gulf III high speed sampler (FRANZ, 1975). Het apparaat dient om zoöplankton kwantitatief te bemonsteren. Het bestaat uit een grote cilinder van 2 m lang en een diameter van 50 cm, waaraan een kleine buis van 1 m en een diameter van 16 cm is

bevestigd. Deze buizen bevatten conisch toelopende nylon/perlon netten met maaswijdten van resp. 0,3 mm en 0,05 mm. De voorzijde van z'on buis heeft een versmalde mondopening. Bij de grote buis is de diameter hiervan 18 cm en is de reductieconus 30 cm lang, bij de kleine buis is de diameter van de opening 7 cm. Ten gevolge van deze constructie wordt de waterstroom binnen de buis gereduceerd t.o.v. de stroom erbuiten, zodat er, mede door de achter de torpedo ontstane onderdruk bij de relatief hoge snelheid van 5 knopen (1 knoop = 1 zeemijl/uur = 1,85 km/uur) waarmee de torpedo in horizontale stand achter het schip aan wordt getrokken, géén drukgolf ontstaat vóór het net. Hierdoor is er, voor het plankton minder kans op ontwijken. Om de invloed van de drukgolf van de reductieconus tegen te gaan is een rechte buis voor de mondopening geplaatst. Bij de grote buis is deze 35 cm lang. In of achter deze "schoorsteen" van elke buis is een stroommeter gemonteerd. Uit het aantal omwentelingen daarvan kunnen de door de netten gestroomde volumes water worden berekend. Met de torpedo wordt in korte tijd een groot volume water bemonsterd: bij een trek van 5 min.  $\pm$  20-25 m<sup>3</sup> door het grote net. Het geheel is voorzien van een depressor. De diepte waarop de torpedo zich bevindt is afhankelijk van de lengte van het uitgevierde stuk van de sleepkabel. Het vieren van de kabel gebeurde met een zodanig vierschema, dat de baan die de torpedo beschreef een zo goed mogelijke benadering was van een dubbele oblique haul, dwz. rechtlijnig naar beneden en meteen weer rechtlijnig omhoog, zodat alle waterlagen in gelijke mate bemonsterd werden (zie Fig. 2).

Wij hebben de planktontorpedo gebruikt om er de copepoden en hun predatoren mee te bemonsteren. De jonge stadia

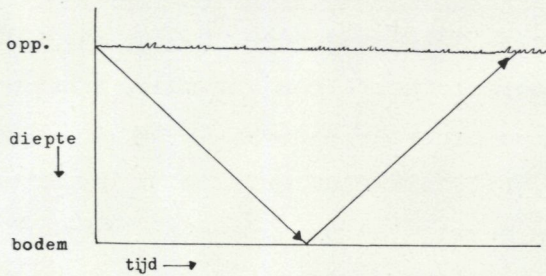


Fig. 2. De dubbele oblique haul.

van de copepoden werden alleen in het 0,05 mm-net gevangen.

Het Isaacs-Kiddnet is een conisch toelopend sleepnet, ontworpen voor het vangen van haringlarven, dat voorzien van een depressor en stroommeter, met een snelheid van  $\pm 3$  knopen door het water getrokken wordt. Het net heeft een instroomopening van  $7,29 \text{ m}^2$  en is 20 m lang. De maaswijdte is 1,4 mm. Wij hebben het gebruikt teneinde er Scyphomedusen, grote stadia van Hydromedusen en jonge vissen mee te vangen. Het net werd zodanig gevierd dat de baan ervan een dubbele oblique haul zou benaderen.

### 3.1.2. Keuze gebieden en motivatie daarvan

Het onderzochte gebied (zie Fig. 1) bestaat uit 6 deelgebieden met elk 2 of 3 monsterstations. Per station maakten we per tocht 1 (in de gebieden II, IV en V) of 2 (in de gebieden I, III en VI) trekken met de planktontorpedo, nl.:

- een dubbele oblique haul door de gehele waterkolom ("hele diepte" trek) op alle stations
- een dubbele oblique haul door de bovenste helft van de waterkolom ("halve diepte") in de gebieden I, III en VI. Dit om een inzicht te krijgen in de verticale verdeling en eventuele migratie van het zoöplankton. De "hele diepte"

trekken poolden we per gebied, evenals de "halve diepte" trekken, om de toevalsvariantie per gebied te beperken. De gebieden werden zo gekozen, op grond van gegevens uit het onderzoek van FRANSZ in 1973 (FRANSZ, 1976), dat er een zo groot mogelijke variatie in dichtheden van het herbivore zoöplankton tussen de gebieden onderling te verwachten was. In 1973 waren er in de Zuidelijke Bocht twee gradiënten gevonden:

- een sterke gradiënt loodrecht op de kust met de hoogste dichtheden bij de kust
- een gradiënt noord-zuid, vooral langs de kust, met de hoogste dichtheden in het zuiden bij Zeeland.

Driemaal per tocht werden er trekken gedaan met het Isaacs-Kiddnet: in de gebieden I, III en VI (resp. op de stations 8, 22 en 31).

De immigratie naar het Nederlandse kustgebied, veroorzaakt door met het Atlantische Oceaانwater meegevoerde zoöplankton (hetzij vanuit het zuiden via het Kanaal, hetzij vanuit het noordwesten) is te verwaarlozen, omdat dit water relatief weinig organismen bevat. Wat betreft de emigratie uit het gebied hebben we aangenomen dat die door de menging i.v.m. de getijstroom evenredig is met wat er aanwezig is ( $\frac{dD}{dt} = -\frac{1}{\lambda} D$ ). Met betrekking tot de migratie binnen het hele gebied hebben wij de volgende overwegingen. Het water in de Zuidelijke Bocht heeft een verblijftijd van ongeveer twee maanden. Er is in dit gebied sprake van een gemiddeld rest-transport van ZW naar NO van ongeveer 3 km per dag, dus + 100 km in vier weken. Door menging o.i.v. de getijdebewegingen treedt echter waarschijnlijk meer een verdunnings-effect dan een opschuif-effect van een zoöplanktonwolk op. Dit geldt vooral voor het kustgebied. Immigratie vanuit het ene deel-

gebied naar het andere kan plaatsvinden. Het feitelijk plaatsgevonden resttransport van het water is onvoorspelbaar (afhankelijk van de wind) en ook achteraf moeilijk na te gaan, zodat daarmee ook bij de keuze van de stations geen rekening kon worden gehouden. Wij hebben dan ook elke tocht dezelfde monsterstations genomen, gelokaliseerd m.b.v. DECCA-gegevens (een radiografisch coördinatensysteem op de Noordzee).

### 3.1.3. Monsterschema: frequentie en volgorde van bemonstering

We maakten in de periode van 14 juni t/m 5 juli 1977 vier tochten van  $\pm$  8.00 uur 's ochtends tot  $\pm$  17.00 uur de volgende middag door het gehele gebied: 14/15 juni, 20/21 juni, 27/28 juni en 4/5 juli. De stations werden bemonsterd in de in Fig. 1 aangegeven volgorde. Tijdens de eerste tocht zijn de stations echter in omgekeerde volgorde afgewerkt. De periode tussen de bemonstering van een bepaald station is daardoor tussen de eerste en de tweede tocht 5 á 7 dagen en tussen de daarop volgende tochten steeds 7 dagen.

N.B. De stations voor de kust van Zeeland (gebied III) werden steeds 's nachts bemonsterd.

### 3.2. Werkschema aan boord

Per station werd genoteerd:

- exacte plaats m.b.v. DECCA-coördinaten
- diepte van de zee ter plaatse m.b.v. echolood
- tijdstip van de trek
- tijdsduur van de trek
- tellerstand van de stroommeters vóór en na de trek
- temperatuur van het water

- troebelheid van het water
- windkracht

De monsters werden gefixeerd met een 4% oplossing van met borax gebufferde formaline in zeewater. Wij gebruikten zeewater om de osmotische waarde zoveel mogelijk gelijk te houden waardoor het plankton zo min mogelijk zou zwellen. Gebufferde formaline had de voorkeur, omdat bij gebruik van ongebufferde formaline mierenzuur gevonden wordt hetgeen kalkstructuren zou aantasten.

De inhoud van het 50  $\mu$  net werd gefixeerd

De inhoud van het 300  $\mu$  werd achtereenvolgens

- opgevangen in een 200  $\mu$  handnet
- gescheiden in een (a) grof (= vnl. vislarven, hydromedusen, scyphomedusen, ctenophoren + "troep" (= vaak zeeklitlarven)) en een (b) fijn (= vnl. copepoden etc.) gedeelte.

m.b.v. een 1 á 1,5 mm handnet, opgehangen in een emmer met zeewater. Het materiaal was hierdoor gemakkelijk te scheiden terwijl met name de hydromedusen zo min mogelijk beschadigd werden. De enkele vislarven en hydromedusen die door het net glipten werden later uit het fijne gedeelte geteld.

- het fijne gedeelte (b) werd gefixeerd ("300  $\mu$  fijn")
- uit het grove gedeelte werden zoveel mogelijk apart gefixeerd:
  - 1) de vislarven
  - 2) de hydromedusen en de ctenophoren
  - 3) de scyphomesuden.

Het gescheiden in fijn, grof en predatoren deden wij om zoveel mogelijk gave dieren te krijgen (de predatoren, vooral de hydromedusen. zijn het minst kwetsbaar als ze vers zijn) voor:

- eventueel maag- en darmonderzoek (bij sommige vislarven, met name de clupeïden, is het maag/darmkanaal erg fragiel)
- de determinatie.

De inhoud van het Isaacs-Kiddnet werd in zijn geheel, m.u.v. de scyphomedusen, in potten of (afsluitbare) emmers gestopt en gefixeerd. De scyphomedusen werden in aparte potten gefixeerd.

### 3.3. Werkschema op het lab

#### 3.3.1. Torpedovangsten

Er werd o.a. gebruik gemaakt van een Folsom plankton-splitter en een set zeven.

Folsom planktonsplitter (WICKSTEAD, 1976) (Fig. 3).

Deze bestaat uit een om zijn horizontale as draaibaar cilindervormig geheel, dat gedeeltelijk uit twee even grote compartimenten bestaat (deze zijn gescheiden door een tussenwand loodrecht op de as). Hiermee is een planktonmonster in twee representatieve delen te splitsen.

Set zeven, met onderdruksysteem.

Dit bestaat uit een grote erlemeijer waar bovenop een of meer zeven boven elkaar kunnen worden bevestigd, waarbij een met een waterstroom in de erlemeijer opgewekte onderdruk wordt gebruikt om het zeven sneller te laten verlopen. We gebruikten zeven met een diameter van ongeveer 8 cm en met maaswijdtes van resp. 0,2 mm, 1 mm en 1 x a,5 mm.

De monsters werden per gebied gepooled (2 of 3 stations, zoals vermeld onder 3.1.2. en in Fig. 1).

Grove gedeelte van 300  $\mu$ -net-vangst:

Eerst werd met behulp van de planktonsplitter een zo representatief mogelijke fractie van het monster genomen. Dit

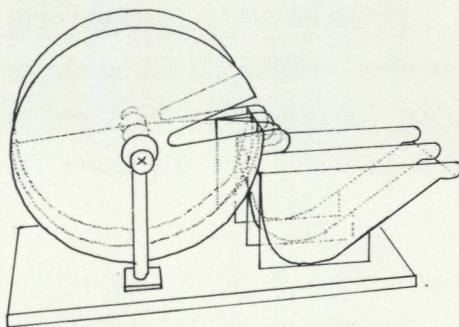


Fig. 3. De Folsom planktonsplitter.

subsample werd zo groot gekozen dat er minstens 50 kwallen in zaten. Uit dit gedeelte werden alle hydromedusen en ctenophoren gehaald, waarna dit subsample weer bij de rest van 300  $\mu$  grof werd gestopt.

Daarna werd m.b.v. een set zeven (boven: 1 mm-gaas, onder: 200  $\mu$ -gaas) het grove gedeelte van de 300  $\mu$ -net-vangst weer gescheiden in:

(a) grof = grove fractie van 300  $\mu$  grof

(b) fijn = fijne fractie van 300  $\mu$  grof.

Uit (a) werden alle vislarven gehaald, (b) bleek niet of nauwelijks vislarven te bevatten en werd verder niet meer bekeken. We werkten in deze volgorde omdat dan de kwallen zo min mogelijk beschadigd werden.

Fijne gedeelte van 300  $\mu$ -net-vangst:

Dit werd meteen m.b.v. een dubbele zeef (1 mm- en 200  $\mu$ -gaas) gescheiden in: (c) grof = grove fractie van 300  $\mu$  fijn

(d) fijn = fijne fractie van 300  $\mu$  fijn.

Uit (c) werden alle vislarven gehaald en uit een gedeelte van (c) (een zelfde fractie als bij 300  $\mu$  grof) alle kwallen (hydromedusen en ctenophoren). Deze waren weliswaar meer be-

schadigd dan vóór het scheiden, maar waren anders moeilijk uit alle materiaal op te vissen (kost erg veel tijd en geeft groot risico om over het hoofd te zien, bovendien zit het merendeel toch in 300  $\mu$  grof). De fijne fractie van 300  $\mu$  fijn werd op gelijke wijze behandeld als de fijne fractie van 300  $\mu$  grof.

Tellen (= determineren, meten en turven).

Het determineren van de vislarven is voornamelijk m.b.v. EHRENBAUM (1905) gebeurd, daarnaast zijn de Fiches d'identification du zoöplankton gebruikt en in een later stadium het sinds kort verschenen boek van RUSSELL (1976). Het determineren van de hydromedusen en scyphomedusen gebeurde hoofdzakelijk op grond van RUSSELL (1953 en 1970) en de Fiches d'identification du zoöplankton. Deze laatste bron werd ook voor de ctenophoren gebruikt.

Er werd geteld m.b.v. tellijsten, waarop de individuen gesorteerd in lengteklassen met een stapgrootte van 1 mm (of 1 cm bij de scyphomedusen) werden genoteerd achter hun soortnummer. We telden m.b.v. twee in elkaar gelijkde petrischalen met mm-raster ertussen en gebruikten een binoculair.

