


GEKOMBINEERDE KALORIMETRISCHE EN RESPIROMETRISCHE
EXPERIMENTEN OVER HET METABOLISME VAN JUVENIELE
NEREIS DIVERSICOLOR EN NEMATODEN

M. SCHREIJER



e Verslagen
lands Instituut voor
bek der Zee, Texel
D

12978

All rights reserved

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

printed by



texel

GEKOMBINEERDE KALORIMETRISCHE EN RESPIROMETRISCHE
EXPERIMENTEN OVER HET METABOLISME VAN JUVENIELE
NEREIS DIVERSICOLOR EN NEMATODEN*

door

M. SCHREIJER

INHOUD

Samenvatting & Summary	2
1. Inleiding	3
2. Doelstelling en proefopzet	5
3. Materiaal en methoden	6
3.1. Levende materiaal	6
3.1.1. <i>Nereis diversicolor</i>	6
3.1.2. Nematoden	7
3.2. Apparatuur	9
3.3. Probleemgebieden en foutenbronnen	11
3.3.1. Koeling en temperatuurkonstantheid	11
3.3.2. De basislijn	13
3.3.3. Doorstroming van de meetampul	15
3.3.4. Apparaatgevoeligheid	18
3.3.5. Recordergevoeligheid	19
3.3.6. IJking	19
3.3.7. Zuurstofverliezen in het transport- systeem	19
3.3.8. Sediment als referentie	21
4. Resultaten	23
4.1. <i>Nereis diversicolor</i>	23
4.2. Nematoden	30
5. Diskussie	38
5.1. <i>Nereis diversicolor</i>	38
5.2. Nematoden	41
5.3. Konklusies	43
6. Verantwoording van het gebruikte nematodenmateriaal	46
6.1. Inleiding	46
6.2. Nematoden typen	46
7. Literatuur	58

* Dit verslag is het resultaat van een onderzoek in het kader van een zes-maands doktoraal bijvak voor de vakgroep Bijzondere Dierkunde van de Universiteit van Amsterdam, onder verantwoordelijkheid van Prof. Dr. J.H. Stock. Het onderzoek is uitgevoerd op het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee op Texel, onder begeleiding van Dr. P.A.W.J. de Wilde in de periode januari-juni 1981.

SAMENVATTING

In dit onderzoek is getracht het metabolisme zowel via zuurstofconsumptie, als via directe warmteproductiemetingen (kalorimetrisch) vast te leggen. Meiofauna organismen stonden hierbij centraal. Experimenten werden uitgevoerd met juveniele *Nereis diversicolor* en nematodenpopulaties waarin twee typen van de familie Desmodoridae overheersten.

Goede resultaten van synchrone oxy- en thermogrammen werden bereikt met *Nereis diversicolor* van 30-60 mg natgewicht. Wanneer met lagere lichaamsgewichten werd gewerkt, was warmteproductiemeting nog wel mogelijk, maar zuurstofconsumptiemeting leverde in de meeste gevallen geen resultaat, als gevolg van een nog niet optimale proefopstelling. Bij *Nereis diversicolor* werd vastgesteld dat de laagste warmteproductie bij 15° C optrad. Bij 10° resp. 20° lag de metabolisnesnelheid hoger, mogelijk als gevolg van het feit dat de gebruikte *Nereis* populatie al enkele jaren bij een vrij konstante temperatuur van ca. 16°C wordt gehouden (Wadbak Zuid N.I.O.Z. ecosysteem).

Bij nematoden werden aanwijzingen verkregen voor een "crowding" verschijnsel bij dichtheden hoger dan in het veld waargenomen. Dit verschijnsel kon alleen bij 10° C worden vastgesteld, en dient nader geverifieerd te worden.

Bij een vergelijking van deze gegevens met de warmteproductie van *Nereis diversicolor*, bleek dat per µg a.v.d nematoden ca. 10× zoveel warmte produceren als *Nereis*. Literatuur gegevens spreken dit echter tegen.

SUMMARY

Research into the metabolism of the so-called small food-wed was carried out by measuring oxygenconsumption as well as heatproduction (calorimetric) simultaneously in juvenile *Nereis diversicolor*, and populations of nematodes, dominated

by two types of the familie Desmodoridae.

Promising results of oxygen consumption-heat production measurements have been obtained from *Nereis diversicolor* of 30 to 60 mg wet weight. In animals with lower wet weight, heat production could be measured, but oxygen consumption not.

Lowest heat production was observed in *Nereis diversicolor* at 15°C. The rate of metabolism at 10°C respectively 20°C was higher, possibly as *Nereis* were used from a population adapted to a constant temperature of 16°C, collected from the experimental N.I.O.Z. indoor-ecosystem.

Nematodes apparently are effected by crowding at densities higher than observed in the field. As this was noticed only at 10°C, this needs further verification.

Comparing heat-production of nematodes with that of *Nereis diversicolor*, a ten-times higher metabolismrate was found.

1. INLEIDING

Het kleine voedselweb ("small foodweb") is een nog weinig onderzochte komponent van het waddenecosysteem. Nog maar sinds kort is het kleine voedselweb een belangrijke plaats gaan innemen in het onderzoek dat zich bezig houdt met de energiehouding van de waddenlevensgemeenschap (KUIPERS et al., 1981).

In het door KUIPERS et al. (1981) voorgestelde voedselweb (Fig. 1) is een kompartiment ingeruimd voor dit kleine voedselweb, dat door een hoge stofomzettingssnelheid gekenmerkt schijnt te worden en waarin o.a. meiofauna een belangrijke rol speelt.

Er zijn aanwijzingen dat een groot gedeelte van de afbraak van (primaire) biomassa voor rekening komt van het kleine voedselweb, waarbij relatief veel energie als warmte vrijkomt, en weinig vastgelegd wordt in (sekundaire) biomassa.

De laatste jaren werd onderzoek gedaan naar dichtheden en samenstelling van dit kleine voedselweb op verschillende plaatsen in de Waddenzee (de WILDE ongepubl.).

Onderzoek naar activiteit en metabolisme van componenten uit dit kleine voedselweb werd echter nog weinig ver-

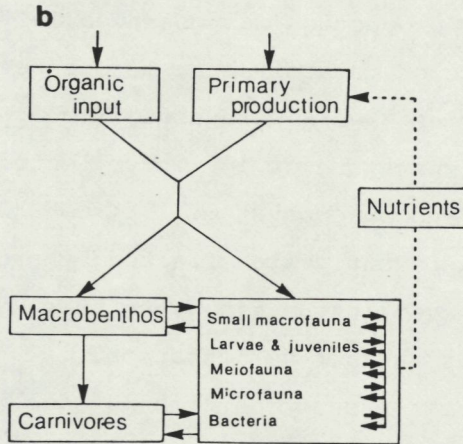


Fig. 1. De plaats van het "Small foodweb" en de meiofauna in het bentisch ecosysteem (naar KUIPERS et al., (1981).

richt. Als aanvulling op en uitbreiding van de veldgegevens werden daarom een aantal experimenten uitgevoerd met meiofauna.

Bij het tot stand komen van dit onderzoek en het verslag ben ik veel dank verschuldigd aan Peter de Wilde voor hulp en be- moedigende woorden in de beginperiode en steeds terugkerende interesse gedurende het onderzoek, Kees Rappoldt voor de uren belangeloze hulp bij de meer natuurkundige achtergronden der mikrok calorimetrie, Albert Kok voor de altijd opgewekte tech- nische hulp en lakonieke houding bij mijn onhandigheden, Ge- rard Duineveld voor onbaatzuchtige hulp bij poging de nemato- den systematiek binnen te dringen, Dr. P.A.A. Loof voor de uit- eindelijkke naamgeving aan de door mij beschreven nematode- typen, leden van de afdeling Experimentele systemen, die mij

steeds welwillend en vriendelijk van alles leenden, als ik het maar weer terugbracht, en verder aan allen die het verblijf op Texel zo bijzonder plezierig voor me maakten.

2. DOELSTELLING EN PROEFOPZET

In dit onderzoek werd getracht enkele parameters uit de energiehuishouding van enkele kwantitatief belangrijke typen organismen uit het kleine voedselweb te ontsluiten.

De meeste voorkomende, ook hier gekozen benadering is het konstrueren van een zg. "body-weight regression", waarin getracht wordt een korrelatie te leggen tussen lichaamsgewicht (meestal het asvrijdrooggewicht) en een metabolisme parameter (bv. zuurstofkonsumptie). Deze korrelatie wordt dan meestal bij verschillende temperaturen berekend. Aangezien de relatie tussen lichaamsgewicht en metabolismeparameter meestal een logaritmische is, wordt de exponent uit deze relatie gehanteerd als metabolismemaat.

Warmteproduktie en zuurstofkonsumptie werden als metabolismeparameters gekozen.

Als vertegenwoordigers van het "small foodweb" werden nematoden en juveniele *Nereis diversicolor* gebruikt.

De volgende proefopzet werd gehanteerd: Eerst werden metingen verricht aan sediment zonder de in het onderzoek betrokken organismen. Vervolgens werden één of meer organismen op of in het sediment gebracht, en werden de metingen herhaald. De verschilwaarden werden gekombineerd met het asvrij drooggewicht voor de bepaling van een "body-weight regression". Op deze manier was het mogelijk metingen te verrichten aan de dieren, terwijl ze zich in een omgeving bevonden, met een zekere overeenstemming met hun natuurlijke omgeving. Vooral bij nematoden schijnt

dit belangrijk te zijn. De aanzet voor deze wijze van experimenteren werd gegeven door L. Bouwman van de Universiteit van Groningen.

De metingen werden verricht in een LKB-mikrokalorimeter; een systeem waarmee nog weinig ervaring is opgedaan. Dit verslag is o.a. een weergave van een aantal mogelijkheden en onmogelijkheden van dit systeem.

3. MATERIAAL EN METHODEN

3.1. LEVEND MATERIAAL

3.1.1. *Nereis diversicolor*

Deze soort werd om twee redenen gekozen;

- De grote talrijkheid in Wadbak zuid van het experimentele waddenecosysteem van het N.I.O.Z., zodat op eenvoudige en verzekerde manier steeds materiaal voorhanden was.
- Het grote aanpassingsvermogen van de soort maakte hem zeer geschikt als proefdier (SMITH, 1977).

De verschillende gewichtsklassen van *Nereis* werden steeds enkele uren voor de start van een experiment verzameld in wadbak Zuid. De dieren werden gedurende deze tijd bewaard in reageerbuisen met gesteriliseerd zand met een korrelgrootte van 0,1-0,5 mm, en gefiltreerd voedselarm zeewater van ca. 29°/oo bij de vereiste meettemperatuur.

Naast aklimatisering aan de omstandigheden in de meetampul, kan worden nagegaan of de dieren zich normaal gedroegen. In goede konditie groeven de wormen, ook de zeer kleine exemplaren van enkele millimeters, gangen in dit sediment.

Vlak voor het meten van de warmteproduktie werden de dieren afgespoeld met zeewater en overgebracht in de meetampul. Na afloop van elke meting werd het natgewicht bepaald, na ca. 48 uur drogen bij 60° C, het drooggewicht en tenslotte na 2 uur

bij ca. 600° C het asgewicht. Wezen werd uitgevoerd op een Sauter balans of, voor de kleine exemplaren op een Cahn 25 Automatic balance. Deze kleine exemplaren werden verast in platina schaaltes.

3.1.2. Nematoden

Nematoden werden verzameld op het N.I.O.Z. wad, op de meest zandige, bij laagwater droogvallende gedeelten. Met behulp van een kleine steekbuis met een oppervlak van ca. 10 cm², werden 5-8 monsters genomen, waarbij tevens water en sedimenttemperatuur gemeten werd.

De monsters werden vervolgens uitgespoeld met een methode van UHLIG et al. (1973). Het spoelmateriaal werd gezeefd op



Fig. 2. Verzamelvat voor nematoden.

een 50 µ filter en het zo verzamelde detritusmateriaal samengevoegd en weggezet in petrischalen bij de, voor de experimenten vereiste meettemperatuur, zonder licht.

In de meeste gevallen was de dichtheid van nematoden groot genoeg voor een aantal experimenten: er werden ca. 300 exemplaren per milliliter aangetroffen, hetgeen neerkomt op een dichtheid van 150-200 dieren cm⁻¹. Voor de experimenten werden de dieren met een pincet verzameld. Pogingen om met een pipet te werken waren onbevredigend. Met een pincet van verenstaal met smalle punten, konden de nematoden in een druppel getransporteerd worden naar het verzamelvat (Fig. 2). In eerste instan-

tie werden de nematoden rechtstreeks in de meetampul gebracht (Fig. 3A). Aangezien het verzamelen van 50 nematoden ongeveer een half uur duurde, werd later overgestapt op een kleine verzameldbuis (Fig. 2), voorzien van een koelmantel. Dit had als voordeel dat met meer mensen tegelijk verzameld kon worden, en dat de meetampul, waarin alles tenslotte terecht kwam, zo lang mogelijk op zijn plaats in de Kalorimeter kan blijven. Ook de tijdsduur tussen het beëindigen van de basislijn (zie 3.3.2) en de start van het experiment kon zo aanzienlijk verkort worden.

Na afloop van elk experiment werden maximaal 100 nematoden verzameld uit de meetampul. Deze dieren werden gedood in formaline, afgespoeld met gedestilleerd water, en vervolgens met 10 tegelijk in platina bakjes - met een gewicht van ca. 65 μ gr. - overgebracht. Na 48 uur bij 60^o C drogen, werd het droogegewicht bepaald en na 2 uur bij 600^o C verassen, het asgewicht. De weging van de bakjes werd uitgevoerd op een Cahn 25 Automatic balance. Wanneer de dieren niet meteen werden gedroogd, werden ze bewaard in 4% formaline.

Omdat nematoden als groep een uiterst heterogeen gezelschap zijn, waarin predators naast uitgesproken detrituseters en algeneters voorkomen, werd uit elk monster een steekproef van 100 exemplaren genomen. Dit materiaal werd via een aantal alcohol/glycerine baden verwerkt tot Glycerine-preparaten. Het determineren van nematoden is echter zeer specialistisch werk, zodat moest worden volstaan met het onderscheiden van typen op habitusbeeld, waarbij gelet werd op grootte, ornamentatie van de kutikula, de grootte van de buccale holt en de bewapening ervan en verder de vorm van het "zij-orgaan" (SCHNEIDER, 1939).

Deze typen zijn later voorzover mogelijk van een naam voorzien door Dr. P.A.A. Loof (lab. voor Nematologie te Wageningen). In hoofdstuk 6 wordt hierop nader in gegaan.

3.2. APPARATUUR

Voor de metingen van de warmteproductie werd een LKB microcalorimetrysystem 2107 gebruikt. Zuurstofkonsumptiemetingen werden uitgevoerd met een radiometer type PHM72c en type PHM72b.

De proefopstelling (Fig. 3) was zodanig, dat experimenten enkele dagen konden voortduren, zonder verandering aan de opstelling. Door het doorstromend zeewater via een anaeroob voorraadvat (H) in de aerobe voorraad te laten terugvloeien, werd getracht bacteriegroei te vertragen. Het zeewater was tevens voedselarm en gefilterd over 2 μ , voor het in het circulatiesysteem werd opgenomen.

Microcalorimetrie is een nog vrij jonge meetmethode, waardoor ervaring op dit gebied nog schaars is. Het LKB microcalorimetry system 2107 is ontworpen als een zg. Batch calorimeter. Dit betekent dat er geen biochemisch/fysisch evenwicht in de meetampul gehandhaafd kan worden en dat de calorimeter een warmteverandering registreert van een aantal bij de start van het experiment in gang gezette reacties, waardoor de omstandigheden in de ampul langzaam kunnen veranderen (bv. zuurstofkonsumptie). Dit in tegenstelling tot een doorstroom calorimeter, waarbij een evenwicht in de meetampul bewaard kan blijven door aan- en afvoer van bijvoorbeeld voedingsstoffen en/of zuurstof.

