

Primaire productie in het water boven een droogvallende
wadplaat gedurende de eerste helft van 1969

door

A. Zweep

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN

nummer 1974 - 6

13068

Primaire productie in het water boven een droogvallende
wadplaat gedurende de eerste helft van 1969

door

A. Zweep

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN:

nummer 1974 - 6

Rechten voorbehouden

Van interne verslagen zijn nadruk of aanhalingen slechts toegestaan met uitdrukkelijke toestemming van het NIOZ.

Primaire productie in het water boven een droogvallende
wadplaat gedurende de eerste helft van 1969

door

A. Zweep

Intern verslag

over

werkzaamheden verricht als doctorale studie
in het tijdvak januari - mei 1969

aan

het NIOZ te Texel

voor

Prof. Dr. G.P. Baerends

Zoologisch Laboratorium

Rijks Universiteit Groningen

onder supervisie van

Dr. G.C. Cadée

NEDERLANDS INSTITUUT VOOR ONDERZOEK DER ZEE

PUBLICATIES EN VERSLAGEN

nummer 1974 - 6

Primaire productie in het water boven een droogvallende
wadplaat gedurende de eerste helft van 1969

door

A. Zweep

Intern verslag

Inhoud:

I. Summary en Samenvatting	1
II. Inleiding	2
III. Materiaal en methoden	9
IV. Resultaten	17
V. Discussie	27
VI. Aanhangsel	32
VII. Literatuur	35

I. SUMMARY

This report deals with the results of in situ productivity measurements in the water over a tidal flat in the Dutch Waddensea during the first five months of 1969. The observed changes in daily production $/m^2$ can be ascribed for the greater part to changes of chlorophyll content of the water. Daily production above these mud-flats appeared to be low as compared with both the production in the deeper parts of the Waddensea and the production of bottom-diatoms. This is due to the relative small amount of water above these mud-flats.

SAMENVATTING

In dit verslag zijn de resultaten vermeld van in situ produktie-metingen in het water boven een droogvallende wadplaat in de Wadden-zee gedurende de eerste helft van 1969. De veranderingen in

produktie per m^2 per dag gedurende deze periode kunnen grotendeels worden toegeschreven aan veranderingen in het chlorophyl-a gehalte van het zeewater. De dagelijkse produktie boven dit droogvallende wad bleek laag te zijn ten opzichte van de produktie in diepere delen van de Waddenzee en te opzichte van de produktie door bodem-diatomeeën. Dit is te wijten aan de relatief geringe hoeveelheid water boven het wad.

II. INLEIDING

1. Algemeen

Een deel van het biologisch onderzoek dat verricht wordt door het NIOZ (Texel) heeft tot doel een kwantitatief en kwalitatief inzicht te krijgen in de voedselketen in de Waddenzee en de aangrenzende Noordzee. (Onderzoekprogramma 1967-1972 NIOZ, Den Helder).

De basis van deze voedselketen wordt gevormd door het fytoplankton. Fytoplankton bouwt organische stof op met behulp van de in zeewater aanwezige anorganische voedingsstoffen (fosfaat, nitraat, enz.) door middel van fotosynthese. De hoeveelheid koolstof, die aldus door het fytoplankton wordt gebonden, is de bruto primaire produktie; de netto primaire produktie is de bruto primaire produktie verminderd met de hoeveelheid koolstof, die vrijkomt als gevolg van ademhalingsprocessen. De netto primaire produktie bepaalt de groei van de fytoplankton-populaties.

Het fytoplankton vormt het voedsel van de tweede schakel in de voedselketen, de herbivore dierlijke organismen (zoöplankton, bodemdieren, etc.), die op hun beurt weer gegeten worden door andere dierlijke organismen. Naarmate men verder in de voedselketen komt, worden de relaties steeds ingewikkelder, omdat als gevolg van polyphagie (en gedeeltelijke of volledige saphagie) bepaalde

soorten voedsel uit diverse voorafgaande schakels kunnen opnemen: de voedselketen gaat over in een voedselnetwerk (RAYMONT 1963). De hoeveelheid voedsel, die voor een bepaalde schakel in dit netwerk aanwezig is, hangt af van de biomassa van de voorafgaande schakel of schakels; deze is weer een functie van de primaire produktie en verlies in de daarvoorafgaande schakels. De oorzaak van dit verlies is, afgezien van het uitzinken van algen, in de eerste plaats een gevolg van de ademhaling van de betreffende organismen (energieverbruik nodig voor instandhouding) en in de tweede plaats van onvolledige vertering, waardoor het organisch materiaal gedeeltelijk niet wordt doorgegeven aan de normale volgende schakel in de keten, maar op een zijspoor belandt (bijv. heterotrophe planten, die organisch materiaal assimileren) (STEEMANN NIELSEN 1963).

Uit bovenstaande volgt, dat om het gestelde doel van het onderzoek te bereiken, het nodig is om te bepalen welke organismen deel uitmaken van de voedselketens in de Waddenzee en hoe hun onderlinge relaties zijn. Verder zal de omvang van een aantal schakels gedurende enkele jaren moeten worden bepaald en zal nagegaan moeten worden, hoe deze afhangt van de biomassa in de voorafgaande schakels en van de primaire produktie, terwijl tevens aandacht dient te worden geschonken aan omvang en oorzaak van verlies in bepaalde ketens. Op deze manier hoopt men uiteindelijk een model te kunnen opstellen van een balans van produktie en verbruik in de Waddenzee (Onderzoekprogramma NIOZ).

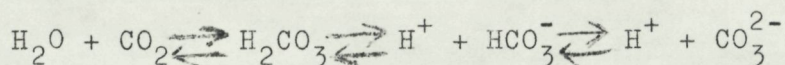
In bovenstaand onderzoek programma neemt het primaire produktie onderzoek een belangrijke plaats in. Produktiemetingen in diepere delen van de westelijke Waddenzee zijn verricht door Postma en Rommets (POSTMA & ROMMETS, 1970), terwijl produktiemetingen op droogvallende wadplaten worden verricht door Cadée & Hegeman. Dit laatste onderzoek

was aanvankelijk beperkt tot de produktie van op het wadoppervlak levende bodemdiatomeeën. De behoefte werd gevoeld om ook de produktie van planktonisch in het water boven de wadplaten levende algen in het onderzoek te betrekken. Dit verslag behandelt de eerste resultaten van dergelijke metingen, door middel van de C^{14} -methode. Gelijkzeitig met de primaire produktiemetingen zijn een aantal factoren, die deze beïnvloeden gemeten, terwijl verder ook de omvang van de fytoplanktonpopulaties ("standing crop") werd bepaald.

2. Primaire produktie

Daar primaire produktie een gevolg is van het proces fotosynthese, is deze in de eerste plaats afhankelijk van die factoren, die de fotosynthese-snelheid beïnvloeden. De belangrijkste hiervan zijn, afgezien van specifieke eigenschappen van de cel, CO_2 -gehalte, licht en temperatuur. (KONINGSBERGER 1965). Wanneer men één van deze factoren varieert en daarbij beide andere konstant houdt, wordt het verband tussen de fotosynthese en de variërende factor weergegeven door zgn. Blackman-kurven. Deze ontstaan doordat de fotosynthesesnelheid op een bepaald moment niet meer kan toenemen doordat één der beide andere factoren beperkend is geworden. Voor CO_2 en licht is het eerste gedeelte van de curve (d.w.z. daar waar geen van beide andere factoren beperkend is) lineair; voor de temperatuur is dit logaritmisch (KONINGSBERGER 1965; RABINOWITCH 1951).

Onder natuurlijke omstandigheden in zee is de hoeveelheid CO_2 nooit beperkend voor de primaire produktie. In zeewater bestaat het volgende carbonaat-evenwicht:



De ligging van dit evenwicht en de totaal aanwezige hoeveelheid CO_2

hangen af van de pH; voor normaal zeewater is deze ongeveer 8. Bij deze pH is het grootste gedeelte van totale CO_2 aanwezig in de gebonden vorm van het bicarbonaat- ion; slechts zeer weinig is aanwezig in de vorm van vrij opgelost CO_2 . Consumptie van dit vrije CO_2 resulteert in een verschuiving van het evenwicht. Uit de relatieve konstantheid van totaal CO_2 - gehalte (en pH) in zeewater volgt, dat CO_2 nooit beperkend is voor de primaire produktie (RAYMONT 1963).

De hoeveelheid licht, die het fytoplankton ontvangt, wordt van primair belang geacht voor de bepaling van de omvang van de primaire produktie (STEEMANN NIELSEN 1963; RAYMONT 1963). Bij de fotosynthese wordt licht van golflengten tussen 400 en 700 m μ benut; ongeveer de helft van de zonnestralingsenergie valt in dit golflengtegebied (RYTHER 1959). Bij lage lichtintensiteit neemt de produktie evenredig toe met de stijging van de lichtintensiteit; wordt de lichtsterkte hoger, dan houdt deze toename op doordat de capaciteit van de enzymsystemen dan beperkend wordt (STEEMANN NIELSEN 1963). Bij nog hogere lichtsterkte treedt zelfs inhibitie van de fotosynthese op (JENKIN 1937; RYTHER 1956; STEEMANN NIELSEN 1963; e.a.), waarschijnlijk als gevolg van foto- oxidatie van enzymsystemen.

Fotosynthese kan alleen plaats vinden in de oppervlakte-lagen van de oceaan (eufotische zône); beneden het kompensatiepunt- dit is het punt waarbij de zuurstofproduktie als gevolg van de fotosynthese gelijk is aan het zuurstofverbruik door de respiratie- heeft geen netto produktie meer plaats. De dikte van de eufotische zône hangt af van de breedtegraad, seizoen, troebelheid van het water, etc. en varieert van enkele meters (kustwater) tot ruim 100 meter (RAYMONT 1963). Als gevolg van de inhibitie van de fotosynthese bij hoge lichtintensiteit, ligt het punt van maximale

produktie op zonnige dagen in de zomer niet aan de oppervlakte, doch op een diepte waar de lichtintensiteit met een factor 2 á 3 is afgenomen (STEEMANN NIELSEN 1963).

Het enorme belang van de hoeveelheid licht voor de primaire produktie blijkt ook uit de grote toename van de hoeveelheid fytoplankton in het vroege voorjaar. Deze bloei wordt toegeschreven aan een toename van zowel de daglengte als de intensiteit van het licht in het voorjaar, in combinatie met de aanwezigheid van voldoende voedingsstoffen (RAYMONT 1963).

Temperatuur is van weinig invloed met betrekking tot de ligging van het compensatiepunt en het tijdstip van optreden van planktonbloei. Weliswaar blijkt er een effect te zijn van temperatuur op de fotosynthesesnelheid (WIMPENNY 1958), doch alleen bij hoge lichtintensiteiten. Bovendien wordt het effect op de primaire produktie sterk gemaskeerd door de hogere respiratie bij hogere temperatuur (RAYMONT 1963). Temperatuur wordt daarom geacht van weinig direkt belang te zijn voor de primaire produktie; wel is er een grote indirekte invloed van de temperatuur met betrekking tot de beschikbaarheid van voedingsstoffen.

De beschikbaarheid van anorganische voedingsstoffen is van groot belang voor de primaire produktie. Sommige van deze voedingsstoffen zoals sulfaat, magnesium en kalium/^{zijn}in vrij hoge concentraties aanwezig, andere zoals nitraat, fosfaat, silicaat en ijzer kunnen beperkend worden voor de groei van fytoplankton (o.a. RAYMONT 1963). dit komt tot uitdrukking in het verloop gedurende het seizoen van de omvang van de fytoplanktonpopulaties. In het voorjaar heeft er een grote opbloei plaats als gevolg van gunstige lichtcondities; fosfaat en nitraat zijn dan in voldoende mate aanwezig. Daarna volgt er een sterke terugval gedurende de zomer. Deze blijkt gepaard te

gaan met een afname van de hoeveelheid fosfaat en nitraat in zeewater. In de herfst volgt hierop vaak een tweede planktonbloei, wederom gevolgd door een afname gedurende de winter als gevolg van slechte lichtomstandigheden. Deze gang van zaken is door verschillende auteurs beschreven voor diverse zeeën over de gehele wereld (zie RAYMONT 1963) en wordt indirekt voor een belangrijk deel veroorzaakt door de temperatuur.

De stijging van de temperatuur gedurende het voorjaar veroorzaakt nl. het ontstaan van een thermocline (spronglaag), die menging van de bovenste waterlagen (epilimnion) met diepere waterlagen (hypolimnion) verhindert. Tengevolge van de consumptie van voedingsstoffen door de algenpopulaties en het ontbreken van menging met het voedselrijke diepere water worden fosfaat en nitraat beperkend voor de groei gedurende de zomer, ondanks gunstige lichtomstandigheden. Door de afkoeling in het najaar verdwijnt de thermocline en kan er weer menging met voedselrijke diepere watermassa's optreden. Dit maakt dan, in combinatie met de nog vrij gunstige lichtomstandigheden een tweede bloei van het fytoplankton mogelijk (RAYMONT 1963).

3. Meting van de primaire produktie

Verschillende methodes zijn in de loop der tijd toegepast om primaire produktie te meten (zie STRICKLAND 1960). De belangrijkste zijn wel de zuurstofmethode ("light and dark bottle method") en de C^{14} methode.

Bij de zuurstofmethode worden de veranderingen in het zuurstofgehalte als gevolg van fotosynthese en respiratie gemeten. Twee flessen worden gevuld met een zeewatermonster; één wordt blootgesteld aan licht, de andere wordt in het donker gehouden. Na verloop van de tijd, waarover men de produktie wil bepalen, worden de zuurstof-

gehaltenes in beide flessen bepaald d.m.v. de Winkler- methode. Het verschil in zuurstofgehalte in beide flessen geeft een maat voor de netto primaire produktie.

De C^{14} methode werd voor het eerst toegepast in marien onderzoek door Steemann Nielsen tijdens de Galathea- expeditie. De methode is door diverse auteurs beschreven o.a. STEEMANN NIELSEN 1952; STEEMANN NIELSEN & JENSEN 1957; STRICKLAND 1960. Bij deze methode wordt een bekende hoeveelheid $^{14}CO_2$ (opgelost als bicarbonaat) toegevoegd aan een bepaald volume zeewater en aan licht blootgesteld. Een ander monster wordt in het donker gehouden. Na verloop van een bepaalde tijd worden de monsters (gefixeerd en) gefiltreerd op membraanfilters. De aktiviteit van het materiaal op de filters wordt daarna bepaald met behulp van een Geiger-Müller- of een scintillatie-teller. Op deze gegevens moeten enkele correcties worden toegepast (zie pag. 12). Wanneer tevens het totale CO_2 -gehalte van het zeewater bepaald is, kan berekend worden hoeveel koolstof is gefixeerd in het licht en in het donker. Het verschil hiertussen geeft de produktie. De donker-fixatie is normaal klein: 1- 3 % van de fixatie als gevolg van lichtverzadigde fotosynthese, maar is hoger bij lage fotosynthese en in vervuilde wateren. (STEEMANN NIELSEN 1963; STRICKLAND 1960). De donkerfixatie is een gevolg van verschillende processen in algen, bacteria en dieren, zoals groei van autotrophe bacteria, CO_2 -fixatie door de Wood- Werkman- reactie (carboxylatie van pyrodruivezuur; KONINGSBERGER 1965; GERLETTI 1968) en uitwisseling van ^{12}C tegen ^{14}C .

De interpretatie van de gegevens verkregen met de C^{14} - methode geeft enige moeilijkheden wat betreft de vraag of met deze methode de netto dan wel de bruto primaire produktie gemeten wordt. Dit is een gevolg van het feit, dat het CO_2 geproduceerd bij de respiratie

gedeeltelijk door de fotosynthese weer kan worden omgezet vóórdat het de cel verlaten heeft. De duur van het experiment is hierbij van belang: bij experimenten van lange duur als de verhouding ^{14}C - ^{12}C in de algen en hun omgeving gelijk geworden is, wordt uiteindelijk de netto produktie gemeten. In experimenten van korte duur wordt ongeveer 50- 70 % van het bij de respiratie geproduceerde ongelabelde CO_2 direkt benut bij de fotosynthese (STEEMANN NIELSEN 1955). Volgens STEEMANN NIELSEN & HANSEN 1959 bedraagt de respiratiesnelheid ongeveer 8 % van de maximum fotosynthesesnelheid. Op basis van deze gegevens berekende STEEMANN NIELSEN dat bij experimenten van korte duur de netto produktie kan worden verkregen door de gevonden waarden van de produktie te vermenigvuldigen met 0,96. Om de bruto produktie te krijgen moet deze waarde 1,06 zijn.

RYTHER (1954, 1956) daarentegen is van mening, dat met de C^{14} -methode de netto produktie gemeten wordt; volgens STRICKLAND (1960) wordt een waarde tussen netto-en bruto produktie gemeten, waarschijnlijk dichter bij de eerste. Tegenwoordig wordt algemeen aangenomen, dat in open oceanen een waarde ongeveer gelijk aan de netto produktie wordt gemeten (STRICKLAND & PARSONS 1968).

III. MATERIAAL EN METHODEN

1. De plaats van de metingen

De produktiemetingen werden in situ verricht op het wad achter de NIOZ- haven ('t Horntje) op Texel. Op dezelfde plaats wordt door Cadée & Hegeman de produktie van bodemdiatomeeën gemeten. Op de plaats van meting ligt/wad ^{dit} 25 tot 30 cm onder NAP. Bij eb valt dit wad gemiddeld gedurende ongeveer vier uur droog; bij vloed bereikt het water een hoogte variërend tussen een halve en ruim één meter water. Op deze plaats werden produktie metingen tweemaal per maand

verricht vanaf begin 1969 tot half mei 1969. De meetdagen werden zo gekozen dat afwisselend het tijdstip van hoogwater of van laagwater midden op de dag viel (plm. 12 h. 40). Naast de primaire produktie werden chlorophylgehalte en de hoeveelheid fytoplanktoncellen per liter bepaald als maat voor de "standing crop". Verder werden de waterstand, lichtsterkte, de troebelheid van het water en de temperatuur van water en lucht gemeten.

2. Produktiemetingen

Getracht werd de totale produktie per dag boven één vierkante meter wadoppervlak te meten. Dit werd gedaan door te meten gedurende de gehele dag en op verschillende diepten, tenminste voor zover de waterstand dat toeliet. De diepten waarop gemeten werd waren 10, 30, 50, en 70 cm en eventueel op de bodem. De metingen op de diverse diepten werden gestart op het moment dat de waterstand gestegen was tot een hoogte overeenkomend met de betreffende diepte en beëindigd op het moment dat de waterstand tot deze diepte gezakt was.

Flesjes werden gevuld met 100 ml (t.e.m. 14-02-1969) of 50 ml (vanaf 12-03-1969) van een zeewatermonster, genomen met een plastic container dicht onder het wateroppervlak. Er werd aangenomen, dat er in dit ondiepe water als gevolg van voortdurende menging door getijstroom, golven, enz. geen variatie met de diepte optrad wat betreft samenstelling en hoeveelheid fytoplankton, zodat het genomen monster representatief werd geacht voor de gehele watermassa boven het wad. Aan elk flesje werd toegevoegd de inhoud van één ampul bevattende een oplossing van radioactief Na- bicarbonaat, Na- bicarbonaat en NaCl concentraties overeenkomend met zeewater (30 ‰). De ampullen hadden een inhoud van 1 cc; hun aktiviteit bedroeg $5 \mu\text{C}/\text{ml}$. De flesjes werden op verschillende diepten in het

water gehangen, bevestigd aan een drijvend houten raam. Alle metingen werden in duplo verricht. Bij elke serie werd, eveneens in duplo, de donkerfixatie gemeten door flesjes in lichtdichte houders te plaatsen en in het water te hangen.