Uit het 300  $\mu$  monster werden geteld:

- 1) alle vislarven bestaande uit:
  - a) de aan boord gescheiden vislarven
  - b) de vislarven uit de grove fractie van 300  $\mu$  grof
  - c) de vislarven uit de grove fractie van 300  $\mu$  fijn
- 2) a) alle aan boord gescheiden hydromedusen en ctenophoren en van een bepaald subsample (= 1/r) alle hydromedusen + ctenophoren bestaande uit:
  - b) 1/r gedeelte van 300  $\mu$  grof
  - c) 1/r gedeelte van de grove fractie van 300  $\mu$  fijn

Schatting voor het aantal in het totale monster:

$$N = r \cdot (b+c) + a$$

3) alle gevangen scyphomedusen.

### 3.3.2. Isaacs-Kiddnetvangsten

Uit de Isaacs-Kiddnetvangst werden alle vislarven en scyphomedusen geteld. Daarnaast gebruikten we de Isaacs-Kiddnetvangst nog bij de drooggewicht bepalingen zowel voor de hydromedusen, ctenophoren, scyphomedusen als vislarven. Vooral bij de hydromedusen en ctenophoren was dit belangrijk, omdat we wilden bekijken of deze dieren significant krompen naarmate ze langer in de formaline zaten. Daartoe konden we uit één Isaacs-Kiddnetvangst (gefixeerd in een zo goed mogelijk benaderde 4% formaline-zeewater oplossing) voldoende materiaal putten.

## 3.4. Bepaling van (asvrij)drooggewicht en asvrijdrooggewicht-lengte relaties voor de predatoren

### 3.4.1. De (asvrij)drooggewichtbepaling

De asvrijdrooggewichtbepalingen werden uitgevoerd om hieruit asvrijdrooggewicht-lengte relaties af te leiden, met behulp waarvan de biomassa's van de predatoren lengteklassen werden geschat.

Uitvoering:

Aluminiumfoliebakjes werden voorgegloeid (4 uur bij 550°C of 2 uur bij 600°C) en daarna gewogen. Tijdens het afkoelen en voor het wegen werden de bakjes in een exsicator met silicagel geplaatst, om het opnamen van waterdamp te voorkomen.

- Per bakje kwamen 1 of meer individuen van één lengteklasse. Deze waren afgespoel met aquadest. zodat zo min mogelijk formaline en zout meegewogen zouden worden.

- De bakjes met materiaal werden minstens drie dagen in de droogstoof (60°C) gedroogd en daarna gewogen.

- Het gedroogde materiaal in de bakjes werd 4 uur bij 550°C of 2 uur bij 590°C verast en daarna gewogen.

- Uit de bepaalde gewichten konden zowel het drooggewicht als het asvrijdrooggewicht (zuiverder! zonder zout, formaline, stof enz.) berekende worden.

- Voor de hydromeduse *Phialidium hemisphaericum* (L) en de ctenophoor *Beroë gracilis* Künne zijn de asvrijdrooggewichten vijf maal bepaald, nadat zij gedurende een variërende periode geconserveerd geweest waren in dezelfde 4% formaline oplossing in zeewater (zie 3.3.2.).

- Voor de fijne balans waarmee we de metingen verrichtten, gold dat de weegafwijking normaal tussen de 0,00 en 0,05 mg bedroeg en is extreme gevallen (i.v.m. luchtdruk) 0,10 mg. In verband hiermee hebben we uitsluitend gewichtsverschillen van meer dan 0,03 mg bepaald.

#### 3.4.2. Asvrijdrooggewicht-lengte relatie

Er werd vanuit gegaan dat het verband tussen asvrijdrooggewicht en lengte van de predatoren beschreven kon worden met de formule  $g = al^b$  (waarin  $g$  is asvrijdrooggewicht,  $l$  is lengte en  $a$  en  $b$  zijn parameters). Als geldt  $g = al^b$ , geldt ook  $\log g = \log a + b \log l$ : een rechte lijn. De parameters  $a$  en  $b$  werden voor de in voldoende mate aanwezige predatoren dan ook bepaald door lineaire regressie (tegen  $\log l$ ) toe te passen op de logaritmen van de gevonden waarden voor asvrij-

drooggewicht en de bijbehorende gemiddelde lengte van de lengteklassen. De berekende correlatie coëfficiënte tussen de waarnemingspunten gaf aan in hoeverre de gevonden rechte een goede beschrijving was van de waarnemingen.

### 3.5. Computerprogramma's

#### 3.5.1. Voorbereidingen om programma's te kunnen gebruiken

Aangezien de te gebruiken programma's in Fortran waren geschreven, hebben we ons in deze taal ingewerkt (VAN BENTVELD, 1970).

Om de computerprogramma's op onze tegegevens (van de predatoren) te kunnen torpassen, brachten we deze van onze tellijsten over op speciale vellen papier met 80 kolommen (evenveel als op ponskaarten). We noteerden ook de telgegevens van de copepoden en de gegevens m.b.t. de vaartochten op deze vellen, zodat we alle gegevens, die als invoergegevens voor PLANK en HOPLA dienden, snel en nauwkeurig in de ponskaarten konden ponsen. Daarbij werd aan elke lengteklasse van een soort een 4-cijferig nummer toegekend dat als volgt was samengesteld: bij de predatoren: eerste drie cijfers is soortnummer laatste cijfer is nummer van de lengteklasse

bij de copepoden: eerste twee cijfers is soortnummer derde cijfer geeft stadium en geslacht aan vierde cijfer geeft de lengteklasse aan.

Bij soorten met meer dan 10 lengteklassen hebben wij twee of drie opeenvolgende nummers van drie cijfers met hun bijbehorende lengteklassen gebruikt.

## 3.5.2. PLANK, planktonprogramma van H.G. Fransz

Input: Naast een aantal gegevens noodzakelijk voor het goed functioneren van het programma (zoals soortnummers, meetgevoeligheid van de netten enz.) werden ingevoerd:

- Per vaarprogramma: parameters m.b.t. de relatie lengte asvrijdrooggewicht

- per gebied:-algemene gegevens o.a. jaar, maand, dag, uur, positie, watertemperatuur, tijdsduur trek, aantallen stroommetereenheden van het 300  $\mu$  net en het 50  $\mu$  net, de getelde fracties van de fijne en grove fracties uit het 300  $\mu$  net en idem uit het 50  $\mu$  net.

- per soort: aantal getelde individuen per lengteklasse in de verschillende fracties van het 300  $\mu$ - en het 50  $\mu$  net.

Output:

- per gebied:-het doorgestroomd volume door het 300  $\mu$ - en het 50  $\mu$  net.

- totale dichtheid van het (getelde) plankton  
( $N:m^3 = \text{aantal}/m^3$ )

- totale biomassa per  $m^3$  ( $mg/m^3$ )

- totale biomassa per  $m^2$  ( $mg/m^2$ )

- totale gemiddelde biomassa ( $\mu gr/\text{individu}$ )

- van de soorten die in voldoende mate voorkwamen (van de copepoden per stadium, van de predatoren per soort of per groep van 10 lengteklassen van een soort):

- soortnummer

- dichtheid per  $m^3$  ( $N/m^3$ )

- drooggewicht per  $m^3$  ( $mg/m^3$ )

- gemiddeld drooggewicht ( $\mu gr/\text{individu}$ )

- gemiddelde lengte (100  $\mu m/\text{individu}$ )

- per tocht: -aantal gebieden van de tocht, waarbij een gebied, waar ook trekken tot op diepte gedaan waren, dubbel werd gesteld
- per soort (of bij sommige predatoren: per groep van 10 lengteklassen):
  - gemiddelde en standaard deviatie wat betreft:
    - dichtheid ( $N/m^3$ )
    - drooggewicht ( $mg/m^3$ )
    - gemiddelde lengte (100  $\mu m$ /individu)
- per vaarprogramma:-per soort het percentage drooggewicht van de totale hoeveelheid drooggewicht, per gebied, per tocht.

Voor een aantal resultaten van PLANK en DEVEL berekenden we de L.D.R. (lineair daily rate of change per unit) als volgt. Uitgaande van een aantal voor een grootheid bepaalde waarden ( $x_i$ ) op de tijdstippen  $t_i$  (waarbij  $t$  in dagen), kan de L.D.R. worden berekend door de richtingscoëfficiënt van de regressielijn door de  $x_i$ 's tegen de tijd in dagen, te delen door het gemiddelde van de  $x_i$ 's. De L.D.R. heeft de eenheid  $dag^{-1}$  en is een gestandaardiseerde maat voor lineaire verandering. De waarde van de L.D.R. is alleen zinvol als de correlatiecoëfficiënt voor de punten niet te klein is; als grens hebben wij gebruikt 0,75. Als de correlatiecoëfficiënt kleiner was dan 0,75 hebben wij de bijbehorende L.D.R. in de tabel tussen haakjes gezet.

### 3.5.3. HOPLA

Op de gegevens van de copepoden kan, indien zij zich

daartoe lenen, het programma DEVEL worden toegepast, waarmee schattingen kunnen worden verkregen voor de relatieve ontwikkelingssnelheden, mortaliteitscoëfficiënten en produktiecijfers van de verschillende copepodenstadia. Wij wilden programma DEVEL ook toepassen op de predatorengegevens en hebben daartoe groepjes lengteklassen (2 of 3) als stadia beschouwd. Gewoonlijk wordt er door PLANK een uitvoerfile opgemaakt die al invoerfile voor tussenprogramma PROPLA kan dienen, wat op zijn beurt weer de invoerfile voor DEVEL levert. In verband met ons, van de copepoden afwijkend nummersysteem (zie 3.5.1.) konden wij niet op deze wijze een invoerfile voor DEVEL maken. Wij hebben daarom een programma HOPLA geschreven, waarin o.a. de noodzakelijke omnummering plaatsvindt. Wij gebruikten als invoer voor HOPLA de invoer-datakaarten van PLANK en nog een aantal aparte datakaarten. De uitvoerfile van HOPLA diende, net zoals bij PROPLA, als invoerfile voor DEVEL.

#### 3.5.4. DEVEL

Dit programma van H.G. Fransz kan worden toegepast wanneer er meerdere (bijna) identieke vaartochten zijn gemaakt met niet te lang tussenpozen. Onze vaartochten voldoen in principe hieraan, een aantal van vier tochten is echter wel aan de krappe kant. Bij meer tochten zou de nauwkeurigheid aanzienlijk vergroot zijn.

Het model, waarop het programma gebaseerd is, is beschreven door FRANSZ (1975 en 1977) en ziet er, in het kort, als volgt uit: wanneer de dichtheden van de verschillende ontwikkelingsstadia ( $D$ ) van een soort op de tijdstippen 0 en  $t$  zijn bepaald en het tijdsinterval hiertussen zo klein is gekozen dat  $dD_i/dt$  (de verandering van  $D_i$  per tijdseenheid) ongeveer

constant is binnen deze periode, dan kunnen we zeggen:

$$\frac{D_{i_t} - D_{i_0}}{t} = d_{i-1} \frac{D_{i-1_t} + D_{i-1_0}}{2} - (d_i + m_i) \frac{D_{i_t} + D_{i_0}}{2} + \bar{e}$$

waarin:  $D_{i_t}$  de dichtheid van het  $i^e$  stadium op tijdstip  $t$  ( $N/m^3$ )  
 $d_i$  relatieve ontwikkelingsnelheid, de snelheid waarmee de dieren van het  $i^e$  ontwikkelingsstadium in het  $(i+1)^e$  ontwikkelingsstadium overgaan  
 $m_i$  is de mortaliteitscoëfficiënt (relatieve sterftesnelheid) van het  $i^e$  ontwikkelingsstadium  
 $\bar{e}$  is een toevalsterm, vooral veroorzaakt door migratie en de fout bij het monsteren.

Bij vier vaartochten kunnen in bovenstaande vergelijking drie maal de gevonden dichtheden worden gesubstitueerd. Door multi-pele lineaire regressie worden in DEVEL de  $d_i$ 's en  $m_i$ 's geschat. Voor de hele periode wordt aldus één gemiddelde waarde voor  $d_i$  en één voor  $m_i$  geschat per ontwikkelingsstadium per soort. Bij een aantal van vier tochten zijn grote betrouwbaarheidsintervallen te verwachten voor de  $d_i$ 's en  $m_i$ 's, omdat het regressievlak op slechts vier punten wordt gebaseerd.

Uit de gevonden  $d_i$ 's en gegevens over de gemiddelde drooggewichten van een individu kan het  $i^e$  ontwikkelingsstadium ( $W_i$ ) en het  $(i+1)^e$  ontwikkelingsstadium ( $W_{i+1}$ ) kan de  $P/B_i$ -coëfficiënt ( $P/B$ ) = productie per biomassa-eenheid, ook wel "turnover rate" genoemd) van elk stadium worden berekend met de formule:

$$(P/B)_i = d_i \frac{(W_{i+1} - W_i)}{W_i} \text{ (eenheid/dag)}$$

Achteraf blijkt dat bij continue groei, zoals bij de predatoren, beter met een andere formule voor  $(P/B)_i$  had kunnen worden

gerekend, nl:

$$(P/B)_i = d_i \ln \frac{W_i}{W_0}$$

De formule zoals wij die hebben gebruikt en die voor copepoden, waarbij ontwikkelingsstadia worden onderscheiden, is bedoeld, geeft bij continue groei een overschatting.

De invoer van DEVEL is onder 3.5.3. besproken. De uitvoer bestaat uit:

-per soort, per gebied:

-gemiddelde dichtheden (x1000) van alle ontwikkelingsstadia ( $N/m^3$ )

-logarithmen daaruit ( $10 \log N$ )

-gemiddeld drooggewicht van een individu voor alle ontwikkelingsstadia ( $\mu gr$ , echter voor predatoren mg)

-relatieve ontwikkelingssnelheden met half betrouwbaarheidsinterval per ontwikkelingsstadium ( $dag^{-1}$ )

-productie per dag per ontwikkelingsstadium en productie per dag van de soort, voor de achtereenvolgende tijdsintervallen tussen de tochten ( $\mu gr/m^3$ , dag)

-relatieve sterftesnelheden met half betrouwbaarheidsinterval per ontwikkelingsstadium ( $dag^{-1}$ )

Op de laatste drie punten wordt achtereenvolgens een correctie toegepast. Bij de gevonden waarde voor  $d_i$  wordt het bijbehorende half betrouwbaarheidsinterval opgeteld en deze som wordt gehalveerd. De reden hiervoor is dat de werkelijke waarde ergens tussen 0 en de betrouwbaarheidslimiet moet liggen, vermoedelijk nabij het midden. Negatieve uitkomsten worden zo gecorrigeerd. Bij een klein betrouwbaarheidsinterval kan men natuurlijk de directe schatting gebruiken. Met deze gecorrigeerde waarden voor  $d_i$  worden ook de producties berekend.