Het gebruikte kaloriemeter systeem is uitgevoerd als een "twin-system". Hierin zijn twee detektors werkzaam (P en R) die zo gekoppeld zijn, dat de ene detektor steeds t.o.v. de andere warmte of afkoeling registreert. De detektors bestaan

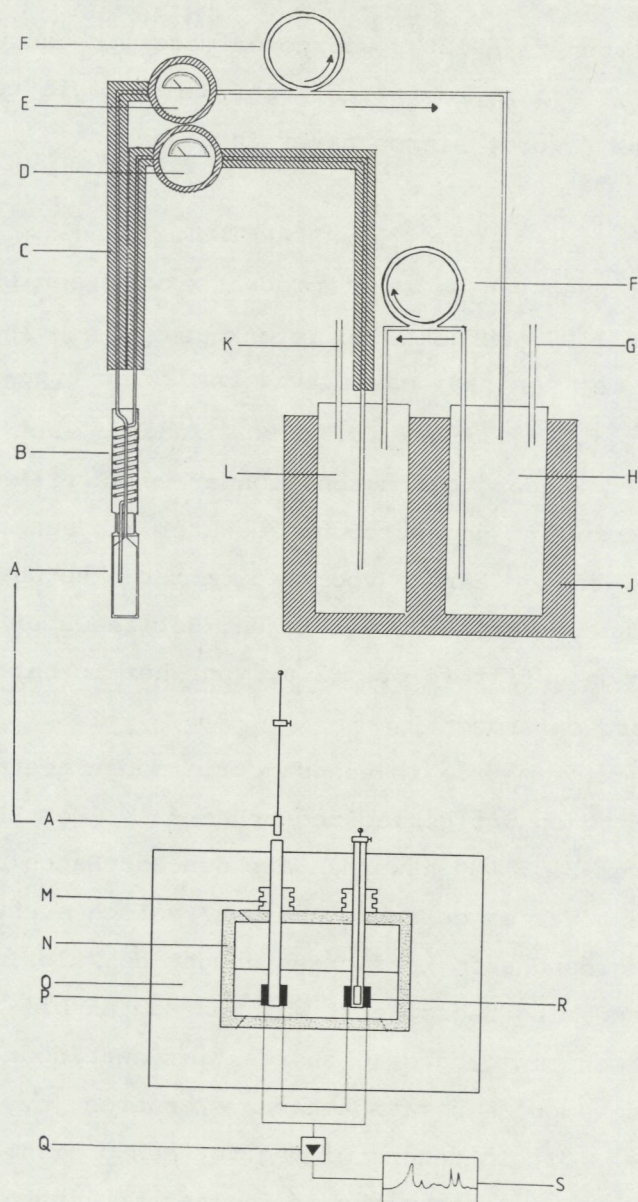


Fig. 3. Proefopstelling met meetampul (A), warmtewisselaar (B), koelmantel met tegenstromende alcohol (C), zuurstofelectrode voor de blanko-meting (D), zuurstofelectrode voor de consumptiemeting (E), Gilson-pomp (F), N_2 - toevoer (G), voorraad met stikstofrijk zee-water (H), koelmantel (J), toevoer van zuurstofrijke lucht (K), voorraad met zuurstofrijk zee-water (L), Warmtewisselaar (M), isolatiemantel van het meetblok (N), luchtthermostaarbade (O), thermozuil; het eigenlijke meetgedeelte voor de meetampul (detektor 2) (P), D.C. amplifer (Q), thermozuil voor de referentieampul (detektor 1) (R) en recorder output (S).

uit thermozuilen met een zeer hoge gevoeligheid (3.3.4). Het door mij gebruikte mikrokalorimeter- batch-systeem werd op het N.I.O.Z. omgebouwd tot een doorstroomsysteem, op een wijze als voorgesteld door WADSÖ (1974).

Voordelen van een dergelijk doorstroomsysteem zijn:

- de mogelijkheid het zuurstofgehalte in de meetampul hoog te houden tijdens experimenten met organismen, die zuurstof consumeren
- de mogelijkheid synchron met de warmteproduktie zuurstofkonsumptie te meten.

Het zuurstofgehalte werd gemeten met een Radiometer membraan-elektrode. Deze was gevat in een koelmantel, waarin een kleine doorstroomkamer direkt aansloot op het membraan. De meetopstelling is beschreven in de handleiding.

De mikrokalorimeter werd gekoeld met een Lauda tafelkoelapparaat, het koelbad (J) en de koelmantel (C) van het toevoerend zeewatersysteem werden beide met kleinere koelapparaten gekoeld.

3.3. PROBLEEMGEBIEDEN EN FOUTENBRONNEN

3.3.1. Koeling en temperatuurkonstantheid

Een van de belangrijkste eisen van het kalorimetersysteem is de grote konstantheid van de omgevingstemperatuur. In de LKB microcalorimetry system wordt dit bereikt door plaatsing van het meetblok in een luchtbad (O), dat door een afkoelings-opwarmings evenwicht op zeer konstante temperatuur wordt gehouden ($\pm 0,02 \text{ } ^\circ\text{C} \cdot 24 \text{ h}^{-1}$).

De afkoeling geschiedt door transport van de lucht uit het luchtbad langs een koelspiraal. Zolang de lucht droog is, en het vriespunt van water niet bereikt wordt, kan een konstante temperatuur door dit evenwicht goed in stand gehouden

worden bij kamertemperatuur.

Er werd echter een poging ondernomen de eerste experimenten al bij 5°C te starten. Om het luchtbad op deze temperatuur te brengen en te houden werd de gehele meetopstelling in eerste instantie naar een koelruimte overgebracht. Deze koelruimte kon de omgevingstemperatuur echter niet zeer konstant houden ($\pm 4^{\circ}\text{C} \cdot 10 \text{ minuten}^{-1}$). Door het contact van de meetampul met de omgevingstemperatuur in de koelruimte, via het zeewater doorstroomsysteem, werkten deze fluctuaties in temperatuur door tot in de recorder output van de mikrokalorimeter.

In tweede instantie werd daarom gewerkt met een grotere koelmachine, terwijl de gehele meetopstelling onder laboratorium temperatuur verbleef. Bij de geëiste temperatuur van 5°C van het luchtbad hield dit echter in dat de koelvloeistof een temperatuur van ca -10°C moest hebben, hetgeen tot gevolg had, dat het koelelement in de kaloriemeter door ijsvorming (van kondens) langzaam het vermogen verloor mee te draaien in het opwarmings-afkoelings evenwicht, zodat de temperatuur in het luchtbad na verloop van tijd steeg.

Bij een luchtbadtemperatuur van ca. 10°C kon dit probleem echter net omzeild worden, omdat de koelvloeistof niet kouder dan 0°C hoefde te zijn. Ijsafzetting op het koelspiraal trad toen vrijwel niet meer op. Bij nog hogere temperaturen trad dit probleem vanzelfsprekend niet meer op. De koeling van het zeewater transport systeem werd verbeterd door het aanbrengen van een buizenmantel, waarin tegengesteld aan de stroomrichting van het zeewater, alcohol van de vereiste meettemperatuur stroomde (Fig. 2.C).

Er is niet getest of deze verbetering in de eerder ge-

noemde koelkamer de daar aanwezige temperatuurschommelingen had kunnen onderdrukken. De kans is echter groot dat de capaciteit van dit bufferende systeem ook voor dergelijke grote en snelle temperatuurschommelingen voldoende is.

3.3.2. De basislijn

Elk experiment bestond uit twee onderdelen:

- Het maken van een thermogram (en oxygram) van de (toekomstige) omgeving - ampulinhoud, nl. sediment en zeewater - van het organisme.
- Het maken van een thermogram en oxygram van omgeving en organisme samen.

Het eerste thermogram wordt meestal basislijn genoemd en dient als referentie voor de warmteproductiemeting van een bepaald organisme

Bij een betrekkelijk inert milieu, bijvoorbeeld gefiltreerd, voedselarm zeewater, bleek het mogelijk zeer stabiele basislijnen te produceren binnen 4 uur na inzetten van de meetampul. Ook gesteriliseerd zand en (stromend) zeewater leverde dit resultaat op. De verzamelde gegevens werden uiteindelijk dan ook pas ca. 4 uur na start van elke experiment geïnterpreteerd.

Voor de experimenten met nematoden werd echter geen gesteriliseerd grofkorrelig zand gebruikt, maar het via uitspoeling op het N.I.O.Z. wad verzamelde detrius/zand materiaal, waarin de nematoden van nature voorkomen, en ook lange tijd in goede konditie in bewaard konden worden.

Uit dit sediment werden de nematoden verwijderd, alvorens een basislijn te maken. Van sterilisatie werd afgezien wegens negatieve ervaringen op dat gebied (De WILDE pers. med.). Het gebruikte sediment was vrijwel geheel geoxideerd wanneer het voor een basislijn gebruikt werd. Het zal geen verwondering

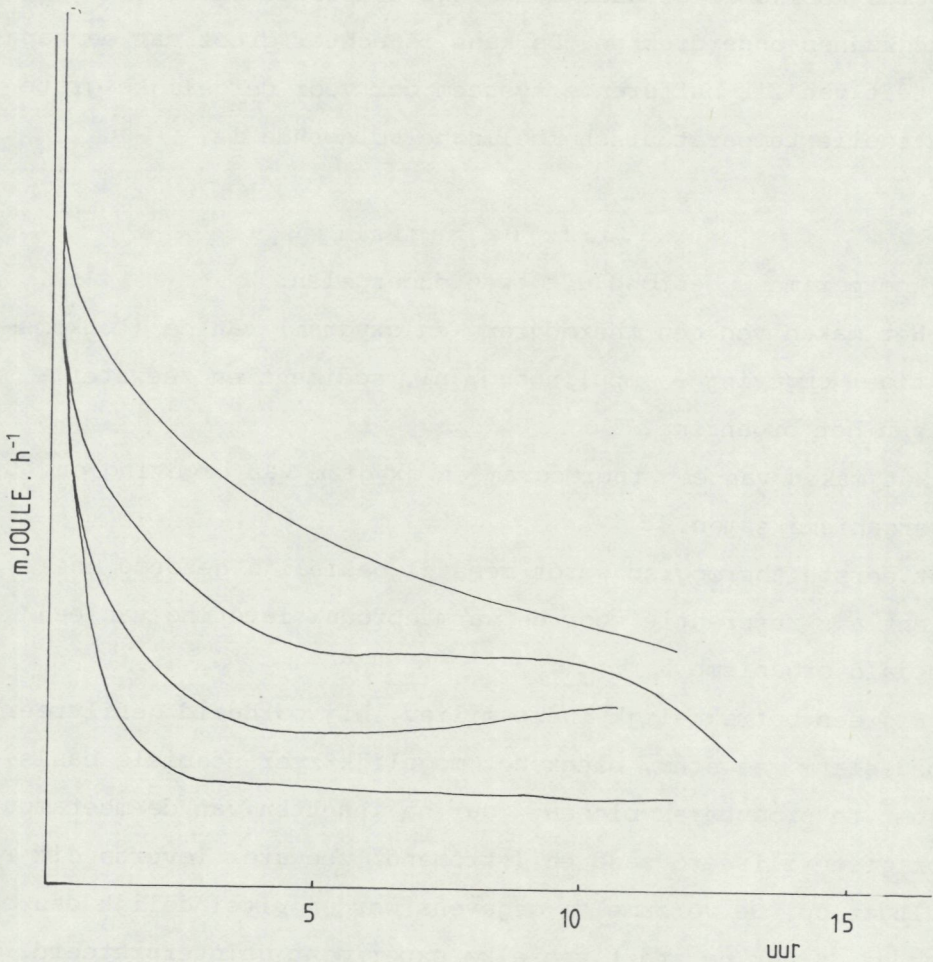


Fig. 4. Typen van basislijnen met detritusrijk sediment.

wekken dat dit sediment met zijn algen en bacterieflora een eigen warmteproduktie had. De stabiliteit van deze warmteproduktie was niet aldoor even groot en ook het evenwicht stelde zich soms pas na lange tijd (enige tientallen uren) in. PAMATMAT (1981) stelde iets dergelijks vast aan sediment uit de Kielerbocht, waarbij de warmteproduktie in de loop van enkele dagen steeds geringer werd. Een aantal typen van stabiliserende basislijnen zijn in Fig. 4 weergegeven.

Om deze problemen te omzeilen werd getracht met een kunstmatig substraat in de vorm van glasparels met een diameter van 500 μ te werken. Hoewel voor nematoden dan voldaan wordt aan de eis iets om zich heen te hebben, werd aan een tweede randvoorwaarde minder goed beantwoord. Nematoden kunnen nl. niet erg lang zonder voedsel. De bij de experimenten gebruikte typen nematoden (zie hoofdstuk 6) bestonden voor een groot deel uit ditritus/diatomeëen eters. Er werd daarom getracht een diatomeëen laagje op glasparels te kweken, dat zou kunnen dienen als voedselbron. Met deze diatomeëen werd echter opnieuw een warmtebron geïntroduceerd, die niet onderdeel voor de nadelen van het detritus rijke sediment als achtergrond.

Een andere, maar niet beproefde methode voor het verkrijgen van een basislijn wordt gesuggereerd door GNAIGER (1974), die een basislijn vaststelde na afloop van het experiment, door middel van vergiftiging met behulp van een ammonium-base.

Problemen die bij deze methode rijzen zijn de specificiteit van het vergif (bv. alleen nematoden moeten gedood worden) en de warmte ontwikkeling die de giftige stof door reactie met allerlei componenten van het organisme veroorzaakt (formaline schijnt berucht te zijn in dit opzicht). De tijd tussen het beëindigen van het basislijnthermogram en de start van het thermogram met organismen werd zo kort mogelijk gehouden (5-10 minuten). Perioden langer dan een half uur hadden meestal een duidelijke verschuiving van de basis-lijn tot gevolg.

3.3.3. Doorstroming van de meetampul

De doorstroming van de meetampul met gefiltreerd zeewater, werd zo laag mogelijk gehouden ($3 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1}$). Er kan nl. tijdens deze doorstroming warmte aan- en afgevoerd worden.

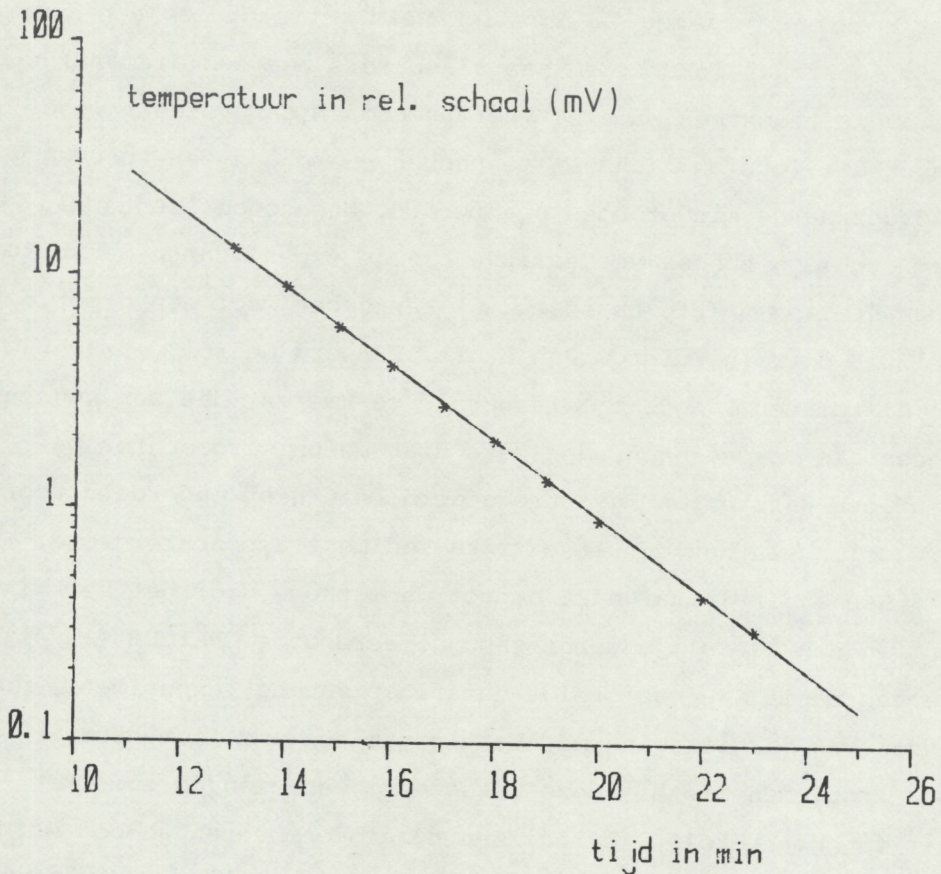


Fig. 5. Warmtetransport in detektor 2, bij een temperatuur verval van ca. $0,4^{\circ}\text{C}$.

De eerste mogelijkheid, aanvoer van warmte, werd vrijwel verhinderd door het gebruik van warmtewisselaars en koelmantels in het toevoerend transportsysteem (Fig. 3. B en C).

De tweede mogelijkheid werd onderzocht via een klein experiment; hierbij werd een meetampul met zeewater van ca. $0,4^{\circ}\text{C}$ hoger dan de meetblok temperatuur ingezet en de snelheid waarmee de detektor de wegvloeiende warmte registreerde vastgesteld (Fig. 5).

Het tempo waarmee warmte uit de ampul de thermozuilen van de detektor doorstroomt wordt bepaald door de transportcoëffi-

ciënt K_1 ($W \cdot ^\circ K^{-1}$) van het meetblok. Het tempo waarmee warmte de meetampul verlaat met het doorstromend zeewater, wordt op een vergelijkbare manier bepaald door de transportcoëfficiënt K_2 ($W \cdot ^\circ K^{-1}$), berekend uit de warmtecapaciteit van zeewater en de doorstromingssnelheid. Een vergelijking van beide transportcoëfficiënten maakt het mogelijk een idee te krijgen van de invloed van het doorstromend zeewater op de registratie van temperatuurverandering door de thermozuilen. De transportcoëfficiënt (K_1) van het kaloriemetersysteem kan worden berekend uit:

$$\tau = \frac{C}{K_1}$$

waarin τ = tijdsconstante van het warmtetransport, C = warmtecapaciteit van het meetblok, K_1 = transportcoëfficiënt. C werd berekend aan de hand van gegevens uit de instructiehandleiding en bleek ca. $12583,2 J \cdot ^\circ K^{-1}$ te bedragen. τ werd berekend aan de hand van het resultaat van bovengenoemd experiment, met behulp van de bij de temperatuurdaling (ΔT) behorende richtingscoëfficiënt (m).

De temperatuurdaling (dT) kan worden voorgesteld door:

$$(dT) = \frac{-K_1 \cdot (T - T_e) \cdot dt}{C}$$

Wanneer een e -macht aan dit proces ten grondslag ligt levert de vergelijking na integratie:

$$T - T_e = T_e \cdot e^{-\frac{K_1 \cdot t}{C}} \quad (T_e \text{ is eindtemperatuur})$$

waarin de exponent de in het experiment verkregen richtingscoëfficiënt vertegenwoordigt:

$$\left(\text{in } t = t_0 \cdot e^{-\frac{t}{\tau}} \right)$$

Aangezien de richtingscoëfficiënt op een 10 logschaal berekend werd is $\tau = (^{10}\log e)/m$, waarin m de experimenteel bepaalde richtingscoëfficiënt is. Op deze wijze kon een tijdsconstante van 158,8 sekonden berekend worden. Uit $\tau = C/K$, blijkt dan K_1 79195,3 mW . $^{\circ}\text{K}^{-1}$ te zijn.