Na een bepaalde tijd werd de inhoud van de flesjes gefixeerd met een oplossing jodium in KJ (JKJ) en vervangen door een nieuwe serie flesjes, gevuld met water van een nieuw genomen zeewatermonster. Aanvankelijk was deze tijdsduur één uur; na 14-02-1969 werd overgegaan op een duur van ongeveer twee uur. Hierbij werd getracht de metingen op de verschillende diepten zoveel mogelijk synchroon te laten verlopen. Dit werd bereikt door na de eerste serie alle flesjes gelijktijdig te verwisselen ongeveer twee uur na het onderlopen van het wad. De tijdsduur van de metingen op grotere diepten was dan dus korter dan twee uur.

Naast deze "korte- duur" metingen werd van 10-02-1969 tot en met 10-04-1969 bovendien de produktie gemeten gedurende de gehele getijperiode zonder hierbij flesjes te verwisselen. De tijdsduur van de metingen op verschillende diepten was hierbij dus evenlang als de tijd, dat de waterstand boven het wad hoger was dan de diepte waarop de flesjes hingen. Gehoopt werd, dat deze "lange- duur" experimenten een resultaat zouden geven dat ongeveer gelijk zou zijn aan de som van "korte- duur" metingen. Daar dit niet het geval bleek te zijn werden deze metingen na 10-04-1969 niet voortgezet.

De dagen volgend op de meetdagen werd de inhoud van de flesjes afgefiltreerd op membraanfilters. Gebruikt werden Sartorius-of Millipore H A filters, diameter 47 mm, met een poriegrootte van $0,45 \mu$. De filtratiedruk werd laag gehouden, ongeveer 0,3 atm., om verlies door beschadiging van kwetsbare organismen te voorkomen (zie GUILLARD & WANGERSKY 1958; STRICKLAND 1960; STRICKLAND &

PARSONS 1969). De gebruikte filtertjes (diameter 18 mm; hiervan werden vier geslagen uit één filter diameter 47 mm) werden vooraf gespoeld met aq. dest., gedroogd in een stoof bij 105° C en gewogen. Na de filtratie werden de filtertjes gedroogd in een exsiccator boven silicagel. Bovendien werd een bekersglasje met NaOH- pellets in de exsiccator geplaatst om uitwisseling met CO₂ in de atmosfeer te voorkomen. Na drogen werden de filtertjes wederom gewogen en geplakt in metalen telbakjes. Deze werden daarna gedurende 15 minuten geplaatst boven de damp van geconcentreerd HCl om anorganisch carbonaat van de filters te elimineren (STEEMANN NIELSEN 1952, 1963; STRICKLAND 1960).

Voor het tellen werd gebruikt gemaakt van Philips telapparatuur uitgerust met een Geiger- Müller buis met eindvenster (type 18536; dikte eindvenster 1,5- 2 mg/ cm²), anticoincidentie set (type 18518) automatische preparatenwisselaar en printer voor tijd en aantal counts. Geteld werd 2000 sec. of tot 10.000 counts.

De gevonden waarden werden gekorrigeerd voor achtergrond-activiteit en zelfabsorptie. De correctie voor achtergrond (invloed kosmische straling) was steeds 140 counts/ 2000 sec. Deze werd steeds gecontroleerd door bij elke serie tellingen, één blanco telling te doen.

De zwakte van de door ¹⁴C uitgezonden - straling heeft tot gevolg dat deze straling gemakkelijk wordt geabsorbeerd door het materiaal op de filtertjes. De mate van deze zelfabsorptie is afhankelijk van de laagdikte (mg/ cm²) van het materiaal op het filter. Deze werd bepaald uit de gewichten van de filtertjes vóór en na filtratie en het oppervlak van het materiaal op de filtertjes. De bij de diverse laagdikten behorende zelfabsorptie-korrektiefactorer werd afgelezen uit een door Cadée en Hegeman opgestelde Tabel.

Deze Tabel berust op experimentele bepaling van de mate van zelf-absorptie aan een reeks filttertjes waarop opklimmende bekende gewichtshoeveelheden radioactief $\text{Ba}^{14}\text{CO}_3$ waren neergeslagen (zie ook STEEMANN NIELSEN 1963).

Om uit de verkregen gegevens de koolstof- fixatie te kunnen berekenen, moet het carbonaat- koolstof gehalte van het zeewater bekend zijn. Op de meetdagen werd daarom na het inzetten van iedere serie flesjes een zeewatermonster mee naar het laboratorium genomen, waar dit gehalte werd bepaald volgens de standaardmethode beschreven in STRICKLAND & PARSONS 1968 (methode HARVEY: meting van pH voor en na aanzuren met 0,01 N HCl en saliniteitsmeting).

De koolstof- fixatie op de diverse diepten werd berekend met behulp van de relatie: $\text{fixatie (mg C/ m}^3) = 1,05 \times \frac{Y}{Z} \times W$ (STRICKLAND 1960), waarin:

Y = counts per 2000sec. van het afgefiltreerde fytoplankton.

Z = aktiviteit in counts/ 2000 sec. van de inhoud van één ampul.

W = het carbonaat-koolstof gehalte (mg C/ m^3) van het zeewater.

De factor 1,05 is een gevolg van isotoopdiscriminatie. Als gevolg van massaverschillen wordt ^{14}C nl ongeveer 5 % langzamer opgenomen dan ^{12}C (STEEMANN NIELSEN 1955, RYTHER 1956 b). De aktiviteit van één ampul was steeds $22 \cdot 10^6$ counts/ 2000 sec. Dit was bepaald door Cadée door de inhoud van één ampul toe te voegen aan 100 cc Na OH oplossing, hiervan werd 1 cc ingedampt op een telbakje en geteld.

De produktiecijfers werden verkregen door de donkerfixatie af te trekken van de fixatie in licht. Uit praktisch oogpunt werd de produktie berekend per $0,2 \text{ m}^3$. De totale produktie per dag boven één vierkante meter wad kon dan worden verkregen door alle op die dag op de verschillende diepten gemeten getallen te sommeren. Hierbij werd er vanuitgegaan dat op de verschillende diepten (10 cm,

30 cm, 50 cm, enz) een gemiddelde gemeten werd in de watermassa tussen 0 en 20 cm, 20 en 40 cm, 40 en 60 cm, enz. boven één vierkante meter wad.

3. Bepaling van de omvang van de "standing crop"

De omvang van de standing crop werd bepaald door het tellen van het aantal fytoplanktoncellen en door bepaling van het chlorophylgehalte. Voor dit doel werd steeds onmiddellijk na het vullen van de flesjes voor de produktiemeting boven het wad een zeewatermonster genomen en meegenomen naar het laboratorium.

Een gedeelte van dit monster werd gefixeerd met J.K.J. Hierin werd later het aantal algen per volume-eenheid geteld met behulp van een omgekeerde mikroscoop na sedimentatie in een speciaal vaatje (inhoud 5cc; gewoonlijk werden geteld de algen in $1/3$ of $1/2$ cc). Voor zover mogelijk werden verschillende soorten en/ of geslachten onderscheiden.

Het gehalte aan chlorophyl-a en de afbraakprodukten daarvan (phaeophytine a en phaeophorbine a) werden spectrofotometrisch bepaald volgens de methode, beschreven door MOSS (1967) en door LORENZEN (1967); zie ook STRICKLAND & PARSONS (1968). Het fytoplankton uit een zeewatermonster wordt hierbij afgefiltreerd op een membraanfilter en de pigmenten worden geextraheerd in een 90% acetoplossing. De lichtabsorptie van het extract (bij 665 m μ) wordt daarna gemeten vóór en na aanzuren van het extract met enkele druppels HCl. De phaeopigmenten absorberen nl licht in hetzelfde golflengtegebied van het spectrum als chlorophyl-a en interfereren daardoor met de spectrofotometrische bepaling van chlorophyl-a. Door het extract aan te zuren wordt het chlorophyl geheel afgebroken tot phaeopigmenten. De mate van verandering van de lichtabsorptie

als gevolg hiervan is een maat voor de concentratie van chlorophyll- en phaeopigmenten in het oorspronkelijke extract. De gevolgde methode is gedurende het onderzoek geleidelijk iets gewijzigd op detailpunten in verband met ongewenste troebelheid van het extract. De hieronder beschreven procedure is die, welke gevolgd werd op de laatste meetdagen (30-04-1969 en 08-05-1969).

Van het zeewatermonster werd 1 liter afgefiltreerd op Millipore HA (diam. 47 mm; poriegrootte $0,45 \mu$) filters bij een filtratiedruk van 0,3- 0,4 atm. Tegen het einde van de filtratie werd 1 ml van een suspensie van 1 g $MgCO_3$ in 100 ml aq. dest. toegevoegd om afbraak van materiaal door zuur worden van het extract te voorkomen. De filters werden goed droog gezogen en de randen werden afgeknipt. De filters met het afgefiltreerde materiaal werden opgelost in plm. 10 ml 90 % aceton. Extractie van pigmenten vond plaats door ultrasonische desintegratie (5 min.) met een MSE ultrasonic desintegrator. Daarna werd nogeens 10 ml 90 % aceton toegevoegd, waarna het niet opgeloste materiaal werd afgecentrifugeerd in een swing-out centrifuge (20 min; 3000 r.p.m.). Het exacte volume van het extract werd bepaald en een gedeelte hiervan werd voorzichtig gedecanteerd in 5 cm cuvetten. De lichtabsorptie werd gemeten bij 750, 665, 645, en 630 $m\mu$ tegen een 90% aceton blanco. De metingen werden verricht met een ZEISS PMQ II spectrofotometer, gewoonlijk bij een spleetbreedte van 0,02 mm. Daarna werd het extract aangezuurd met 2 druppels 10 % HCl oplossing en voorzichtig geschud. Na ongeveer 5 min. werden de lichtabsorpties bij de hierboven genoemde golflengten nogmaals gemeten.

De meting bij 750 $m\mu$ is een maat voor de troebelheid van het extract, grotendeels veroorzaakt door niet goed opgelost materiaal van het filter. Hiervoor moet worden gecorrigeerd door de absorptie

bij 750 m μ af te trekken van de absorpties bij 665, 645, en 630 m μ . Hoge correcties zijn ongewenst, doch kunnen meestal worden vermeden door de filters goed droog te zuigen en de randen af te knippen (STRICKLAND & PARSONS 1968). De oplosbaarheid van membraanfilters wordt nl. sterk beïnvloed door het zout, dat in de filters is achtergebleven na filtratie.

Na correctie van de troebelheid werden de concentraties chlorophyl a en phaeopigmenten bepaald met de volgende formules (LORENZEN 1967):

$$\text{Chl a (mg/ m}^3) = \frac{26,7 (665_o - 665_a) \cdot v}{V \cdot l}$$

$$\text{Phaeopigmenten (mg/ m}^3) = \frac{26,7 (1,7 \cdot 665_a - 665_o) \cdot v}{V \cdot l}$$

waarin: v= het volume aceton gebruikt voor extractie (ml)

V= het gefiltreerde volume zeewater (l)

l= lichtweg van de gebruikte cuvet (cm)

665_o en 665_a zijn de extincties bij 665 m μ resp. vóór en na aanzuren van het extract.

Chlorophyl - gehalten werden bovendien berekend met behulp van de formule gegeven in het rapport van de SCOR- Unesco werkgroep (1966). Deze formule houdt geen rekening met de aanwezigheid van pigment in de vorm van phaeoverbindingen:

$$\text{Chl a (}\mu\text{g/l)} = (11,64 E_{665} - 2,16 E_{645} + 0,10 E_{630}) \frac{v}{l \cdot V}$$

waarin v, V en l als boven en E₆₆₅, E₆₄₅ en E₆₃₀ de extincties zijn bij resp. 665, 645 en 630 m μ (in de oorspronkelijke formule van de werkgroep werd gewerkt met E₆₆₃ i.p.v. E₆₆₅).

4. Andere metingen

Tijdens de meetdagen werden meestal om het kwartier de volgende factoren gemeten in de NIOZ- haven:

1. de lichtsterkte met een seleniumcel. In dit verslag echter is meestal gebruik gemaakt van de gegevens betreffende globale stralingsenergie $\text{cal/cm}^2/\text{h.}$, gemeten door het K.N.M.I. te Den Helder.
2. de troebelheid van het water door middel van de Secchi- schijf.

Uit de gegevens van de lichtmetingen en de metingen van de troebelheid is het mogelijk de lichtsterkte op verschillende diepten te berekenen:

$$I_d = I_o e^{-kd} \quad (\text{JERLOV 1968}).$$

I_d = lichtsterkte op diepte d meter

I_o = lichtsterkte aan het oppervlak

e = grondtal der natuurlijke logaritmen

k = konstante, afhangende van de troebelheid: $k = \frac{1,7}{s}$, (HARVEY, 1955, p. 86) waarin s is de Secchi- schijf meting in meters.

d = diepte in meters.

3. de waterstand op de peilschaal in de NIOZ- haven.

4. de temperatuur van het water en de luchttemperatuur.

IV. RESULTATEN

1. Produktiemetingen

De resultaten van de diverse meetdagen zijn samengevat in de figuren 1a tot en met 1i.

In de figuren zijn aangegeven de produktiecijfers op de verschillende diepten en op verschillende tijden; de globale straling in $\text{cal/cm}^2/\text{uur}$ volgens de gegevens verstrekt door het K.N.M.I. te Den Helder en de resultaten van chlorophylbepalingen en algentellingen op diverse tijdstippen.

De waterstand boven het wad wordt weergegeven door de kromme. De getallen binnen de rechthoeken geven de produktie in mgC per $0,2 \text{ m}^3$ in de met de vertikale zijde van de rechthoek overeenkomende waterlaag binnen het tijdsbestek overeenkomend met de horizontale zijde. Door sommatie van deze cijfers komt men tot de totale produktie per m^2 per dag; sommige cijfers moesten daartoe echter eerst worden gecorrigeerd. Deze correcties moesten worden toegepast daar waar het oppervlak van alle rechthoeken tesamen niet overeenkwam met het oppervlak binnen de kurve van de waterhoogte. De na correctie verkregen cijfers zijn tussen haakjes vermeld. Bij de grafieken la, b en c moeten de cijfers tussen haakjes voorzien van een teken bij de andere worden opgeteld. Zij geven de geschatte produktie weer binnen de tijd dat niet gemeten werd (dus binnen de ruimten tussen de rechthoeken).

Door grotere ervaring, betere timing van beginnen en beëindigen van de metingen en geringe wijziging in de techniek van vervangen van de flesjes konden dergelijke correcties op latere meetdagen grotendeels vermeden worden.

De totaal- resultaten ($\text{mg C} / \text{m}^2 / \text{dag}$) zijn uitgezet in fig. 2a; deze geeft dus de produktiecyclus gedurende de eerste helft van 1969. In deze figuren zijn tevens opgenomen de resultaten van de metingen op 30 mei en 24 juni, verricht door Cadée. Zoals te verwachten was, was de produktie laag in de wintermaanden; in het vroege voorjaar zet een stijging in die een piek bereikt gedurende eind maart- begin april. Eind april bleek de produktie zeer sterk teruggelopen te zijn; daarna neemt hij weer geleidelijk toe.

Zoals in hoofdstuk III is uiteengezet, zijn ook produktiemetingen verricht met een tijdsduur evenlang als de tijd dat er water boven het wad stond, dus zonder dat daarbij flesjes werden verwisseld. Een

vergelijking van de resultaten van deze lange duur metingen met die van korte duur (ongeveer 2 uur) is mogelijk aan de hand van Tabel I. Hieruit blijkt dat de produktie-metingen per getij steeds een geringere resultaat opleverden dan de som van de resultaten van metingen met korte tijdsduur. Het verschil tussen beide metingen is het grootst op geringe diepten. Dit geldt echter ook voor het verschil in tijdsduur van beide type metingen: op de grootste diepte waarop gemeten werd was deze bij beide vrijwel of geheel gelijk.

2. Algentellingen en chlorophylbepalingen

De resultaten van de algentellingen en chlorophylbepalingen zijn meer gedetailleerd vermeld in resp. Tabel II en Tabel III.

In Tabel II zijn de aantallen (in duizendtallen per liter) van verschillende groepen fytoplankton-organismen opgenomen: planktonische diatomeeën (in het water zwevende diatomeeën), benthonische diatomeeën (diatomeeën gewoonlijk levend op zandkorrels en tussen slib op de bodem), flagellaten, dinoflagellaten, blauwwieren, en zoetwater- fytoplankton, vnl. afkomstig uit het IJsselmeer. De aantallen van de laatste groep, voornamelijk gevormd door soorten van het geslacht Scenedesmus geven niet het aantal cellen, doch het aantal kolonies per liter weer. Dit zoetwater- fytoplankton werd geacht niet deel te nemen aan de produktie in de Waddenzee. Van de grootste groep, de planktonische diatomeeën, zijn de meest voorkomende soorten in de Tabel apart vermeld (t.e.m. 12-03-1969 indien meer dan 20.000 cellen per liter; daarna indien meer dan 200.000/1).

De Tabel laat zien dat er een vrij grote variatie bestaat, zowel wat betreft het totaal aantal cellen per liter, als de soorten-samenstelling van het fytoplankton tussen en binnen de meetdagen. De variaties binnen de meetdagen hangen mogelijk samen met de

getijstroomen waarmee fytoplankton vanuit of van buiten de Waddenzee wordt aangevoerd. De variatie wat betreft de soorten-samenstelling is echter ook voor een deel inherent aan de methode, vooral bij keten- of kolonievermende soorten (Melosira sulcata (Ehr.), Plagiogamma brockmanni Hust., etc.). Hoge aantallen per liter van deze soorten kunnen het gevolg zijn van het aantreffen van één of enkele grotere kolonies in het kleine volume (gewoonlijk $1/3$ of $1/2$ cm³) dat is geteld.

Het gemiddelde aantal aan de fotosynthese deelnemende cellen is uitgezet in Fig. 2c. Hieruit blijkt dat genoemd aantal relatief laag is gedurende de wintermaanden. Gedurende deze periode overheersten gewoonlijk de soorten Asterionella kariana Grun. Diatoma elongatum Ag. en Melosira sulcata (Ehr.). Eind maart blijkt er een grote opbloei te hebben plaatsgevonden, die moet worden toegeschreven aan de diatomee Chaetoceros radians Schütt. (85 % van het totaal aantal cellen!). Deze soort vormt met het blote oog zichtbare slijmachtige bolvormige kolonies. Om de cellen hierin te kunnen tellen werden de monsters zeer korte tijd ultrasonisch getrild, waardoor de kolonies uiteenvallen. In de kolonies werden verder vaak aangetroffen Navicula rostellata Kützing. De bloei van Chaetoceros radians bleek eind april voorbij te zijn. 30-04-1969 en 10-05-1969 kwamen diverse diatomeeënsoorten (w.o. ook nog Chaetoceros radians) in ongeveer gelijke aantallen naast elkaar voor. Daarnaast waren er een vrij groot aantal kleine flagellaten van een onbekende soort. Het totaal aantal cellen lag echter beduidend lager dan tijdens de bloei periode van Chaetoceros radians.