De  $m_i$ 's worden ook gecorrigeerd, rekening houdend met het feit dat de varianties van het verschil  $(d_i + m_i) - d_i$  gelijk is aan de som van de varianties van  $d_i + m_i$ .

#### 4. RESULTATEN

##### 4.1. Narcotiseren

Om een indruk te krijgen over het voedsel van de predatoren, wilden wij hun maaginhoud onderzoeken. Ondermeer omdat van vislarven bekend is dat zij vak hun maaginhoud uitspuwen wanneer zij in aanraking komen met formaline, hebben we een oriënterend proefje gedaan om de voor ons meest geschikte narcotiseringsmethode te bepalen.

Voordelen van narcotisering kunnen zijn:

- voorkomen dat de maaginhoud uitgespuwd wordt
- voorkomen dat de predatoren enthousiast dooreten in de supergeconcentreerde inhoud van het vang net
- voorkomen dat de dieren contraheren (bijv. bij hydromedusen) o.i.v. formaline, hetgeen de taxonomische kenmerken kan verdoezelen
- aan boord zijn de predatoren gemakkelijker te scheiden van het overige plankton (ze ontvluchten je pincet niet)
- meer representatief vangen (voor maaginhoudonderzoek), dus niet meer vooral de langzaamsten.

De proefjes deden we op het lab en tijdens een vaartochtje met de M.S. Aurelia over de Waddenzee, door vers gevangen plankton te narcotiseren met verschillende narcotiseringsmiddelen. Hun waargenomen invloed is weergegeven in Tabel I.

Gebruikte narcotiseringsmiddelen (BELL, 1964):

- M.S.222 = Tricaine methanesulfate; we gebruikten hiervan

Tabel I

Overzicht narcotiseringsmiddelen met hun waargenomen invloed op de onderzochte predatoren. Betekenis: + is goed resultaat,  $\frac{+}{+}$  matig resultaat, - geen resultaat en x proefdier sterft.

Narcotiserings- middelen	Vissen	Hydromedusen (Sarsia spec.)	Ctenophoren (Pleurobrachia p.)
M.S.222	+(xbij grote dosis)	?	$\frac{+}{+}$
CO <sub>2</sub> toegevoegd	?	+(samentrekken van de maag)	$\frac{+}{+}$
O <sub>2</sub> onttrokken	?	-	-
Menthol/chloral- hydraat	?	+	?
Formaline, zonder narcotiserings- middel	x(uitspugen) van maaginhoud	x(samentrekken van maag en tentakels)	+

- een zwakke oplossing d.w.z. een mespunt op 15 l water
- CO<sub>2</sub> toegevoegd = zeewater werd geruime tijd doorborreld met CO<sub>2</sub>-gas tot ongeveer een verzadigde oplossing bereikt is; het zeewater kreeg dus een hoge CO<sub>2</sub>-spanning
  - O<sub>2</sub> onttrokken = het zeewater uitkoken zodat het zuurstofloos (zuurstofarm) wordt, daarna weer laten afkoelen. Dit is mis-schien mislukt doordat er weer zuurstof (waarschijnlijk te-veel) doorgeklotst is tijdens het vervoer enz.
  - Menthol/chloralhydraat = mentholkristallen met chloralhy-draat mengen en hiervan een dun filmpje op het zeewater aanbrenge.

Opmerkingen:

- de meeste vislarven (op enkel platvisjes na) bleken na het vangen al dood te zijn, zodat M.S.222 als narcotiserings-middel afvalt. De gegevens in Tabel I komen, voor wat de vissen betreft, uit gesprekken met NIOZ-medewerkers en uit BELL (1964)
- Menthol/chloralhydraat blijkt niet of nauwelijks invloed te hebben op ctenophoren, terwijl de verdoving bij de hydro-

medusen slechts langzaam begint te werken, zodat ze vermoedelijk nog rustig door blijven eten. Deze methode heeft dus alleen voordeel om samentrekken van maag en tentakels te voorkomen, zodat de hydromedusen beter te determineren zijn, en eventueel het uitspugen van de maaginhoud te voorkomen

- CO<sub>2</sub>-spanning verhogen bleek de redelijkste narcotiseringsmethode. Het heeft zowel effect op de hydromedusen als op de ctenophoren. Er treedt bijna meteen vertraging op en de dieren zijn na ± 15 minuten al volledig (?) verdoofd, zodat de fout in de maaginhoud waarschijnlijk minimaal zal zijn (zij konden niet lang dooreten en eventueel uitspugen van de maaginhoud werd misschien ook voorkomen(?)). Een ander voordeel van deze methode is dat het niet zo giftig is als bijv. M.S.222. Een mogelijk probleem van deze methode zou echter kunnen zijn, dat het zeewater, door de toevoeging van CO<sub>2</sub>, ook een hoger zuurgehalte krijgt, dit zou o.a. kalkstructuren kunnen aantasten. Daar staat tegenover dat de dieren afgespoeld werden voordat ze de formaline gingen.

Uiteindelijk hebben we ervoor gekozen de dieren, zonder te narcotiseren, in de formaline te stoppen. De meeste vislarven bleken na de vangst al dood te zijn. Bij de hydromedusen hadden wij geen enkele aanwijzing dat ze hun maaginhoud zouden uitspugen, en bij de ctenophoren bleek dat ze hun maaginhoud, die goed te zien was nadat ze zich geruime tijd in een hooggeconcentreerde voedselvoorraad hadden volgegeten, niet uitspugden nadat ze in aanraking gekomen waren met formaline. Door de predatoren na de vangst van het kleinere plankton te scheiden, en ze daarna in een zeer ondiep laagje water in de petrischaal verder in groepen te scheiden (zie 3.2.), minimaliseerden we voor hen de mogelijkheid om door te eten. Alleen het probleem van contractie bij de hydromedusen

was hiermee nog niet opgelost, maar dit vonden wij niet doorslaggevend.

#### 4.2. Resultaten maaginhoudonderzoek

Bij het tellen van de predatoren is er op hun maaginhoud gelet, zowel van de aan boord gescheiden exemplaren als van de andere (zie 3.2.). Zowel bij de hydromedusen en de ctenophoren, als bij de (meeste waargenomen) vislarven is van de buitenkant af te zien of er zich iets in hun maag resp. maagdarmkanaal bevindt. Slechts enkele malen zijn er dieren aangetroffen met iets in hun maag. Bij de maaginhoud van de vislarven werden geen (voor ons) herkenbare resten van copepoden of andere dieren aangetroffen. Bij *Phialidium h.* werden in de maag pijlwormen (*Sagitta spec.*), vislarven (*Sprattus s.* en *Merlangus m.*), een visei, copepoden en een polychaet aangetroffen. Onder de duizenden getelde exemplaren van *Phialidium h.* werden slechts elf individuen met maaginhoud aangetroffen. Mede i.v.m. tijdgebrek en gezien de (vooral bij de vislarven) geringe resultaten, hebben wij hier verder geen onderzoek van verricht. Het feit dat bij de vislarven zo weinig met iets in hun maag werden aangetroffen, kan o.a. verklaard worden door het uitspuwen van hun maaginhoud. Een andere verklaring zou kunnen zijn dat de dieren zo'n snelle vertering hebben, dat de kans een dier met iets in zijn maag aan te treffen bijzonder klein is. Dit zou o.a. uit onderzoek aan haringlarven gebleken zijn.

#### 4.3. Resultaten (asvrij)drooggewichtbepalingen en asvrijdrooggewicht-lengte relaties voor de predatoren

De resultaten van de (asvrij)drooggewichtbepalingen zijn samengevat in Tabel II. Tevens werden met deze resultaten de parameters  $a$  en  $b$  (uit de relatie  $g = al^b$ , zie 3.4.2.) bepaald. De gevonden  $a$ 's en  $b$ 's zijn gegeven in Tabel II.

Uit de series bepalingen met variërende conserveringsperiode bleek inderdaad dat de periode van conservering invloed had op de lengte-drooggewicht relatie bij *Phialidium h.* en bij *Beroë g.* Bij beide soorten verandert het gewicht vrijwel uitsluitend in het begin van de conserveringsperiode: reeds bij de 3<sup>e</sup> meting (bij Be. na 17 en bij Ph. na 18 dagen) was de relatie als bij de 1<sup>e</sup> meting (bij Be. na 2 en bij Ph. na 4 dagen) weer bereikt en deze bleef daarna gelijk tot aan de laatste meting (bij Be. na 133 en bij Ph. na 137 dagen). Alleen bij de 2<sup>e</sup> meting (bij Be. na 9 en bij Ph. na 11 dagen) bleken de dieren relatief zwaarder, zodat ze waarschijnlijk gekrompen waren; bij *Beroë g.* was dit slechts een gering verschil, bij *Phialidium h.* was het veel duidelijker. Bij het berekenen van de coëfficiënten  $a$  en  $b$  (zie 3.4.2.) zijn voor *Phialidium h.* de gegevens van de 2<sup>e</sup> meting buiten beschouwing gelaten.

Aangezien alle kwallen minstens 18 dagen geconserveerd waren voordat ze geteld werden, hoeven we dus geen rekening te houden met de tijdelijke verandering in de lengte-drooggewicht relatie.

Uit Tabel II blijkt bij *Beroë g.* en *Phialidium h.* (2<sup>e</sup> meting) bovendien heel duidelijk dat de drooggewichten behoorlijk kunnen schommelen. Dit kan bijv. ten gevolge van nog

Tabel II

Parameters a en b de formule  $g = a l^b$  warin g het asvrijdrooggewicht ( $\mu\text{gr}$  per individu) en l lengte of diameter (100  $\mu\text{m}$ ) van het dier is (zie Hst. 1.4.2.). Van soorten die te weinig voorkwamen om deze coëfficiënten te bepalen zijn de coëfficiënten geschat aan de hand van andere soorten; in de laatste kolom wordt naar deze soorten verwezen

Soort	a		b	Vergl. soort
Vislarven:				
603 <i>Sprattus sprattus</i> (L)	0,00	(0,000007)	3,75	
606 <i>Hyperoplus lanceolatus</i> (Lesauvage)	0,00	(0,00070)	2,86	
608 <i>Pomatoschystus</i> spec.	0,01	(0,00705)	2,54	
610 <i>Merlangus merlangus</i> (L)	0,00	(0,00484)	2,71	
612 <i>Trisopterus luscus</i> (L)	0,00	(0,00051)	3,25	
613 <i>Callionymus reticulatus</i> Cuv. & Val.	0,17	(0,16908)	2,01	
614 <i>Trachinus vipera</i> Cuvier	0,01	(0,00756)	2,71	610,611
615 <i>Limanda limanda</i> (L)	0,00	(0,00053)	3,24	
617 <i>Buglossidium luteum</i> (Risso)	0,06	(0,06404)	2,14	
618 <i>Trachurus trachurus</i> (L)	0,00	(0,00361)	2,85	
619 <i>Rhinonemus cimbricus</i> (L)	0,00	(0,00166)	2,98	620
620 <i>Scomber scombrus</i> (L)	0,00	(0,00166)	2,98	
Hydromedusen:				
301 <i>Phialidium hemisphaericum</i> (L)	0,18	(0,179701)	1,48	
303 <i>Eucheilota masculata</i> Hartlaub	6,09	(6,091542)	1,02	
306 <i>Helgicirrha schulzei</i> Hartlaub	0,00	(0,000759)	3,06	308,309
653 <i>Aequorea</i> spec.	0,00	(0,000759)	3,06	308,309
304 Overige hydromedusen	0,18	(0,179701)	1,48	301,302
Ctenophoren:				
340 <i>Pleurobrachia pileus</i> (Müller)	0,21	(0,205552)	1,91	341
341 <i>Beroë gracilis</i> Kühne	0,21	(0,205552)	1,91	
Scyphomedusen:				
305 <i>Chrysaora hysoscella</i> (L)	0,00	(0,000759)	3,06	308,309
308 <i>Cyanea lamarekii</i> (Pér. & Les.)	0,00	(0,000759)	3,06	
656 <i>Aurelia aurita</i> (L)	0,06	(0,058559)	2,28	

aanwezig zout, formaline, stof enz. Om deze fout te beperken werden bij de 3<sup>e</sup> en daarop volgende metingen de dieren zeer grondig afgespoeld, toch blijft het verreweg het nauwkeurigst om met asvrijdrooggewichten te werken.

#### 4.4. Resultaten verkregen m.b.v. het programma PLANK

De output van PLANK hebben we samengevat in een aantal tabellen. Per gebied staan voor alle getelde soorten de dichtheid (aantal per  $m^3$ ), de gemiddelde lengte per individu (mm) en de biomassa (mg per  $m^3$ ) vermeld in Tabel IV. In Tabel V zijn voor de biomassa een aantal soorten samengenomen op de hierna volgende manier: de copepoden zijn de vier eerder vermelde soorten (zie inleiding), de vis larven zijn alle gevonden soorten (zie Tabel II), de kwallen bestaan hier uit alle gevonden hydromedusen en ctenophoren (dus exclusief de scyphomedusen) (zie Tabel II), de predatoren omvatten de kwallen en de vislarven. Tevens is de lineair daily rate (zie 3.5.2.) gegeven per groep deelgebieden, te weten voor het kust- en voor het offshore gebied. We hebben onderscheid gemaakt tussen de gebieden langs de kust (I, II en III) en de gebieden meer offshore (IV, V en VI) vanwege de duidelijke onderlinge verschillen (zie verderop in dit Hst.).

In Tabel III staan de per gebied door het 300  $\mu$  net van de torpedo gestroomde hoeveelheden water.

Tabel III

Vermeld staan voor alle tochten de per gebied door het 300  $\mu$  net van de torpedo gestroomde hoeveelheden water ( $m^3$ ).