Berekenen we K_2 voor het wegstromend zeewater uit de warmtecapaciteit van het zeewater en de stroomsnelheid, dan blijkt deze K_2 ca. 3,5 mW . $^{\circ}\text{K}^{-1}$ groot te zijn. Hieruit kan gekonkludeerd worden dat het warmtetransport via het meetblok ongeveer 20.000 maal groter is, dan het warmtetransport via zeewaterafvoer. De invloed van het doorstromend zeewater op het warmtetransport is daarom verwaarloosd. Tevens blijkt dat ook bij hogere doorstromingssnelheden van de meetampul niet met-een effecten te verwachten zijn. Bij een doorstroomsnelheid van 20 ml . h $^{-1}$ blijkt K_2 nog slechts 23,3 mW . $^{\circ}\text{K}^{-1}$ te zijn.

3.3.4. Apparaatgevoeligheid

Tijdens bovengenoemd experiment was het temperatuur verschil op $T = 0$ ca. 0,4 $^{\circ}\text{K}$. Via het snijpunt met de y -as (Fig. 5) kan de gevoeligheid van de thermozuil, die niet expliciet in de instructiehandleiding voorkomt, vastgesteld worden uit:

$$\frac{V_{T_0}}{T - T_e} = \frac{1706}{0,4} \text{ mV} \cdot ^{\circ}\text{K}^{-1} = 4265 \text{ mV} \cdot ^{\circ}\text{K}^{-1}$$

Samen met een transportcoëfficiënt van 79195 mW . $^{\circ}\text{K}^{-1}$ blijkt de gevoeligheid van detector 2, waarin steeds de metingen verricht werden, te resulteren in 0,0538 mV . mW $^{-1}$. De instructiehandleiding geeft 0,0526 mV . mW $^{-1}$ op, waaruit blijkt dat

het experiment voldaan heeft aan een zekere nauwkeurigheid. Hieruit blijkt tevens dat 1 mW ca. $2 \cdot 10^{-4} \text{ }^{\circ}\text{K}$ verandering in temperatuur vertegenwoordigd.

3.3.5. Recordergevoeligheid

Er werden twee verschillende gevoeligheden op de schrijver-recorder gebruikt. Bij de experimenten met vrij grote *Nereis* (tot ca. 80 mg natgewicht) werd een gevoeligheid van 0,5 V gebruikt.

Bij experimenten met kleinere *Nereis* en nematoden werd steeds een gevoeligheid van 0,2 V gebruikt. Dit kwam overeen met 5 respectievelijk 2 mV van het digitale kaloriemeteraflees systeem. Omrekening naar $\text{mJ} \cdot \text{h}^{-1}$ leverde een oplossend vermogen van 35,1 respectievelijk $14,0 \text{ mJ} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mV}^{-1}$ op. Het verdient aanbeveling de gegevens via magneetbanden te verzamelen, zo dat een grondiger verwerking mogelijk wordt via een computersysteem.

3.3.6. IJking

IJking heeft plaats gevonden zonder doorstroming van de meetampul. Het is echter niet aannemelijk dat de resultaten van deze ijking veel zouden verschillen, wanneer wel bij doorstroming geijkt zou zijn (zie 3.3.3). In Fig. 6 zijn de ijklijnen van detektor 1 en 2 weergegeven. Een conversiefactor voor detektor 1 (de blanco ampul) van 1,67 en een conversiefactor voor detektor 2 (de meetampul) van 1,95 werd vastgesteld.

3.3.7. Zuurstofverliezen in het transportsysteem

Bij het meten van zuurstofkonsumptie bleek steeds een verlies van ca. 15% (bij 10°C equivalent aan ca. $3 \cdot 10^{-3} \mu\text{l O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$)

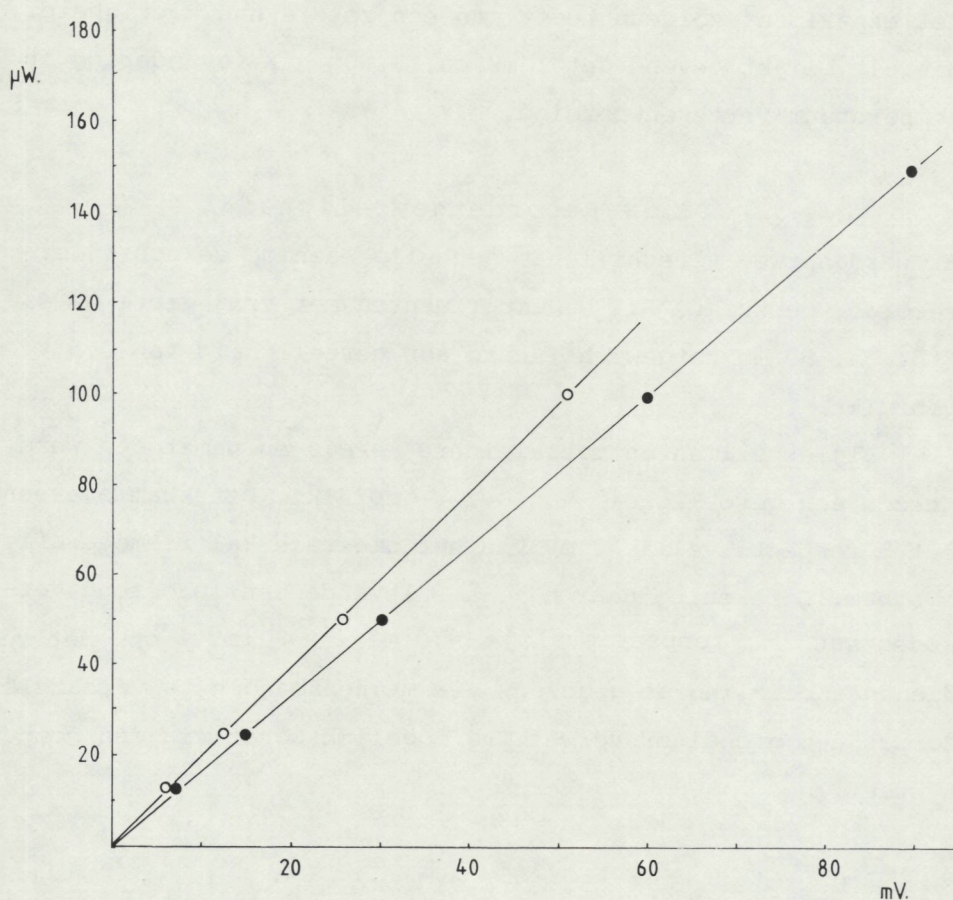


Fig. 6. IJklijnen voor detector 1 (●) en detector 2 (○) van het mikrokalorimetersysteem.

op te treden. In eerste instantie werd een groter verlies gemeten, maar dat kon worden teruggedrongen door vervanging van plastic slangen door metalen capillairen. Er is niet getracht het verlies van 15% verder terug te brengen om praktische redenen. Na verloop van tijd bleek echter wel dat zuurstofconsumptie van nematoden op deze manier niet geregistreerd kon worden. Een aantal oorzaken kunnen aan dit zuurstofverlies ten grondslag liggen:

- bacteriegroei in het transportsysteem.
- oxydatie van de metalen capillairen.

- gaslekken op verbindingsplaatsen als gevolg van temperatuur verschillen.
- te lage doorstromingsnelheid.

Door tussenschakkeling van een anaeroob voorraadvat werd geprobeerd de eerste mogelijkheid zo weinig mogelijk invloed te laten hebben. Een regelmatige vervanging van het zeewater door vers gefiltreerd zeewater werkte hieraan eveneens mee.

De oxydatie van de metalen capillairen werd verwaarloosbaar geacht, maar hierover bestaat geen zekerheid. Gaslekken in het transportsysteem kunnen echter reëel zijn. Allerlei plaatsen waar het ene onderdeel met andere verbonden moest worden (Fig. 3), leverden een mogelijkheid voor het ontstaan van lekken, omdat de metalen capillairen niet aan elkaar gelast werden, maar via een stukje slang met elkaar verbonden waren. Het zou daarom beter zijn met behulp van een in de meetampul ingebouwde mikroëlektrode direkt het zuurstofgehalte in de omgeving van het organisme te meten, in plaats van na een lange transportweg.

De laatste mogelijkheid is niet onderzocht, omdat dit ten tijde van het vaststellen van de milieukondities voor de experimenten nog niet duidelijk was. De radiometer elektroden hebben echter een minimum stroomsnelheid nodig (BERGHUIS, pers med). De mogelijkheid bestaat dat de gekozen doorstromingsnelheid van $3 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1}$ te laag is geweest bij nematoden experimenten. Bij *Nereis* zijn echter wel goede resultaten geboekt bij deze doorstromingsnelheid bij de wat grotere dieren (Fig. 8 en 9).

3.3.8. Sediment als referentie

Zoals in 3.3.2. uiteengezet is, bleek het sediment dat als achtergrond bij de nematodenexperimenten werd gebruikt, een eigen, soms instabiele warmteproduktie te hebben.

Hoewel PAMATMAT (1981) vrij lage warmteproductie van sedimenten uit waddenmilieu's vaststelde, bleek uit enkele experimenten dat de warmteproductie van het door mij gebruikte sediment vrij fors kon zijn. Deze indruk werd verkregen door anaeroob zeewater over het sediment te leiden. Een daling van de warmteproductie van $50 - 100 \text{ mJ} \cdot \text{h}^{-1}$ was hiervan het gevolg (Fig. 7 A & B). Na toevoer van zuurstofrijk water, steeg de

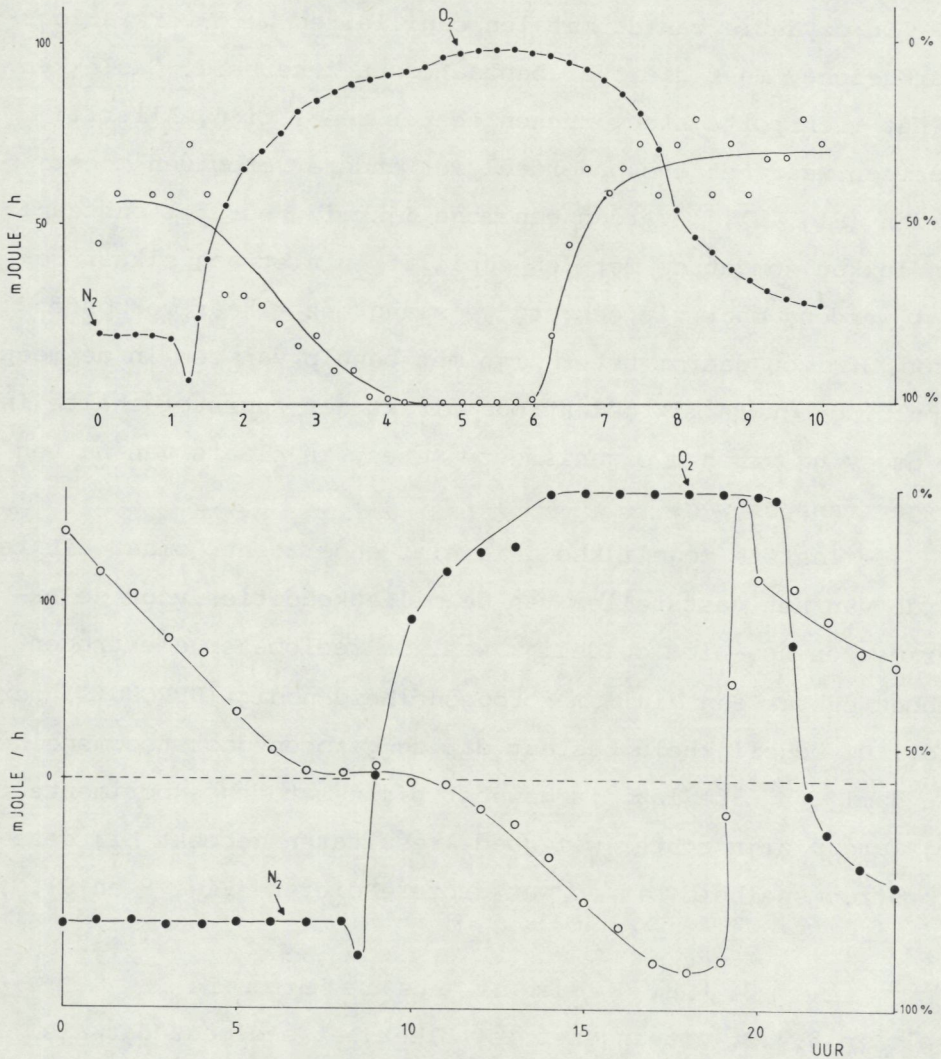


Fig. 7. Invloed van anaerobie op de warmteproductie van "levend" sediment. Warmteproductie in $\text{mJ} \cdot \text{h}^{-1}$ (O) en zuurstofgehalte in $\% \cdot \text{h}^{-1}$ (●).

warmteproductie snel tot zelfs boven het oude niveau (inlossen van zuurstofschuld ?), om weer langzaam terug te lopen naar de beginwaarde (Fig. 7 B).

Een van de problemen bij interpretatie van deze gegevens (i.c Fig. 7) is de onmogelijkheid de invloed van fyschisch/chemische reacties te scheiden van biologische reacties.

Een gedeelte van de warmteproductie-toename na toevoer van zuurstofrijk zeewater, zal veroorzaakt worden door (reversible?) oxidatieve reacties. Het is dus van belang een dergelijk sediment onder maximale (of minimale) zuurstofkondities te houden, om invloeden hiervan op het thermogram te vermijden

Er is geen uitgebreid onderzoek verricht naar de thermische reactie van het gebruikte sediment. Het verdient aanbeveling hieraan grondig aandacht te besteden.

4. RESULTATEN

4.1. *Nereis diversicolor*

Met de hiervoor beschreven proefopstelling (3.2) was het mogelijk van individuele *Nereis diversicolor* goed met elkaar korrelerende thermo- en oxygrammen te maken (Fig. 8 en 9).

De gewichtsklassen waartoe de dieren behoorden, waarbij dit zo goed mogelijk was, bleek echter zo groot te zijn, dat men ze eerder onder "mesofaunal stages" dan onder "meiofaunal stages" zou moeten rangschikken.

De fraaie korrelatie was niet meer mogelijk wanneer *Nereis* van minder dan ca. 30 mg. natgewicht werd gebruikt. Van verschillende gewichtsklassen en temperaturen werden deze thermogrammen geregistreerd, waarbij meer individuen per experiment werden gebruikt, wanneer de grens van het oplossend vermogen van de mikrokalorimeter genaderd werd. Meestal werden niet

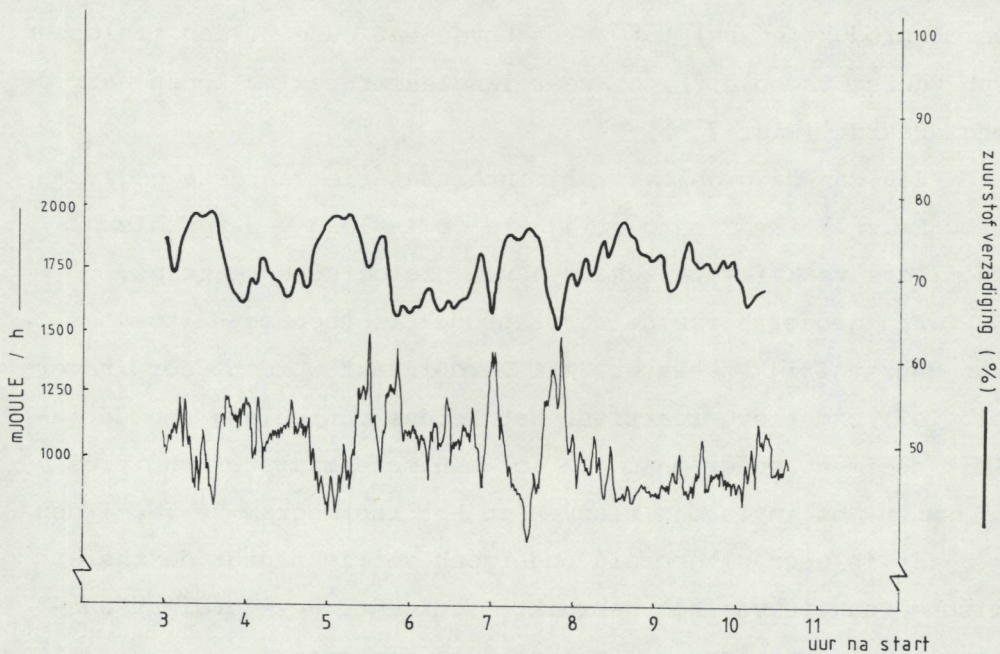


Fig. 8. Thermo- en oxygram van *Nereis diversicolor* met natgewicht van 60 mg, gemeten bij 15°C.