Bepalingen van het chlorophylgehalte van zeewater leverde aanvankelijk nogal wat moeilijkheden op als gevolg van troebele

extracten (zie hoofdstuk II) en in het begin ook door instabiliteit van de fotospectrometer door schommelingen van de frequentie van de netspanning. Hierdoor zijn de bepalingen op 16-01- en 24-01-1969 mislukt. (Tabel III). Hoge troebelheden konden later (vanaf 10-04-1969) vrijwel steeds worden vermeden door de filters goed droog te zuigen en de randen af te knippen (STRICKLAND & PARSONS 1968). Bij latere bepalingen ondervond Cadée echter ook dan soms nog moeilijkheden. Een ander kritiek punt is de meting na toevoeging van zuur om de fractie phaeopigmenten te bepalen. De reproduceerbaarheid van deze meting schijnt niet al te groot te zijn (CADEE, pers. comm.).

In Tabel III zijn, behalve de gehalten aan chlorophyl- a en phaeopigmenten berekend volgens LORENZEN (1967), ook de chlorophyl- gehalten gegevens berekend volgens de formules van de SCOR- Unesco werkgroep (kolom 3), welke geen rekening houdt met de aanwezigheid van chlorophyl in de phaeopigmentvorm. Dezelfde of nagenoeg dezelfde waarden worden verkregen wanneer genomen wordt: $\text{Chlor.-a} + \frac{\text{phaeopig.}}{1,7}$ berekend volgens LORENZEN (1969).

De hoeveelheid phaeopigmenten was groot, meestal groter dan de hoeveelheid chlorophyl- a. De verhouding tussen beide was echter geenszins konstant, ook niet bij bepalingen op dezelfde dag. Volgens GILBRICHT (1951) is in de Duitse Bocht ongeveer de helft van het chlorophyl aanwezig in detritus. Gemiddeld wordt hier een percentage verkregen van dezelfde grootteorde bij vergelijking van het totaal chlorophyl volgens SCOR- Unesco en "levend" chlorophyl gehalte volgens LORENZEN (resp. kolom 3 en 1 in Tabel III).

De cijfers in kolom 3 kunnen vergeleken met de cijfers van POSTMA (1954), die de jaarlijkse cyclus van totaal chlorophyl a (phaeopigment + Chlor. a) in het Marsdiep gedurende enkele jaren heeft gemeten. Hij komt tot een gemiddelde van ongeveer 3 mg/ m^3 voor de winter en

ongeveer 30 mg/ m^3 voor de zomer. Het totaalbeeld stemt redelijk met de hier gevonden waarden overeen; evenals hier het geval is vond ook POSTMA in 1952 en 1953 hoge pieken in het voorjaar.

Het gemiddelde van alle bepalingen op één dag is uitgezet in Fig. 2b. De trend in het verloop van de chlorophylgehalten is dezelfde als bij de algentellingen, verder gaat de korrelatie echter niet: dit is duidelijk bij vergelijking van de getallen van 12-03-1969 (gem. chlor.- a gehalte: 11,2; $305 \cdot 10^3$ cellen per liter) en 30-04-1969 (gem. chlor.- a gehalte: 2,6; $2400 \cdot 10^3$ cellen per liter). Dit kan verwacht worden op grond van de veranderingen in de soorten-samenstelling van het fytoplankton in de loop van het seizoen. Algen-cellen van verschillende soort kunnen nl. zeer sterk uiteenlopen zowel wat betreft grootte als chlorophylgehalte (STRICKLAND 1960; RAYMONT 1963). Vergelijking van Fig. 2a (produktiecyclus) en Fig. 2b (chlorophylcyclus) laat zien, dat de veranderingen in de primaire produktie in de tijd, grotendeels toe te schrijven zijn aan veranderingen in het chlorophyllgehalte.

3. Invloed van andere factoren op het resultaat van de produktie-metingen.

Behalve door de omvang van de standing crop wordt de produktie per m^2 per dag beïnvloed door diverse andere factoren. Sommige van deze factoren zijn gemeten; Tabel IV geeft een overzicht hiervan.

Uit deze Tabel blijkt, dat diverse factoren in de loop der tijd veranderden in een zin, die een positieve uitwerking op de produktie zou kunnen hebben. Dit geldt voor de lichtomstandigheden (lichtsterkte; en voor dagen met laag water midden op de dag, ook de daglengte), de troebelheid van het water, de temperatuur en de hoeveelheid water boven het wad. Dit laatste is uitgedrukt in m.h. en komt

overeen met de oppervlakte binnen de kromme van de waterhoogte in de Figuren 1a t/m 1i. Daar al deze factoren in het algemeen gunstig werden met betrekking tot de produktie in de loop van het seizoen, is het moeilijk de invloeden van de diverse factoren enigszins te kwantificeren.

Op grond van de gegevens in Tabel IV en Fig. 3 kunnen echter wel enige speculaties gemaakt worden omtrent de invloed van diverse factoren. In Fig. 3 zijn uitgezet voor een aantal series metingen op verschillende diepten, waarvan de tijdsduur vrijwel gelijk was, de produktie per m^3 per 2 h. tegen de diepte. Gegevens omtrent temperatuur, lichtsterkte, troebelheid van het water en chlorophylgehalte tijdens de meetperiode zijn eveneens opgenomen in de Figuur.

In januari waren vooral de lichtomstandigheden erg ongunstig, hoewel ook de hoeveelheid water boven het wad gering was. Uit Figuur 3 blijkt dat de produktie beneden het lichtverzadigings-optimum bleef. Op 10-02-1969 werd een dergelijk optimum wel bereikt; ondanks het feit, dat de potentiële produktie zeker niet hoger lag dan op 24-01-1969, was de totale produktie per dag wel beduidend hoger. Dit kan worden toegeschreven aan de gunstiger lichtomstandigheden, die op alle diepten een relatief hoge produktie geeft, in combinatie met de grotere hoeveelheid water boven het wad. Op 24-01-1969 zou de produktie bij de heersende lichtsterkte echter niet veel groter zijn geweest, indien er meer water boven het wad had gestaan, daar de produktie op grotere diepten gering zou zijn geweest.

Op 12-03-1969 was vooral de troebelheid van het water erg ongunstig (0,35 m Secchi-schijf; Fig. 3). De produktie nabij de oppervlakte was hoog; waarschijnlijk als gevolg van het hogere chlorophylgehalte in combinatie met de gunstige lichtsterkte aan het oppervlak. Als gevolg van de hoge troebelheid neemt de produktie

echter zeer sterk af bij toenemende diepte. Ook hier geldt weer, dat bij deze hoge troebelheid de eveneens ongunstige waterhoogte van minder belang is geweest, daar de produktie op grotere diepte toch gering zou zijn geweest.

De hoge produktie op 31-03-1969 en 10-04-1969 is een gevolg van de grote omvang van de standing crop (bloeiperiode van Chaetoceros radians). Op 31-03-1969 werd ook de grootste produktie per m^3 per 2 h. gemeten: 354mg C bij eveneens het hoogst gemeten chlorophylgehalte ($91,2 \text{ mg/ m}^3$). Daar op deze datum laag water midden op de dag viel, werd gemeten in de ochtend en namiddag bij uiteraard ongunstiger lichtsterkten dan midden op de dag. De lichtomstandigheden waren op deze datum echter dermate ongunstig (vooral in de namiddag), dat zij een nog hoger resultaat in de weg zal hebben gestaan, vooral ook gezien de hoge waterstand die die dag bereikt werd. Op 10-04-1969 echter waren lichtomstandigheden en troebelheid van het water gunstig, waardoor op alle diepten een produktie in de buurt van de maximale werd bereikt.

Op 30-04-1969 was de lage produktie te wijten aan het bijzonder lage chlorophylgehalte. Als gevolg hiervan is de produktie bij lichtverzadiging van een "winterse" grootte-orde. Ondanks het feit dat hier weer gemeten werd bij laag water midden op de dag, waren de lichtomstandigheden, de waterstand, en vooral ook de troebelheid van het water gunstig. Hierdoor is het totaal resultaat wel aanmerkelijk hoger dan in de wintermaanden (Tabel IV en Fig. 3). Ook op 08-05-1969 waren alle omstandigheden, afgezien van het chlorophylgehalte, gunstig. Dit resulteerde in een relatief hoge produktie per dag, bv. in vergelijking met 12-03-1969, ondanks het feit, dat de potentiële produktie op 12-03-1969 aanzienlijk hoger was.

Op 22-04-1969 en 23-04-1969 is in de NIOZ- haven produktie gemeten op verschillende diepten, om een meer volledig beeld te krijgen van de relatie produktie- diepte. De flesjes werden allen gevuld met water van eenzelfde monster genomen aan de oppervlakte. De tijdsduur van de metingen was 2 uur; alle metingen werden in duplicaat verricht. Het resultaat is te zien in Fig. 4. De produktie is hier aangegeven in counts/ 2000 sec, niet ge-corrigeerd voor zelfabsorptie; deze kan echter voor alle flesjes gelijk gesteld worden. De inhibitielicht aan de oppervlakte ten gevolge van hoge lichtsterkten, komt in beide Figuren duidelijk tot uiting. Als gevolg van geringere troebelheid en hogere lichtsterkte, lag de maximale produktie op 22-04-1969 op grotere diepte, dan op 23-04-1969 (22-04: S= 1,10 m; L=74500 lux.; 23-04: S= 0,70m; L= 47500 lux.).

Met behulp van de op pagina 17 gegeven relatie zijn de lichtsterkte op de diverse diepten berekend uit de Secchischijf- bepalingen en de lichtmetingen aan het oppervlak. Hierdoor is het mogelijk om het verband tussen de lichtsterkte en de produktie weer te geven (Fig. 5). De produktie is uitgezet als relatieve produktie, de verhouding tussen de produktie en de maximale produktie bij optimale lichtsterkte (af te lezen in Fig. 4). Hierdoor worden verschillen tussen beide dagen, als gevolg van verschil in omvang van de standicrop uitgeschakeld. Uit Fig. 5 blijkt, dat bij lage lichtsterkte het verband tussen de produktie en de lichtsterkte lineair is. De maximale produktie wordt bereikt bij ongeveer 15.000 lux.; daarna neemt de produktie geleidelijk af, als gevolg van inhibitie van de fotosynthese. Het gevonden verband is in overeenstemming met de relatie gegeven door RYTHER (1956a) voor diatomeeën.

Gepoogd is, om op grond van de resultaten van 30-04-1969 en 08-05-1969, op identieke wijze te komen tot een verband tussen

produktie en lichtsterkte. Veranderingen in de omvang van de standing crop konden hier niet worden opgevangen door de produktie uit te drukken als percentage van de maximale produktie, omdat deze laatste niet bij alle series metingen bekend was. Daarom werd de produktie hier uitgedrukt als $\text{mg C} / \text{m}^3 / 2 \text{ h. per mg chlorophyl- a}$. Lichtsterkten op diverse diepten werden weer berekend uit troebelheidsmetingen en lichtgegevens van het K.N.M.I. te Den Helder. De Figuur 6 en 7 geven de resultaten. Hieruit blijkt, dat niet een verband gevonden wordt, zoals in Fig. 5. Gedeeltelijk is dit misschien te wijten aan onnauwkeurigheden in de metingen van chlorophylgehalte en produktie. Bovendien kleven aan de berekening van de lichtsterkten op de verschillende diepten theoretische bezwaren, die vooral een rol gaan spelen bij vergelijking van series, die op verschillende tijdstippen zijn ingezet. (bv. verandering van percentage reflectie aan het oppervlak, door veranderingen in zonnestand, golven, etc.). De voornaamste oorzaak kan echter liggen in het feit, dat er een dagelijks ritme is in de lichtintensiteit, waarbij de produktie maximaal is (KALFF 1969). Verder is ook de soorten-samenstelling die niet konstant is gedurende de dag, van invloed op de ligging en de omvang van de maximale produktie. Deze bezwaren gelden niet voor de gegevens van 22-04- en 23-04-1969, omdat daar geen series van verschillende tijdstippen worden vergeleken. Dat in Fig. 5 de punten van beide data op één kurve/^{komen} te liggen, is echter min of meer toevallig, waarbij het feit, dat op beide dagen de metingen op hetzelfde tijdstip van de dag zijn verricht, wel een rol zal hebben gespeeld.

V. DISCUSSIE

Het geschetste verloop van de produktiecyclus gedurende de eerste helft van 1969 kan grotendeels worden toegeschreven aan de veranderingen in de omvang van de standing crop.

Deze laatste wordt met betrekking tot de primaire produktie beter beschreven door het chlorophylgehalte, dan door het aantal cellen per liter. Dit is te verwachten op grond van de aanzienlijke verschillen in grootte, zowel als chlorophylgehalte van cellen van verschillende soorten, daar grotere cellen in het algemeen geacht kunnen worden een grotere bijdrage te leveren aan de produktie. Uit literatuurgegevens blijkt dan ook, dat omrekeningsfactoren om uit het chlorophylgehalte het aantal cellen per liter (of omgekeerd) te berekenen, voor verschillende soorten sterk uiteenlopen (STRICKLAND 1960). Daar de soorten-samenstelling van het fytoplankton sterk verandert, zowel in de ruimte als in de tijd, zijn pogingen om een algemeen geldende omrekeningsfactor te berekenen volgens STRICKLAND zinloos.

Helaas gaf de bepaling van chlorophylgehalte soms nogal wat moeilijkheden. Zoals reeds gezegd wordt deze voornamelijk veroorzaakt door het zout dat in het filter en het sediment achterblijft na filtratie (STRICKLAND & PARSONS 1968). Door de relatief grote hoeveelheid gesuspendeerd materiaal in de Waddenzee (POSTMA 1954) wordt de hoeveelheid zout die in het filter achterblijft, op zijn beurt waarschijnlijk nadelig beïnvloed. Een ander nadelig punt van de chlorophylbepalingen is, dat de reproduceerbaarheid van de meting, na toevoeging van zuur ter bepaling van de fractie phaeopigmenten, niet erg groot is (Cadée, pers. comm.). Gezien het feit, dat deze fractie nogal groot is, en geenszins konstant, zijn de formules van SCOR- Unesco werkgroep (1966), die geen rekening houden met de

aanwezigheid van chlorophyl in de phaeopigmentvorm, niet geschikt voor de Waddenzee.

In hoeverre andere factoren, die zijn gemeten, de resultaten van de produktiemetingen kwantitatief hebben beïnvloed, kon uit de verzamelde gegevens niet worden opgemaakt. De variaties zijn namelijk voor een groot deel seizoenvariaties, en verlopen dus niet onafhankelijk van elkaar. Deze seizoenvariaties zijn bovendien van dien aard, dat zij de produktie in dezelfde zin zullen beïnvloeden. Op grond van het verband tussen produktie en diepte kan iets worden gezegd over de aard van het effect van lichtsterkte en troebelheid op de diverse meetdagen. Om iets te kunnen zeggen over de omvang van het effect, zal een andere opzet van de experimenten nodig zijn. Met betrekking tot de invloed van de lichtsterkte op de dagelijkse produktie zou dit bijvoorbeeld kunnen, door naast op normale wijze, de produktie te meten in flesjes, waarbij de hoeveelheid licht met een bepaalde factor wordt gereduceerd, door gebruik te maken van neutrale filters.

De beschikbaarheid van voedingstoffen is tot nu toe buiten beschouwing gebleven, omdat directe gegevens ontbreken. POSTMA (1954) heeft de fosfaatcyclus in de Waddenzee (Marsdiep- gebied) onderzocht. Het bleek dat fosfaat in het voorjaar geheel, of bijna geheel opgebruikt wordt. Het minimum lag in mei; in deze tijd is volgens POSTMA de hoeveelheid fosfaat beperkend voor de fytoplanktongroei. De sterke terugval van de omvang van de standing crop, zowel als van de produktie, na de bloeiperiode van Chaetoceros radians, is mogelijk te wijten aan een gebrek aan voedingsstoffen. De omvang van de maximale produktie per mg chlorophyl is volgens CURL & SMALL (1965) een indicatie voor het al of niet optreden van een gebrek aan voedingsstoffen. In een aantal gevallen is de grootte van de maximale

produktie, zowel als het chlorophylgehalte, bekend, zodat de produktie per mg chlorophyl kan worden berekend. De cijfers lagen als volgt (maximale produktie in mg C/ m³/ h./ mg Chlor.-a):

op 10-02-1969 : 1,8 en 7,3
 10-04-1969 : 1,2
 30-04-1969 : 1,9 en 3,2
 08-05-1969 : 2,2 en 2,3

Ten opzichte van de literatuur gegevens liggen deze cijfers laag. Volgens STRICKLAND (1960) lopen deze uiteen van 1- 10 mg C/ mg chlor. a per uur, gemeten onder diverse omstandigheden. Een redelijk gemiddelde bij optimum lichtintensiteit zou liggen bij 4 mg C. Ook STEEMANN NIELSEN & HANSEN (1959) komen tot ongeveer 4 mg C voor oppervlakte-plankton in gematigde streken gedurende de zomer. Lage waarden als hier gevonden, zouden volgens CURL & SMALL (1965) kunnen wijzen op gebrek aan voedingsstoffen. Om hierover iets naders te kunnen zeggen, zal men echter over meer gegevens moeten beschikken omtrent waarden, die bereikt worden in de winter wanneer voedingsstoffen ruimschoots aanwezig zijn. Helaas werd in deze periode slechts zelden een optimum lichtintensiteit bereikt; waar dit wel het geval was, liepen de waarden dusdanig uiteen, dat zij geen uitsluitsel geven (10-02-1969). Dit laatste is mogelijk een gevolg van de grote relatieve fout in de chlorophylbepalingen, als gevolg van de relatief lage gehalten, die werden gemeten. Ook STEEMANN NIELSEN (1963) vermeldt, dat de resultaten van pogingen om korrelaties te vinden tussen potentiële produktie en chlorophylgehalte, soms schameel kunnen zijn, als gevolg van moeilijkheden bij de bepaling van chlorophylgehalte.

De resultaten van de produktiemetingen met een langere tijdsduur lagen, vooral nabij de oppervlakte, lager dan de som van de metingen van korte tijdsduur. Volgens STEEMANN NIELSEN (1963) is dit mogelijk

een gevolg van het ontbreken van de mogelijkheid tot verticale beweging van de algen in de flesjes, waardoor zij, in tegenstelling tot de natuurlijke omstandigheden, konstant aan hoge lichtsterkten zijn blootgesteld. De fotoinhibitie, die hiervan het gevolg is, heeft namelijk een lange nawerking. GOLDMAN et al. (1963) constateerden een afname van het chlorophylgehalte per cel, als gevolg van langdurige blootstelling aan hoge lichtintensiteit.

De hier gevonden produktiecijfers per dag boven wadplaten kunnen worden vergeleken met de cijfers, gemeten in diepere delen van de Waddenzee door POSTMA & ROMMETS (1970), en met de gegevens van CADÉE & HEGEMAN (nog niet gepubliceerd) over de produktie door bodemdiatomeeën op het wad. Deze gegevens zijn samengevat in Fig. 8, waarin de eerste helft van de diverse produktie-cycli zijn uitgezet. De gegevens van CADÉE & HEGEMAN zijn gemeten op dezelfde plaats en op dezelfde dagen, als de metingen boven het wad. Uit de Figuur blijkt, dat de produktie boven het wad gering is ten opzichte van de produktie in diepere delen van de Waddenzee. De produktiecijfers per m^3 per 2 uur blijken echter van dezelfde grootte-orde te zijn, als die welke door POSTMA & ROMMETS aan de oppervlakte werden gemeten in de diepere delen van de Waddenzee. Het verschil is dus waarschijnlijk geheel een gevolg van de geringere diepte van het water boven het wad en de kortere tijd van de dag, dat er water boven het wad staat. Dit verschil is mogelijk minder groot gedurende de winter (zie Figuur); dit is te verwachten, daar het compensatiepunt gedurende de winter minder diep ligt.