Stationnummer	Tochtnummer:			
	I	II	III	IV
I	49,57	62,88	62,09	47,93
I $\frac{1}{2}$	33,62	34,19	36,84	33,98
II	28,47	34,48	18,74	32,05
III	82,12	75,97	54,15	65,74
III $\frac{1}{2}$	20,89	44,06	29,97	28,18
IV	42,20	51,29	48,35	43,13
V	88,77	81,40	94,92	72,17
VI	94,28	74,89	79,83	87,20
VI $\frac{1}{2}$	56,51	37,70	44,78	39,06

Uit Tabel IV en V bleek dat de in de inleiding genoemde, verwachte terugval van de copepodendichtheden in de waarnemingsperiode niet heeft plaatsgevonden. Vermoedelijk hebben de tamelijk lage voorjaarstemperaturen de ontwikkeling van het zoöplankton vertraagd (temperatuur van het water  $\pm 15^{\circ}\text{C}$ ). De daaraan voorafgaande piek in de copepodendichtheden is in het kustgebied misschien bijna bereikt aangezien de gevonden biomassa's daar bij de laatste twee tochten gelijk zijn. In het offshore gebied is dit niet het geval. De lineair daily rate van de biomassa is voor het kustgebied 0,04 en voor het offshore gebied 0,07.

Ook dit jaar bleken de gradiënten m.b.t. het herbivore zoöplankton, zoals beschreven in 3.1.2. aanwezig te zijn.

Het verloop in de tijd van de biomassa van het totaal aan predatoren geeft toename te zien. Zowel in het kust- als in het offshore gebied bleek er sprake te zijn van een zwakke afname; in beide gevallen was de L.D.R.  $-0.01$  (Tabel V. In het kustgebied werd deze afname veroorzaakt door de vislarven en *Phialidium h.*, in het offshore gebied uitsluitend door de vislarven; *Phialidium h.* neemt hier zwak toe. De afname bij de vislarven geldt voor de meeste soorten.

Verder blijkt bij het verloop in de tijd de gemiddelde grootte per individu bij de meeste predator-soorten toe te nemen.

Als we het kustgebied verder vergelijken met het offshore gebied, zien we dat:

- de predatoren in het kustgebied iets groter waren dan in het offshore gebied
- de biomassa's van de predatoren in het kustgebied het hoogste waren (2 á 3 keer zo hoog als offshore). Dit werd veroorzaakt door *Phialidium h.* en *Beroë g.*

- voor het totaal aan vislarven gold dat zowel de dichtheid als de biomassa in het kustgebied ongeveer gelijk was aan die in het offshore gebied
- de hoogste biomassa bij de predatoren gevonden werd bij *Phialidium h.* en *Beroë g.*, die aan de kust de vislarven domineerden. Offshore bleken de biomassa's van het totaal aan vislarven en aan kwallen niet veel van elkaar te verschillen
- *Beroë g.* bijna uitsluitend in het kustgebied voorkwam en zeer weinig in het offshore gebied, terwijl *Pleurobrachia p.* (het "voorkeursvoedsel" van *Beroë g.*) iets vaker offshore voorkwam
- de scyphomedusen ook voornamelijk aan de kust werden gevangen zijn het incidenteel
- *Limanda l.* en *Merlangus m.* voornamelijk in het offshore gebied voorkwamen.

Algemeen bleek *Sprattus s.* de meest voorkomende vissoort. Opvallend is dat de in de Zuidelijke Noordzee recent ontdekte *Callionymus reticulatus* (BOER, 1971) relatief veel voorkwam.

Wat betreft de vergelijking tussen de trekken op hele en tot op halve diepte blijkt dat zowel bij de copepoden als bij de hydromedusen en ctenophoren geen duidelijke verschillen (in biomassa) waar te nemen zijn. Rekening houdend met de tijdstippen waarop de trekken zijn gedaan lijken de copepoden en *Phialidium h.* in grote lijnen te voldoen aan het door ODUM (1971) weergegeven verticale migratie schema in de tijd. Bij de vislarven lijkt een tendens aanwezig dat er een grotere biomassa werd aangetroffen in de "hele diepte" trekken waarbij geen duidelijk verband met het tijdstip van bemonstering kon worden getrokken.

#### 4.5. Resultaten verkregen m.b.v. het programma DEVEL; produktiecijfers

Omdat wij slechts viertochten hebben gemaakt zijn de betrouwbaarheidsintervallen van de in DEVEL berekende relatieve ontwikkelingssnelheden ( $d_i$ ) en relatieve sterftesnelheden ( $m_i$ ) erg groot (zie 3.5.4.). De produktiecijfers in de output van DEVEL zijn dan ook onnauwkeurig. Om een beter idee te gecorrigeerde (zie 3.5.4.) waarden voor de relatieve ontwikkelingsnelheden gemiddeld over de verschillende gebieden, waarbij nul en negatieve waarden werden meegerekend en zowel positieve als negatieve uitschieters werden weggelaten. Dit leek ons de beste aanpak, aangezien de kansverdeling van de grootheid  $d_i$ , als resultante van een groot aantal factoren, waarschijnlijk op een normale verdeling lijkt. Ook de  $d_i$ -waarden van "halve diepte" gebieden telden we mee, om een breder gebaseerd gemiddelde te krijgen. Dit leek ons geoorloofd; wij zagen geen duidelijke verschillen in samenstelling qua stadia tussen de "hele-" en de "halve diepte" gebieden. Wanneer de betreffende diersoort (bijna) uitsluitend voorkwam in hetzij het kustgebied (I, I $\frac{1}{2}$ , II, III, III $\frac{1}{2}$ ), hetzij in het offshore gebied (IV, V, VI, VI $\frac{1}{2}$ ), werden de gemiddelde  $d_i$ 's alleen op dit betreffende gebied gebaseerd (te weten: *Limanda l.* - offshore; *Merlargus m.* - offshore *Beroë g.* - kust; *Pleurobrachia p.* - uitsluitend gebied VI en VI $\frac{1}{2}$ ). Voor de overige soorten bleken de  $d_i$ 's van de kustgebieden na toepassing van de paarsgewijze student toets (WIJVEKATE, 1962) niet significant te verschillen van die van de offshore gebieden (in Fig. 4 zijn de verschillend berekende  $d_i$ 's uitgezet, Tabel VII geeft de uiteindelijk gebruikte waarden voor de  $d_i$ 's). De zo gevonden waarden voor de  $d_i$ 's werden gebruikt om de bijbehorende (P/B) $_i$ 's

Tabel IV

Per gebied worden voor alle soorten vermeld de voor de vier tochten m.b.v. computerprogramma PLANK berekende waarden voor de dichtheid (aantal per  $m^3$ ), de gemiddelde lengte per individu (mm) en de biomassa (mg per  $m^3$ ). In de laatste kolom per tocht staan de productiecijfers ( $\mu g$  per  $m^3$  per dag). Voor de copepoden echter zijn hier de mortaliteitscijfers ( $\mu g$  per  $m^3$  per dag) ingevuld. Deze zijn berekend m.b.v. de uit DEVEL verkregen cijfers voor resp. de relatieve ontwikkelings- en sterftesnelheden. (In deze Tabel moet *Onos cimbrius* vervangen worden door *Rhinonemus cimbrius*.)

Gebied: I

Soort	Datum bemonstering							
	14-15 juni				20-21 juni			
	Aantal ( $N/m^3$ )	Gem.l. (mm)	Biom. ( $mg/m^3$ )	Prod. ( $\mu g/md$ )	Aantal ( $N/m^3$ )	Gem.l. (mm)	Biom. ( $mg/m^3$ )	Prod. ( $\mu g/md$ )
20 Temora long.			11,5	1153			35,5	1061
30 Acartia clau.			4,9	536			6,4	590
40 Centropag. h.			0,3	306			9,1	467
60 Pseudocal. e.			27,3	728			11,6	407
301 Phialidium h.	17,7	4,5	0,92	51	13,6	3,3	0,47	233
302								
303 Eucheilota m.	0,0		0,00		0,0		0,00	
304 overige hydr.	0,0		0,00		0,0	10,0	0,00	
340 Pleurobr. p.	0,2	2,1	0,01	2	0,0		0,00	0
341 Beroë gracil.	0,4	4,8	0,15	17	2,4	5,3	0,10	14
306 Helgicirrh.s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lamar.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus spr.	0,4	9,9	0,13	34	0,3	10,2	0,13	18
604								
605								
606 Hyperoplus l.	0,0	7,1	0,00	0	0,0	5,8	0,00	0
607								
608 Pomasch. s.	0,2	4,8	0,03	0	0,1	5,6	0,03	1
609								
610 Merlangus m.	0,0	4,6	0,01	6	0,0		0,00	0
611								
612 Trisopter. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callionym. r.	0,1	3,1	0,02	6	0,3	3,3	0,07	5
614 Trachinus v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda lim.	0,0	5,1	0,00	1	0,0	6,1	0,01	1
616								
617 Buglossid. l.	0,1	3,9	0,02	2	0,1	4,0	0,02	1
618 Trachurus tr.	0,0		0,00	0	0,0	4,1	0,00	0
619 Onos cimbrius	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber scom.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: I	Datum bemonstering							
	27-28 juni				4-5 juli			
	27-5		27-5		14/6-5/7		14/6-5/7	
Soort	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod. <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod. <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)
20 Temora lon.			13,6	433			23,3	882
30 Acartia cl.			7,8	1384			32,0	837
40 Centrop. h.			4,4	363			50,7	379
60 Pseudoc. e.			18,1	623			5,7	586
301 Phialid. h.	86,0	3,6	3,51	211	4,8	3,3	0,17	165
302								
303 Eucheil. m.	0,0		0,00		0,1	7,1	0,04	
304 overige hy.	0,0		0,00		0,0			
340 Pleurob. p.	0,0		0,00	0	0,0	4,6	0,01	1
341 Beroë grac.	2,2	6,1	1,24	59	4,3	4,2	1,39	30
306 Helgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	0,1	12,8	0,09	4	0,0		0,00	18
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,0	8,1	0,01	0	0,0	7,1	0,00	0
607								
608 Pomatos. s.	0,3	5,2	0,06	0	0,0	5,1	0,01	0
609								
610 Merlang. m.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	2
611								
612 Trisopt. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,0	3,1	0,00	0	0,0		0,00	4
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda l.	0,0	6,1	0,01	1	0,0		0,00	1
616								
617 Bugloss. l.	0,0	4,6	0,01	0	0,0		0,00	1
618 Trachur. t.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: I $\frac{1}{2}$	Datum bemonstering							
	27-28 juni				4-5 juli			
	27-5		27-5		14/6-5/7		14/6-5/7	
Soort	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> ( $\mu$ g/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> ( $\mu$ g/m <sup>3</sup> d)
20 Temora lon.				511				618
30 Acartia cl.				979				752
40 Centrop. h.				95				207
60 Pseudoc. e.				1072				655
301 Phialid. h.	67,1	3,8	2,87	135	3,1	3,1	0,10	141
302								
303 Eucheil. sp.	0,9	7,1	0,43		0,0		0,00	
304 overige hy.	0,0		0,00		0,1	2,1	0,00	
340 Pleurob. p.	0,0		0,00	0	0,0	2,1	0,00	0
341 Beroë grac.	0,7	7,0	0,56	27	2,6	5,0	1,10	16
306 Helgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	0,0		0,00	5	0,0		0,00	58
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,0	10,1	0,01	0	0,0		0,00	0
607								
608 Pomatos. s.	0,2	5,6	0,04	0	0,0		0,00	0
609								
610 Merlang. m.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
611								
612 Trisopt. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,0	5,1	0,01	0
615 Limanda l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
616								
617 Bugloss. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
618 Trachur. t.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: I $\frac{1}{2}$	Datum bemonstering							
	14-15 juni		14-21		20-21 juni		20-28	
	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. (mg/m <sup>3</sup> )	Prod. ( $\mu$ g/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. (mg/m <sup>3</sup> )	Prod. ( $\mu$ g/m <sup>3</sup> d)
20 Temora lon.,				684				658
30 Acartia cl.				701				576
40 Centrop. h.				273				253
60 Pseudoc. e.				12				880
301 Phialid. h.	9,5	4,2	0,43	87	26,3	2,9	0,73	202
302								
303 Eucheil. m.	0,0		0,00		0,0	4,1	0,01	
304 overige hy.	0,0		0,00		0,0		0,00	
340 Pleurob. p.	0,1	1,6	0,00	1	0,0		0,00	0
341 Beroë grac.	0,2	5,5	0,12	10	0,7	3,6	0,15	11
306 Helgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	0,2	8,8	0,03	22	0,3	13,1	0,18	12
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,0		0,00	0	0,3	10,9	0,16	0
607								
608 Pomasos. s.	0,0		0,00	0	0,0	?	0,04	0
609								
610 Merlang. m.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
611								
612 Trisopt. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,0	2,1	0,00	1	0,0		0,00	0
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda l.	0,0	4,1	0,00	1	0,0		0,00	0
616								
617 Bugloss. l.	0,1	3,1	0,00	0	0,0		0,00	0
618 Trachur. t.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied:II	Datum bemonstering							
	14-15 juni				20-21 juni			
	14-21		20-28		14-21		20-28	
Soort	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)
20 Temora long.			30,3	1267			89,7	3056
30 Acartia clau.			4,6	441			1,6	472
40 Centropag. h.			9,3	429			2,9	280
60 Pseudocal. e.			18,9	9			10,8	586
301 Phialidium h.	154,1	3,5	5,94	371	21,7	3,7	0,90	94
302								
303 Eucheilota m.	0,0		0,00		0,0		0,00	
304 overige hydr.	0,0		0,00		0,0		0,00	
340 Fleurobr. p.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
341 Beroë gracil.	1,3	5,0	0,47	195	6,9	3,0	1,32	220
306 Helgicirrh.s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lamar.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus spr.	2,0	11,8	1,02	133	1,0	13,9	1,09	37
604								
605								
606 Hyperoplus l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
607								
608 Pomatosch. s.	0,0		0,00	0	0,1	9,1	0,04	0
609								
610 Merlangus m.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
611								
612 Trisopter. l.	0,0	8,1	0,03	0	0,0		0,00	0
613 Callionym. r.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
614 Trachinus v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda lim.	0,0	8,1	0,03	14	0,0		0,00	0
616								
617 Buglossid. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
618 Trachurus tr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
619 Onos cimbricus	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber scom.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: II-	Datum bemonstering							
	27-28 juni				27-5			
	Aantal		Gem.l. Biom.		Aantal		Gem.l. Biom.	
Soort	(N/m <sup>3</sup> )	(mm)	(mg/m <sup>3</sup> )	Prod. (µg/m <sup>3</sup> d)	(N/m <sup>3</sup> )	(mm)	(mg/m <sup>3</sup> )	Prod. (µg/m <sup>3</sup> d)
20 Temora lon.			243,5	2750			32,8	2358
30 Acartia cl.			17,6	586			7,0	500
40 Centrop. h.			37,3	387			17,3	365
60 Pseudoc. e.			43,3	817			16,3	471
301 Phialid. h.	22,4	3,5	0,83	90	17,9	3,5	0,68	185
302								
303 Eucheil. m.	0,0		0,00		0,0		0,00	
304 overige hy.	0,0		0,00		0,0		0,00	
340 Pleurob. p.	0,1	3,1	0,01	0	0,1	3,6	0,01	0
341 Beroë grac.	2,9	4,8	1,14	53	1,8	4,7	0,64	148
306 Helgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	0,2	16,1	0,29	5	0,1	10,8	0,06	58
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,1	11,1	0,03	0	0,0		0,00	0
607								
608 Pomatos. s.	0,1	6,6	0,03	0	0,1	5,3	0,03	0
609								
610 Merlang. m.	0,0		0,00	0	0,0			0
611								
612 Trisopt. l.	0,0		0,00	0	0,0			0
613 Callion. r.	0,0		0,00	0	0,0	7,1	0,03	0
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	5
616								
617 Bugloss. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
618 Trachur. t.	0,0		0,00	0	0,0	4,1	0,00	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: III