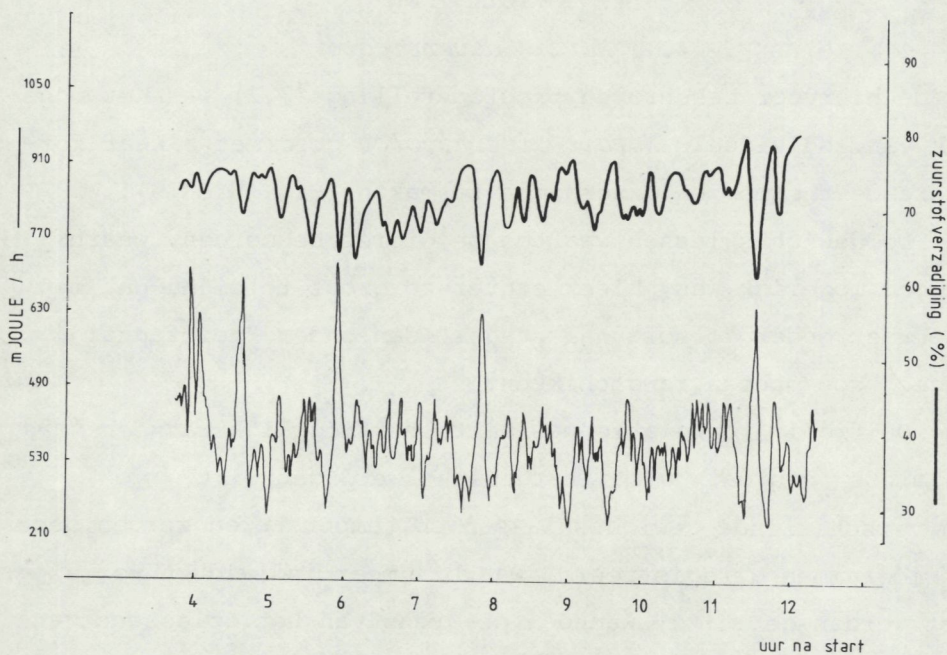


Fig. 9. Thermo- en oxygram van *Nereis diversicolor* met een natgewicht van 40 mg, gemeten bij 10°C.

Tabel I

Overzicht van experimentele resultaten van *Nereis diversicolor*, gemeten per individu bij drie verschillende temperaturen.

T (°C)	Exp. nr.	Aantal ex.	ADW (µg) Per ind. \bar{x}	Warmte prod. (mJ·h ⁻¹)		O ₂ (mgat·h ⁻¹)	
				\bar{x}	D(%)	\bar{x}	D(%)
10	1	1	2,4	259,7	5,7	29,4	-
10	2	1	10,2	973,7	2,2	405,2	2,2
10	3	1	14,2	2082,8	11,3	940,1	1,0
10	4	1	1,5	254,8	5,1	149,0	2,1
10	5	1	0,6	104,6	13,6	40,1	3,9
10	6	2	0,7	90,5	7,9	28,5	4,6
10	7	1	3,6	824,9	3,0	285,7	4,6
10	8	1	1,2	206,0	6,7	31,5	8,9
10	9	9	0,14	32,7	2,7	3,1	18,3
10	10	1	4,0	798,8	4,2	17,5	5,6
10	11	11	0,11	7,5	7,7	-	-
10	12	9	0,07	19,7	1,7	6,5	-
10	13	9	0,11	9,7	4,0	0,04	4,5
10	14	23	0,06	9,2	2,1	5,5	4,6
15	15	1	5,0	535,9	1,3	249,5	-
15	16	1	0,97	81,3	5,0	38,5	-
15	17	1	4,2	435,6	2,1	185,1	-
15	18	10	0,14	38,2	2,5	-	-
15	19	3	0,67	36,8	-	55,4	-
15	20	1	8,0	669,5	10,2	-	-
15	21	14	0,13	13,1	1,9	-	-
15	22	1	1,0	140,0	2,1	-	-
20	23	3	0,64	48,0	6,3	-	-
20	24	10	0,25	18,7	3,3	-	-
20	25	1	4,7	588,6	4,0	-	-

meer dan 10 exemplaren tegelijk bij een experiment betrokken. Eenmaal zijn 23 dieren tegelijk gebruikt. Een overzicht van de experimentele resultaten wordt gegeven in Tabel I.

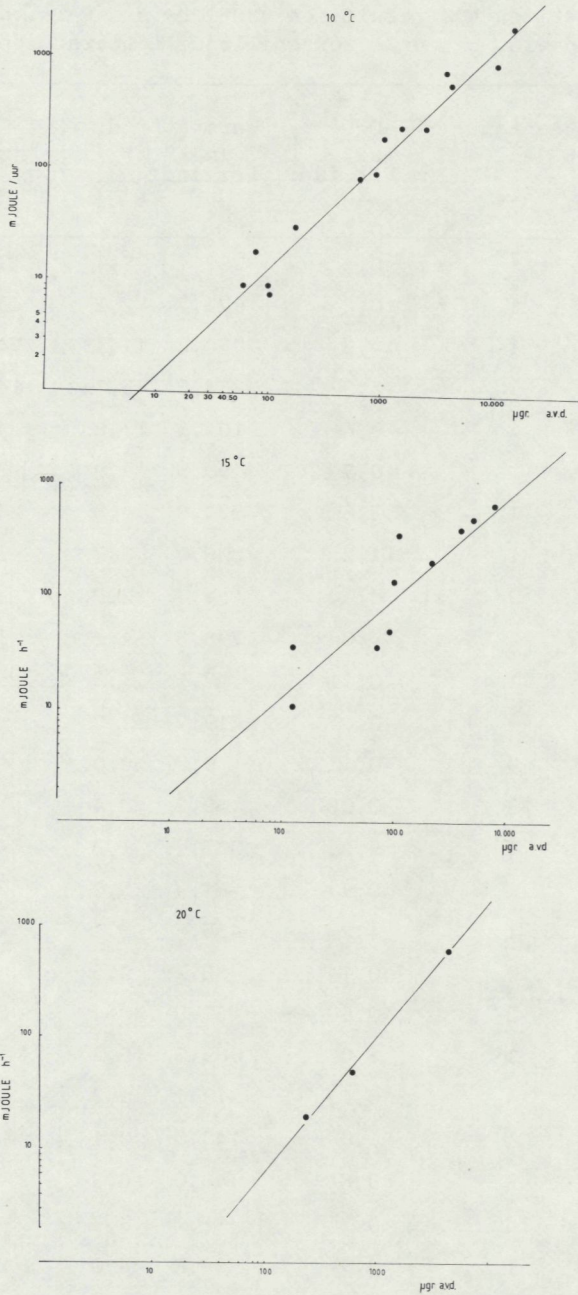


Fig. 10. Warmteproductie van *Nereis diversicolor* met verschillend lichaamsgewicht bij drie verschillende temperaturen.

Tabel II

Lichaamsgewicht-regressie parameters (a; snijpunt y-as, b; helling) voor de warmteproductie (Q) en zuurstofkonsumptie (R) van *Nereis diversicolor*. (W = asvrij drooggewicht).

°C	Q = a.W ^b		R = a.W ^b	
	a	b	a	b
10	0,14	1,003	0,079	0,89
15	0,23	0,880	0,160	0,84
20	0,03	1,180	-	-

Een significant lineair verband ontstaat wanneer de gegevens van de warmteproductie dubbel logaritmisch worden uitgezet tegen het asvrij drooggewicht (Fig. 10.A, B en C).

Bij drie verschillende temperaturen (10°, 15° en 20°C) werd getracht dit verband aan te geven, door tijdgebrek konden bij 20° C echter slechts weinig experimenten worden uitgevoerd. Hierbij zijn de kleinste gewichtsklassen niet aan bod gekomen.

In Tabel II is een overzicht gegeven van de lichaamsge-
wichts-regressie parameters.

Ook de zuurstofkonsumptie heeft, voorzover gemeten een dergelijk lineair verband met het lichaamsgewicht (Fig. 11. A en B).

Een groot aantal natgewicht, drooggewicht en asvrijdroog-
gewicht gegevens werden verzameld. In totaal zijn 97 exemplaren van *Nereis diversicolor* betrokken in een regressie berekening van deze gegevens (Fig. 12).

De relatie tussen natgewicht en asvrijdrooggewicht is:

$$W_n = 14,5 \cdot W_a^{0,92}$$

waarin W_n het natgewicht, en W_a het asvrij drooggewicht is.

De relatie tussen drooggewicht en asvrijdrooggewicht is:

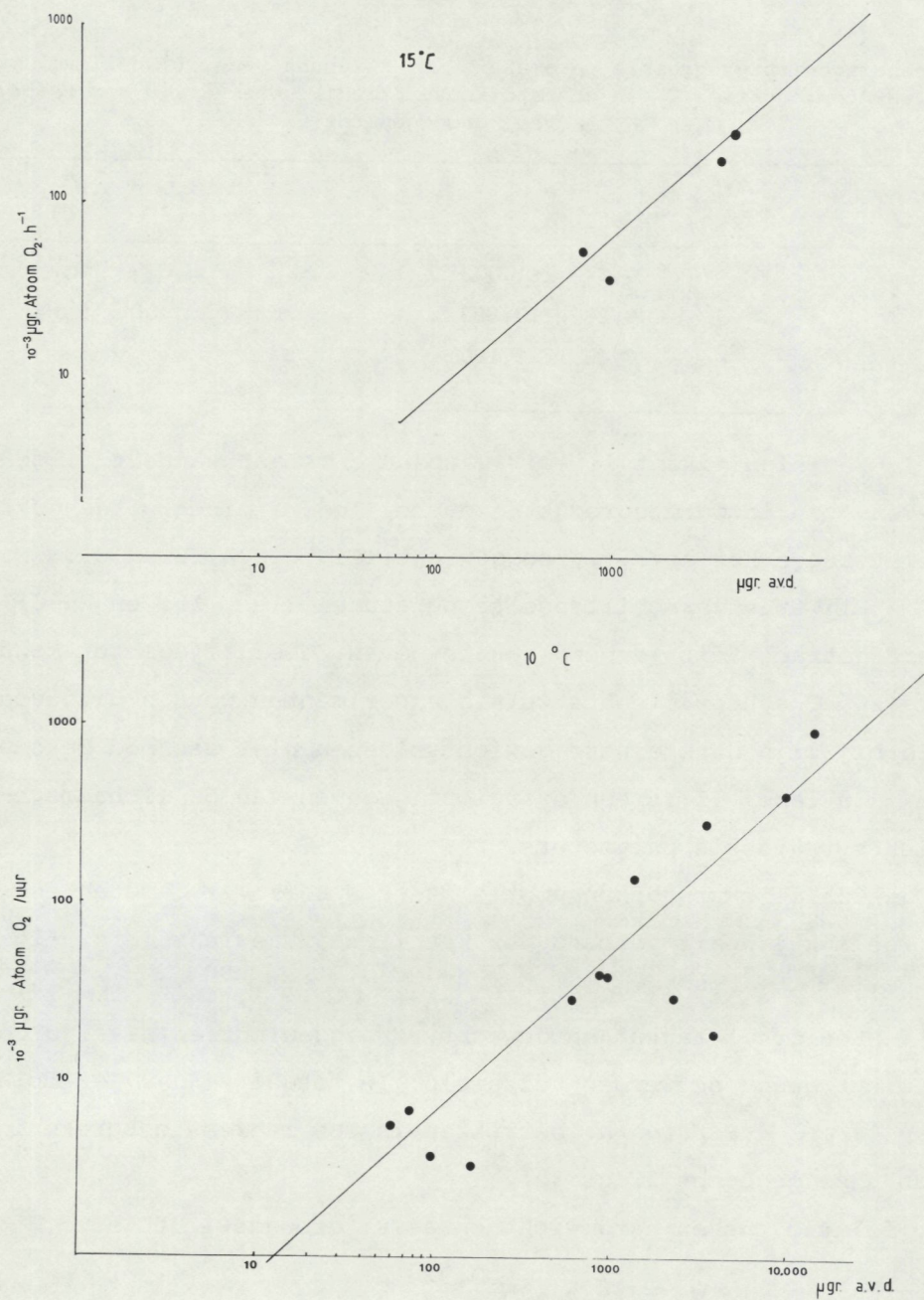


Fig. 11. Zuurstofkompsumptie van *Nereis diversicolor* met verschillend lichaamsgewicht bij twee verschillende temperaturen.

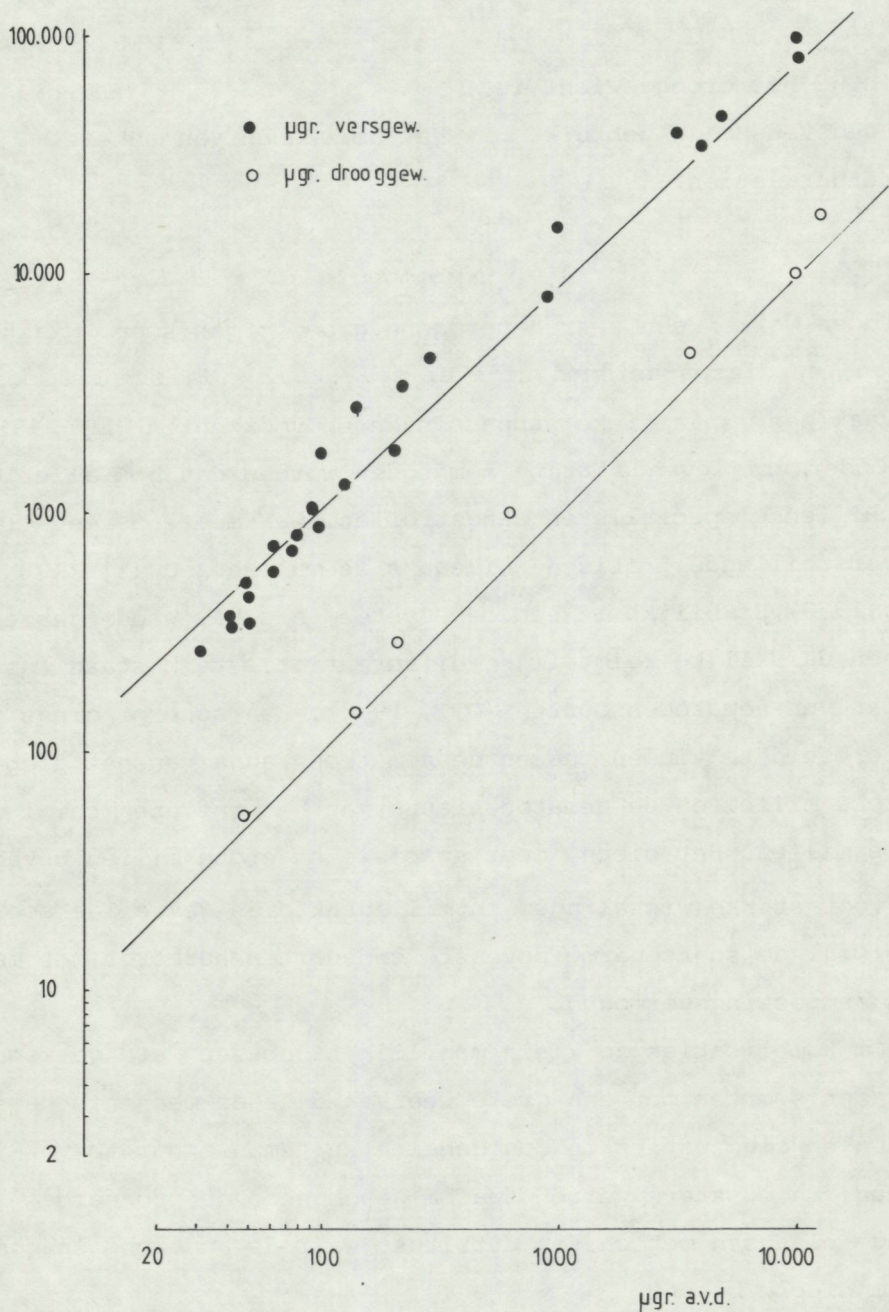


Fig. 12. Verband tussen asvrijdrooggewicht en natgewicht, resp. drooggewicht. Niet alle waarnemingen zijn ingetekend.

$$W_d = 1,19 \cdot W_a^{0,99}$$

waarin W_d het drooggewicht is.

Deze gegevens zijn gebruikt bij het omrekenen van enkele literatuurwaarden.

4.2. NEMATODEN

Nematoden vormen een zeer heterogene groep organismen. Naast planten- en dierparasieten zijn er zeer veel vrijlevende soorten, met vaak zeer specifieke aanpassingen en voorkeuren (LEE, 1965).

Onder vrijlevende marine nematoden worden dan ook allerlei verschillende specialisten aangetroffen, waarmee een voedselweb van verschillende trofische niveau's te vullen zou zijn (FENCHEL, 1969). Er blijkt in een oecosysteem als het waddengebied ook een duidelijke ruimtelijke differentiatie te bestaan tussen groepen van nematodensoorten (OTT, 1972). Een scherpe grens is bijvoorbeeld te vinden tussen de nematodenfauna van het diepere anadrobe milieu en de nematodenfauna van het ondiepe (ca. 1 cm) aerobe milieu. Het diepe, meer stabiele anaerobe milieu bevat veel voor sterke wisselingen in milieufactoren gevoelige soorten terwijl de soortenarme bovenste cm soorten herbergt met een groot aanpassingsvermogen.

Om complicaties zo klein mogelijk te houden werd getracht nematoden soorten met een grote weerstand tegen mechanische invloeden en fluctuaties in zoutgehalte en temperatuur te verzamelen. De monsters werden daarom genomen op geëxponeerde zandige plaatsen met ca. 5% detritus, waar de anaerobe laag op 2-4 cm diepte begon.

Twee typen nematoden overheersten in het verzamelde materiaal, beide behorend tot de Desmodoridae (Tabel IV). Deze typen maakten samen bijna steeds ca. 80% van het totaal aantal

Tabel III

Overzicht van experimentele resultaten van nematoden, verzameld bij drie verschillende temperaturen. De experimenten bestaande uit A, B, etc, zijn experimenten geweest, waarbij steeds 50 nematoden aan de meetampul werden toegevoegd, zonder de eerder toegevoegde nematoden te verwijderen. Verder zijn er experimenten met glasparels als kunstmatig sediment (1) en experimenten zonder sediment, alleen doorstroming van zeewater (2).