Ook ten opzichte van de produktie van bodemdiatomeeën is de produktie in het water boven het wad gering. Dit geldt vooral wanneer het chlorophylgehalte laag was: gedurende de winter en na de bloei van Chaetoceros radians. (minder dan 10% van de produktie

door bodemdiatomeeën). Alleen gedurende de bloeiperiode van Chaetoceros radians was de produktie boven het wad relatief hoger (55- 65%).

De totale produktie gedurende de eerste helft van 1969 boven het wad was ongeveer $12,5 \text{ g C/ m}^2$. Voor de westelijke Waddenzee komen POSTMA & ROMMETS op $120 \text{ g C/ m}^2/\text{ jaar}$; voor het Marsdiepgebied op $170 \text{ g C/ m}^2/\text{ jaar}$.

Alle in dit verslag vermelde produktiegegevens zijn niet gecorrigeerd voor verlies ten gevolge van de respiratie van de algen. Zij geven dus, noch de netto, noch de bruto produktie weer, doch liggen ergens tussen beide in (zie inleiding). Volgens STEEMANN NIELSEN (1963) moet ongeveer 4% van de lichtverzadigde produktie afgetrokken worden om de netto produktie te krijgen. Op dagen dat hoog water midden op de dag viel, werd midden op de dag meestal wel een optimum lichtsterkte bereikt. Wanneer dan voor de respiratiesnelheid genomen wordt 4% van de maximale produktie midden op de dag in $\text{mg C/ m}^3/\text{ h}$. en dit vermenigvuldigd wordt met tweemaal het watervolume in m.h., volgens Tabel IV, wordt voor dagen met hoog water midden op de dag, gemiddeld een correctie gevonden voor het verlies per m^2 in 24 uur door respiratie, van ongeveer 10% van de dagelijkse produktie per m^2 . Hierbij is geen rekening gehouden met verschillen in waterhoogte tussen beide dagelijkse getijperioden.

Deze correctie ligt aanzienlijk lager dan de correctie die volgens STEENMANN NIELSEN (1963) moet worden toegepast voor het percentage verlies door respiratie beneden een oppervlakte-eenheid in de oceanen. Deze zou ongeveer 40% bedragen. Dit geldt dan echter voor de hele euphotische zône. Boven het wad wordt echter slechts geproduceerd in het bovenste gedeelte van een denkbeeldige euphotische zône, met relatief hoge produktie en gelijke respiratie

ten opzichte van diepere watermassa's. De correctie voor de respiratie zal dus zeker lager moeten zijn, dan de correctie die moet worden toegepast voor de hele euphotische zône.

Volgens CADÉE (pers. comm.) moeten echter de waarden ook nog gecorrigeerd worden voor een verlies van activiteit ten gevolge van de toevoeging van JKJ ter fixatie. Dit verlies bedraagt ongeveer 15%. Beide correcties voor respiratie en verlies door toevoeging van JKJ, heffen elkaar voor een groot deel op, zodat de gegeven cijfers ongeveer overeenkomen met de netto produktie.

VI. AANHANGSEL

A. Relatie tussen omvang van de donkerfixatie en de tijdsduur van de experimenten

1. Inleiding

In de inleiding (pagina 8) werd reeds aangehaald, dat de donkerfixatie een gevolg is van verschillende processen. De gegevens omtrent de donkerfixatie bij produktiemetingen van verschillende tijdsduur, zowel bij de metingen van CADÉE met de bodemdiatomceën, als bij hiervoor beschreven experimenten, suggereerden, dat deze niet lineair verloopt met de tijd. Uit praktisch oogpunt is het van belang te weten hoe deze relatie is.

Om dit na te gaan werd op 27-02-1969 een zeewatermonster genomen, waarmee 27 flesjes (100 cc) werden gevuld. Hieraan werd in het donker 1 ampul ^{14}C toegevoegd. De flesjes werden in het donker en bij konstant temperatuur ($3,7^\circ\text{C}$) gehouden en zachtjes geschud op een schudmachine. Na verloop van verschillende tijden werden steeds 3 flesjes gefixeerd met JKJ en onmiddellijk afgefiltreerd. De filtertjes werden daarna op de normale manier gedroogd, gewogen, boven HCl- damp geplaatst (15 min) en geteld (10.000 sec).

2. Resultaten

De resultaten (gemiddelden van triplo bepalingen) zijn weergegeven in onderstaande Tabel:

Tijdsduur (minuten)	Donkerfixatie (counts/10.000 sec.)	Donkerfixatie per h. (counts/10.000 sec.)
27	232	478
45	284	378
60	320	320
90	482	321
120	685	343
182	1154	380
307	1952	381
600	4833	483
1355	14877	660

Uit de Tabel en ook uit grafiek 9a blijkt, dat het verband tussen de tijdsduur van een experiment en de gemeten donkerproduktie niet lineair is. Dit verband is evenwel ook niet zuiver exponentieel (zie grafiek 9b, semilogaritmisch). Bovendien blijkt uit beide grafieken, dat extrapolatie naar een tijdsduur 0 geen activiteit 0 oplevert.

Volgens STEEMANN NIELSEN (1963) kunnen bij experimenten van langere duur relatief hoge waarden voor de donkerfixatie verwacht worden, als gevolg van de groei van bacteriën. JONES et al. (1958) toonden aan, dat na 24 uur het aantal bacteriën met een factor van bijna 500 kan zijn toegenomen.

De min of meer exponentiële toename van de snelheid van donkerfixatie, zou dus verklaard kunnen worden door de groei van bacteriën in de flesjes.

De activiteit, die gemeten zou worden na een tijdsduur 0 is

uiteraard strikt genomen geen donkerfixatie, doch zou een gevolg kunnen zijn van retentie van radioactief bicarbonaat in filttertjes en sediment, na drogen van vochtige filttertjes in de exsiccator. Dit veroorzaakt dan eveneens de relatief hoge donkerfixatie per uur bij bepalingen van zeer korte duur (zie Tabel). Ook bij de produktiemetingen op het wad werd over het algemeen een relatief hogere donkerfixatie gemeten bij de metingen van kortere duur (bij opkomend of afgaand tij), dan bij metingen van ongeveer 2 uur.

Voor de praktijk van de produktiemetingen betekent bovenstaande, dat bij metingen van verschillende tijdsduur (bv. bij opkomend en afgaand tij op verschillende diepten) niet kan worden volstaan met één donkerbepaling, en korrekctie met een fraktie van de donkerfixatie evenredig met de tijdsduur van verschillende metingen.

B. De invloed van het tijdsverloop tussen de produktiemetingen en het affiltreren op de C^{14} -fixatie in de flesjes.

1. Bij de eerste meetdagen vond het affiltreren vaak enkele dagen na de metingen plaats. Onderzocht werd, wat hiervan de gevolgen zijn. Op 4-3-1969 werden een aantal flesjes gevuld met zeewater van eenzelfde monster; aan elk werd een ampul C^{14} toegevoegd. De flesjes werden ongeveer drie uren blootgesteld aan zonlicht buiten het laboratorium en daarna gefixeerd met JKJ. Vier flesjes werden hierna dadelijk afgefiltreerd; de rest werd bewaard bij kamertemperatuur. Hiervan werden na 1, 3, 9 en 16 dagen telkens 4 flesjes gefiltreerd.

Op 20-3-1969 werd op identieke wijze nagegaan hoe het effect was bij flesjes waarin fixatie in het donker had plaatsgehad. Aan de helft van de flesjes was hierbij voor het toevoegen van C^{14} JKJ toegevoegd. Deze flesjes werden onmiddellijk, na 1 dag en na 5 dagen afgefiltreerd (in triplo).

2. Resultaten. De uitkomsten van de experimenten op 4-3-1969 zijn gegeven in Tabel V-A in counts/ 2000 sec.; de gemiddelden zijn gecorrigeerd voor "background". De resultaten binnen de 4-voud bepalingen zijn nogal variabel, mogelijk het gevolg van ongelijke belichting van de flesjes. Desalniettemin blijkt uit de gemiddelden duidelijk, dat de aktiviteit aanmerkelijk toeneemt naarmate langer gewacht wordt met affiltreren.

Hetzelfde geldt voor de resultaten van 20-3-1969 (Tabel V-B), zowel bij de flesjes waarin donkerproduktie heeft plaatsgevonden, als bij de flesjes waaraan van te voren JKJ was toegevoegd. De variatie binnen de triplo-bepalingen is te groot om eventuele verschillen tussen beide series te kunnen ontdekken.

Het geconstateerde effect is mogelijk een gevolg van een uitwisseling van C^{14} tegen C^{12} . Voor de praktijk van de produktiemeting betekent dit, dat het affiltreren indien mogelijk niet uitgesteld dient te worden. Wanneer dit wel gebeurt, dienen lichte en donkere flesjes gelijktijdig te worden afgefiltreerd, daar de effecten elkaar dan geheel of gedeeltelijk zullen opheffen. Misschien verdient het verder nog aanbeveling de flesjes dan te bewaren bij lage temperatuur.

VII. LITERATUUR

- CURL, H. & L.F. SMALL, 1965. Variation in photosynthetic assimilation ratios in natural, marine phytoplankton communities - *Limnol. Oceanog.* 1: 61-70.
- GERLETTI, M., 1968. Dark bottle measurements in primary productivity studies - *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.* 23: 197-208.
- GILBRICHT, M., 1951. Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht. I. - *Kieler Meeresf.* 8: 173-191.

- GUILLARD, R.R.L. & P.J. WANGERSKY, 1958. The production of carbohydrates in some marine flagellates - *Limnol. Oceanogr.* 3: 449-454.
- HARVEY, H.W., 1955. The chemistry and fertility of sea waters. 224 p. Cambridge Univ. Press, London.
- JENKIN, P.M., 1937. Oxygen production by the diatom Coscinodiscus excentricus Ehr. in relation to submarine illumination in the English Channel. - *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 22: 301-343.
- JERLOV, N.G., 1968. Optical Oceanography. 194 p. Elsevier, Amsterdam.
- JONES, G.E., W.H. THOMAS & F.T. HAXO, 1958. Preliminary studies of bacterial growth in relation to dark and light fixation of $C^{14}O_2$ during productivity determinations. - *Spec. Sci. Rep. Fish.*, 279: 79-86.
- KALFF, J., 1969. A diel periodicity in the optimum light intensity for maximum photosynthesis in natural phytoplankton populations. - *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 26: 463-468.
- KONINGSBERGER, V.J., 1965. Inleiding tot de Plantenfysiologie. Dl. I. 147 p. Scheltema & Holkema, Amsterdam.
- LORENZEN, C.G., 1967. Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: Spectrophotometric equations. - *Limnol. Oceanogr.* 12: 343-346.
- MOSS, B., 1967. A spectrophotometric method for the estimation of percentage degradation of chlorophylls to phaeo-pigments in extracts of algae. - *Limnol. Oceanogr.* 12: 335-340.
- ONDERZOEKPROGRAMMA van het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee te Den Helder, 1967-1972. - Stencil, 34 p., NIOZ.
- POSTMA, H., 1954. Hydrography of the Dutch Wadden Sea. - *Archs. Néerl. Zool.* 10: 405-511.
- POSTMA, H. & J. ROMMETS, 1970. In druk: *Neth. J. Sea Res.*
- RABINOWITCH, E.J., 1951. Photosynthesis. Vol. II, Part I. Interscience, New York.
- RAYMONT, J.E.G., 1963. Plankton and Productivity in the Oceans. 660 p., Pergamon, Oxford.
- RYTHER, J.H., 1954. The ratio of photosynthesis to respiration in marine plankton algae and its effects upon the measurement of productivity. - *Deep-Sea Res.* 2: 134-139.
- , 1956a. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. - *Limnol. Oceanogr.* 1: 61-70.

———, 1956b. The measurement of Primary Production. - *Limnol. Oceanog.* 1 (2): 72-84.

———, 1959. Potential productivity of the sea. - *Science* 13: 602-608.

SCOR-Unesco werkgroep, 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water. - *Monographs on oceanographic methodology I*, 69 p., Unesco, Paris.

STEEEMANN NIELSEN, E., 1952. The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. - *J. Cons. Explor. Mer* 18: 117-140.

———, 1955. The interaction of photosynthesis and respiration and its importance for the determination of ^{14}C discrimination in photosynthesis. - *Physiol. Plant.* 8: 945-953.

———, 1963. Productivity, definition and measurement. In: M.N. Hill (edit.), 1963: *The Sea Vol. II*: 129-163. Interscience, New York.

STEEEMANN NIELSEN, E. & E. A. JENSEN, 1957. Primary oceanic production and the autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea Repts.* 1: 49-136.

STEEEMANN NIELSEN, E. & V. Kr. HANSEN, 1959. Measurements with the carbon-14 technique of the respiration rates in natural populations of phytoplankton. - *Deep-Sea Res.* 5: 222-233.

STRICKLAND, J.H.D., 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. - *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 122: 1-172.

STRICKLAND, J.H.D. & T.R. PARSONS, 1968. A practical Handbook of Seawater Analysis. - *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 167: 311 p.

Tabel I

Vergelijking van de produktiemetingen gedurende de gehele getijperiode (I) en de som van de metingen met korte tijdsduur (II). Produktiecijfers gegeven in mg C/m^2 op verschillende diepten.

Diepte (m):		0-0,2	0,2-0,4	0,4-0,6	0,6-0,8	Totaal
Datum						
10-2-1969	I	2,6	3,6	3,2	1,3	10,7
	II	5,9	5,0	3,2	0,9	14,9
12-3-1969	I	13,5	6,0	0,6		20,1
	II	27,1	8,2	0,6		35,9
31-3-1969	Ia	22,7	9,5	5,6	1,6	39,4
	IIa	56,3	11,7	5,5	1,6	75,1
	Ib	23,5	14,4	4,8	1,4	44,1
	IIb	28,0	19,6	9,0	3,6	60,2
10-4-1969	I	9,7	51,1	50,8	12,5	124,2
	II	39,3	50,6	38,3	12,2	140,4

Tabel II

Resultaten algentellingen. Aantallen gegeven in duizendtallen per liter.

<u>Datum: 16-1-1969. Tijdstip:</u>	9.00	14.30	17.00
Plankt. diatomeeën:	102	156	147
w.o. [⌘] 1 : Asterionella kariana:	78	81	84
Melosira sulcata:		42	
Benth. diatomeeën:	6	6	9
Flagellaten:	8	33	54
Dinoflagellaten:	2		
Zoetwatalgalen:	28	42	87
<u>Tot. fotosynthetiserende cellen:</u>	118	195	210
<u>Gem. aant. fotosynt. cellen: 175.</u>			
<u>Datum: 24-1-1969. Tijdstip:</u>	8.50	12.20	
Plankt. diatomeeën:	146	96	
w.o. [⌘] 1 : Asterionella kariana:	84	42	
Melosira sulcata:	28	20	
Diatoma elongatum:		22	
Benth. diatomeeën:	22	40	
Flagellaten:	18		
Zoetwatalgalen:	10	44	
<u>Tot. fotosynthetiserende cellen:</u>	168	154	
<u>Gem. aant. fotosynt. cellen: 160.</u>			
<u>Datum: 10-2-1969. Tijdstip:</u>	8.40	10.00	14.55
Plankt. diatomeeën:	180	82	114
w.o. [⌘] 1 : Asterionella kariana:	76		
Diatoma elongatum:	28	46	56
Melosira sulcata:		22	
Benth. diatomeeën:	34	14	6
Flagellaten:	54	18	
Zoetwatalgalen:	86	124	56
<u>Tot. fotosynthetiserende cellen:</u>	258	114	120
<u>Gem. aant. fotosynt. cellen: 165.</u>			

Tabel II vervolg

<u>Datum 14-2-1969. Tijdstip:</u>	15.40		
Plankt. diatomeeën:	172		
w.o. [⊠] 1: <i>Diatoma elongatum</i> :	115		
<i>Plagiogramma brockmanni</i> :	24		
Benth. diatomeeën:	7		
Flagellaten:	6		
Zoetwatalgen:	56		
<u>Tot. fotosynt. cellen:</u>	185		
<u>Datum 12-3-1969. Tijdstip:</u>	11.25	13.30	
Plankt. diatomeeën:	155	146	
w.o. [⊠] 1: <i>Melosira sulcata</i> :	55		
<i>Diatoma elongatum</i> :		46	
<i>Nitzschia closterium</i> :		22	
Benth. diatomeeën:	38	24	
Flagellaten:	65	84	
Blauwalgen (<i>Merismopedia</i> sp.?)		108	
Zoetwatalgen:	133	208	
<u>Tot. fotosynt. cellen:</u>	248	362	
<u>Gem. aant. fotosynt. cellen: 305.</u>			
<u>Datum 31-3-1969. Tijdstip:</u>	7.30	9.05	17.00
Plankt. diatomeeën:	16000	37500	12000
w.o. [⊠] 1: <i>Chaetoceros radians</i> :	14500	34600	9700
<i>Navicula rostellata</i> :	525	540	560
<i>Nitzschia closterium</i> :	500	540	580
<i>Plagiogramma brockmanni</i>		205	315
<i>Thalassiosira</i> sp.:			315
<i>Skeletonema costatum</i> :			265
Benth. diatomeeën:	420	1500	1140
Flagellaten:	115		75
Zoetwatalgen:	770	niet get.	500
<u>Tot. fotosynt. cellen:</u>	16500	39000	13000
<u>Gem. aant. fotosynt. cellen: 22500.</u>			

Tabel II vervolg

<u>Datum 10-4-1969. Tijdstip:</u>	9.00	13.20	15.30
Plankt. diatomeeën:	18700	16400	24000
w.o. \neq^2 : Chaetoceros radians:	16500	14400	21600
Navicula rostellata:	950	1260	880
Skeletonema costatum:	330		300
Nitzschia closterium:	780	530	500
Thalassiosira sp.:			300
Benth. diatomeeën:	200	90	800
Flagellaten:	270	120	180
Zoetwateralgen:	760	niet get.	200
<u>Tot fotosynt. cellen:</u>	19000	16500	25000
<u>Gem. aant. fotosynt. cellen: 20000.</u>			
<u>Datum 30-4-1969. Tijdstip'</u>	5.00	7.00	14.30
Plankt. diatomeeën:	1200	1200	2700
w.o. \neq^2 : Chaetoceros radians:	300	200	750
Skeletonema costatum:	375	420	1050
Asterionella japonica:	290	350	680
Benth. diatomeeën:	15	9	55
Flagellaten:	280	1000	305
Dinoflag. (Peridinium sp.):	160	175	220
Blauwalgen (Merismopedia sp.):		170	
<u>Tot. fotosynt. cellen:</u>	1700	2500	3300
<u>Gem. aant. fotosynt. cellen: 2400.</u>			
<u>Datum 30-4-1969. Tijdstip:</u>			16.40
Plankt. diatomeeën:			1300
w.o. \neq^2 : Chaetoceros radians:			375
Skeletonema costatum:			370
Asterionella japonica:			290
Benth. diatomeeën:			25
Flagellaten:			345
Dinoflag. (Peridinium sp.):			145
Blauwalgen (Merismopedia sp.):			125
<u>Tot. fotosynt. cellen:</u>			2000
<u>Gem. aant. fotosynt. cellen: 2400.</u>			

Tabel II vervolg

<u>Datum 8-5-1969. Tijdstip:</u>	9.10	11.15	13.25
Plankt. diatomeeën:	2000	980	4100
w.o. ² : <i>Chaetoceros radians</i> :	285	520	2600
<i>Plagiogramma brockmanni</i> :	705		390
<i>Skeletonema costatum</i> :	575		340
<i>Asterionella japonica</i> :			350
<i>Nitzschia closterium</i> :			230
Benth. diatomeeën:	130	15	75
Flagellaten:	1100	1200	480
Dinoflag. (<i>Peridinium</i> sp.):		40	18
Blauwalgen (<i>Merismopedia</i> sp. ?)	50		
Zoetwateralgen:	160	145	155
<u>Tot. fotosynt. cellen:</u>	3200	2200	4700
<u>Gem. aant. fotosynt. cellen: 3400.</u>			

¹: alleenvermeld zijn soorten indien meer dan 20000.