Soort	Datum bemonstering							
	14-15 juni				20-21 juni			
	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. (mg/m <sup>3</sup> )	Prod. (µg/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. (mg/m <sup>3</sup> )	Prod. (µg/m <sup>3</sup> d)
20 Temora long.			58,5	3546			124,9	4429
30 Acartia clau.			15,1	4874			59,2	4741
40 Centropag. h.			17,5	1909			44,4	1450
60 Pseudocal. e.			37,6	463			79,8	1140
301 Phialidium h.	71,9	4,0	3,17	201	24,8	2,2	0,51	266
302								
303 Eucheilota m.	0,0		0,00		0,0		0,00	
304 overige hydr.	0,0		0,00		0,0		0,00	
340 Fleurobr. p.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
341 Beroë gracil.	1,1	5,0	0,40	7	0,0	10,0	0,02	32
306 Helgicirrh.s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lamar.	0,0		0,00		0,1	73,3	122,16	
309								
603 Sprattus spr.	2,1	12,1	1,29	114	0,8	13,3	0,60	41
604								
605								
606 Hyperoplus l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
607								
608 Pomasch. s.	0,1	6,2	0,05	0	0,1	5,4	0,02	0
609								
610 Merlangus m.	0,0	4,6	0,00	9	0,0	7,7	0,09	6
611								
612 Trisopter. l.	0,0	5,1	0,01	0	0,0		0,00	0
613 Callionym. r.	0,1	4,8	0,04	0	0,0	4,1	0,00	0
614 Trachinus v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda lim.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
616								
617 Buglossid. l.	0,0	7,0	0,01	0	0,0		0,01	0
618 Trachurus tr.	0,0		0,00	0	0,0	4,1	0,00	0
619 Onos cimbrius	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber scom.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Soort	Datum bemonstering							
	27-28 juni				4-5 juli			
	27-28 juni		27-5		4-5 juli		14/6-5/7	
	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>2</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>2</sup> d)	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>2</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>2</sup> d)
20 Temora lon.			152,7	2663			182,6	3546
30 Acartia cl.			2,4	221			1,0	3279
40 Centrop. h.			6,0	454			91,3	1271
60 Pseudoc. e.			37,6	795			121,0	799
301 Phialid. h.	66,3	3,1	2,06	430	87,4	2,8	2,34	299
302								
303 Eucheil. m.	0,0		0,00		0,0		0,00	
304 overige hy.	0,6	1,1	0,00		0,0		0,00	
340 Pleurob. p.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
341 Beroë grac.	5,6	5,2	2,36	38	3,0	6,0	1,72	26
306 Helgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	0,7	15,8	0,93	29	0,4	11,7	0,52	61
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,1	7,8	0,02	0	0,2	7,2	0,03	0
607								
608 Pomatos. s.	0,3	6,9	0,12	1	0,4	6,8	0,17	0
609								
610 Merlang. m.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	4
611								
612 Trisopt. l.	0,0	-8,1	0,02	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,0	4,1	0,01	0	0,0	3,6	0,01	0
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
616								
617 Bugloss. l.	0,0	5,1	0,01	0	0,0	3,1	0,00	0
618 Trachur. t.	0,1	5,3	0,03	0	0,5	4,3	0,09	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: III $\frac{1}{2}$	Datum bemonstering							
	14-15 juni				20-21 juni			
	14-21		20-28		14-21		20-28	
Soort	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)
20 Temora lon.				2463				2290
30 Acartia cl.				840				1797
40 Centrop. h.				849				721
60 Pseudoc. e.				769				498
301 Phialid. h.	23,7	3,7	0,92	152	30,6	2,2	0,59	387
302								
303 Eucheil. w.	0,0		0,00		0,0		0,00	
304 overige hy.	0,0		0,00		0,0		0,00	
340 Pleurob. p.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
341 Beroë grac.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	177
306 Helgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0	104,8	63,94		0,0	95,0	67,44	
309								
603 Sprattus s.	2,2	11,0	0,88	178	3,8	13,3	2,78	137
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
607								
608 Pomas. s.	0,3	3,6	0,02	0	0,3	5,2	0,06	1
609								
610 Merlang. m.	0,0		0,00	0	0,0	10,1	0,03	0
611								
612 Trisopt. l.	0,0	3,1	0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,1	4,1	0,03	1	0,0		0,00	0
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
616								
617 Bugloss. l.	0,0		0,00	0	0,0	3,6	0,01	0
618 Trachur. t.	0,0		0,00	0	0,0	4,1	0,00	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: III $\frac{1}{2}$	Datum bemonstering							
	27-28 juni				4-5 juli			
	27-5		27-5		14/6-5/7		14/6-5/7	
Soort	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)
20 Temora lon.				2688				2480
30 Acartia cl.				2646				1761
40 Centrop. h.				519				696
60 Pseudoc. e.				426				564
301 Phialid. h.	81,4	2,6	2,18	493	83,1	3,0	2,44	344
302								
303 Eucheil. m.	0,0		0,00		0,6	2,1	0,08	
304 overige hy.	0,0		0,00		0,0		0,00	
340 Pleurob. p.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
341 Beroë grac.	9,4	3,2	1,91	185	1,2	6,2	0,75	121
306 Helgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0	93,0	64,70		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	0,2	14,5	0,25	11	0,3	10,8	0,27	109
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,1	7,1	0,01	0	0,0	?	0,08	0
607								
608 Pomatos. s.	0,2	7,1	0,06	0	0,0		0,00	0
609								
610 Merlang. m.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
611								
612 Trisopt. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,0	6,1	0,02	0	0,0		0,00	0
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
616								
617 Bugloss. l.	0,0		0,00	0	0,0	5,1	0,01	0
618 Trachur. t.	0,1	4,6	0,01	0	0,5	4,7	0,15	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: IV	Datum bemesting							
	14-15 juni				20-21 juni			
	14-21		20-28		14-15 juni		20-28	
Soort	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)
20 Temora lon.			4,7	120			9,9	360
30 Acartia cl.			2,1	194			2,7	838
40 Centrop. h.			0,9	68			1,5	162
60 Pseudoc. e.			6,9	1			14,0	28
301 Phialid. h.	24,6	2,8	0,63	465	88,6	1,9	1,38	423
302								
303 Eucheil. m.	0,0		0,00		0,0		0,00	
304 overige hy.	0,0		0,00		0,0		0,00	
340 Pleurob. p.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
341 Beroë grac.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
306 Helgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	1,1	11,3	0,65	63	0,4	12,7	0,23	23
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,1	5,8	0,01	0	0,1	7,3	0,01	0
607								
608 Pomatos. s.	0,2	4,7	0,03	1	0,4	6,0	0,09	1
609								
610 Merlang. m.	0,0	5,1	0,00	6	0,1	6,3	0,03	3
611								
612 Trisopt. l.	0,0	4,1	0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,3	3,5	0,07	6	0,3	4,0	0,08	1
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda l.	0,5	5,3	0,11	92	0,3	6,0	0,09	53
616								
617 Bugloss. l.	0,4	3,9	0,07	5	0,1	4,9	0,03	1
618 Trachur. t.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: IV	Datum bemonstering							
	27-28 juni				4-5 juli			
	27-5		27-5		14/6-5/7		14/6-5/7	
Soort	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. (mg/m <sup>3</sup> )	Prod. (µg/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. (mg/m <sup>3</sup> )	Prod. (µg/m <sup>3</sup> d)
20 Temora lon.			22,2	512			38,3	331
30 Acartia cl.			12,5	1012			11,7	681
40 Centrop. h.			17,1	236			42,2	155
60 Pseudoc. e.			35,5	58			28,7	29
301 Phialid. h.	8,0	1,8	0,12	317	59,3	1,3	0,51	402
302								
303 Eucheil. r.	0,0	8,1	0,01		0,0		0,00	
304 overige hy.	0,0		0,00		0,7	2,1	0,01	
340 Pleurob. p.	0,0	1,1	0,00	0	0,0	3,1	0,00	0
341 Beroë grac.	0,0	5,6	0,02	0	0,0		0,00	0
306 Helgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	0,2	10,4	0,11	9	0,0	15,7	0,09	32
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,4	8,6	0,11	0	0,1	8,3	0,08	0
607								
608 Fomatos. s.	0,1	4,1	0,01	0	0,2	5,0	0,04	0
609								
610 Merlang. m.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	3
611								
612 Trisopt. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,0		0,00	1	0,1	3,8	0,03	2
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,0	4,1	0,00	0
615 Limanda l.	0,0	6,1	0,01	41	0,1	6,4	0,04	62
616								
617 Bugloss. l.	0,0	8,1	0,02	0	0,0	4,1	0,00	2
618 Trachur. t.	0,0	6,1	0,01	0	0,0		0,00	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: V	Datum bemonstering							
	14-15 juni				20-21 juni			
	14-21		20-28		20-28		20-28	
Soort	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. (mg/m <sup>3</sup> )	Prod. (µg/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. (mg/m <sup>3</sup> )	Prod. (µg/m <sup>3</sup> d)
20 Lemora lon.			3,0	82			4,6	162
30 Acartia cl.			1,6	227			3,2	265
40 Centrop. h.			0,6	82			1,2	69
60 Pseudoc. e.			0,3	1			1,6	8
301 Phialid. h.	16,7	2,9	0,48	287	62,2	2,2	1,14	368
302								
303 Eucheil. m.	0,0		0,00		0,0		0,00	
304 overige hy.	0,0	2,1	0,00		0,0		0,00	
340 Fleurob. p.	0,2	1,6	0,01	2	0,0		0,00	0
341 Beroë grac.	0,1	3,-	0,01	1	0,0		0,00	0
306 Helgici. s.	0,0				0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0	133,8	32,46		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	0,9	11,6	0,41	106	1,4	12,3	0,35	97
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,0		0,00	0	0,2	7,7	0,05	0
607								
608 Tomatos. s.	0,0	4,6	0,01	0	0,1	6,9	0,03	0
609								
610 Merlang. m.	0,1	6,1	0,02	12	0,1	7,4	0,05	9
611								
612 Trisopt. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,1	3,7	0,03	2	0,0	3,3	0,01	3
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda l.	0,2	6,7	0,09	113	0,1	7,9	0,12	39
616								
617 Bugloss. l.	0,1	4,3	0,02	2	0,1	4,7	0,03	1
618 Trachur. t.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
619 Onos cimbr.	0,0	5,1	0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: V	Datum bemonstering							
	27-28 juni				4-5 juli			
	27-5		27-5		14/6-5/7		14/6-5/7	
Soort	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)
20 Temora lon.			15,2	149			4,3	131
30 Acartia cl.			2,9	142			1,0	211
40 Centrop. h.			0,8	690			2,0	280
60 Pseudoc. e.			1,9	31			1,2	13
301 Phialid. h.	29,8	1,9	0,46	381	64,1	2,1	1,21	345
302								
303 Eucheil. m.	0,0		0,00		0,0		0,00	
304 overige hy.	0,3	2,1	0,01		0,0		0,00	
340 Pleurob. p.	0,0	2,1	0,00	0	0,0		0,00	1
341 Beroë grac.	0,0		0,00	1	0,0	3,1	0,01	1
306 Helgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	0,7	12,1	0,31	52	0,5	12,2	0,30	85
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,3	8,1	0,08	0	0,4	6,9	0,10	0
607								
608 Pomatos. s.	0,1	6,4	0,03	0	0,2	6,7	0,07	0
609								
610 Merlang. m.	0,0	8,1	0,02	0	0,0		0,00	7
611								
612 Trisopt. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,3	4,3	0,12	3	0,1	3,7	0,02	2
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda l.	0,1	6,3	0,05	34	0,0	4,6	0,00	78
616								
617 Bugloss. l.	0,0	6,4	0,02	0	0,0	3,6	0,00	1
618 Trachur. t.	0,0	5,1	0,00	0	0,1	4,6	0,01	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0	8,6	0,02	0	0,0	5,6	0,01	0

Tabel IV (vervolg)