Exp. nr.	Temp. (°C)	Aantal ex.	ADW (µg) per ind.		Warmte prod. (mJ·h ⁻¹) per ind.	
			\bar{x}	D(%)	\bar{x}	D(%)
1	10	70	0,45	3,6	0,76	1,7
2 A	10	50	1,15	9,7	0,70	0,7
2 B	10	100	1,15	9,7	-	-
2 C	10	150	1,15	9,7	0,91	1,6
2 D	10	200	1,15	9,7	0,40	1,9
3 A (1)	10	50	1,20	-	1,14	2,0
3 B (1)	10	100	1,20	-	0,61	2,8
3 C (1)	10	150	1,20	-	0,77	0,5
3 D (1)	10	200	1,20	-	0,30	4,2
4 A	10	100	1,10	-	0,62	2,0
4 B	10	150	1,10	-	0,55	2,7
4 C	10	200	1,10	-	0,21	2,9
4 D	10	250	1,10	-	0,09	2,5
5	10	200	1,30	10,5	0,11	2,2
6	10	150	1,60	6,4	0,57	2,8
7 (1)	10	150	1,15	-	0,69	1,8
8 A	15	50	1,10	-	3,26	0,9
8 B	15	100	1,10	-	0,42	1,1
8 C	15	150	1,10	-	0,77	6,9
9	15	100	1,50	-	0,36	3,6
10 (2)	15	100	1,70	-	0,55	7,7
11	15	130	0,96	4,8	0,20	1,6
12	15	200	1,00	6,3	0,05	2,5
13	20	150	1,10	5,9	0,67	3,7
14	20	100	3,00	11,0	0,42	-
15 (2)	20	200	1,17	8,00	0,64	-

Tabel IV

Overzicht van relatieve abundanties (%) in steekproeven van 100 exemplaren van verschillende nematodenfamilies, verzameld op het N.I.O.Z.-wad in 1981. Water (boven) en sediment (onder) temperaturen ($^{\circ}\text{C}$) tussen haakjes.

Familie	Datum					
	3-2	2-3	24-3	3-4	7-5	26-5
(Watertemp. $^{\circ}\text{C}$)		(2,3)	(6,5)	(8,6)	(13,8)	(15,4)
(Sedimenttemp. $^{\circ}\text{C}$)		(1,7)	(6,0)	(9,2)	(12,5)	(16,8)
Desmodoridae	82	40	78	86	89	90
Monhysteridae	5	9	2	1	2	1
Linhomoeidae	7	3	4	2	-	8
Oncholaimidae	4	27	4	6	5	1
Comesomatidae	1	3	2	3	2	-
Chromadoridae	-	3	1	-	-	-
Cyatholaimidae	-	3	1	-	-	-
Microlaimidae	-	4	5	-	-	-
Axonolaimidae	-	3	-	-	-	-
Oxystamtidae	-	-	1	-	-	-
?	-	-	-	1	1	-

individuen uit (het monster van 2 mei maakt hierop een uitzondering). De eerste soort behoort tot het geslacht *Spirina*, de tweede soort vertoont sterke gelijkenis met *Acanthopharynx denticulatus* (pers med Dr. P.A.A. Loof), een soort die door WIESER (1954) in Chili gevonden werd. De meeste *Spirina* spp. hebben een kleine buccale holte, ze zijn vrij traag, rollen zich kurketrekkervormig op bij aanraking en sommige hebben een hoge tolerantie tegen lage zuurstofgehalten (OTT & SCHIEMER, 1973). Van *Acanthopharynx* is bekend dat hij zich op geëxponeerde plaatsen tussen algen ophoudt. Het is onbekend of dit geslacht in de Waddenzee voorkomt. De beide typen bleven in goed konditie gedurende de periode waarin experimenten gedaan werden (ca. 2-3 weken).

Een overzicht van de experimentele resultaten is gegeven in Tabel III. Bij het uitzoeken van de verhoudingen in de steekproef van 100 nematoden is aangenomen dat, vooral wat betreft de abundante typen, deze verhoudingen vergelijkbaar waren in de steekproeven waarmee de calorimetrische experimenten werden uitgevoerd. Het materiaal van 3 februari is niet voor experimenten gebruikt. Het materiaal van 2 maart is slechts voor de eerste twee experimenten gebruikt.

Eén van de problemen bij het meten van warmteproductie van nematoden bleek de onmogelijkheid te zijn, de warmteafgifte van één nematode te registreren met de gebruikte apparatuur en methoden. Voor het waarnemen van warmte moest dus gewerkt worden met een aantal nematoden (50 ex. of meer) tegelijk.

Er is hierop niet veel tegen, wanneer alle organismen gelijk reageren op de aangeboden milieukondities. Bij een zo heterogene groep als de nematoden is de kans echter groot dat dit niet het geval is. Toch is er vanuit gegaan dat de gebruikte nematoden soorten een vergelijkbare reactie vertoonden op het aangeboden milieutype, omdat het grootste gedeelte van het bij de experimenten gebruikte materiaal uit slechts enkele typen van dezelfde familie behoorden.

Voor het konstrueren van een lichaamsgewicht-regressielijn zijn echter nematoden van verschillend gewicht nodig.

Door het gebruik van meer dan één exemplaar per experiment, kon aan deze eis echter niet goed worden voldaan. De verschillen in lichaamsgewicht tussen de twee abundante nematodentypen waren daarvoor te gering. Eveneens was het moeilijk juveniele exemplaren van een van beide typen in grote aantallen te verzamelen, om op die manier te beschikken over verschillende gewichtsklassen.

De warmteproduktie is daarom gemeten bij een gemiddeld a.v.d. van $1,2 \mu\text{g} \pm 7\%$, per nematode.

Een aantal randvoorwaarden bij het werken met nematoden zijn van belang, te weten

aanwezigheid van voedsel (pers med L. Bouwman)

een medium (substraat) met een structuur waartegen ze zich kunnen afzetten (bv. zand, detritus etc.) (pers med L. Bouwman).

de mogelijkheid bestaat dat ook een bepaalde nematodendichtheid vereist is voor een normaal gedragspatroon.

Aan deze eisen werd voldaan door de nematoden te meten in het sediment waarin ze verzameld werden (3.3.2) en bij elk experiment tenminste 50 exemplaren te betrekken.

De resultaten bij 10°C duiden erop dat individuedichtheid een invloed heeft op de activiteit van nematoden. Naarmate de dichtheid van nematoden in de 0,5 ml sediment in de meetampul de in het veld gevonden dichtheid van ca. 300 individuen. ml^{-1} ging overschrijden, bleek de warmteproduktie zeer snel af te nemen (Fig. 13).

Wanneer de vergroting van het aantal individuen wordt uitgedrukt in biomassa eenheden, blijkt dit verschijnsel te worden benadrukt (Fig. 14). In figuur 14 is de warmteproduktie op een normale schaal uitgezet, in figuur 15 is de y-as logaritmisch. De getrokken lijn in fig. 15 is een polynoom volgens.

$$\log y = -0,79 \cdot 10^{-6} x^3 + 0,33 \cdot 10^{-3} x^2 - 38,87 \cdot 10^{-3} x + 3,03$$

voor $300 > x > 100 \text{ mg a.v.d.}$

Een tamelijk lineaire afname is dan ook aan te wijzen, wanneer de warmteproduktie per eenheid biomassa wordt uitgezet tegen de hoeveelheid biomassa per 0,5 ml sediment (Fig. 16).

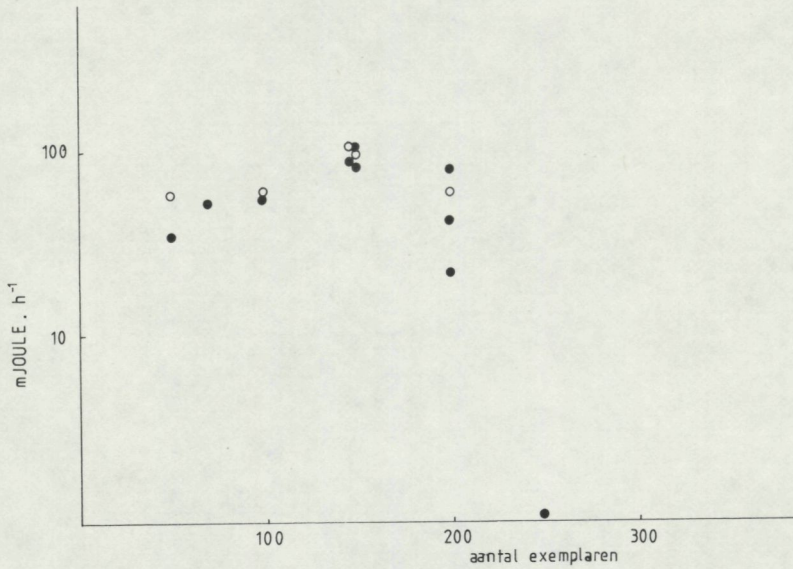


Fig. 13. Warmteproductie van verschillende nematoden dichtheden in (●) 0,5 ml sediment of (○) 0,5 ml glaspereis \varnothing 500 μ , bij 10°C.

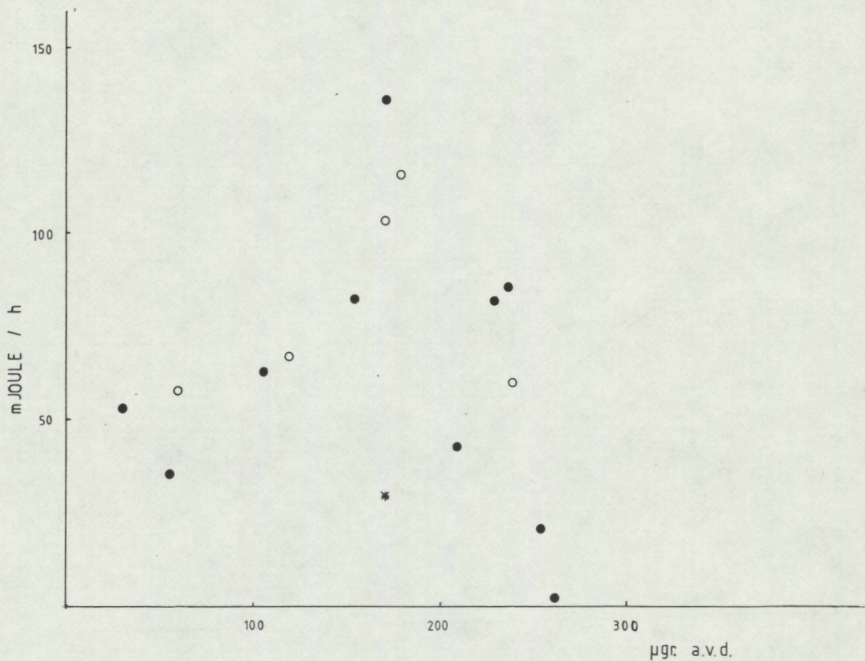


Fig. 14. Warmteproductie van verschillende dichtheden nematoden, uitgedrukt per eenheid van biomassa, (●) op 0,5 ml sediment; (○) op 0,5 ml glaspereis bij 10°C.

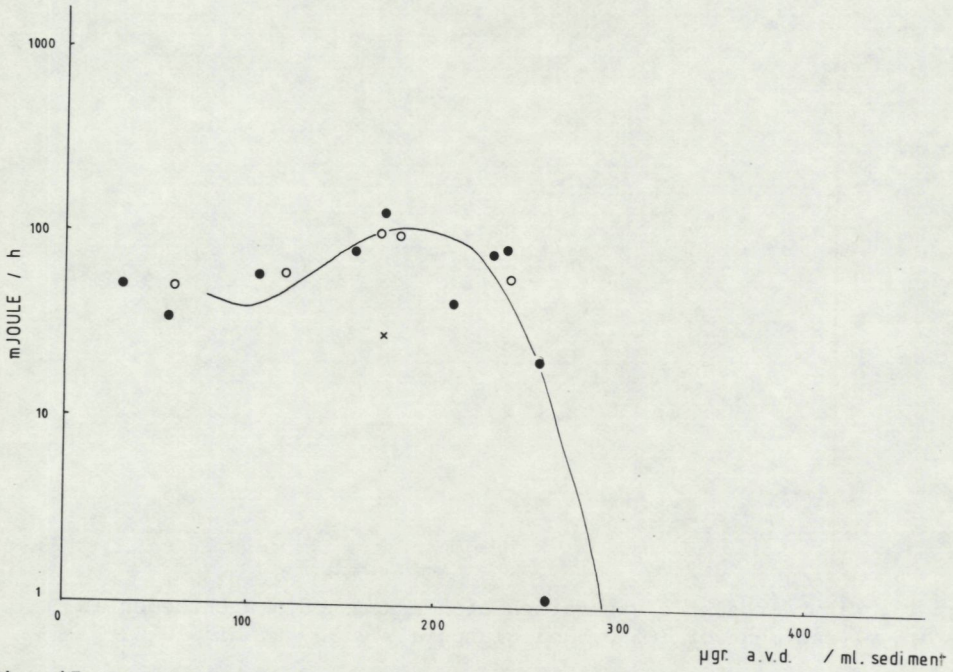


Fig. 15. Warmteproductie van verschillende nematoden dichtheden. Half-logaritmisch. (●) op 0,5 ml sediment; (○) op 0,5 ml glasparels.

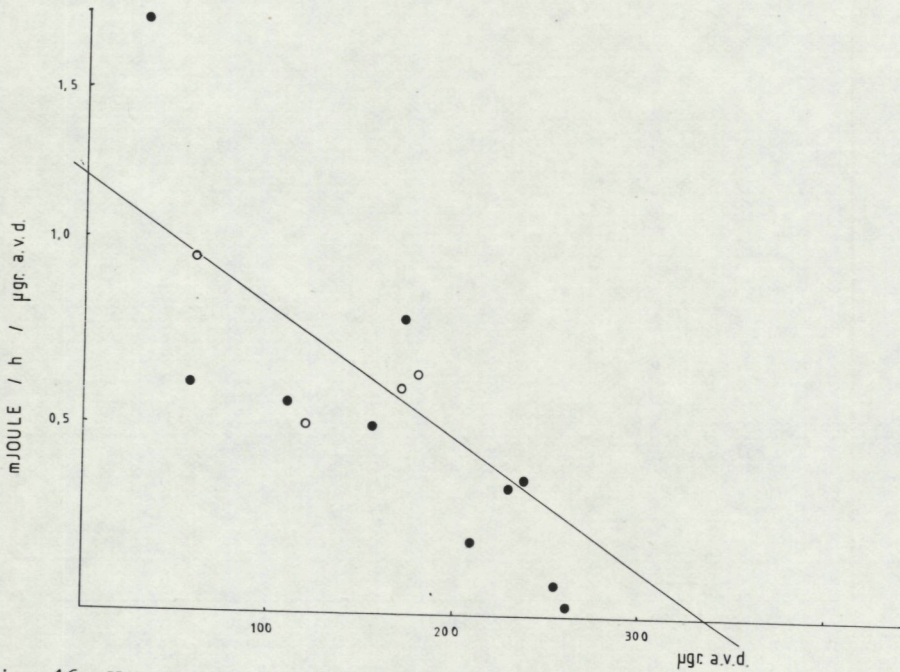


Fig. 16. Warmteproductie van nematoden populaties per µg. a.v.d. in relatie tot biomassa per 0,5 ml sediment (●) of glasparels (○), bij 10°C.

Toetsing met variantie analyse van deze regressielijn leverde een significantie van $p < 0,001$. De relatieve standaardfout van de meetpunten was gemiddeld 2,9%.

Extrapolatie naar 1,2 μg , het gemiddeld gewicht van één nematode, levert een warmteproduktie van ca. 1,27 $\text{mJ} \cdot \text{h}^{-1}$ bij een temperatuur van 10°C .