²: idem indien meer dan 200000.

Tabel III

Uitkomsten chlorophylbepalingen in mg/m^3 , berekend volgens LORENZEN (1967) en volgens het SCOR-Unesco rapport (1966).

Datum	Tijd	Chlor.-a	LORENZEN Phaeopigm.	SCOR Chlor.-a
16-1-1969				
24-1-1969	bepalingen mislukt			
10-2-1969	8.40	3,2	0,5	3,3
	11.25	3,0	3,9	5,1
	12.40	0,5	6,4	4,1
	13.50	0,2	6,6	3,9
	14.55	0,4	10,6	5,7
	gem.:	1,3	5,6	4,5
14-2-1969	geen bepalingen			
12-3-1969	11.30	9,5	33,2	28,6
	13.30	12,9	21,0	24,8
31-3-1969	7.30 [⊗]	30,6	29,1	47,9
	9.05 [⊗]	91,2	84,3	141,6
	17.00 [⊗]	26,0	60,1	61,6
	gem.:	49,2	57,8	83,7
10-4-1969	9.05	16,6	11,2	23,3
	13.20	30,5	22,9	44,2
	15.30	36,7	28,0	53,7
	gem.:	27,9	20,7	40,4
30-4-1969	5.00	2,9	6,0	6,4
	7.00	2,4	5,1	5,3
	14.30	3,3	6,4	7,1
	16.40	1,7	8,7	6,8
	18.40:	extract te troebel		
	gem.:	2,6	6,5	6,4
8-5-1969	7.50	5,6	7,0	9,8
	9.10	7,1	8,7	12,3
	11.15	3,0	4,2	5,4
	13.20	4,7	5,5	8,0
	16.00	10,7	10,1	16,8
	gem.:	6,2	7,1	10,5

[⊗] metingen niet erg betrouwbaar door hoge troebelheid van het extract na toevoegen van zuur.

Tabel IV

Overzicht van de verzamelde gegevens.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
16-1-1969	L	0,2; 1,6	1,8	-	175	6	3,3; 3,2	50-60 ; 65-80
24-1-1969	H	7,8	2,1	-	160	5	4,2	80 -150
10-2-1969	H	14,9	3,9	1,3	165	27	2,7	60- 120
14-2-1969	L	- ; 1,8	2,1	-	185	36	-0,2; 0,5	80-120
12-3-1969	H	35,9	2,1	11,2	305	29	2,4	30 - 40
31-3-1969	L	75,1; 60,2	7,0	60,9; 26,0	22500	13	3,1; 3,0	30-135; 65-100
10-4-1969	H	140,3	4,4	27,9	20000	35	6,5	75 -160
30-4-1969	L	6,3; 18,7	6,1	2,6; 2,5	2400	67	7,6; 9,9	175-265; 110-180
8-5-1969	H	58,3	6,1	6,2	3400	59	10,2	80- 240

1: datum.

2: L= laag water midden op de dag; H= hoog water midden op de dag.

3: produktie in mg C/ m²/ getijperiode.

4: aantal uren van de dag dat er water boven het wad stond vermenigvuldigd met de gemiddelde waterhoogte in m.h.

5: chlorophyl-a-gehalte in mg/m³.

6: aantal aan de fotosynthese deelnemende cellen per liter in duizendtallen.

7: maximale waarde van de globale zonnestraling in cal/cm²/h (Den Helder).

8: gemiddelde temperatuur van het zeewater.

9: troebelheid van het water bepaald d.m.v. de Secchi-schijf (cm); minimum en maximum waarden.

Op dagen dat laagwater midden op de dag viel zijn in de kolommen 3, 5, 8, en 9 de waarden voor de ochtend en de namiddag apart vermeld.

Tabel V

Invloed van het tijdstip van affiltreren op de gemeten activiteit (van de gevonden waarden in een achtergrond van resp. 140 cts/2000 sec en 420 cts/100 min. afgetrokken).

A. na C¹⁴ fixatie in het licht

Tijdstip filtratie	cts/ 2000 sec	Gem.
dadelijk	985	1063
	1637	
	827	
	805	
na 1 dag	944	929
	943	
	900	
na 3 dgn	1240	1550
	1680	
	1913	
	1367	
na 9 dgn	1341	1840
	2111	
	2068	
na 16 dgn	3179	4261
	4507	
	5167	
	4192	

B. na C¹⁴ fixatie in het donker

Tijdstip filtratie	cts/ 100 min	Gem.	te voren JKJ toegevoegd	
			cts/ 100 min	gem.
dadelijk	291	294	79	113
	227		147	
	365			
na 1 dag	454	340	198	289
	136		303	
	431		367	
na 5 dgn	587	619	328	352
	734		280	
	537		449	

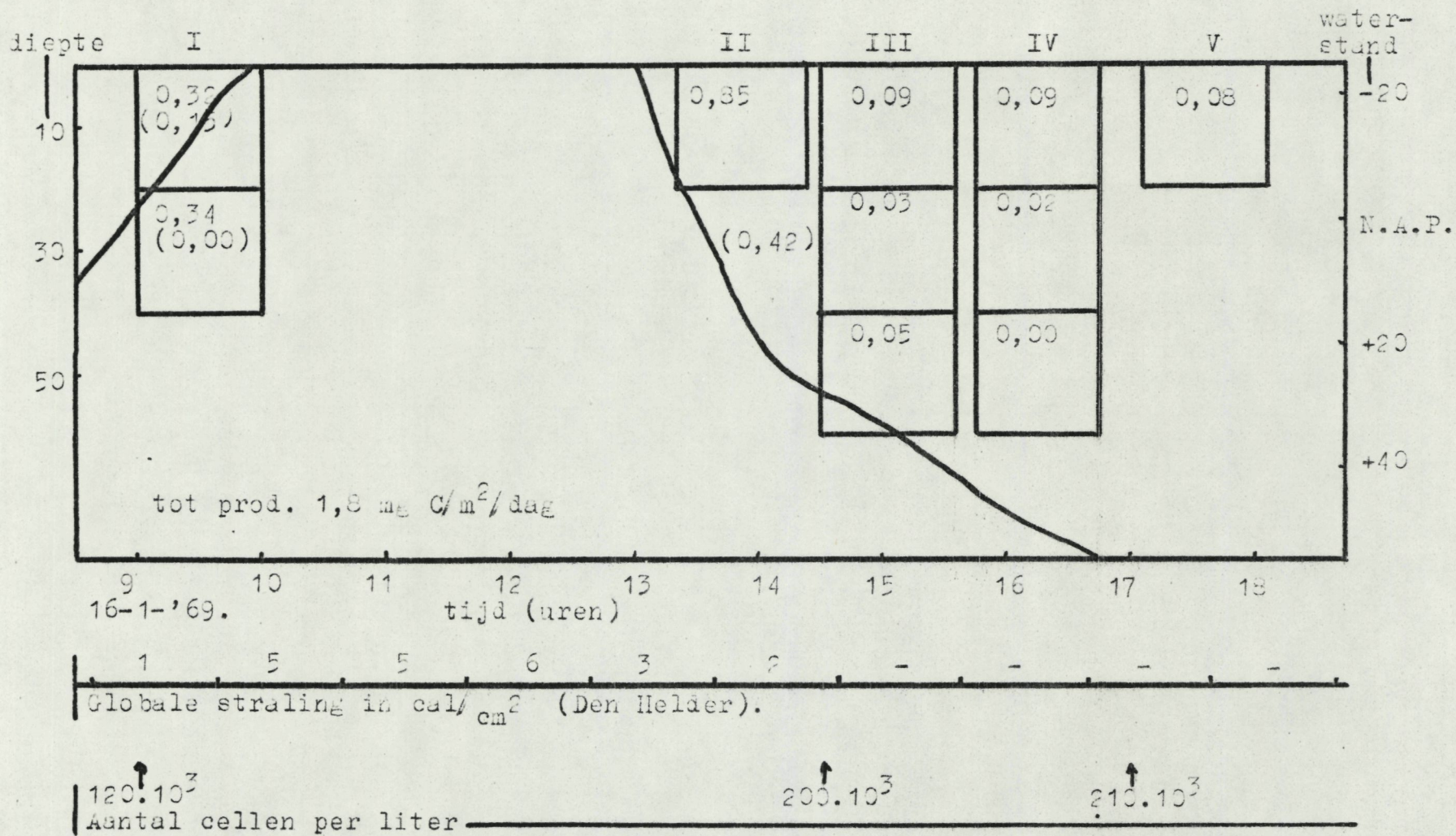


Fig. 1a

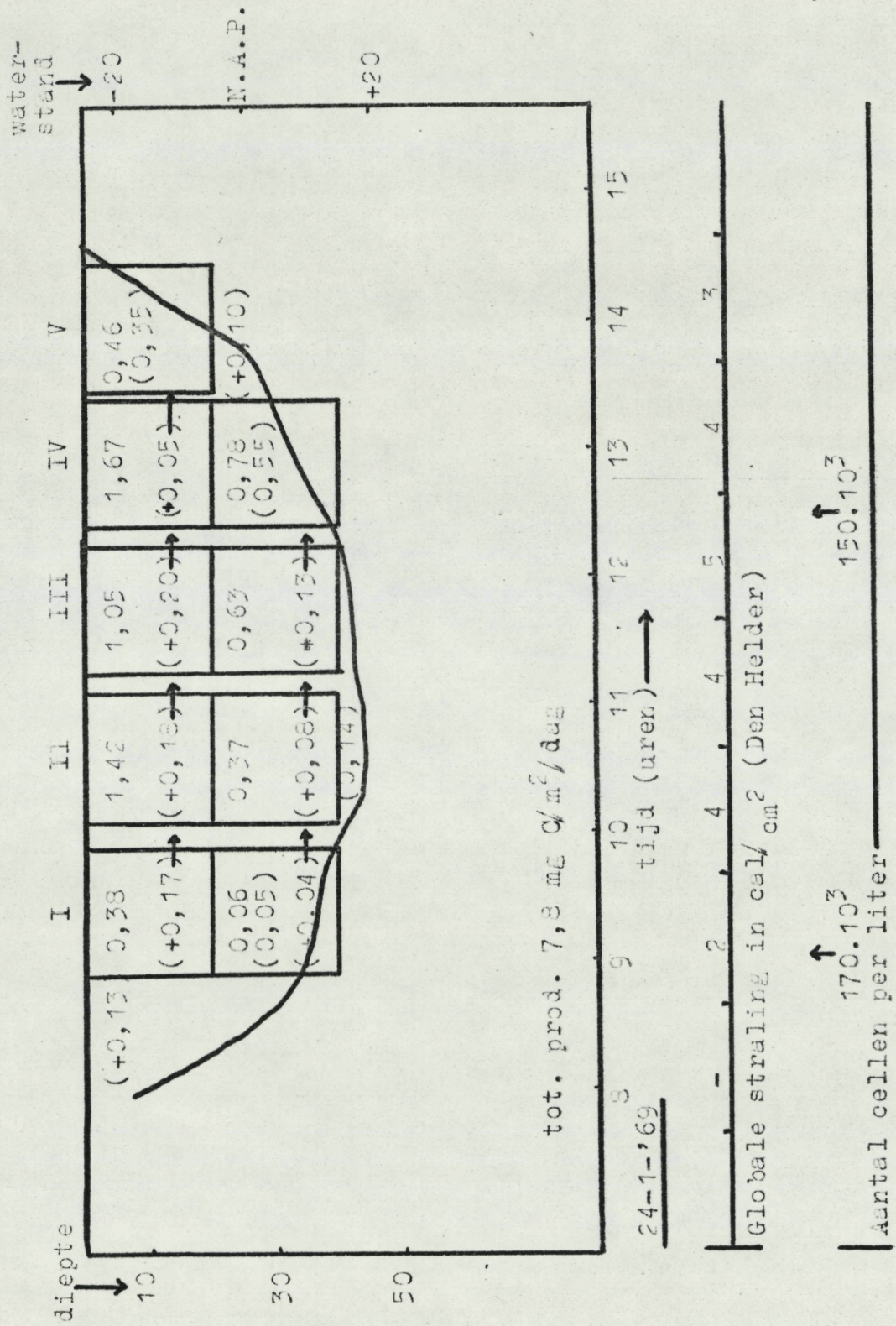


Fig 1b

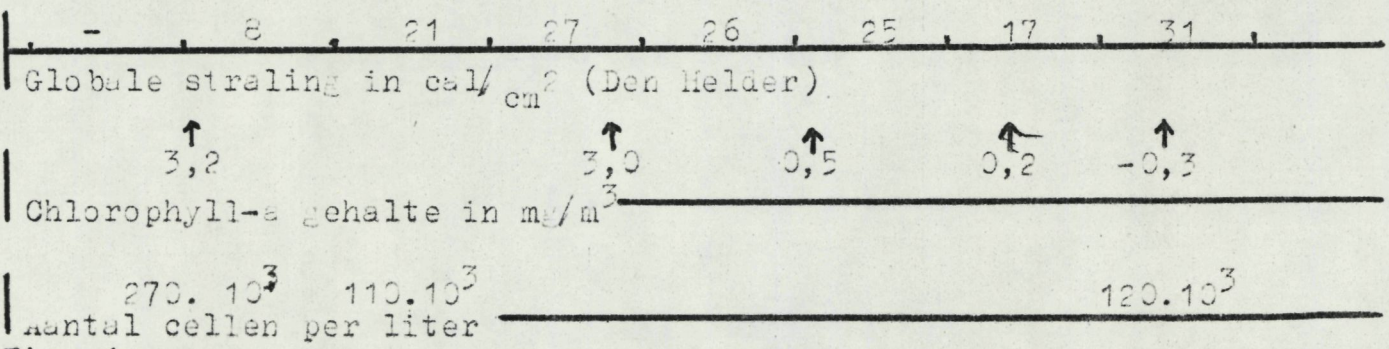
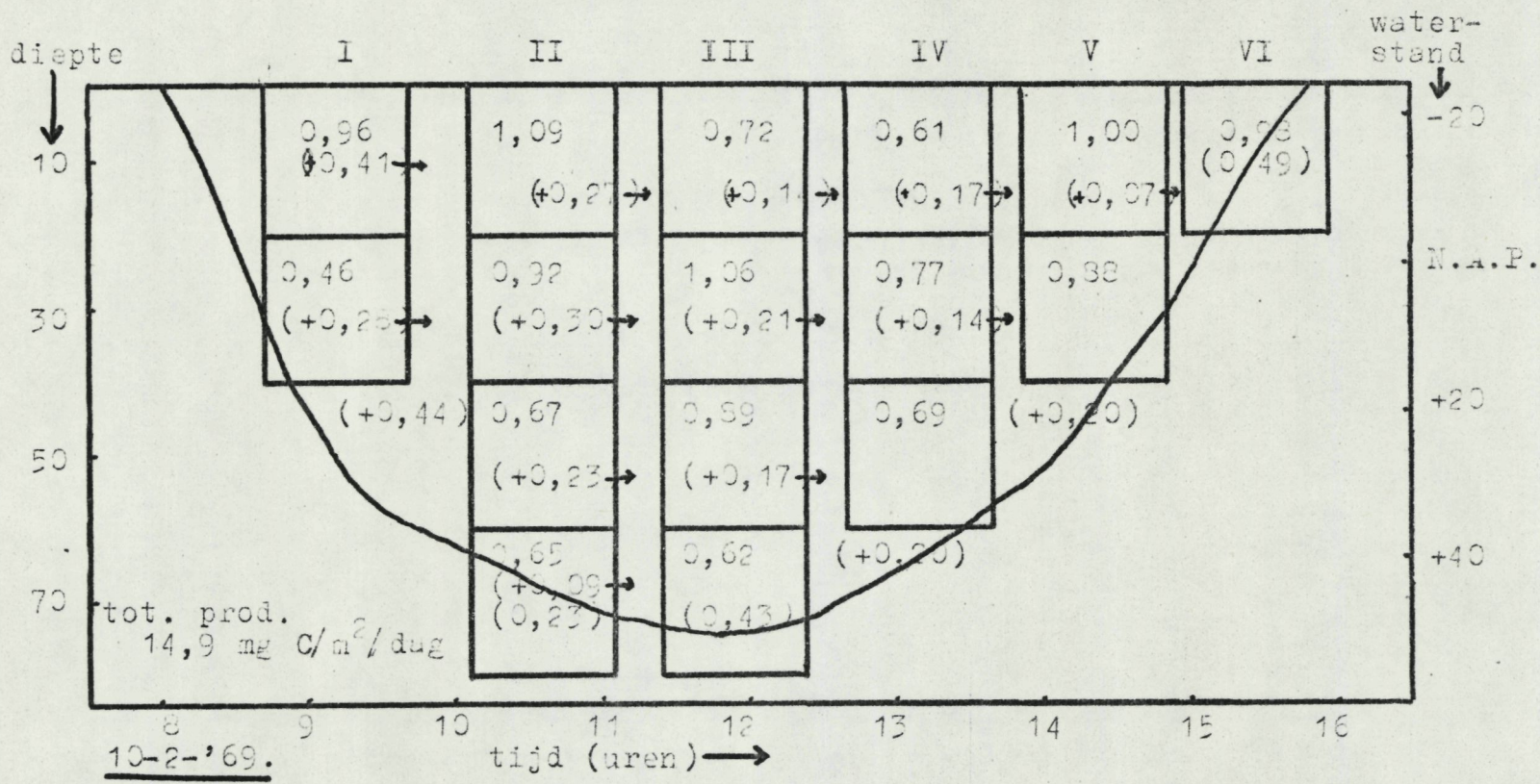