Soort	Datum bezonstering							
	14-15 juni		14-21		20-21 juni		20-28	
	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. (mg/m <sup>2</sup> )	Prod. (µg/m <sup>2</sup> d)	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. (mg/m <sup>2</sup> )	Prod. (µg/m <sup>2</sup> d)
20 Lemora lon.			0,4	35			3,0	38
30 Acartia cl.			5,3	250			2,1	118
40 Centrop. h.			1,1	60			1,2	44
60 Pseudoc. e.			0,1	20			1,4	17
301 Rhialid. h.	27,3	2,2	0,52	207	29,0	2,4	0,64	279
302								
303 Eucheil. m.	0,0		0,00		0,0		0,00	
304 Overige hy.	0,0		0,00		0,3	2,1	0,01	
340 Aleurob. p.	0,9	1,7	0,05	15	0,5	2,4	0,05	5
341 Beroë rac.	0,0		0,00	1	0,2	4,6	0,07	2
306 Belgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	3,0	10,9	1,02	207	1,3	13,4	0,94	140
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,0	12,0	0,01	0	0,0		0,00	0
607								
608 Tomatos. s.	0,2	4,9	0,03	0	0,1	5,8	0,01	0
609								
610 Merlang. m.	0,0	6,3	0,02	8	0,1	8,1	0,09	4
611								
612 Trisopt. l.	0,0			0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,0	6,0	0,01	0	0,0		0,00	0
614 Trachin. v.	0,0	4,1	0,00	0	0,0		0,00	0
615 Limanda l.	0,3	5,5	0,09	142	0,2	7,1	0,17	107
616								
617 Bugloss. l.	0,4	4,2	0,10	5	0,2	4,5	0,04	2
618 Trachur. t.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: VI	Datum bemonstering							
	27-28 juni				4-5 juli			
	27-5		27-5		14/6-5/7		14/6-5/7	
Soort	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>3</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)
20 Temora lon.			1,0	51			6,6	41
30 Acartia cl.			1,4	42			1,0	137
40 Centrop. h.			0,9	15			0,2	40
60 Pseudoc. e.			0,1	1			0,3	13
301 Phialid. h.	58,0	2,8	1,66	358	56,7	1,9	0,77	281
302								
303 Eucheil. m.	0,0		0,00		0,0		0,00	
304 overige hy.	0,0		0,00		0,0		0,00	
340 Pleurob. p.	0,1	4,1	0,01	0	0,0	2,6	0,00	7
341 Beroë grac.	0,0	3,1	0,01	0	0,0	2,1	0,00	1
306 Helgici. s.	0,0	4,1	0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	1,9	12,4	1,07	123	0,8	11,9	0,35	157
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,0		0,00	0	0,0	6,1	0,00	0
607								
608 Pomatos. s.	0,1	5,3	0,01	0	0,1	5,2	0,05	0
609								
610 Merlang. m.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	3
611								
612 Trisopt. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,0	4,1	0,00	0	0,0	6,0	0,01	0
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,1	3,9	0,01	0
615 Limanda l.	0,0	6,6	0,01	5	0,0	11,0	0,03	85
616								
617 Bugloss. l.	0,0	4,4	0,01	1	0,0	5,7	0,01	2
618 Trachur. t.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: VI <sub>1</sub>	Datum bemonstering							
	14-15 juni				20-21 juni			
	14-21		20-28		14-21		20-28	
Soort	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom <sub>3</sub> (mg/m <sup>3</sup> )	Prod <sub>3</sub> (µg/m <sup>3</sup> d)
20 Temora lon.				31				34
30 Acartia cl.				249				234
40 Centrop. h.				53				22
60 Pseudoc. e.				1				1
301 Phialid. h.	27,5	2,4	0,57	121	7,4	3,2	0,24	458
302								
303 Eucheil. m.	0,0		0,00		0,0			
304 overige hy.	0,0		0,00		0,2	4,0	0,01	
340 Pleurob. p.	0,7	1,9	0,04	12	0,5	2,7	0,07	4
341 Beroë grac.	0,0		0,00	1	0,1	3,6	0,02	1
306 Helgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	2,3	10,6	0,72	150	0,7	12,4	0,38	104
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,0	?	0,04	0	0,0		0,00	0
607								
608 Pomatos. s.	0,1	4,8	0,02	0	0,0		0,00	0
609								
610 Merlang. m.	0,2	5,7	0,06	17	0,0		0,00	6
611								
612 Trisopt. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	120
615 Limanda l.	0,3	5,8	0,09	155	0,0		0,00	
616								
617 Bugloss. l.	0,3	4,5	0,07	4	0,0		0,00	2
618 Trachur. t.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel IV (vervolg)

Gebied: VI $\frac{1}{2}$	Datum bemnstering							
	27-28 juni				4-5 juli			
	27-5		14/6-5/7		27-5		14/6-5/7	
Soort	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. (mg/m <sup>2</sup> )	Prod. ( $\mu$ g/m <sup>2</sup> d)	Aantal (N/m <sup>2</sup> )	Gem.l. (mm)	Biom. (mg/m <sup>2</sup> )	Prod. ( $\mu$ g/m <sup>2</sup> d)
20 Temora lon.				203				89
30 Acartia cl.				292				258
40 Centrop. h.				40				38
60 Pseudoc. e.				13				5
301 Phialid. h.	113,7	2,2	2,29	713	63,7	1,7	0,86	431
302								
303 Eucheil. m.	0,0		0,00		0,0		0,00	
304 overige hy.	0,0	7,1	0,00		0,8	1,6	0,01	
340 Pleurob. p.	0,0	2,1	0,00	1	0,1	2,6	0,01	6
341 Berœe grac.	0,0		0,00	1	0,1	2,6	0,01	1
306 Helgici. s.	0,0		0,00		0,0		0,00	
308 Cyanea lam.	0,0		0,00		0,0		0,00	
309								
603 Sprattus s.	1,8	12,7	1,13	112	0,9	11,7	0,45	122
604								
605								
606 Hyperopl. l.	0,0		0,00	0	0,1	7,3	0,02	0
607								
608 Pomas. s.	0,1	5,1	0,01	0	0,2	4,6	0,02	0
609								
610 Merlang. m.	0,0	?	0,10	6	0,0		0,00	10
611								
612 Trisopt. l.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
613 Callion. r.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
614 Trachin. v.	0,0		0,00	0	0,1	3,8	0,01	0
615 Limanda l.	0,0		0,00	41	0,0	10,1	0,04	104
616								
617 Bugloss. l.	0,0		0,00	0	0,1	2,6	0,00	1
618 Trachur. t.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
619 Onos cimbr.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0
620 Scomber sc.	0,0		0,00	0	0,0		0,00	0

Tabel V

Per periode worden voor een aantal soorten(groepen), voor alle gebieden, de gevonden biomassa's ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) gegeven. Waarbij het kustgebied is samengesteld uit de gebieden I, II en III en het offshore gebied uit de gebieden IV, V en VI bestaat. Zowel voor het kust- als voor het offshore gebied zijn de bijbehorende L.D.R.'s gegeven. NB: de kwallen zijn in deze tabel alle gevonden hydromedusen en ctenophoren; deze groep + de vislarven vormen de predatoren.

Tocht/periode Soort(groepen)	Biomassa per gebied, per tocht ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ )					Kust	L.D.R. <sub>1</sub> (dag <sup>-1</sup> )
	I	I $\frac{1}{2}$	II	III	III $\frac{1}{2}$		
14/15 juni							
Copepoden	44,0	37,5	63,1	128,7	135,7	78,6	
Predatoren	1,29	0,58	7,49	4,97	1,95	4,58	
Vislarven	0,21	0,03	1,08	1,40	1,03	0,90	
Kwallen	1,08	0,55	6,41	3,57	0,92	3,69	
Phialidium	0,92	0,43	5,94	3,17	0,92	3,34	
Pleurobrachia	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
Beroë	0,15	0,12	0,47	0,40	0,00	0,34	
Scyphomedusen	0,00	0,00	0,00	0,00	63,94	0,00	
20/21 juni							
Copepoden	62,6	36,9	105,0	308,3	247,5	158,6	
Predatoren	0,83	1,27	3,35	1,25	3,47	1,81	
Vislarven	0,26	0,38	1,13	0,72	2,88	0,70	
Kwallen	0,57	0,89	2,22	0,53	0,59	1,11	
Phialidium	0,47	0,73	0,90	0,51	0,59	0,63	
Pleurobrachia	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
Beroë	0,10	0,15	1,32	0,02	0,00	0,48	
Scyphomedusen	0,00	0,00	0,00	122,16	67,44	40,72	
27/28 juni							
Copepoden	43,9	80,1	341,7	198,7	246,5	194,8	
Predatoren	4,93	3,91	2,32	5,56	4,44	4,27	
Vislarven	0,18	0,05	0,35	1,14	0,35	0,56	
Kwallen	4,75	3,86	1,98	4,42	4,09	3,72	
Phialidium	3,51	2,87	0,83	2,06	2,18	2,13	
Pleurobrachia	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	
Beroë	1,24	0,56	1,14	2,36	1,91	1,58	
Scyphomedusen	0,00	0,00	0,00	0,00	64,70	0,00	
4/5 juli							
Copepoden	111,7	81,2	73,4	395,9	553,1	193,7	
Predatoren	1,62	1,22	1,45	4,88	3,78	2,65	
Vislarven	0,01	0,01	0,12	0,82	0,51	0,32	
Kwallen	1,61	1,20	1,33	4,06	3,27	2,33	
Phialidium	0,17	0,10	0,68	2,34	2,44	1,06	
Pleurobrachia	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,01	
Beroë	1,39	1,10	0,64	1,72	0,75	1,25	
Scyphomedusen	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
14/15 juni - 4/5 juli							
Copepoden	65,6	58,9	145,8	257,9	295,7	156,4	+0,04
Predatoren	2,17	1,75	3,65	4,17	3,41	3,33	(-0,01)
Vislarven	0,17	0,12	0,67	1,02	1,19	0,62	-0,05
Kwallen	2,00	1,63	2,99	3,15	2,22	2,71	(-0,01)
Phialidium	1,27	1,03	2,09	2,02	1,53	1,79	(-0,04)
Pleurobrachia	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,01	
Beroë	0,72	0,48	0,89	1,13	0,67	0,91	+0,07
Scyphomedusen	0,60	0,00	0,00	30,54	49,63	10,18	

Tabel V (vervolg)

Tocht/periode Soort (groepen)	Biomassa per gebied, per tocht (mg.m <sup>-3</sup> )				L.D.R. <sub>1</sub> Offsh. (dag <sup>-1</sup> )	
	IV	V	VI	VI $\frac{1}{2}$		
14/15 juni						
Copepoda	14,6	5,5	6,9	6,9	9,0	
Predatoren	1,57	1,08	1,85	1,61	1,50	
Vislarven	0,94	0,58	1,28	1,00	0,93	
Kwallen	0,63	0,50	0,57	0,61	0,57	
Phialidium	0,63	0,48	0,52	0,57	0,54	
Pleurobrachia	0,00	0,01	0,05	0,04	0,02	
Beroë	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	
Scyphomedusen	0,00	32,46	0,00	0,00	10,82	
20/21 juni						
Copepoden	28,1	10,6	7,7	4,7	15,5	
Predatoren	1,94	2,28	2,02	0,72	2,08	
Vislarven	0,56	1,14	1,25	0,38	0,98	
Kwallen	1,38	1,14	0,77	0,34	1,10	
Phialidium	1,38	1,14	0,64	0,24	1,05	
Pleurobrachia	0,00	0,00	0,05	0,07	0,02	
Beroë	0,00	0,00	0,07	0,02	0,02	
Scyphomedusen	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
27/28 juni						
Copepoden	87,3	20,8	3,4	8,2	37,2	
Predatoren	0,42	1,12	2,78	4,53	1,44	
Vislarven	0,27	0,65	1,10	1,24	0,67	
Kwallen	0,15	0,47	1,63	2,29	0,77	
Phialidium	0,12	0,46	1,66	2,29	0,75	
Pleurobrachia	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	
Beroë	0,02	0,00	0,01	0,00	0,01	
Scyphomedusen	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
4/5 juli						
Copepoden	120,9	8,5	8,1	22,8	45,8	
Predatoren	0,80	1,73	1,23	1,43	1,25	
Vislarven	0,28	0,51	0,46	0,54	0,42	
Kwallen	0,52	1,22	0,77	0,89	0,84	
Phialidium	0,51	1,21	0,77	0,86	0,83	
Pleurobrachia	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	
Beroë	0,00	0,01	0,00	0,01	0,00	
Scyphomedusen	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
14/15 juni - 4/5 juli						
Copepoden	62,7	11,4	6,5	10,7	26,9	+0,07
Predatoren	1,18	1,55	1,97	2,07	1,57	(-0,01)
Vislarven	0,51	0,72	1,02	0,79	0,75	-0,04
Kwallen	0,67	0,83	0,95	1,03	0,82	(+0,01)
Phialidium	0,63	0,32	0,90	0,99	0,30	(+0,01)
Pleurobrachia	0,00	0,00	0,03	0,03	0,01	-0,11
Beroë	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	(-0,01)
Scyphomedusen	0,00	8,12	0,00	0,00	2,71	

Tabel VI

Per periode worden voor een aantal soorten(groepen), voor alle gebieden, de gevonden productiecijfers ( $\mu\text{gr per m}^3$  per dag) gegeven, waarbij het kustgebied is samengesteld uit de gebieden I, II en III en het offshore gebied uit de gebieden IV, V en VI bestaat. Zowel voor het kust- als voor het offshore gebied zijn de bijbehorende L.D.k.'s gegeven. Voor de Copepoden zijn i.p.v. de productiecijfers de mortaliteitscijfers ( $\mu\text{gr per m}^3$  per dag) gegeven.

NB: de vislarven zijn in deze tabel: *Sprattus s.*, *Limanda l.*, *Callionymus r.*, *Pomatoschistus spec.*, *Merlangus m.*, *Buglossidium l.* en *Hyperoplus l.*; de kwallen bestaan hier uit *Phialidium h.*, *Beroë g.* en *Pleurobrachia p.*; deze twee groepen vormen samen de predatoren.