Bij 15°C bleek de stabiliteit van het sediment zo slecht

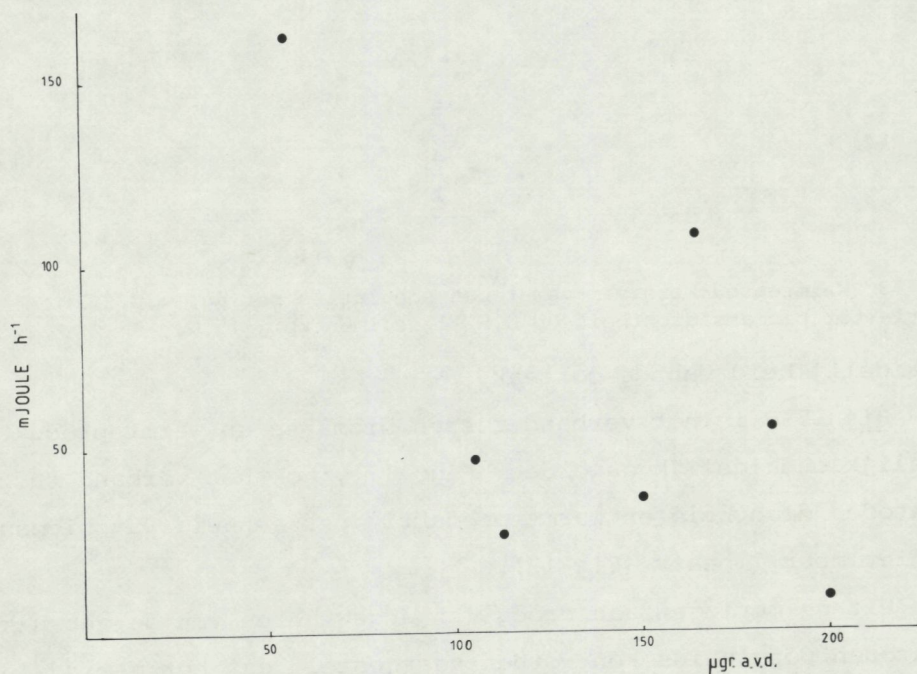


Fig. 17. Warmteproduktie van verschillende dichtheden nematoden, uitgedrukt in biomassa eenheden op 0,5 ml sediment bij 15°C .

te zijn, dat maar weinig experimenten bruikbare gegevens opleverden. Het bij 10°C waargenomen "crowding" effect was ook veel minder duidelijk. Het kwam regelmatig voor dat toevoegen van 100 of 150 nematoden aan de 0,5 ml sediment in de meetampul, geen enkele verhoging van de warmteproduktie tot gevolg had. Stabilisering van de basislijn was ook meestal vrij langdurig. Een verbetering hierin kon niet bereikt worden door de

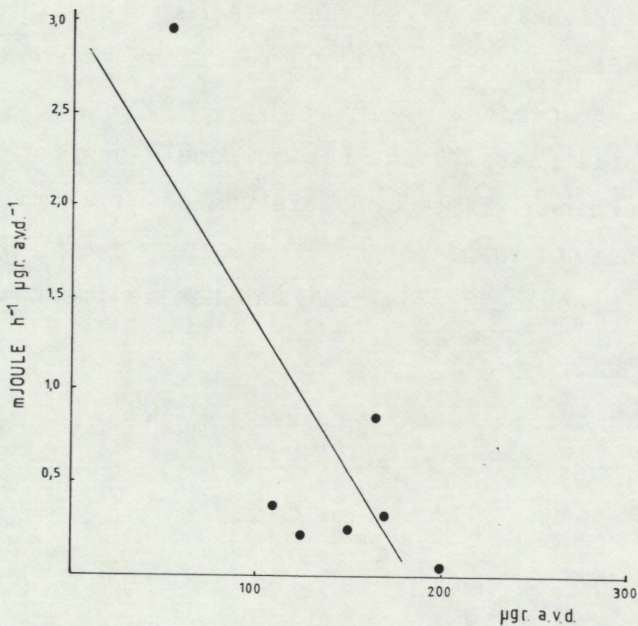


Fig. 18. Warmteproduktie van nematoden populaties per μg . a.v.d. in relatie tot biomassadichtheid op 0,5 ml sediment bij 15°C.

onduidelijkheid van de oorzaak.

Bij 15°C is het verband tussen biomassa en warmteproduktie tamelijk onduidelijk geworden (Fig. 17). Ook het verband tussen nematoden dichtheid en warmteproduktie per eenheid van biomassa is niet meer lineair (Fig 18).

Uit de metingen aan droog- en asgewichten van de gebruikte nematoden populaties kon worden vastgesteld dat het gemiddeld drooggewicht $1,44 \mu\text{g} \pm 2,19\%$ (D) bedroeg, terwijl het asvrijdrooggewicht $1,20 \mu\text{g} \pm 1,97\%$ was. Het natgewicht, berekend volgens ANDRASSY (1956), aan het steekproefmateriaal voor de beschrijving van het materiaal, (zie hoofdstuk 6), bedroeg $8,04 \mu\text{g}$ gemiddeld.

5. DISKUSSIE

5.1. *Nereis diversicolor*

De in het onderzoek verkregen lichaamsgewicht-exponent ("weight-

exponent") is bij alle experimenttemperaturen vrij hoog (Tab. II). KUIPERS et al. (1981) gaan uit van een gemiddelde van ca. 0,75 voor mariene evertibraten. Bij de *Nereis* populatie die in dit onderzoek werd gebruikt schommelt dat getal tussen de 0,88 en 1,18. De gebruikte *Nereis diversicolor* werd echter uit een bijzondere populatie gerekruteerd, namelijk de populatie uit Wadbak Zuid die onder zeer konstante omstandigheden leeft. Een vergelijking met respiratiemetingen van VAN DER HOFSTEDE & STELDER (1980) aan dezelfde populatie maakt duidelijk dat er toch sprake blijft van een verhoogd metabolisme.

VAN DER HOFSTEDE & STELDER (1980) registreerde bij 15°C een respiratie van 0,3278 cal. d⁻¹. Omgerekend komt dit neer op een warmteproduktie van ca. 115 mJ. h⁻¹, voor dieren met een gewicht van gemiddeld 2.6 mg a.v.d.

Met behulp van de in dit onderzoek verkregen regressielijn bij 15°C blijkt dat dieren met een a.v.d. van 2,6 mg een warmteproduktie van ca. 230 mJ. h⁻¹ hebben. Ongeveer twee maal zoveel. Mogelijk is dit te wijten aan een grotere stresstoestand in de mikrokalorimeter.

Ook IVLEVA (1970) biedt mogelijkheden tot vergelijking. Bij de in haar onderzoek gebruikte temperaturen werden respiratiemetingen verricht voor verschillende gewichtsklassen. Op dezelfde manier werden vergelijkbare getallen omgerekend (Tab. V). Opvallend is dat met name bij 15°C vrijwel dezelfde waarden gevonden werden. Bij 10°C werden veel hogere warmteproduktie-cijfers gemeten, terwijl hier ook bij 20°C aanwijzingen voor zijn (Fig. 10C en Tab. V).

Een rechtstreekse vergelijking is echter mogelijk met de bij 10°C en 15°C verzamelde zuurstofconsumptie gegevens (Fig. 11. A en B). Zuurstofconsumptie van dieren met een a.v.d. van

Tabel V

Een vergelijking van metabolisme gegevens (gemiddelden) van IVLEVA (1970) en de bij dit onderzoek verzamelde warmteproductiecijfers, voor verschillende gewichtsklassen. De grenzen werden berekend m.b.v. de bij de regressieberekening verkregen standaard fout (t bij 5% overschrijdingskans).

Temp. (°C)	Gewichts- klasse (mg)	Metabolisme volgens IVLEVA ₁ (1970) (mJ·h ⁻¹)	Metabolisme volgens $\bar{Q} = a \cdot W^b$ (dit onderzoek) (mJ·h ⁻¹)	
			Gem.	Grenzen
10	10- 50	248,5	528,7	158,5- 898,9
	50-100	378,0	1398,5	898,9-1898,0
	100-200	703,5	2952,7	1898,0-4007,4
15	10- 50	381,5	307,6	110,1- 505,1
	50-100	777,0	739,2	505,1- 973,3
	100-200	1232,0	1424,3	973,3-1875,3
20	10- 50	780,5	427,3	98,2- 756,5
	50-100	1298,5	1289,7	756,5-1822,9
	100-200	2093,0	3107,8	1822,9-4392,6

ca. 2,6 mg bij 15°C blijkt ca. $118 \cdot 10^{-6}$ mgAtoom · h⁻¹ te bedragen. Omgerekend met de oxycalografische coëfficiënt van IVLEV (1934) vertegenwoordigd dit ca. 2,4 mJ · h⁻¹.

De gevonden waarde is dus een faktor 10 kleiner dan de gelijktijdig geregistreerde warmteproductie! en een factor 5 in vergelijking met de waarde die VAN DER HOFSTEDÉ & STELDER (1980) vonden.

De in dit onderzoek uitgevoerde synchrone zuurstofconsumptie warmteproductie metingen werden w.b.t. zuurstof registratie echter door vele technische problemen bemoeilijkt.

De oorzaak van bovengenoemde afwijking moet dan ook niet zozeer gezocht worden bij een grote warmteproductie ten op-

zichte van weinig zuurstofverbruik door *Nereis*, maar bij een te klein oplossend vermogen van de zuurstofmeting.

De goede vergelijkbaarheid met IVLEVA's gegevens bij 15°C zou verklaard kunnen worden door een sterke geadapteerdheid aan deze temperatuur, die het gehele jaar door in Wadbak zuid vrij konstant blijft (VAN DER HOFSTEDER & STELDER, 1980).

5.2. NEMATODEN

De resultaten, verkregen bij experimenten met nematoden dienen met de nodige voorzichtigheid en met enige voorbehoud geïnterpreteerd te worden.

Metingen van zuurstofconsumptie leverde steeds te slechte resultaten op, zodat hierop verder niet zal worden ingegaan.

Bij de metingen van warmteproduktie bleek het niet mogelijk nematoden van verschillend gewicht te gebruiken, met één exemplaar per experiment, maar was het noodzakelijk 50 of meer exemplaren te nemen. Tijdens de metingen bij 10°C bleek een sterk en duidelijk effect op te treden wanneer meer dan 200 exemplaren in 0,5 ml sediment werden samengebracht. Dit uitte zich in een zeer snelle daling van de warmteproduktie. Het is onduidelijk of de meeste nematoden dan in een rusttoestand verkeren en enkele niet, of dat ze allemaal een geringe activiteit hebben. Opvallend is dat deze "crowding" optrad zodra de dichtheid hoger werd dan de in het gemonsterd sediment gevonden dichtheid (ca. 300 ind. ml⁻¹).

Het boven waargenomen effect heeft tot gevolg gehad dat er geen eenduidige warmteproduktie per nematode berekend kon worden. Dit "crowding" effect speelt zeer waarschijnlijk ook een rol bij lagere dichtheden.

Wanneer voor verschillende dichtheden de warmteproduktie per µg a.v.d. berekend wordt, blijkt een tamelijk lineaire afname te

koreleren met een toename van de dichtheid (Fig. 16) volgens $Q = 1,27 \cdot W^{-0,0044}$ ($F_s(1;13) = 25,87^{***}$) met een hoge significantie.

Bij hogere temperaturen bleek de invloed van de warmteproductie in het sediment zodanig te zijn, dat de warmteproductie van nematoden niet goed meer kon worden vastgesteld (Fig. 17).

Referentiemogelijkheden voor deze resultaten zijn schaars. Het meeste onderzoek naar het metabolisme van nematoden werd verricht met behulp van een zogenaamde Cartesian Diver (LASERRE, 1976). OTT & SCHIEMER (1973) onderzochten op deze manier 24 soorten bij 15°C. Zij registreerden lichaamsgewicht exponenten ("weight exponent") van 0,987 tot 0,805 (omgerekend naar 20°C!). Dit is vrij hoog, in vergelijking met andere waarnemingen op dit gebied. Ze wijten dit aan onjuiste gewichtsbepalingen.

Een directe vergelijking met deze gegevens is niet mogelijk. Via door OTT & SCHIEMER (1973) vastgestelde verband tussen lichaamsgewicht en zuurstofconsumptie, kan echter worden berekend dat nematoden met een natgewicht van ca. 8 µg ongeveer $5 \cdot 10^{-3} \mu\text{l O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$ consumeren bij 20°C. Omgerekend met IVLEV's oxycalografische coëfficiënt, is dat equivalent aan ca. $0,1 \text{ mJ} \cdot \text{h}^{-1}$.

Afgezien van het temperatuurverschil, is dit een faktor 10 kleiner dan via extrapolatie bij 10°C in dit onderzoek gevonden werd ($1,27 \text{ mJ} \cdot \text{h}^{-1}$). Wanneer de warmteproductie van nematoden in deze kleine orde van grootte ligt, moeten derhalve ca. 200 nematoden tegelijk in de meetampul van de mikrokalorimeter aanwezig zijn, om enig registreerbaar resultaat te krijgen, bij het huidige oplossend vermogen van het apparaat ($14 \text{ mJ} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mV}^{-1}$).

Een herhaling van de experimenten ter bevestiging of ont-

kenning van dit grote verschil is dan ook vereist. Er moet daarbij gestreefd worden naar een veel stabielere achtergrond (sediment).

Een kleine aanwijzing voor de grootte van de warmteproductie van nematoden langs een andere weg, werd verkregen bij een experiment bij 20°C, waarin de warmteproductie van schone, levende nematoden werd gemeten (200 ex.), zonder sediment.

Er kwam hierbij, weliswaar met vrij grote spreiding een warmteëffekt van gemiddeld $130 \text{ mJ} \cdot \text{h}^{-1}$ vrij. Dit betekent een zuurstofverbruik van ca. $31 \cdot 10^{-3} \text{ } \mu\text{l O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$ per nematode, hetgeen het aantal minimaal voor warmteregistratie vereiste nematoden terug zou brengen op 25 exemplaren. Dit experiment is echter maar twee keer uitgevoerd. (doorstroming van zeewater werd hierbij wel gehandhaafd).

Bij voortzetting van een onderzoek voor het verkrijgen van een indicatie van de metabolismegrootte van nematoden, is het van belang de invloed van de sedimentachtergrond zo goed mogelijk te onderdrukken of stabiliseren.

Metingen aan nematoden in mengculturen op agarbodems, waarmee L. Bouwman (BOEDE, Groningen) goede resultaten bereikt heeft, is zekere aanbevelenswaardig. Er kan daarmee wellicht beter worden vastgesteld of het oplossend vermogen van de mikrokalorimeter inderdaad ca. 200 individuen (of 25 !) nodig heeft vóór een registratie van de warmteproductie mogelijk wordt.

5.3. KONKLUSIES

Uit de metingen verricht aan *Nereis diversicolor* blijkt dat de beschreven proefopstelling functioneel is voor organismen die men het beste onder de categorie kleine makrofauna ("small macrofauna" KUIPERS et al., 1981) kan rangschikken.

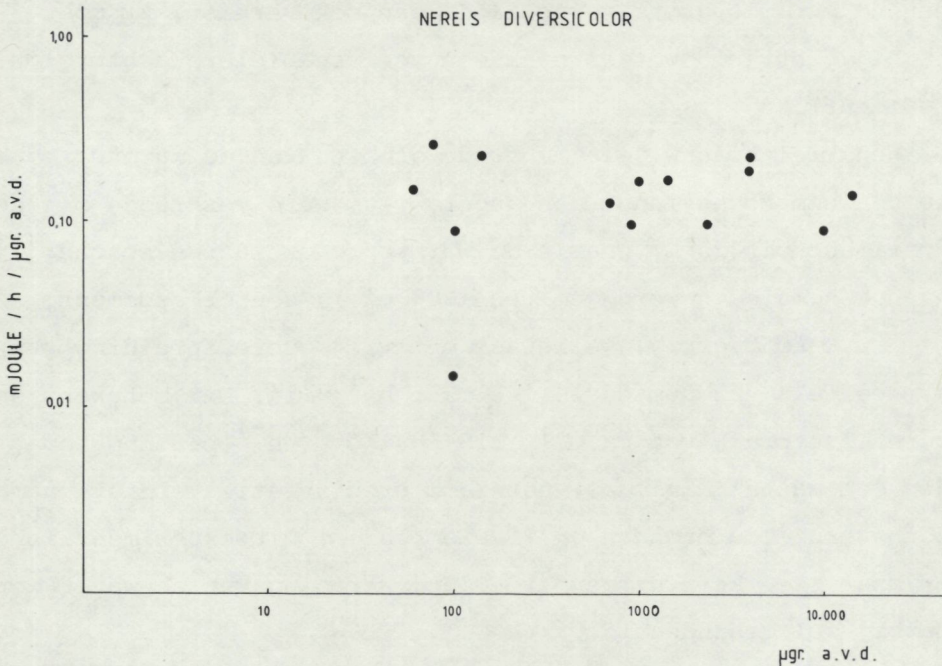


Fig. 19. Warmteproductie van *Nereis diversicolor* per μg a.v.d. in relatie tot biomassa, bij 10°C .

Via extrapolatie a.d.h. van deze metingen kan worden geschat dat een *Nereis* van ca. $1 \mu\text{g}$, een warmteproductie van $0,1 \text{ mJ} \cdot \text{h}^{-1}$ heeft (Fig. 19). Een vergelijking van deze warmteproductie met die verkregen bij nematodenexperimenten, (Fig. 16), laat zien dat nematoden van $1 \mu\text{g}$ ca $10\times$ zoveel warmte produceren dan een (hypothetische) *Nereis* van $1 \mu\text{g}$.

De gegevens van OTT & SCHIEMER (1973) zouden er echter op wijzen dat er weinig verschil in warmteproductie optreedt tussen kleine *Nereis* en nematoden.

Tenslotte moet er hier op gewezen worden dat de resultaten van deze experimenten slechts kleine aanwijzingen vormen voor de uitwerking van de in hoofdstuk 2 geformuleerde doelstelling. Naast veel technische moeilijkheden die gedeeltelijk werden opgelost, zijn de gebruikte organismen niet erg representatief geweest uit praktische overwegingen.

Tabel VI

Overzicht van relatieve abundanties (%) van de verschillende typen nematoden, verzameld op het N.I.O.Z. wad in 1981 (temperaturen tussen haakjes).

Type nr. nematode	Abundanties (%) op de data:					
	3-2	2-3	24-3	3-4	7-5	26-5
(Watertemp. °C)		(2,3)	(6,5)	(8,6)	(13,8)	(15-4)
(Sedimenttemp. °C)		(1,7)	(6,0)	(9,2)	(12,5)	(16,8)
1	39	16	42	58	59	36
2	2	5	1	-	-	-
3	43	25	38	28	30	54
4	7	-	4	2	-	8
5	4	17	3	4	5	1
6	1	3	2	-	2	-
7	3	2	1	-	-	-
8	1	-	-	1	-	-
9	-	1	-	-	-	-
10	-	10	1	2	-	-
11	-	2	-	3	-	-
12	-	4	5	-	-	-
13	-	3	-	-	-	-
14	-	3	-	-	-	-
15	-	1	-	-	-	-
16	-	4	-	1	2	-
17	-	1	1	-	-	-
18	-	1	1	-	-	-
19	-	-	1	-	-	-
20	-	-	1	-	-	1
21	-	-	-	1	-	-

6. VERANTWOORDING VAN HET GEBRUIKTE NEMATODENMATERIAAL

6.1. INLEIDING

Voor het verkrijgen van enig inzicht in de samenstelling van de bij dit onderzoek gebruikte nematoden populatie, werd van elk monster een steekproef van honderd dieren genomen. Hierdoor kon beschikt worden over de relatieve abundanties van de verschillende in de steekproef aanwezige nematoden-type (Tab. VI).