Fig. 1c

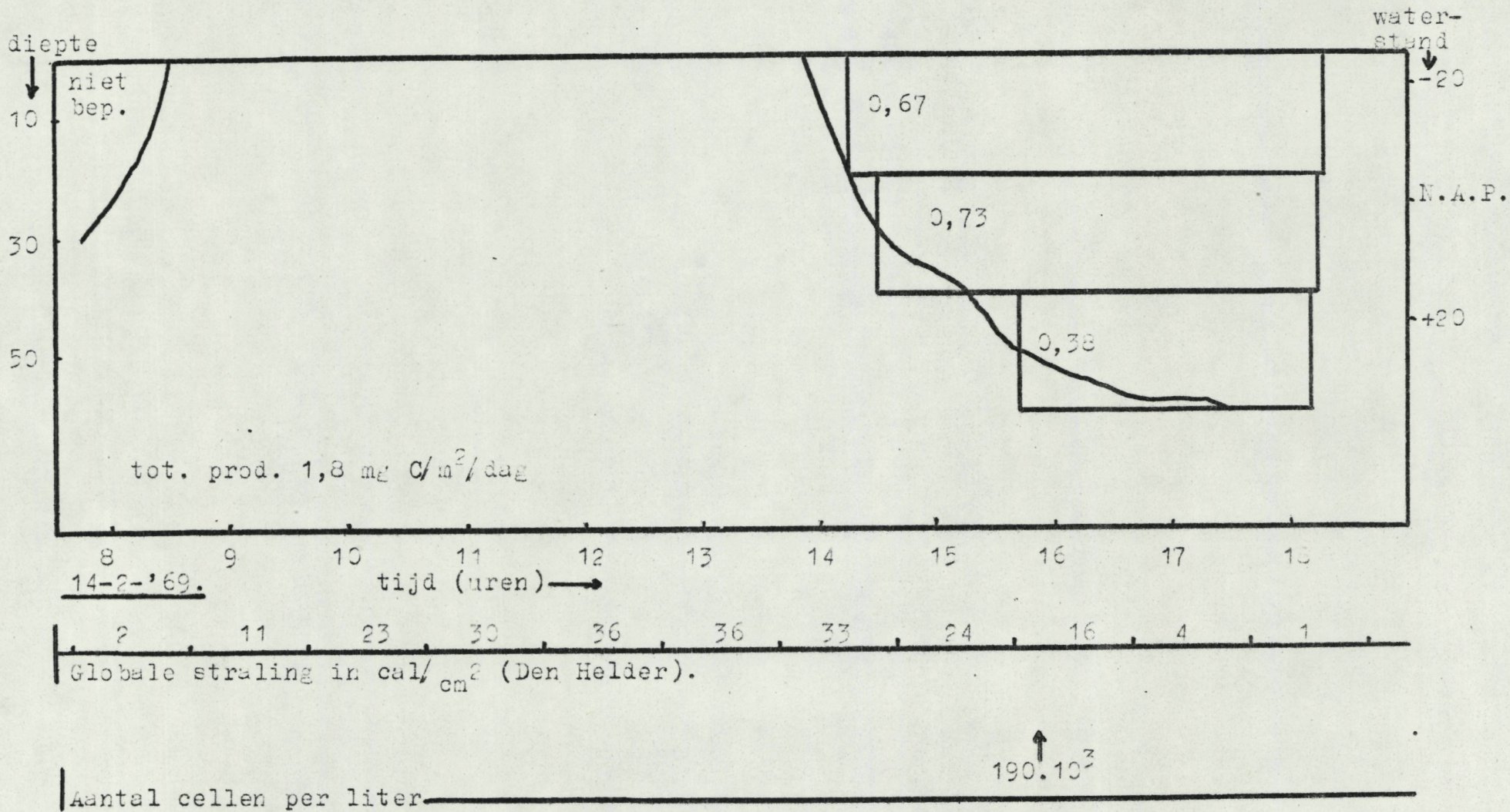


Fig. 1d

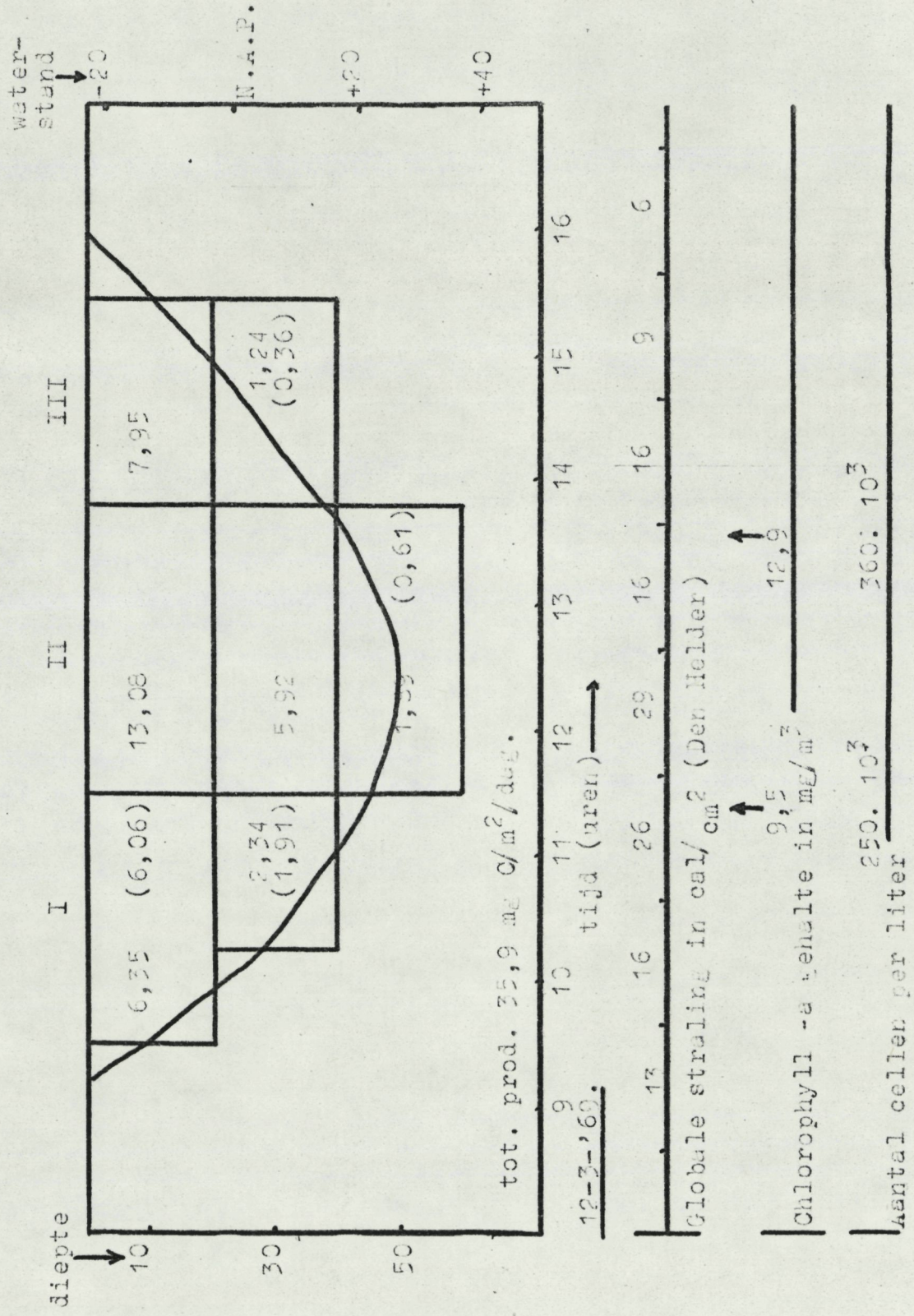
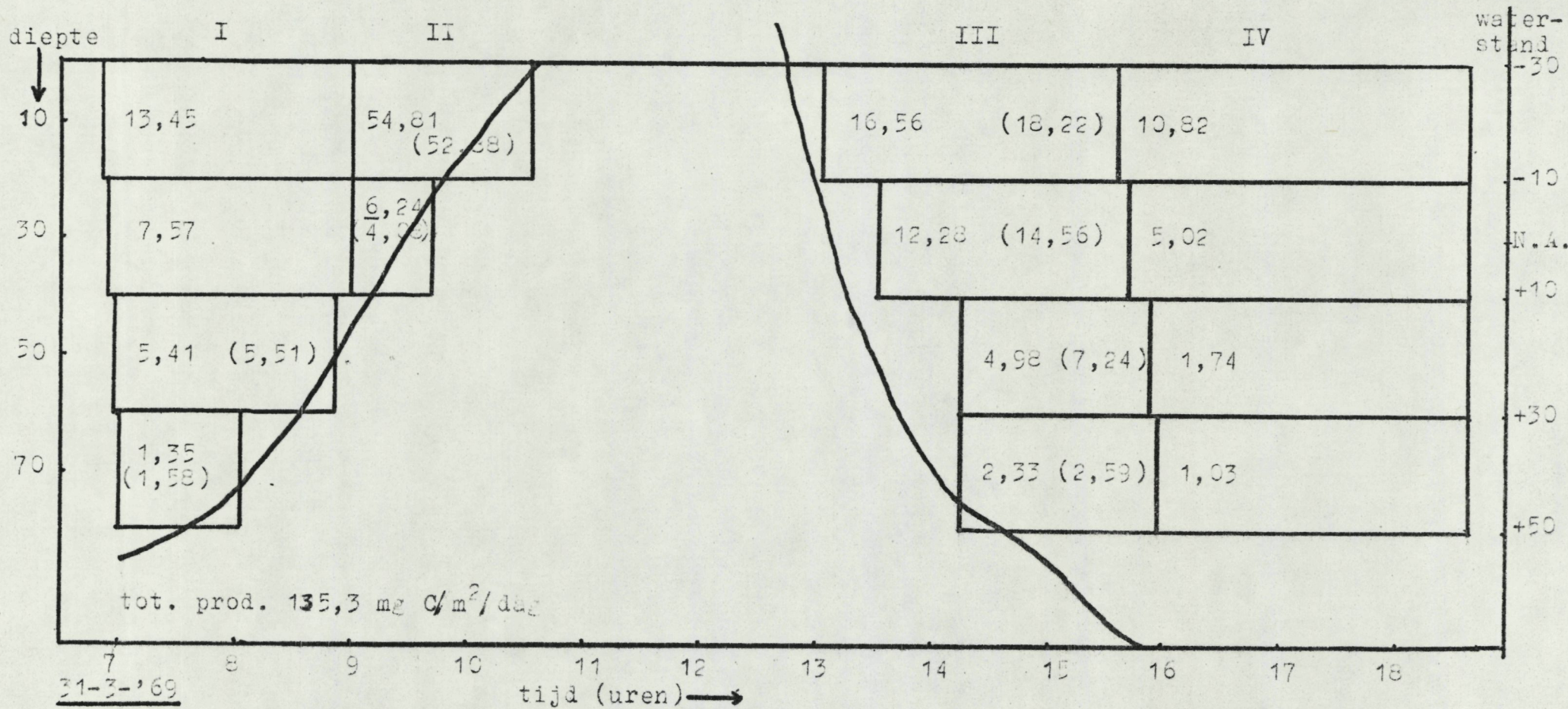


Fig. 1e

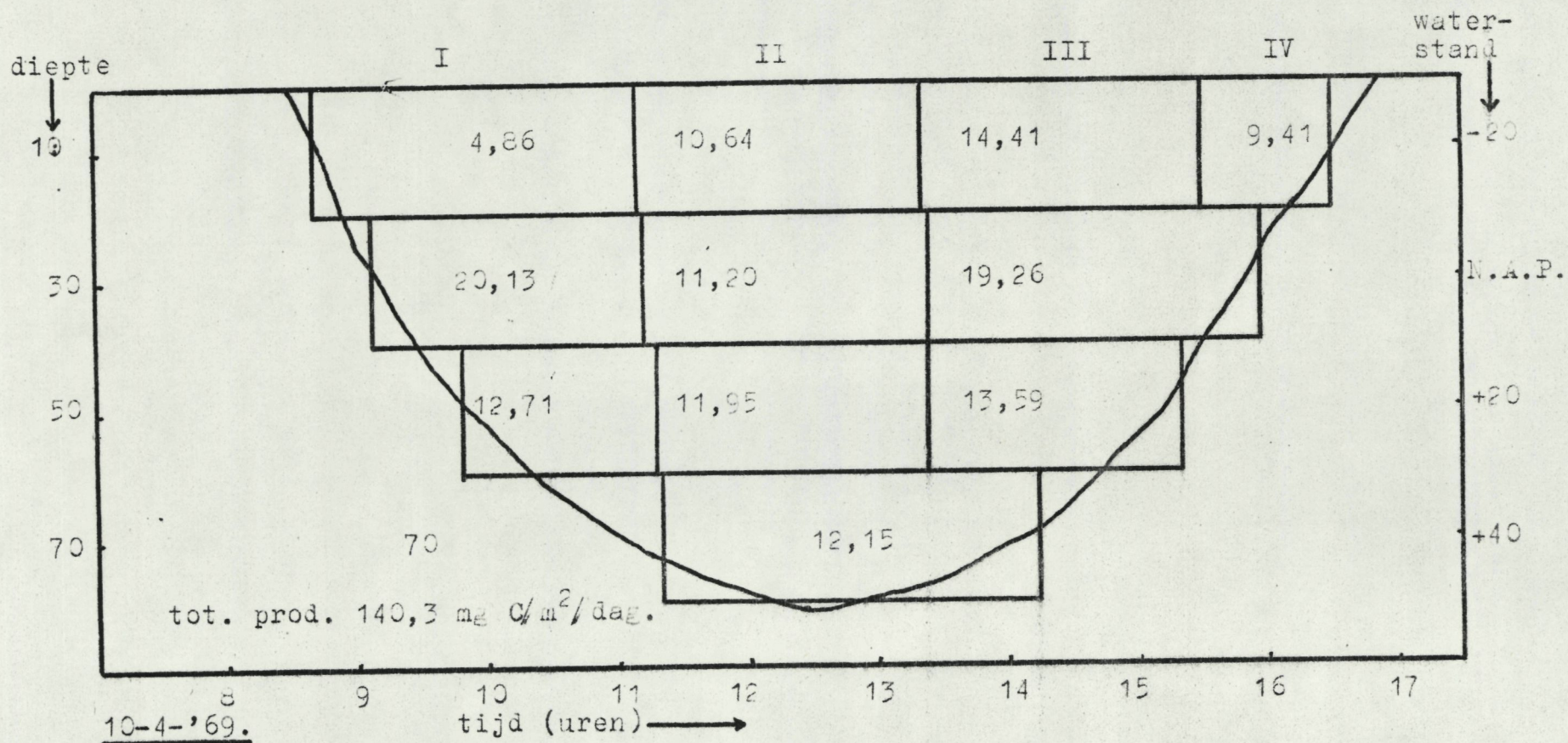


Globale straling in cal/cm² (Den Helder)

Chlorophyll-a gehalte in mg/m³

anttal cellen per liter

Fig. 1f.



15 31 35 33 26 31 18 10 4

globale straling in cal/cm² (Den Helder)

16,6 ↑ geen bep. 30,5 ↑ 36,7 ↑

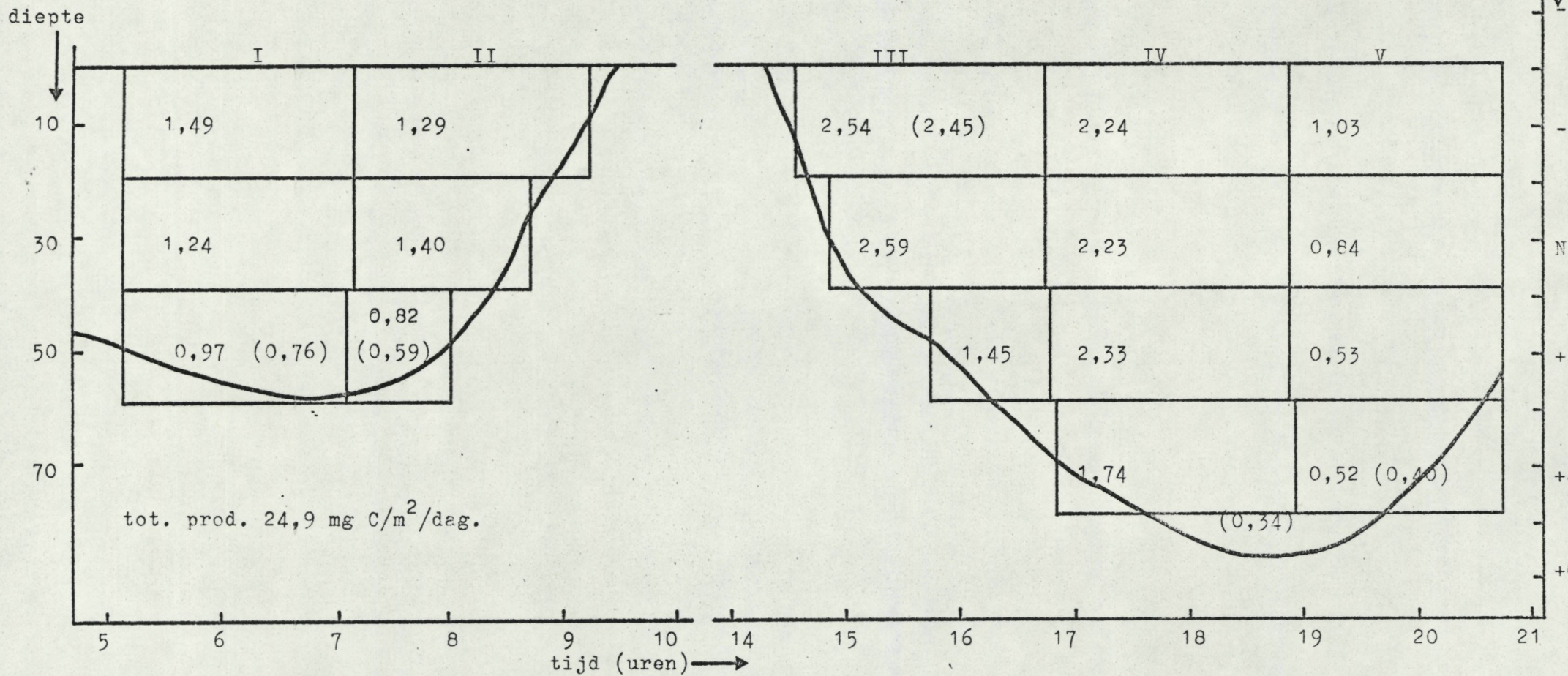
Chlorophyll-a gehalte in mg/m³

19 · 10⁶ 16,5 · 10⁶ 25 · 10⁶

ant. cellen per liter

Fig. 1g.