Periode Soort(groepen)	Productie per gebied, per periode ( $\mu\text{g.m}^{-3}\text{dag}^{-1}$ )					L.D.K. <sub>1</sub> (dag <sup>-1</sup> )
	I	I <sub>2</sub>	II	III	III <sub>2</sub>	
14/15 juni - 20/21 juni						
Copepoden	2723	1670	2146	10792	4921	5220
Predatoren	140	141	785	504	429	476
Vislarven	73	38	222	286	281	194
Kwallen	67	103	563	218	148	283
Phialidium	58	92	368	211	148	212
Pleurobrachia	2	1	0	0	0	1
Beroë	17	10	195	7	0	73
20/21 juni - 27/28 juni						
Copepoden	2525	2367	4394	11760	5306	6226
Predatoren	275	242	374	394	705	297
Vislarven	38	18	56	123	212	72
Kwallen	237	224	318	271	493	275
Phialidium	223	213	98	239	316	187
Pleurobrachia	0	0	0	0	0	0
Beroë	14	11	220	32	177	89
27/28 juni - 4/5 juli						
Copepoden	2803	2657	4540	4133	6279	3825
Predatoren	267	173	138	500	648	302
Vislarven	7	0	8	47	18	21
Kwallen	260	173	130	453	630	281
Phialidium	201	146	90	415	445	235
Pleurobrachia	0	0	0	0	0	0
Beroë	59	27	40	38	185	46
14/15 juni - 4/5 juli						
Copepoden	2684	2231	3693	8895	5502	5091 (-0,02)
Predatoren	231	184	433	413	604	559 (-0,04)
Vislarven	39	18	96	152	130	66 -0,14
Kwallen	192	166	337	314	424	281 (-0,00)
Phialidium	161	150	185	288	303	211 (-0,01)
Pleurobrachia	1	0	0	0	0	0
Beroë	30	16	152	26	121	69 (-0,03)

Tabel VI (vervolg)

Periode Soort (groepen)	Productie per gebied, per periode ( $\mu\text{g.m}^{-3}\text{.dag}^{-1}$ )				L.D.R. <sub>1</sub> Offsh. ( $\text{dag}^{-1}$ )	
	IV	V	VI	VI <sub>2</sub>		
14/15 juni - 20/21 juni						
Copepoden	383	392	365	334	380	
Predatoren	124	161	224	224	170	
Vislarven	124	153	208	211	163	
Kwallen	0	3	16	13	6	
Phialidium	0	0	0	0	0	
Pleurobrachia	0	2	15	12	6	
Beroë	0	1	1	1	1	
20/21 juni - 27/28 juni						
Copepoden	1380	504	217	291	700	
Predatoren	67	130	162	166	120	
Vislarven	67	130	155	161	117	
Kwallen	0	0	7	5	2	
Phialidium	0	0	0	0	0	
Pleurobrachia	0	0	5	4	2	
Beroë	0	0	2	1	1	
27/28 juni - 4/5 juli						
Copepoden	1818	1012	109	548	980	
Predatoren	46	53	40	32	46	
Vislarven	46	52	40	30	46	
Kwallen	0	1	0	2	0	
Phialidium	0	0	0	0	0	
Pleurobrachia	0	0	0	1	0	
Beroë	0	1	0	1	0	
14/15 juni - 4/5 juli						
Copepoden	1196	636	230	391	687	+0,06
Predatoren	78	114	141	156	111	-0,08
Vislarven	78	112	133	149	108	-0,08
Kwallen	0	2	8	7	3	-0,14
Phialidium	0	0	0	0	0	
Pleurobrachia	0	1	7	6	3	-0,14
Beroë	0	1	1	1	1	-0,07

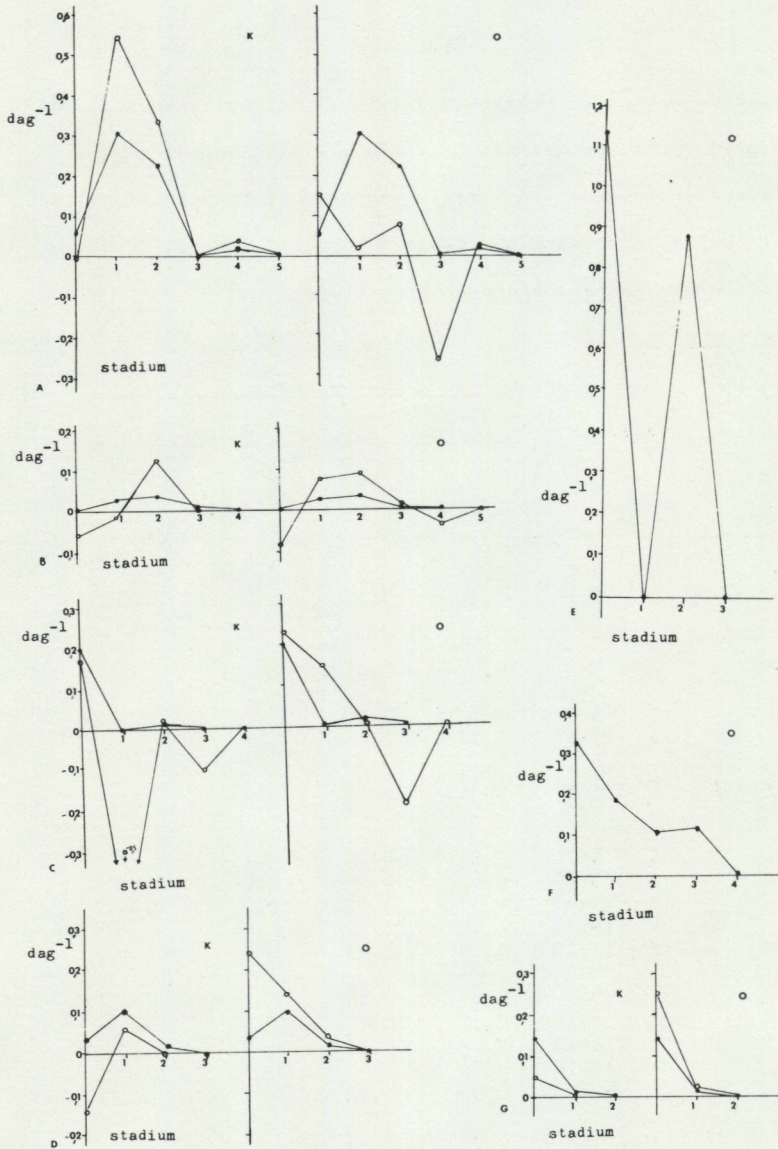


fig 4

Fig. 4. De relatieve ontwikkelingssnelheden ( $d_i$ 's) ( $\text{dag}^{-1}$ ) voor een aantal vislarven, te weten voor *Sprattus s.*, *Buglossidium l.*, *Callionymus r.*, *Pomatoschystus spec.*, *Limanda l.*, *Hyperoplus l.* en *Merlangus m.* Uitgezet per soort de  $d_i$ 's gemiddeld over alle deelgebieden (●) (voor alle soorten gebruikt in Tabel IV en voor alle behalve *Sprattus s.* ook in Tabel VI); de  $d_i$ 's gemiddeld over de kust- en de  $d_i$ 's gemiddeld over de offshore gebieden (○) (alleen voor *Sprattus s.* gebruikt in Tabel VI), waarbij k het kust- en o het offshore gebied aangeeft. A: *Sprattus s.* B: *Hyperoplus l.* C: *Pomatoschystus spec.* D: *Buglossidium l.* E: *Merlangus m.* F: *Limanda l.* G: *Callionymus r.*

Tabel VII

Vermeld staan de gebruikte relatieve ontwikkelingssnelheden ( $d_i$ ) van een aantal predatoren, de daarmee bepaalde P/B-coëfficiënten en de relatieve sterfte snelheden ( $m_i$ ) van de copepoden. De laatste kolom geeft aan in welke tabel deze waarden zijn gebruikt. Bij het stadium staat ook de lengteklasse aangegeven (predatoren: mm)

Voor Offshore zijn de waarden alleen ingevuld indien zij afwijken van de Kust.

Soort	Stadium	Gebied				Tabel	
		Kust		Offshore			
		$d_i$ (dag <sup>-1</sup> )	(P/B) <sub>i</sub> (dag <sup>-1</sup> )	$d_i$ (dag <sup>-1</sup> )	(P/B) <sub>i</sub> (dag <sup>-1</sup> )		
Phialidium h.	1	1-2	0,31	0,93	0,00	0,00	VI
	2	3-4	0,24	0,18	0,00	0,00	
	1	1-2	0,33	0,99			IV
	2	3-4	0,08	0,06			
Beroë g.	1	1-2	0,50	1,88			IV, VI
	2	3-4	0,11	0,14			
Fleurobrachia p.	1	1-2	0,16	0,60			IV, VI
	2	3-4	0,02	0,03			
Sprattus s.	1	5-7	0,00	0,00	0,15	0,45	VI
	2	8-10	0,53	0,96	0,02	0,04	
	3	11-13	0,33	0,43	0,07	0,09	
	4	14-16	0,00		0,00		
	5	17-19	0,04	0,03	0,03	0,02	
	1	5-7	0,05	0,15			IV
	2	8-10	0,30	0,54			
	3	11-13	0,22	0,29			
	4	14-16	0,00				
	5	17-19	0,02	0,02			
Limanda l.	1	3-4	0,33	0,99			IV, VI
	2	5-6	0,18	0,30			
	3	7-8	0,11	1,26			
	4	9-10	0,16	2,35			
Hyperoplus l.	1	4-5	0,00				IV, VI
	2	6-7	0,03	0,03			
	3	8-9	0,03	0,02			
Pomatoschystus spec.	1	2-3	0,20	0,53			IV, VI
	2	4-5	0,00				
	3	6-7	0,02	0,02			

Tabel VII (vervolg)

Soort	Stadium	Gebied				Tabel
		Kust		Offshore		
		$d_i$ (dag <sup>-1</sup> )	(P/B) <sub>i</sub> (dag <sup>-1</sup> )	$d_i$ (dag <sup>-1</sup> )	(P/B) <sub>i</sub> (dag <sup>-1</sup> )	
Merlangus m.	1	4-5	1,13	1,88	IV,	
	2	6-7	0,00		VI	
	3	8-9	0,88	0,67		
Callionymus r.	1	2-3	0,14	0,32	IV,	
	2	4-5	0,01	0,01	VI	
Buglossidium l.	1	2-3	0,04	0,09	IV,	
	2	4-5	0,10	0,12	VI	
	3	6-7	0,02	0,02		
Soort	Stadium	$m_i$ (dag <sup>-1</sup> )				
Temora l.	1	0,004		IV,		
	2	0,099		VI		
	3	0,068				
	4	0,017				
	5	0,020				
Acartia c.	1	0,156		IV,		
	2	0,000		VI		
	3	0,154				
	4	0,079				
	6	0,229				
Centropagus h.	1	0,000		IV,		
	2	0,133		VI		
	3	0,166				
	5	0,058				
Pseudocalanus e.	1	0,130		IV,		
	2	0,000		VI		
	3	0,249				

uit te rekenen (zie 3.5.4.). Daarmee berekenden we opnieuw productiecijfers door ze te vermenigvuldigen met de gemiddelde biomassa van het betreffende stadium over de perioden tussen twee opeenvolgende tochten. De op deze manier berekende produktiecijfers staan vermeld in Tabel IV en VI. --Voor Tabel VI zijn sommige productiewaarden herzien namelijk die voor *Phialidium h.* en *Sprattus s.* en alle waarden waar deze een onderdeel van vormden. Bij de "oude" waarden, zoals in Tabel IV, waren de productiewaarden berekend met  $d_i$ 's die waren samengesteld uit de  $d_i$ 's van het gehele onderzoeksgebied. Voor Tabel VI is zowel voor *Phialidium h.* als voor *Sprattus s.*, bij het berekenen van de productiecijfers onderscheid gemaakt tussen kust- en offshoregebied, zodat er een  $d_i$  voor de kust en een  $d_i$  voor het offshore gebied gebruikt zijn. Dit, ondanks het bovengenoemde resultaat van de student toets. Wij hebben ons bij deze herberekening tot *Phialidium h.* en *Sprattus s.* beperkt, aangezien deze soorten sterk overheersen.--

Een identieke aanpak hebben wij gevolgd bij het berekenen van de mortaliteitscijfers van de copepoden. Hierbij werden de relatieve sterftsnelheden direct met de gemiddelde biomassa's vermenigvuldigd.

Uit Tabel VI in combinatie met Tabel V bleken de volgende resultaten.

- De predatoren produceerden vooral aan de kust (gemiddeld 11% van het drooggewicht per dag) met name *Phialidium h.* en weinig offshore (gem. 7% per dag), waar de produktie bijna geheel door de vislarven werd bepaald. De produktie van de predatoren nam over het hele gebied af gedurende de periode van onderzoek, het sterkst in het offshore gebied, waar de copepoden biomassa een factor 6 kleiner was dan in het kustgebied.

- De vislarven produceerden relatief iets meer in het offshore gebied (gem. 14% per dag) dan aan de kust (gem. 13% per dag). De produktie over het hele gebied nam af, vooral aan de kust.
- De ctenophoren en hydromedusen (met name *Phialidium h.*) produceerden vrijwel uitsluitend in het kustgebied (gem. 10% per dag, *Phialidium h.* gem. 12% per dag), waar gedurende alle tochten een vrijwel gelijke productie werd bereikt. Offshore was de productie laag en nam over de hele periode gezien iets af. Offshore wordt de productie van de hydromedusen en ctenophoren vooral bepaald door *Pleurobrachia p.*
- De mortaliteit van de copepoden was, evenals de productie, veel hoger in het kust- dan in het offshore gebied (beide gem. een factor 7). De mortaliteit nam aan de kust af en offshore toe.
- Aan de kust bleek de mortaliteit van de copepoden steeds minstens een factor 9 maal (gemiddeld over alle gebieden over de gehele periode 14 maal) zoveel te zijn als de productie van de predatoren. Dit komt overeen met een ecologische efficiëntie van maximaal 11% (een vrij lage efficiëntie) indien alle mortaliteit werd veroorzaakt door predatie van hydromedusen, ctenophoren en vislarven. Wellicht waren ook andere predatoren hier van belang, met name de scyphomedusen die vooral in het kustgebied voorkwamen.
- In het offshore gebied blijkt dit heel anders uit te vallen. Hier was de mortaliteit van de copepoden minimaal slechts een factor 1,3 groter dan de productie van de door ons bekeken predatoren, vnl. vislarven. (Het "teveel" aan productie werd hier niet veroorzaakt door bijv. *Phialidium h.* en *Beroë g.*, die beide zowel van copepoden als van andere predatoren (resp. vislarven en *Pleurobrachia p.*) kunnen leven). Dit zou een ecologische efficiëntie van 77% betekenen, hetgeen véél te

Tabel VIII

Berekende productie- en mortaliteitscijfers voor predatoren en copepoden voor het kust- en offshore gebied.

Gebied	Productie	Mortaliteit	Productie
	Copepoden ( $\mu\text{gr}/\text{m}^3$ )	Copepoden ( $\mu\text{gr}/\text{m}^3$ )	Predatoren ( $\mu\text{gr}/\text{m}^3$ )
Kust	9133	5091	359
Offshore	1367	687	111

hoog is. Kennelijk beperkten de vislarven zich bij het voeden hier niet tot de copepoden.

- De produktie van de copepoden blijkt, gemiddeld over de hele periode en over alle stations, zowel in het kust- als in het offshore gebied groter te zijn geweest dan de mortaliteit (zie Tabel VIII). De biomassa van de copepoden nam dus toe, zoals ook blijkt uit de L.D.R.'s van Tabel V. Ook indien we direkt de produktie van de copepoden vergelijken met de produktie van de predatoren (dus de mortaliteit buiten beschouwing laten) blijkt dat in beide gebieden zo'n hoge copepoden produktie was dat zelfs bij een ecologische efficiëntie van ongeveer 10% de biomassa nog niet zou afnemen.