De individuen uit deze steekproef werden geprepareerd in Glycerine van een aantal baden, en vervolgens werd het voorste gedeelte getekend met behulp van een tekenprisma. Bij het verwaarden van de preparaten kon niet altijd voorkomen worden dat krimpverschijnselen optraden, hetgeen sommige tekeningen misschien minder typisch maakt. In een aantal gevallen zijn daarom meer afbeeldingen opgenomen.

Op habitus werden een aantal typen onderscheiden, die later met behulp van de tekeningen en een preparatenstandaard kollektie gedetermineerd werden tot op het verst mogelijke taxonomische niveau. De determinaties zijn uitgevoerd door Dr. P.A.A. Loof van het Lab. voor Nematologie te Wageningen.

In dit hoofdstuk zullen de verschillende typen, zo mogelijk met enkele waarnemingen van het gedrag, besproken worden. Hierbij is gebruik gemaakt van SCHNEIDER (1939), HYMAN (1951) GERLACH (1953) en WIESER (1954). De vermelde natgewichten werden bereken volgens ANDRASSY (1956)

6.2. NEMATODEN TYPEN

Type 1. (Fig. 20a). Van dit type kon met zekerheid worden vastgesteld dat het tot de familie Desmodoridae behoort.

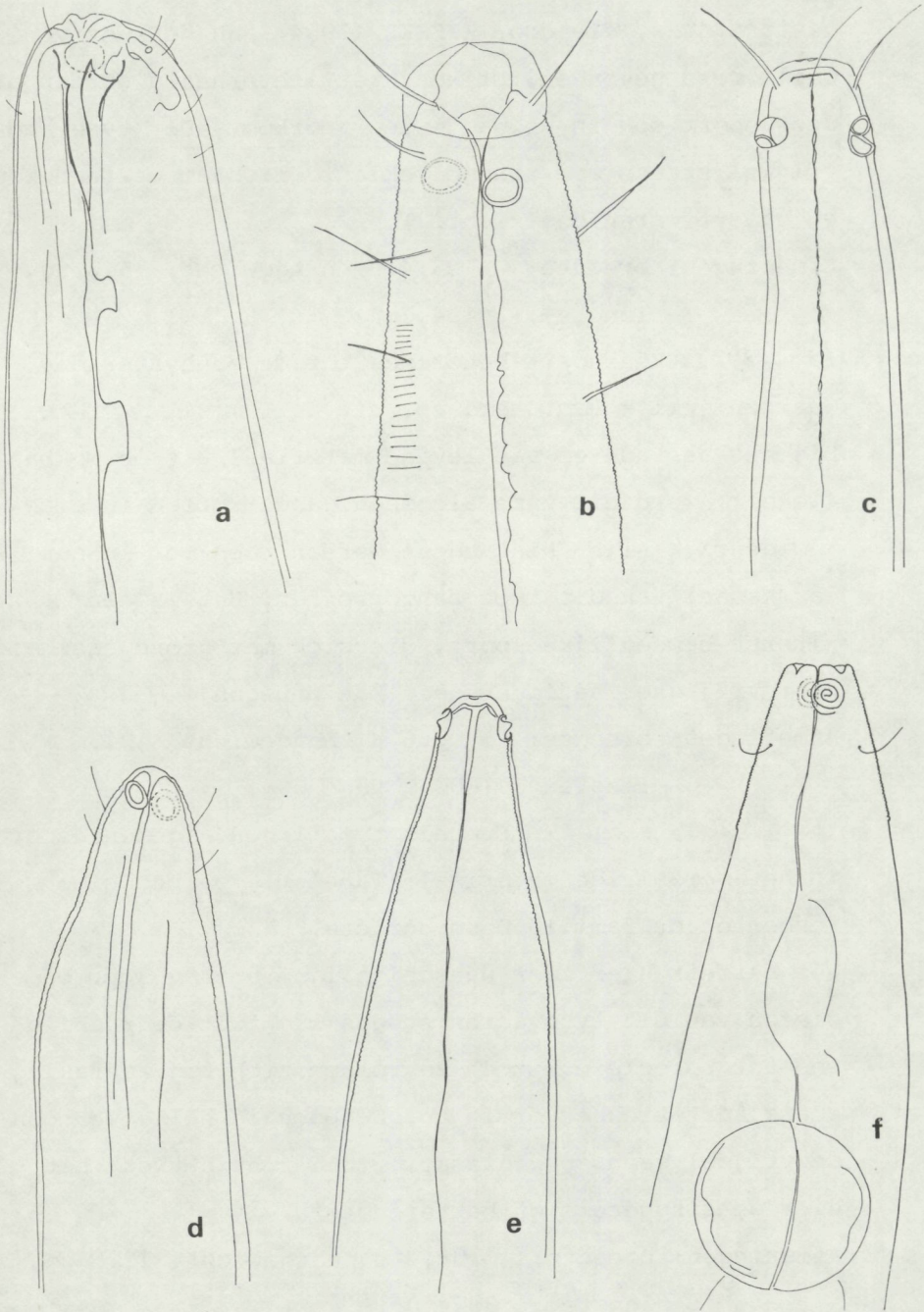


Fig. 20. Nematodentypen 1 (a), 2 (b), 3 (vooraanzicht d, zijaanzicht e en in detail f) en 4 (c).

Een zekere gelijkenis is aanwzig met *Acanthopharynx denticulatus*, die door WIESER (1954) aan de kust van Chili werd gevonden. Er kon niet achterhaald worden of deze soort ook in de Waddenzee voorkomt. Dit type had vrijwel steeds een oranje gekleurd lichaam (alleen kop en staart waren doorzichtig).

Afmetingen; breedte; 85,4 μ natgewicht; 5,3 μg .
 lengte ; 114,7 μ

Type 2. (Fig. 20b). Een soort behorende tot de Monhysteridae. Waarschijnlijk *Daptonema* sp. uit de *Theristes*groep. Bij het bestuderen van levend materiaal uit de Mokbaai (Texel), werd dit type algemeen aangetroffen in diatomeeënrijk slib. Diatomeeën werden toen ook in het darmkanaal van dit type aangetroffen. Het is een uiterst beweeglijke soort, die zich met grote snelheid door vrij grof sediment heen kan bewegen.

Afmetingen; breedte; 97,6 μ natgewicht; 9,7 μg .
 lengte 1600 μ

Type 3. (Fig. 20d, e en f). Evenals type 1 een algemene soort in het verzamelde materiaal (Tabel V), eveneens behorende tot de familie Desmodoridae.

Het betreft hier zeer waarschijnlijk *Spirina* spp. De dieren van dit type waren steeds lichtwit doorschijnend tot porcelein wit en ze rolden zich bij aanraking sterk kurketrekkervormig op. De buccale holte vertoonde vrijwel geen specialisatie. Wellicht betreft het hier detrituseters of bacterieëters.

Afmetingen; breedte; 98,4 μ natgewicht; 12,8 μg .
 lengte ; 2074,0 μ

Type 4. (Fig. 20c). Dit type kon geplaatst worden onder de Linhomoeidae. Het is zeer waarschijnlijk een soort be-

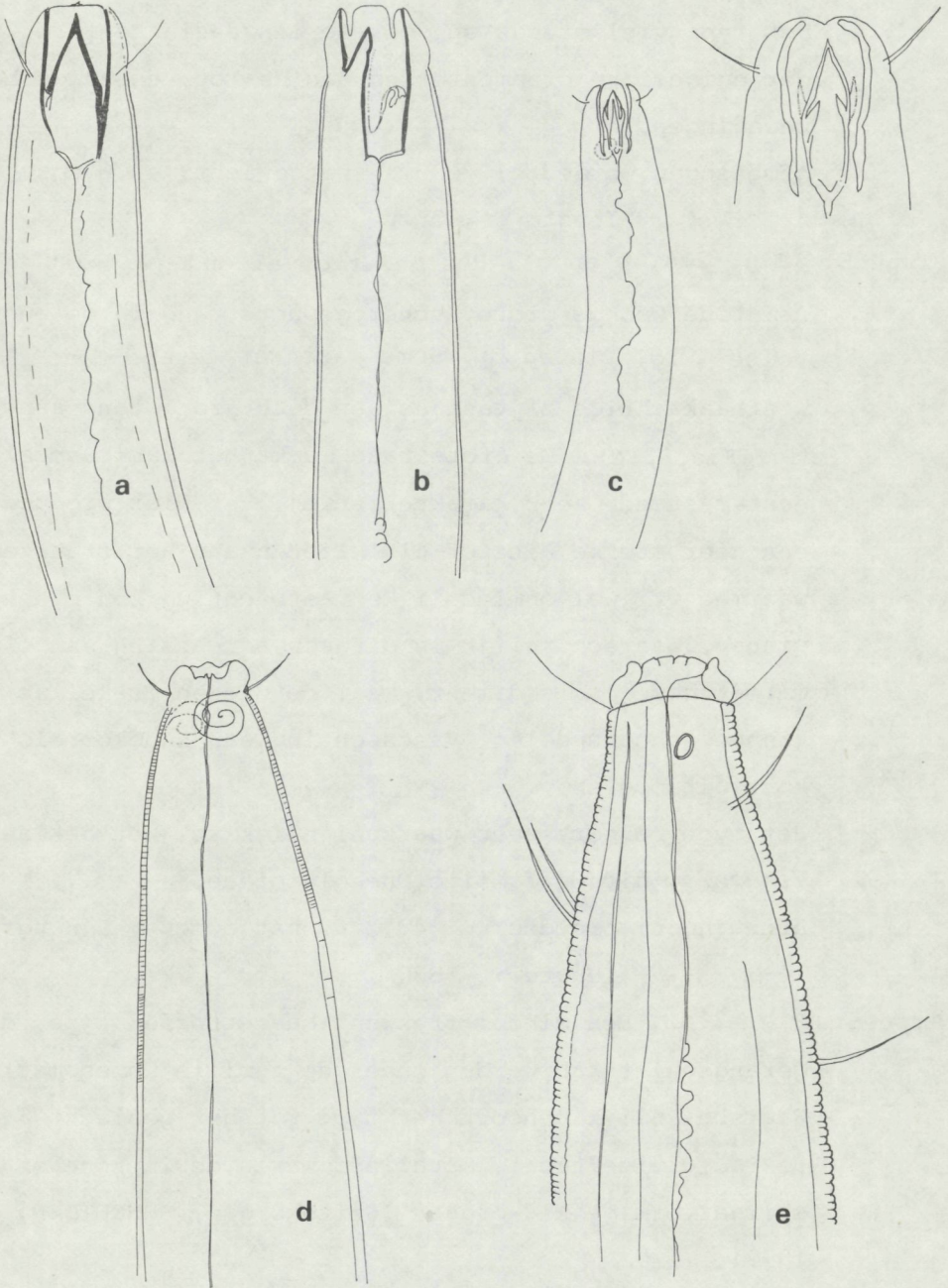


Fig. 21. Nematodentypen 5 (vooraanzicht a, zijaanzicht b en afwijkend type met detail c), 6 (d) en 7 (e).

horende tot het geslacht *Metalinhomoeus*.

Het type viel steeds op door de lange slanke vorm, zonder duidelijke ornamentering aan de kop, en trage bewegingen.

Afmetingen; breedte; 108 μ natgewicht; 4,6 μ gr
 lengte ; 625 μ

Type 5. (Fig. 21a, b en c). Het meest opvallende van dit type nematode was de grote, scherpgepunte tand in de buccale holte (Fig. 21a en b). Soms waren er tevens twee kleine, weerhaakachtige zijtandjes aan deze grote tand aanwezig (Fig. 21c). De grote tand maakt het habitusbeeld echter steeds zeer karakteristiek. Het dier produceerde een zeer sterke kitstof uit klieren aan het staarteinde, waarmee vrijwel onmiddellijke vasthechting kon plaatsvinden. Waarschijnlijk is dit een aanpassing aan plaatsen met bewegend sediment, waar de dieren makkelijk kunnen schoonspoelen. Vasthechting aan zandkorrels voorkomt uitspoelen.

Het type behoort zeer waarschijnlijk tot het geslacht *Viscosia*, uit de familie Oncholaimidae.

Afmetingen; breedte; 49,2 μ natgewicht; 2,8 μ gr.
 lengte ; 1830 μ

Type 6. (Fig. 21d). Een minder frekwent aangetroffen type, dat gerangschikt kan worden onder de familie Comesomatidae. Waarschijnlijk behoort het type tot het geslacht *Sabatiera* (cf. *celtica*). Opvallend waren de lipzone en het spiraalvormige zij-orgaan (Seitenorgan, SCHNEIDER, 1939).

Afmetingen; breedte; 36,9 μ natgewicht; 1,4 μ gr.
 lengte ; 1568,0 μ

Type 7. (Fig. 21e). Evenals type 2, een soort uit de *Theristes-*

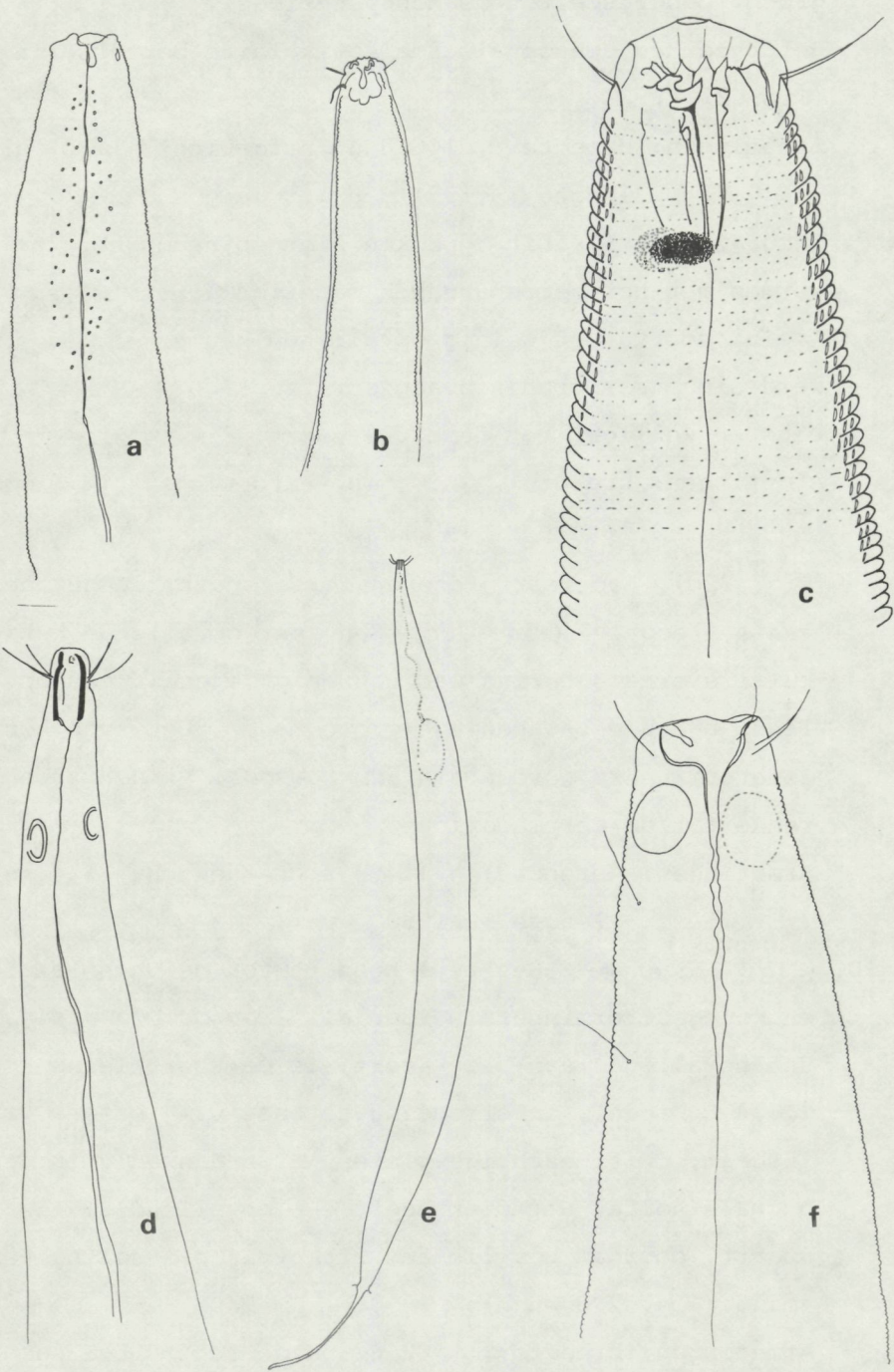


Fig. 22. Nematodentypen 8 (a en b), 9· (c), 10 (kop d en hele dier e) en 11 (f).

groep, behorende tot de Monhysteridae.

Het type had een opvallende kutikulaire bepantsering (Fig. 21e).