water
stand



30-4-169

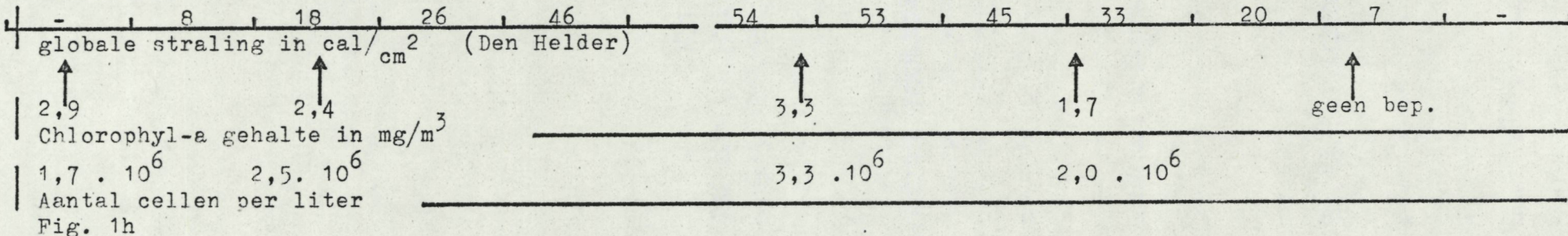


Fig. 1h

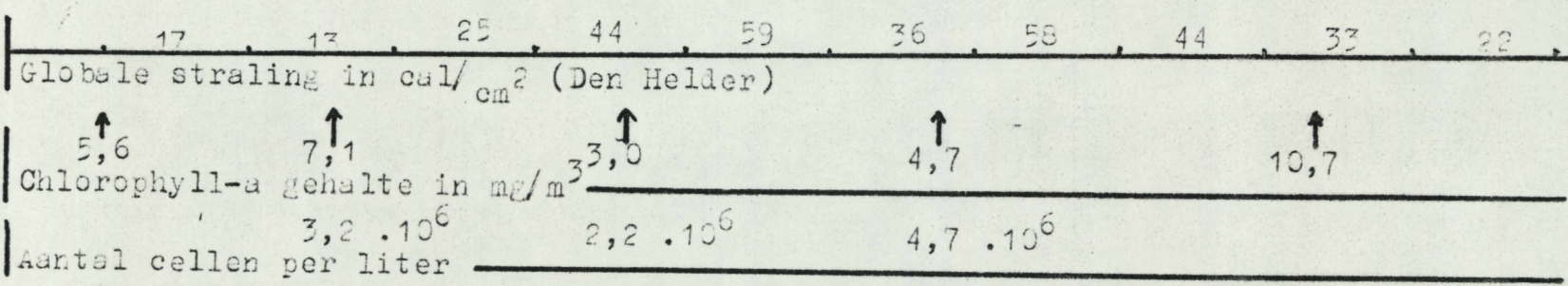
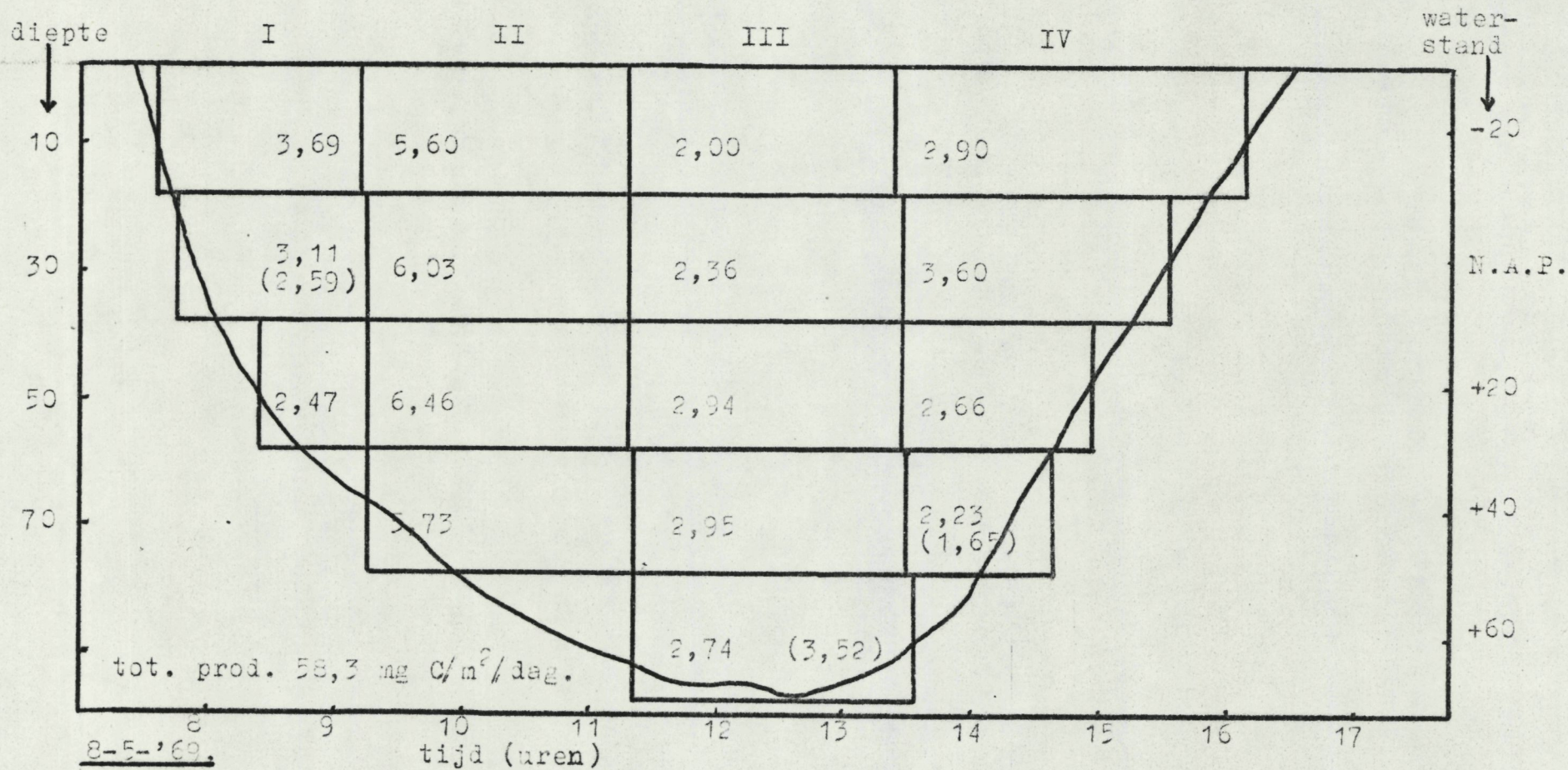


Fig. 11

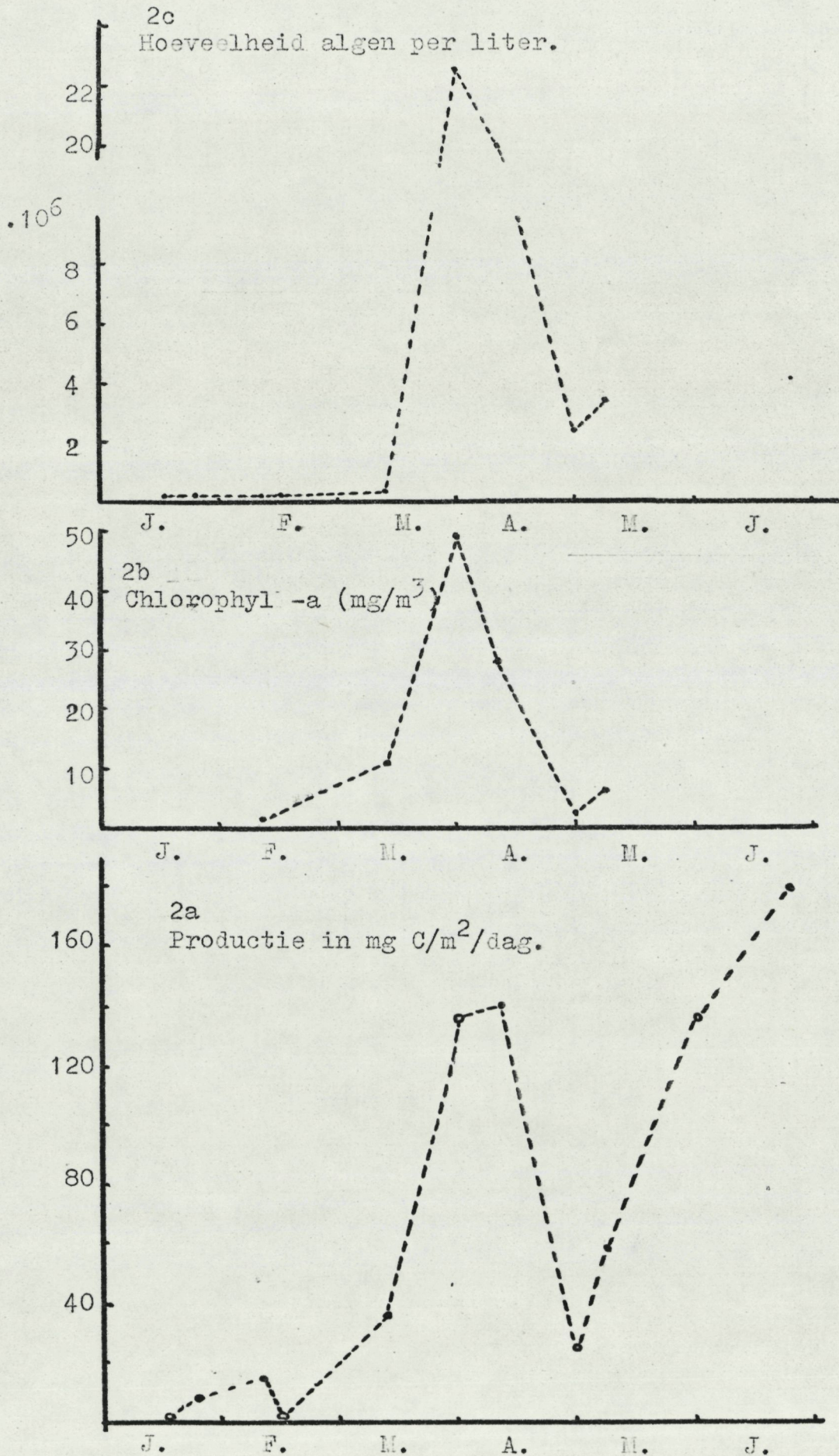


Fig. 2. Eerste gedeelte van de cycli van produktie, chlorophyl a-gehalte en aantal fotosynthetiserende cellen in 1969.

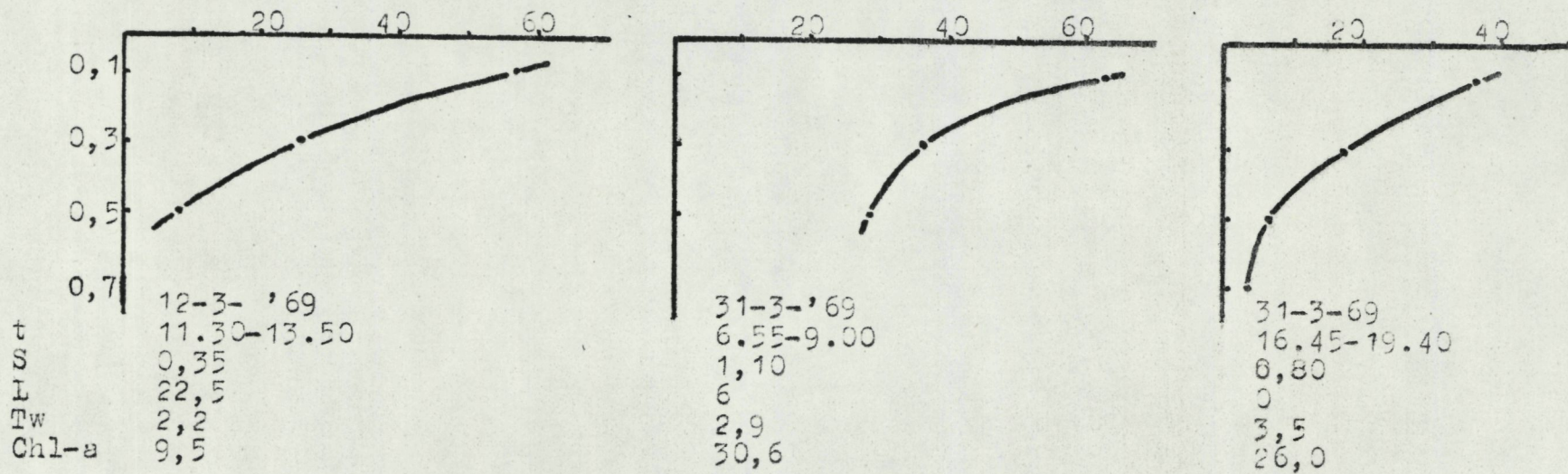
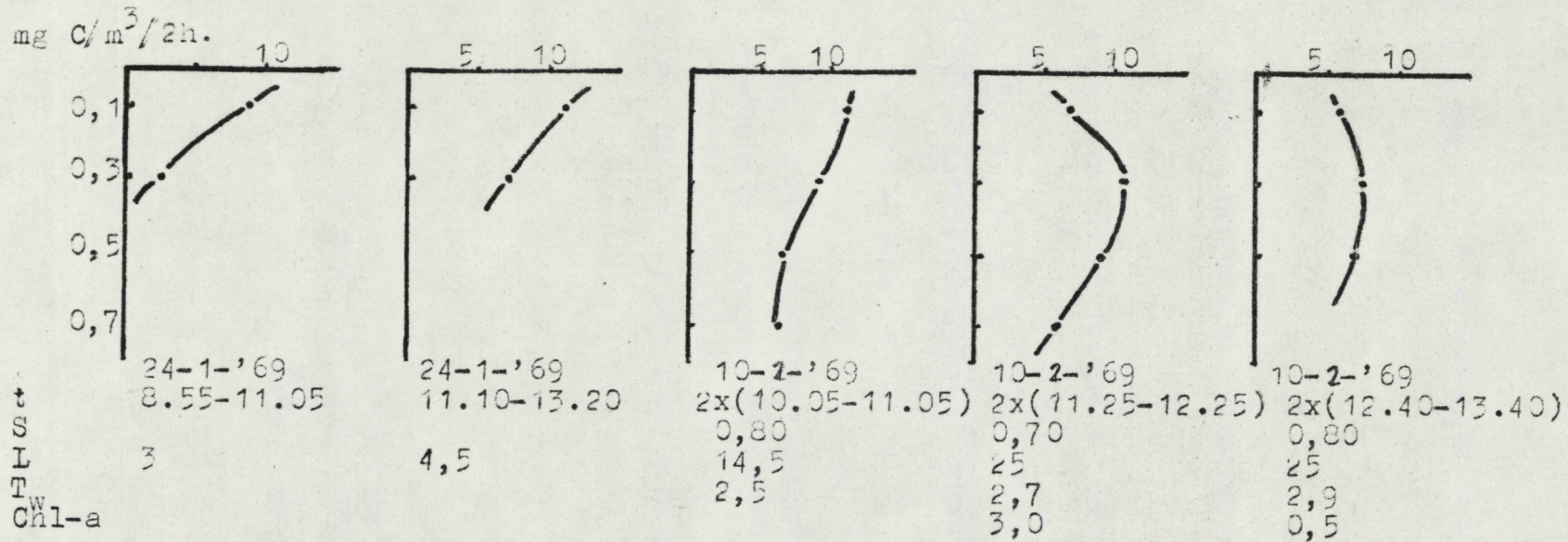
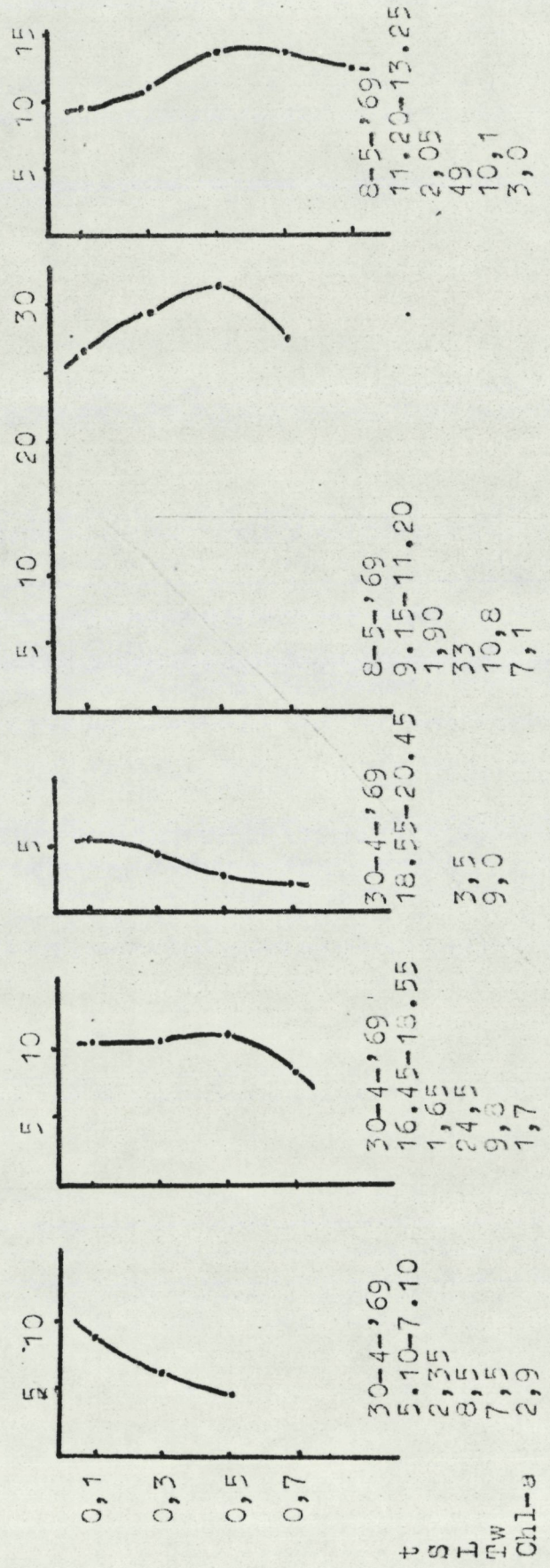
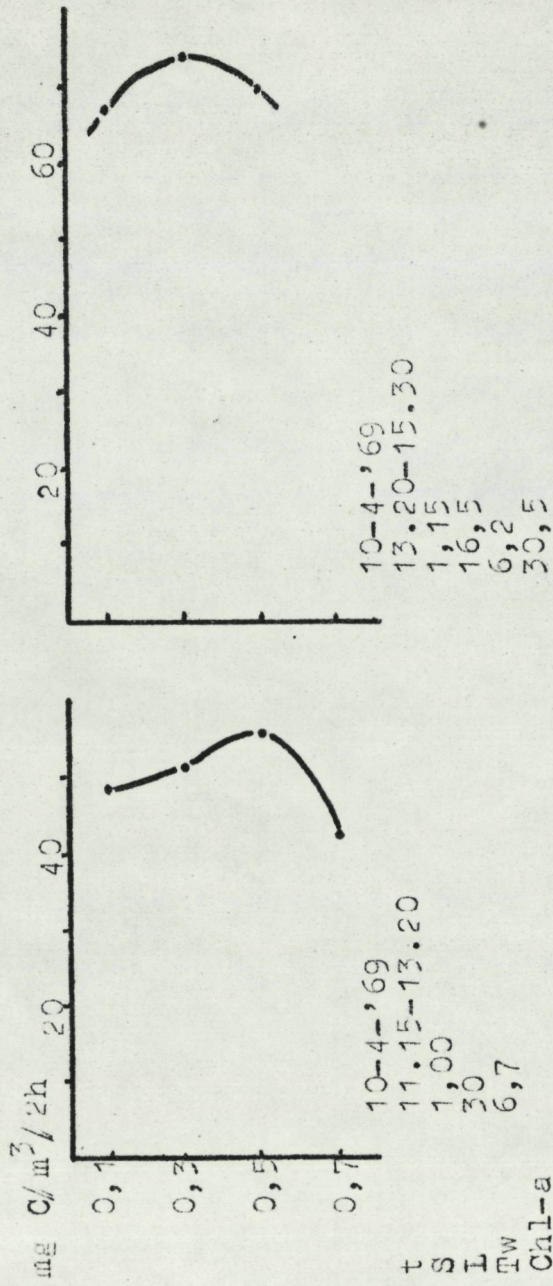


Fig.3. Produktie/diepte kurven. Produktie in $\text{mgC}/\text{m}^3/2\text{h}$; diepte in meters. Verder zijn indien mogelijk gegeven : het tijdstip van de metingen (t), de troebelheid (S) in m Secchiscijf, de lichtsterkte (L) in $\text{cal}/\text{cm}^2/\text{h}$, de temperatuur van het water (Tw) in $^{\circ}\text{C}$ en het chlorophylgehalte in mg/m^3 (Chl-a).