Verder valt op te merken dat:

- in het offshore gebied de berekende mortaliteit van de copepoden toenam (evenals de biomassa) terwijl de produktie van de predatoren afnam.
- in het kustgebied de mortaliteit van de copepoden afnam (terwijl de biomassa ervan toenam) evenals de produktie van de predatoren .

#### 4.6. Enkele waargenomen afwijkingen

Bij *Phialidium h.* werd één individu gevonden met 2 magen; dit verschijnsel komt zelden voor (RUSSELL, 1953).

- Er werden meerdere exemplaren van *Phialidium h.* gevonden met een afwijkend aantal radiale kanalen.
- Een andere waargenomen (2 maal) afwijking m.b.t. de radiale kanalen bij *Phialidium h.* is dat 2 van de 4 radiale kanalen bij de maag tot 1 kanaal zijn "samengegroeid" en pas op enige afstand van de maag splitsen.
- Verder werden er bij *Phialidium h.* regelmatig bepaalde structuren aangetroffen. Vermoedelijk waren dit parasieten of mischien larvale zeeanemonen.

#### 5. CONCLUSIES

Zoals uit de resultaten blijkt, had de terugval van de copepoden dichtheden nog niet plaatsgevonden. Dit zou verband kunnen houden met de lage voorjaarstemperaturen, waardoor een vertraging in de ontwikkeling van het herbivore zoöplankton kan zijn opgetreden. Hoe dan ook, dit onderzoek kan geen antwoord geven op de in de inleiding genoemde probleemstelling.

Wel hebben we kunnen kijken of we een verband konden vinden tussen de mate van voorkomen en produktie resp. mortaliteit van de verschillende predatoren en de copepoden, waarbij wij er wel op willen wijzen dat i.v.m. de grote betrouwbaarheidsintervallen de relatieve ontwikkelings- en sterftesnelheden per stadium (zie 3.5.4.) geen "harde" conclusies getrokken kunnen worden.

In het offshore gebied, waar de terugval van de copepoden nog niet is begonnen, vinden we dat de berekende mortaliteit van de copepoden (evenals de biomassa) toeneemt en de produktie

van de predatoren (evenals de biomassa) afneemt. Het lijkt dan ook onwaarschijnlijk dat de predatoren de terugval van de copepoden zullen gaan veroorzaken. Dit laatste geldt ook voor het kustgebied, waar de terugval misschien net begonnen is. We vonden echter wel een significante positieve correlatie ( $P < 0.05$ ) tussen de productie van de predatoren en de mortaliteit van de copepoden, op grond van de waarden daarvan van alle kust- en offshore gebieden (exclusief "halve diepte") voor de drie perioden (18 punten). Daaruit blijkt dat predatie door de door ons beschouwde predatoren een bepalende factor kan zijn voor de hoogte van de mortaliteit van de copepoden, ook al is predatie waarschijnlijk niet de hoofdoorzaak van de terugval van de copepoden.

Er bleek dat de biomassa van de copepoden als van de predatoren in het kustgebied het hoogst was. De biomassa-verhouding tussen predatoren (exclusief scyphomedusen) was in het kustgebied 50:1 en in het offshore gebied 17:1. Ondanks de lage copepoden dichtheden in het offshore gebied bleken de vislarven zich te kunnen ontwikkelen, waarbij ze vermoedelijk ook op andere dieren dan de copepoden predeerden. In het kustgebied zijn de relatieve ontwikkelingssnelheden zowel bij de kwallen (*Phialidium h.* en *Beroë g.*) als bij de vislarven hoger. Bovendien is het mogelijk dat zij hier volstaan met het eten van copepoden, waarbij in dit gebied waarschijnlijk ook de scyphomedusen belangrijke predatoren van de copepoden zijn. Het is echter de vraag hoe belangrijk: zij prefereren (hydro)medusen (o.a. *Phialidium h.*) en ctenophoren (met name *Pleurobrachia p.*) en deze soorten zijn in ruime mate aanwezig. Daarbij komt dat *Chrysaora h.* geen copepoden eet (vgl. RUSSELL, 1970).

## 6. DISCUSSIE

Het is jammer dat we de afname van de copepodendichtheden gemist hebben én dat we zulke grote betrouwbaarheidsintervallen vonden voor de relatieve ontwikkelings- en sterfte snelheden. De problemen zijn te ondervangen door een uitgebreider vaarschema, hetgeen uiteraard meer (peperdure) vaartijd met zich meebrengt.

- Meer tochten over een langere periode zouden de kans om de afname van de copepodendichtheden te treffen groter maken en de  $d_i$ 's en  $m_i$ 's zouden, indien deze over de hele periode ongeveer constant zijn, nauwkeuriger bepaald worden.

- Door de monsteren met kortere tussenpozen zouden de  $d_i$ 's en  $m_i$ 's (vooral indien deze variëren in het verloop van de tijd) nauwkeuriger bepaald kunnen worden. Door ze voor (bij voorkeur gedeeltelijk overlappende) groepen van achtereenvolgende tochten uit te rekenen, valt na te gaan of en hoe de  $d_i$ 's en  $m_i$ 's variëren in het verloop van de tijd.

De copepodenauplii en de copepoditen vormen het belangrijkste voedsel van de vislarven en *Phialidium h.* (LEBOUR, 1918, 1919, 1922). Ook behoren de copepoden tot het voedselpakket van *Beroë g.* (LEBOUR, 1922) maar uitsluitend wanneer zijn voorkeursvoedsel *Pleurobrachia p.* (GREVE, 1970) niet aanwezig is. *Beroë g.* kan, ook wanneer *Pleurobrachia p.* niet meer aanwezig is, nog in hoge dichtheden blijven voorkomen (RUSSELL, 1933; GREVE, 1971). Daarbij is onduidelijk wat dan zijn hoofdvoedsel is. Bij ons onderzoek troffen wij weinig *Pleurobrachia* aan en dan nog uitsluitend daar waar weinig of geen *Beroë* aanwezig was. *Beroë* voedde zich dus met een andere prooi; wij hebben hem dan ook als predator van de copepoden behandeld. Waarom *Beroë* voornamelijk in het kustgebied en zo

weinig in het offshore gebied voorkwam (terwijl juist daat iets meer *Pleurobrachia p.* was) kunnen wij niet verklaren. Mogelijk is dat *Pleurobrachia p.* eerder in het jaar vooral in het kustgebied voorkwam, zodat *Beroë g.* zich daar better kon ontwikkelen.

Vislarven kunnen behalve van copepoden ook van andere prooidieren leven (LAST, 1978). Dit kan de verklaring zijn voor de situatie zoals wij die in het offshore gebied aantreffen, waar de mortaliteit van de copepoden in verhouding tot de productie van de vislarven er laag was. In het kustgebied lag dit anders en gezien de veel hogere dichtheden van de copepoden in dit gebied is het ons niet duidelijk, waarom de vislarven hier zelfs in lagere dichtheden dan in het offshore gebied voorkwamen. Dit in tegenstelling tot de situatie in 1973 (FRANSZ, 1975) toen de dichtheid van de vislarven een factor 100 hoger was, terwijl de copepodpopulatie binnen 3 weken van 150 tot 35 mg/m<sup>3</sup> drooggewicht afnam. Mogelijk is dit te verklaren door de concurrentie van *Phialidium h.* en predatie op de vislarven o.a. door *Phialidium h.* (we hebben een aantal malen en *Phialidium h.* aangetroffen met een vislarf in zijn maag) en door de scyphomedusen *Aurelia aurita* (L) (LEBOUR, 1922), *Cyanea lamarckii* (Péron & Lesueur) (DELAP, 1905) en *Chrysaora hysoscella* (L) (LEBOUR, 1923) die, zij het incidenteel, voornamelijk in het kustgebied aangetroffen werden in relatief hoge biomassa's en zodoende belangrijke predatoren van vislarven (of viseieren) kunnen zijn.

Zowel voor het onderzoek naar de inhoud van het maag-darm kanaal als voor het onderzoek naar verticale migratie lijkt het ons zinvol om een aantal malen een serie monsters op dezelfde plaats te nemen. Voor het onderzoek naar de inhoud van de maag is dit belangrijk om de dieren ook te bemonsteren in

de periode dat ze eten. De inhoud van de maag zou door snelle vertering kort na het eten alweer verdwenen of reeds moeilijk determineerbaar kunnen zijn. Ook in het belangrijk dat de vislarven nog leven bij de vangst aangezien ze anders hun maaginhoud uitgespuwd kunnen hebben. Dit is waarschijnlijk te bereiken door een andere methode van bemonsteren te gebruiken bijv. door de planktontorpedo met een lagere sleepsnelheid te gebruiken of door m.b.v. het klapnet te monstereën (met het klapnet kan een volume van  $1 \text{ m}^3$  op elke gewenste diepte worden). Dit heeft bovendien het voordeel dat er een kleinere kans is dat *Phialidium h.* door uitspoelen zijn maaginhoud zou kunnen verliezen. Ook laboratorium experimenten kunnen als aanvulling nuttig zijn bij het onderzoeken van de voedingsgewoonten en mogelijkheden van de predatoren.

#### LITERATUUR

- BELL, G.R., 1964. A guide to properties, characteristic and uses of some general anaesthetics for fish. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada 148.
- BENTVELD, L.J.A., 1970. Hoofddlijnen van Fortran IV. C.R.I. handleiding 8, Centraal Rekeninstituut Leiden.
- BOER, P., 1971. The occurrence of *Callionymus reticulatus* in the southern North Sea. J. Cons. Int. Explor. Mer. 33(3): 506-509.
- DELAP, M.J., 1905. Notes on the rearing, in an aquarium, of *Cyanea Lamarckii*, Péron & Lesueur. Rep. Sea inld. Fish. Ire. (1902-3) pt. II, Sci. Invest. pp 20-2.
- DIGBY, P.S.B., 1950. The biology of the small planktonic copepods off Plymouth. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 29: 393-417.
- EHRENBAUM, E., 1905. Eier und larven von Fischen. Nord. Plankt. 1.
- ERIKSSON, S., 1973. Abundance and composition of zooplankton on the west coast of Sweden. Zoon 1: 113-123.
- Fiches d'identification du Zooplancton:
- |   |      |     |
|---|------|-----|
| RUSSELL, F.S., 1939. Hydromedusae, Fich. Ident. Zooplancton | 2:   | 4pp |
| —, 1950. Hydromedusae, Fich. Ident. Zooplancton             | 28:  | 3pp |
| —, 1950. Hydromedusae, Fich. Ident. Zooplancton             | 29:  | 4pp |
| —, 1951. Hydromedusae, Fich. Ident. Zooplancton             | 30:  | 3pp |
| —, 1951. Hydromedusae, Fich. Ident. Zooplancton             | 31:  | 4pp |
| —, 1953. Hydromedusae, Fich. Ident. Zooplancton             | 51:  | 4pp |
| —, 1955. Hydromedusae, Fich. Ident. Zooplancton             | 54:  | 6pp |
| —, 1963. Hydromedusae, Fich. Ident. Zooplancton             | 99:  | 4pp |
| —, 1963. Hydromedusae, Fich. Ident. Zooplancton             | 100: | 4pp |
| —, 1963. Hydromedusae, Fich. Ident. Zooplancton             | 101: | 4pp |
| —, 1963. Hydromedusae, Fich. Ident. Zooplancton             | 102: | 4pp |

- GREVE, W., 1975. Ctenophora, *Fich. Ident. Zooplancton* 146: 6pp
- RUSSELL, F.S., 1978. Scyphomedusae of the North Atlantic (2)158: 4pp
- NICHOLS, J.H., 1976. Soleidae of the eastern North Atlantic  
150/151: 10pp
- ? ? Callionymidae of the northeastern North  
Atlantic 148:
- SAVILLE, Alan 1964. Clupeoidae, Fiches d'identification des  
oeufs et larves des poissons 1: 5pp
- MACER, C.T., 1967. Ammodytidae, 2: 6pp
- NICHOLS, J.H., 1971. Pleuronectidae, 4-6: 18pp
- FRANSZ, H.G., 1976. The spring development of calanoid copepod popula-  
tions in the Dutch coastal water as related to primary production.  
*Proc. 10th EMBS symposium, Ostend, Belgium, Vol. 2*: 247-269.
- , 1977. Productiviteit van zoöplankton in de zuidelijke bocht van  
de Noordzee. *Vakblad voor biologen. Jaargang 57*, 17: 288-291.
- GREVE, W., 1970. Cultivation experiments on North Sea ctenophores. *Helgo-  
länder wiss. Meeresunters.* 20: 304-317.
- , 1971. Okologische Untersuchungen an *Pleurobrachia pileus*. 1. Frei-  
landuntersuchungen. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 22: 303-325.
- LAST, J.M., 1978. The food of four species of pleuronectiform larvae in  
the eastern English Channel and southern North Sea. *Marine Biology*  
45(4): 359-369.
- LEBOUR, M.V., 1918. The food of post-larval fish. *J. Mar. Biol. Ass.*  
*U.K.* 11: 433-469.
- , 1918. The food of post-larval fish. II. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*  
12: 22-48.
- , 1919. The food of young fish. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 12: 261-325.
- , 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.
- ODUM, E.P., 1971. *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Company, Phi-  
ladelphia. Third edition: 157, Fig. 6-9.
- RUSSELL, F.A., 1933. Seasonal distribution of macroplankton. *J. Mar.*  
*Biol. Ass. U.K.* 19: 73-82.
- , 1953. The medusae of the British Isles. Anthomedusae, Leptomedusae,  
Limnomedusae, Trachymedusae and Narcomedusae. *The Syndics of the*  
*Cambridge University Press, London, Vol. 1*: 529 pp.
- , 1970. The medusae of the British Isles. *The Syndics of the Cam-  
bridge University Press, London, Vol. 2*: 283 pp.
- , 1976. *The eggs and Planktonic Stages of British Marine Fishes.*  
Academic Press Inc. Ltd., London.
- WICKSTEAD, J.H., 1976. *Marine Zoöplankton.* The Institute of Biology,  
Edward Arnold Ltd., London, 62: 41.
- WIJVEKATE, M.L., 1962. *Verklarende Statistiek.* Aula 39, Utrecht.