Afmetingen; breedte; 116,8 μ natgewicht; 11,6 μ gr.
lengte ; 1331 μ

Type 8. (Fig. 22a en b). Dit type kon niet op naam gebracht worden met het geprepareerde materiaal. Het is een kleine soort, met weinig opvallende kenmerken. Hij werd slechts sporadisch aangetroffen. Fig. 22a en b behoren wellicht tot dezelfde soort.

Afmetingen; breedte; 20,5 μ natgewicht; 0,4 μ gr.
lengte ; 1403 μ

Type 9. (Fig. 22c). Een zeer grote en forse soort, in het bezit van een oogvlek (Fig. 22c). Een zeer opvallende kutikulaire ornamentering was aanwezig, evenals een opvallende buccale bewapening (grote tand). Het type kon gedetermineerd worden als *Euchromadora vulgaris* behorende tot de Chromadoridae.

Afmetingen; breedte; 114,8 μ natgewicht 15,4 μ g.
lengte ; 1830 μ

Type 10. (Fig. 22d en e). Het type behoort tot de Oncholaimidae en kon gedetermineerd worden als *Anoplostoma viviparum*. Het opvallende aan deze soort, is de zeer kleine kop (16,4 μ breed), in verhouding tot het vrij brede lichaam. Chitineachtige platen waren aanwezig in de buccale holte. Het dier heeft een opvallend smalle staart, doordat het lichaam zich vrij plotseling versmald (Fig. 22d en e).

Afmetingen; breedte; 82 μ natgewicht; 5,8 μ g.
lengte ; 1354 μ

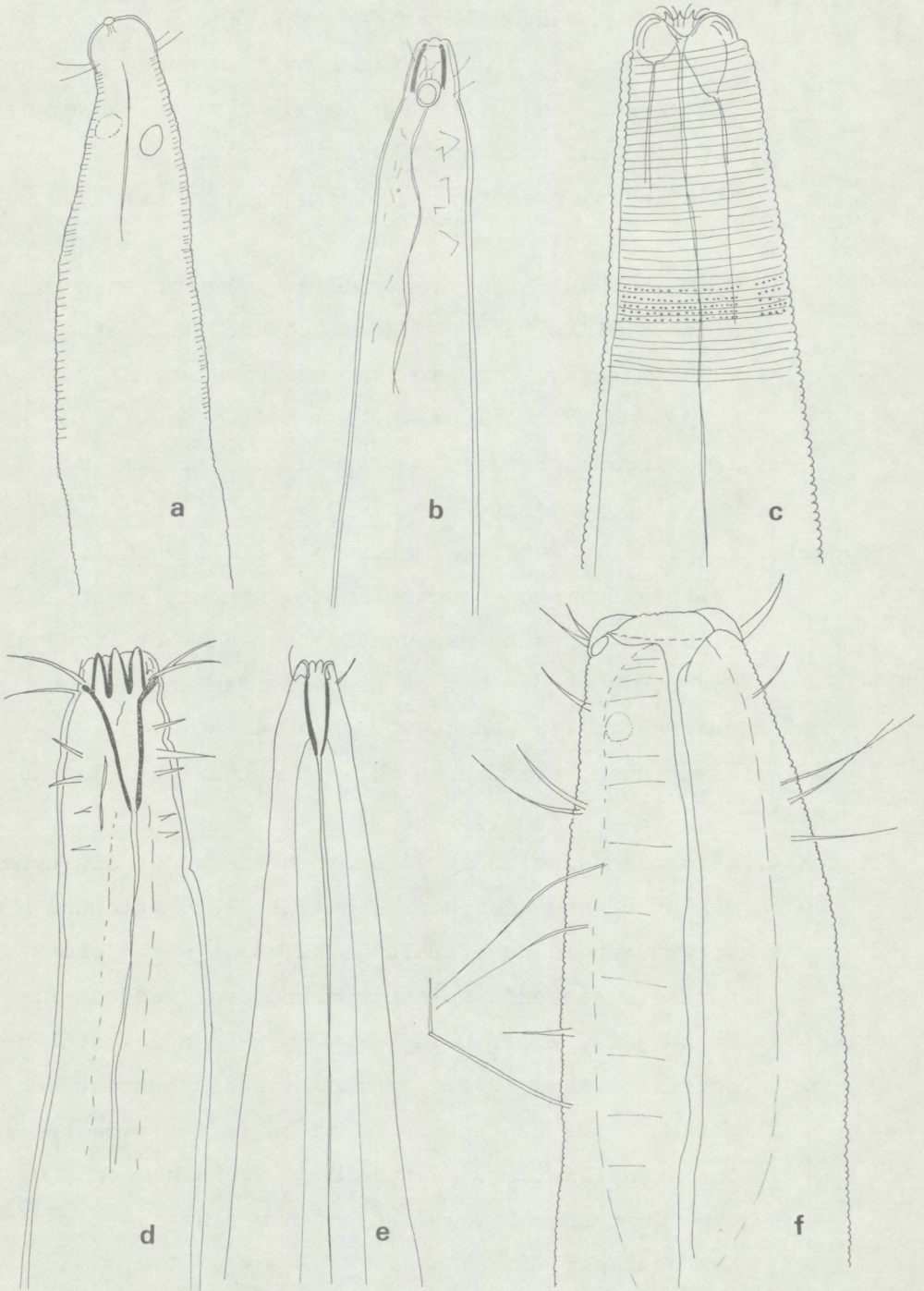


Fig. 23. Nematodentypen 12 (a), 13 (b), 14 (ex. met borstels d en ex. zonder borstels e), 15 (c) en 16 (f).

Type 11. (Fig. 22f). Naar alle waarschijnlijkheid behoort deze soort tot de Cyatholaimidae. Er zijn geen opvallende kenmerken. Een kutikula ornamentering is aanwezig; het zij-orgaan is betrekkelijk groot.

Afmetingen; breedte; 94,3 μ natgewicht; 8,3 μg .
 lengte ; 1464 μ

Type 12. (Fig. 23a). Dit type kon zonder veel problemen bij de Microlaimidae worden ondergebracht. Als soorten komen in aanmerking; *Microlaimus tenuispiculum*, *M. cyatholaimoides*, *M. marinus* en *M. honestus*.

Afmetingen; breedte; 24,6 μ natgewicht; 0,4 μg .
 lengte ; 976,0 μ

Type 13. (Fig. 23b). Een type met tweeduidelijk chitineuze (?) platen in de buccale holte, waarbij de kop enigszins is afgescheiden van de rest van het lichaam. Het type behoort tot de Linhomoeidae en is zeer waarschijnlijk een *Eleutherolaimus* species.

Afmetingen; breedte; 41 μ natgewicht; 1,4 μg .
 lengte ; 1342 μ

Type 14. (Fig. 23d en e). Ook de soorten die onder dit type vielen bezaten een aantal duidelijke chitineuze structuren in de buccale holte. Soms waren grote borstels aanwezig op het voorste deel van het lichaam (Fig. 23d). Deze borstels werden ook niet aangetroffen (Fig. 23e). De mogelijkheid bestaat echter dat het hier een andere soort betreft uit de familie der Axonolaimidae, waartoe deze typen behoren. De typen uit afbeelding 23 behoren waarschijnlijk tot het geslacht *Odonthopora*.

Afmetingen; breedte; 53,3 μ (23d) en 82 μ (23e)

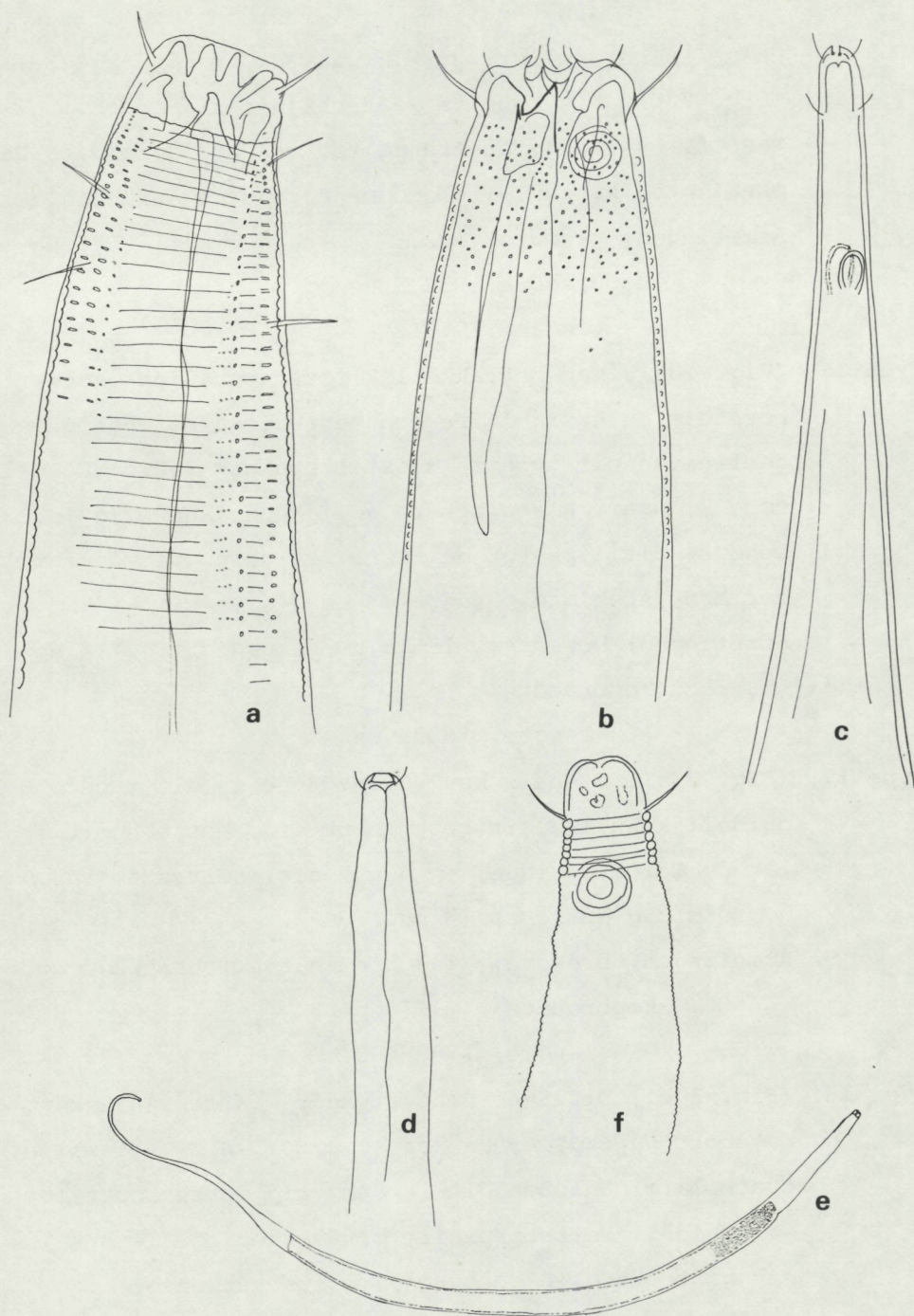


Fig. 24. Nematodentypen 17 (a), 18 (b), 19 (c), 20 (kop d en hele dier e) en 21 (f).

lengte ; 1403 μ (23d) en 1342 μ (23e)

natgewicht; 2,5 μg (23d) en 5,8 μg (23e)

Type 15. (Fig. 23c). Dit type is waarschijnlijk *Hypodontolaimus* cf. *balticus*, behorende tot de Chromadroidae. Een opvallende kutikulaire ornamentering is aanwezig.

Afmetingen; breedte; 102,5 μ natgewicht; 6,5 μg .

kopbreedte; 32,8 μ

lengte; 976 μ

Type 16. (Fig. 23f). Een betrekkelijk fors type, met grote borstels en kutikulaire ornamentering. Het darmgedeelte van dit type is meestal bruingekleurd. Evenals type 2, waarmee een zekere gelijkenis aanwezig is, behoort dit type tot de *Theristes*-groep uit de familie der Monhysteridae.

Afmetingen; breedte; 135,3 μ natgewicht; 21,4 μg .

kopbreedte; 43 μ

lengte; 1830 μ

Type 17. (Fig. 24a). Evenals het vorige type is dit type duidelijk kuticulair geornamenteerd, het behoort echter tot de Chromadoridae, en heeft als soortnaam *Hypodontolaimus butschii* ($\stackrel{?}{=} balticus$).

Afmetingen; breedte; 143,5 μ natgewicht; 22,4 μg .

kopbreedte; 41 μ

lengte; 1708 μ

Type 18. (Fig. 24b). Dit type behoort zeer waarschijnlijk tot de soort *Paracatonchus* (cf. *caecus*), uit de familie Cyatholaimidae. Ook dit is een vrij forse soort met een duidelijke kutikulaire ornamentering. Tevens is een grote tand in de buccale holte aanwezig.

Afmetingen; breedte; 131,2 μ natgewicht; 19,4 μg .

kopbreedte; 41 μ

lengte; 1769 μ

Type 19. (Fig. 24c). Het type wordt gekenmerkt door een zeer smal en spitstoelopend kop-gedeelte, waarin nauwelijks een duidelijke differentiatie zichtbaar is. Het type behoort tot de Oxystomatidae en is zeer waarschijnlijk onder te brengen bij het geslacht *Oxystomina*. De volgende soorten komen in aanmerking voor dit type; *Oxystomina elongata*, *O. oxycaudata* en *O. unguiculata*. Afmetingen; breedte; 69,7 μ natgewicht; 6,2 μg .

kopbreedte; 12,3 μ

lengte; 2013 μ

Type 20. (Fig. 24d en e). Een type uit de *Theristes*-groep van de Monhysteridae. Zeer waarschijnlijk is dit een *Monhystera* sp. Weinig differentiatie in het kopgedeelte. (Fig. 24e geeft het gehele dier weer)..

Afmetingen; breedte; 45,1 μ natgewicht; 1,7 μg .

kopbreedte; 16,4 μ

lengte; 1342 μ

Type 21. (Fig. 24f). Opvallend was hier de ringvormige ornamentering achter het kopgedeelte. Het type zeer waarschijnlijk tot de Microlaimidae, en tot het geslacht *Microlaimus*. Een soortnaam kon niet vastgesteld worden. Het is een betrekkelijk kleine nematode.

Afmetingen; breedte; 36,4 μ natgewicht; 0,8 μg .

kopbreedte; 20,5 μ

lengte; 976 μ

7. LITERATUUR

- ANDRASSY, I., 1956. Die Rauminhalts- und Gewichtshbestimmung der Fadenwürmer (nematoden).—Acta. Zool. Acad. Sci. Hung. 11: 1-15.
- FENCHEL, T., 1969. The ecology of marine microbenthos IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa.—Ophelia 6: 1-182.
- GERLACH, S.A. 1953. Die Biozönotische Gliederung der nematodenfauna an den Deutschen Küsten.—Z. schr. Morph. u. Okol. Tiere. 41: 411-512.
- GNAIGER, E., 1979. Direct calorimetry in ecological energetics. Long term monitoring of aquatic animals.—Experientia Suppl. 37: 155-165.
- HOFSTEDDE, J. van der & C. STELDER, 1980. Stofkringloop en energiehuis-houding in wadbak zuid.—Int. Versl. 1980-10, NIOZ-Texel. 42 pp.
- HYMAN, L.H., 1951. The Invertebrates vol. III. Acanthocephala, Aschelminthes and Entoprocta. The pseudocoelomate Bilateria.—McGraw-Hill Book Comp. London. 752 pp.
- IVLEV, V.S., 1934. Eine mikromethode zur Bestimmung des Kaloriengehalts von Nährstoffen.—Biochem. Z. 275: 49-55.
- IVLEVA, I.V., 1970. The influence of temperature on the transformation of matter in marine invertebrates.—In: J.H. Steele Marine food chains. Oliver & Boyd, Edinburg.
- KUIPERS, B.R., P.A.W.J. DE WILDE & F. CREUTZBERG, 1981. Energy flow in a tidal flat ecosystem.—Mar. Ecology propr. series. 5: 215-221.
- LASERRE, P., 1976. Metabolic activities of benthic Microfauna and Meiofauna.—In: The benthic boundary layer ed. McCave, New York and London. 95-142.
- LEE, D.L., 1965. The physiology of nematodes.—Oliver & Boyd. London 154 pp.
- OTT, J., 1972. Determination of fauna boundaries of nematodes in an intertidal sandflat.—Int. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 57: 654-663.
- OTT, J. & F. SCHIEMER, 1973. Respiration and anaerobiosis of free living nematodes from marine and limnic sediments.—Neth. Journ. Sea Res. 7: 233-243.
- PAMATMAT, M.M., G. GRAF, W. BENGTON & C.S. NOVAK, 1981. Heat production, ATP concentration and Electron transport activity of marine sediments.—Mar ecol. prog. ser. 4: 135-143.
- SCHNEIDER, W., 1939. Würmer oder Vermes II. Fadenwürmer oder nematoden. Die Tierwelt Deutschlands und angrenzende Meeresteile.—T. 36. ed. F. Dahl.
- SMITH, R.I., 1977. Physiological and reproductive adaptations of *Nereis diversicolor* to life in the Baltic Sea and adjacent Waters.—In: Essays on polychaetous annelids in memory of O. Hartman. Eds. D.J. Reish & K. Fauchald.
- UHLIG, G., H. THIEL & J. S. GRAY, 1973. The quantitative separation of meiofauna. A comparison of methods.—Helgol. wiss. Meeresunters. 25: 173-195.
- WADSÖ, I., 1974. A microcalorimeter for biological analysis.—Science Tools. The LKB Instrument Journ. 21 (2-3): 18-21.
- WIESER, W. 1954. Free living Marine nematodes. II Cromadoroidea.—Lunds Universit. Årsskr. 50: 1-148.