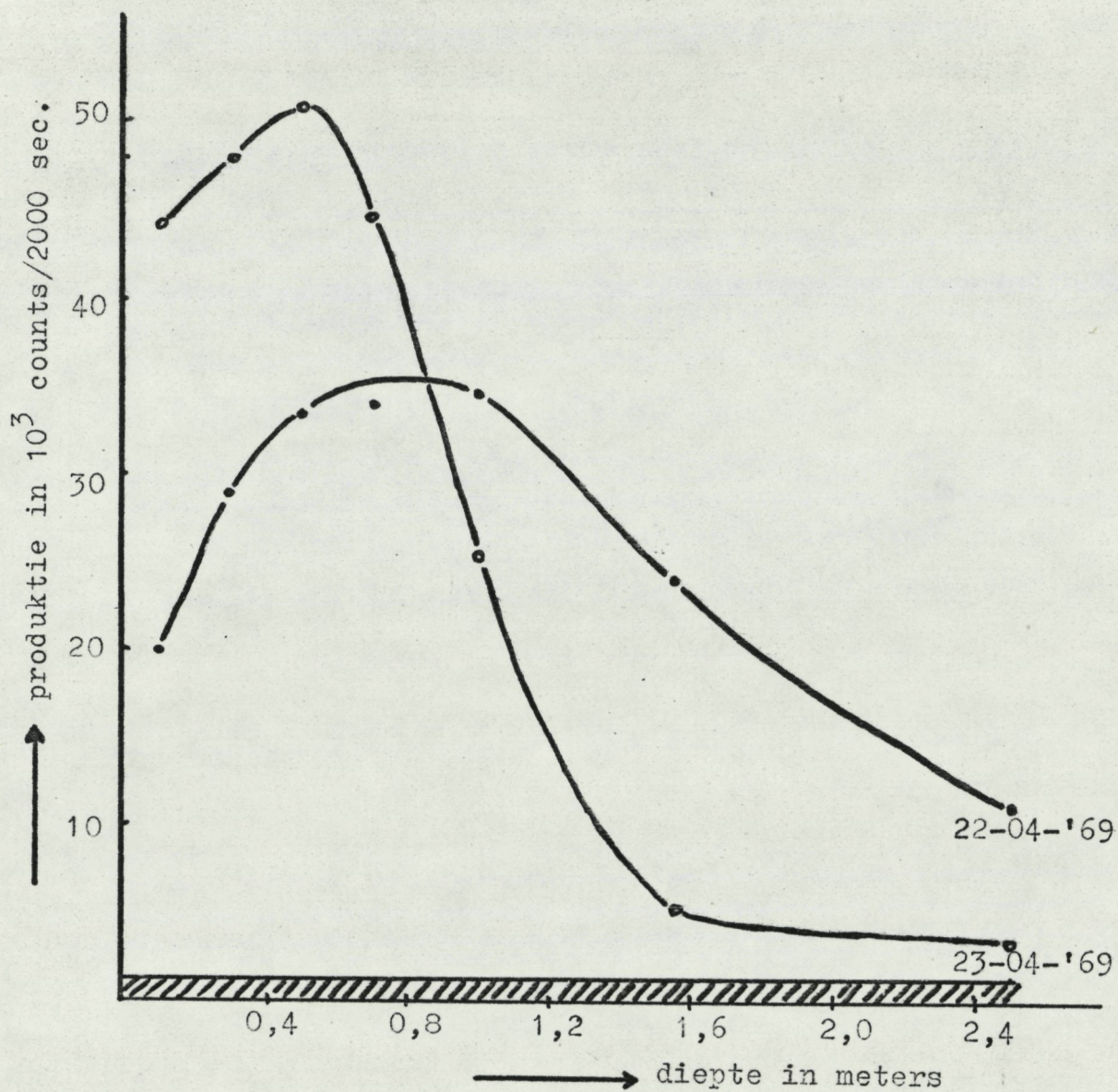


Fig. 4. Verband produktie / diepte op 22-04-'69 en 23-04-'69.

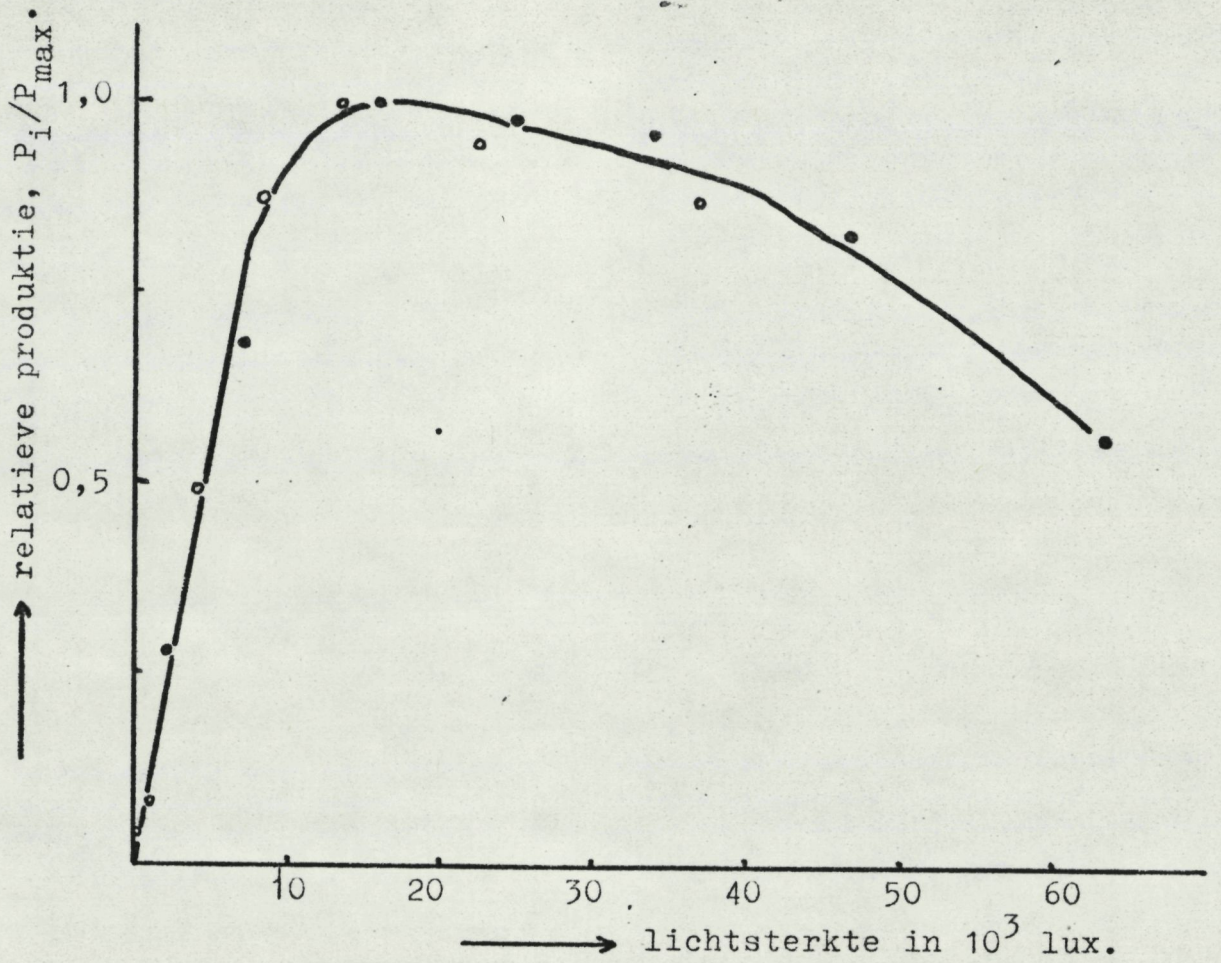


Fig 5. Verband relatieve produktie en lichtsterkte bij de metingen op verschillende diepten op 22-04-'69 en 23-04-'69.

Verband lichtsterkte en primaire produktie ($\text{mg C. m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{mg Chl}^{-1}$)

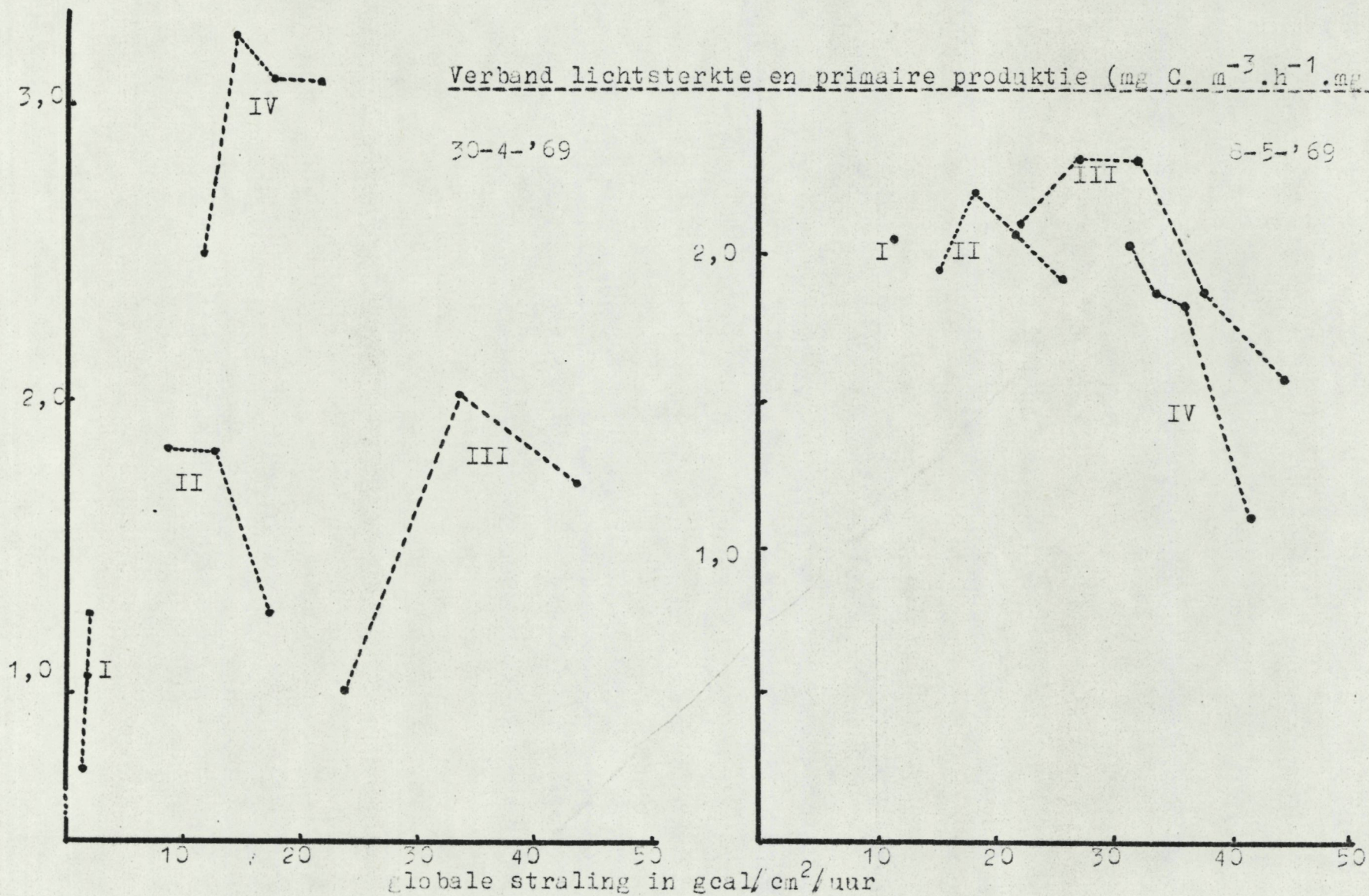


Fig. 6. Verband produktie (mg C/ mg chl.-a) en lichtsterkte bij de metingen op 30-04-1969.

Fig. 7. Verband produktie (mg C/ mg chl.-a) en lichtsterkte bij de metingen op 8-05-1969.

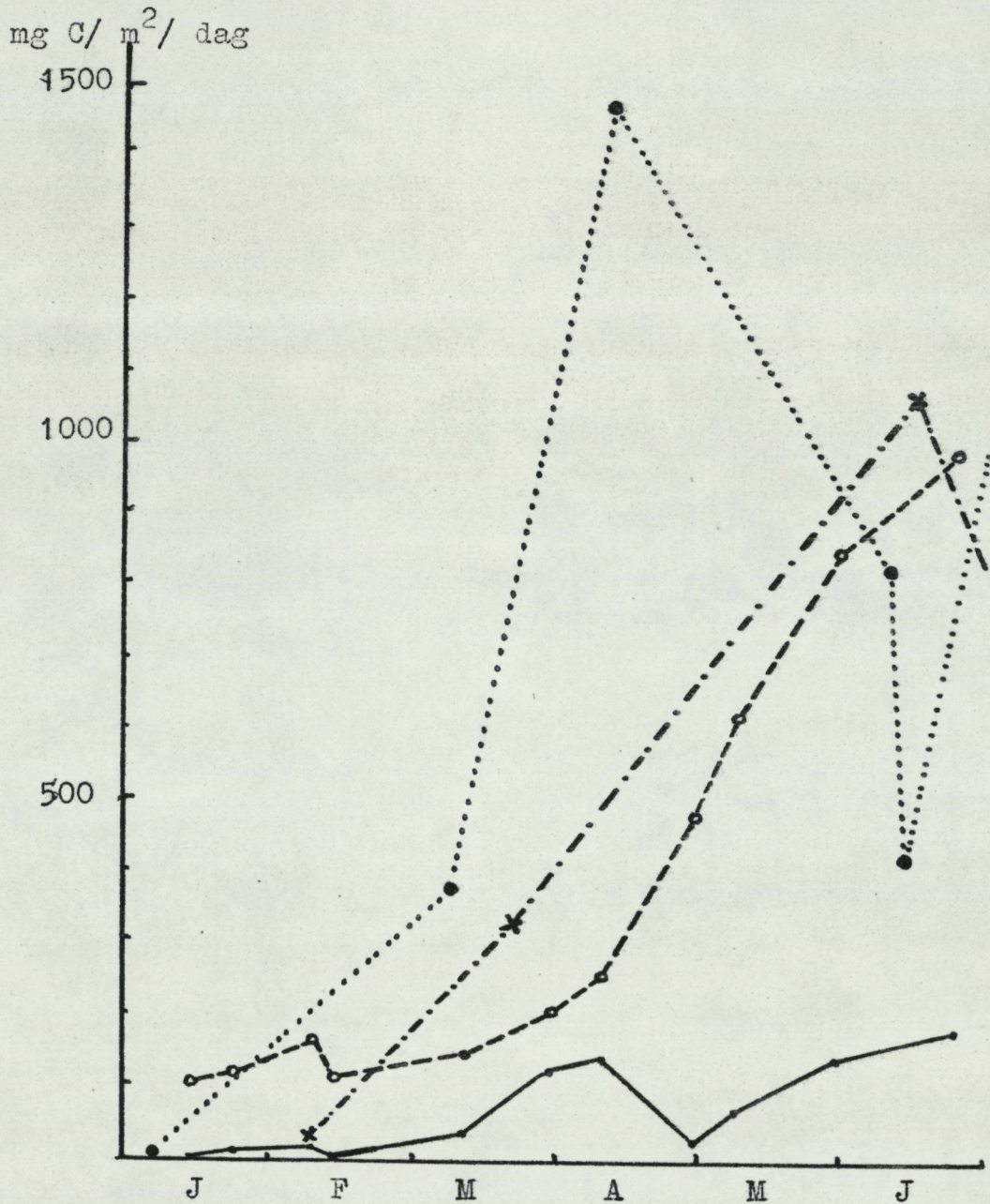


Fig. 8. Eerste helft van de jaarlijkse productiecycli in de Waddenzee.

-● Marsdiep (Postma & Rommets).
- ×- - - - × Westelijke Waddenzee (Postma & Rommets).
- - - - ○ produktie door bodemdiatomeeën op de wadplaat (Cadee).
- produktie in het water boven de wadplaat (Zweep).

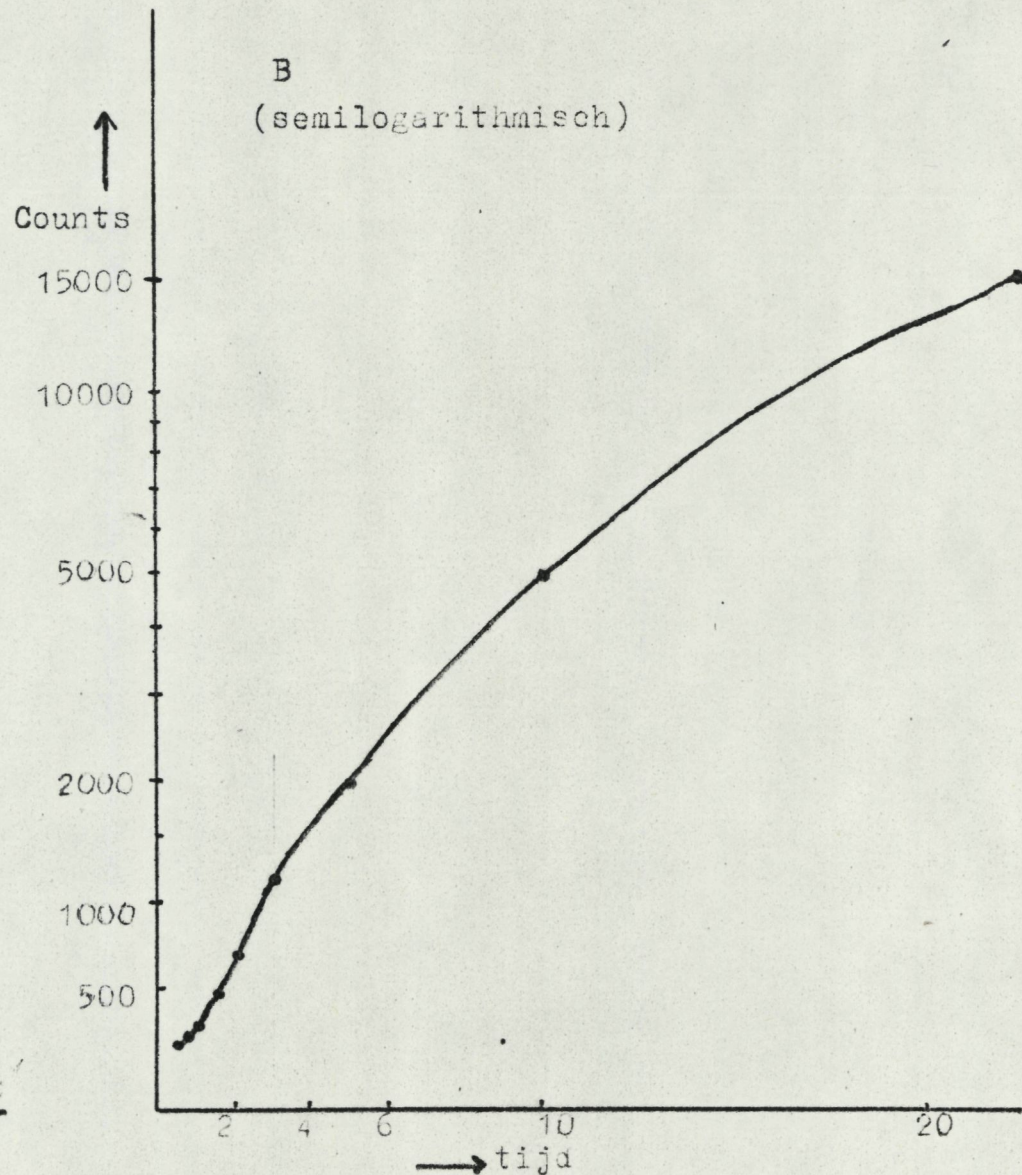
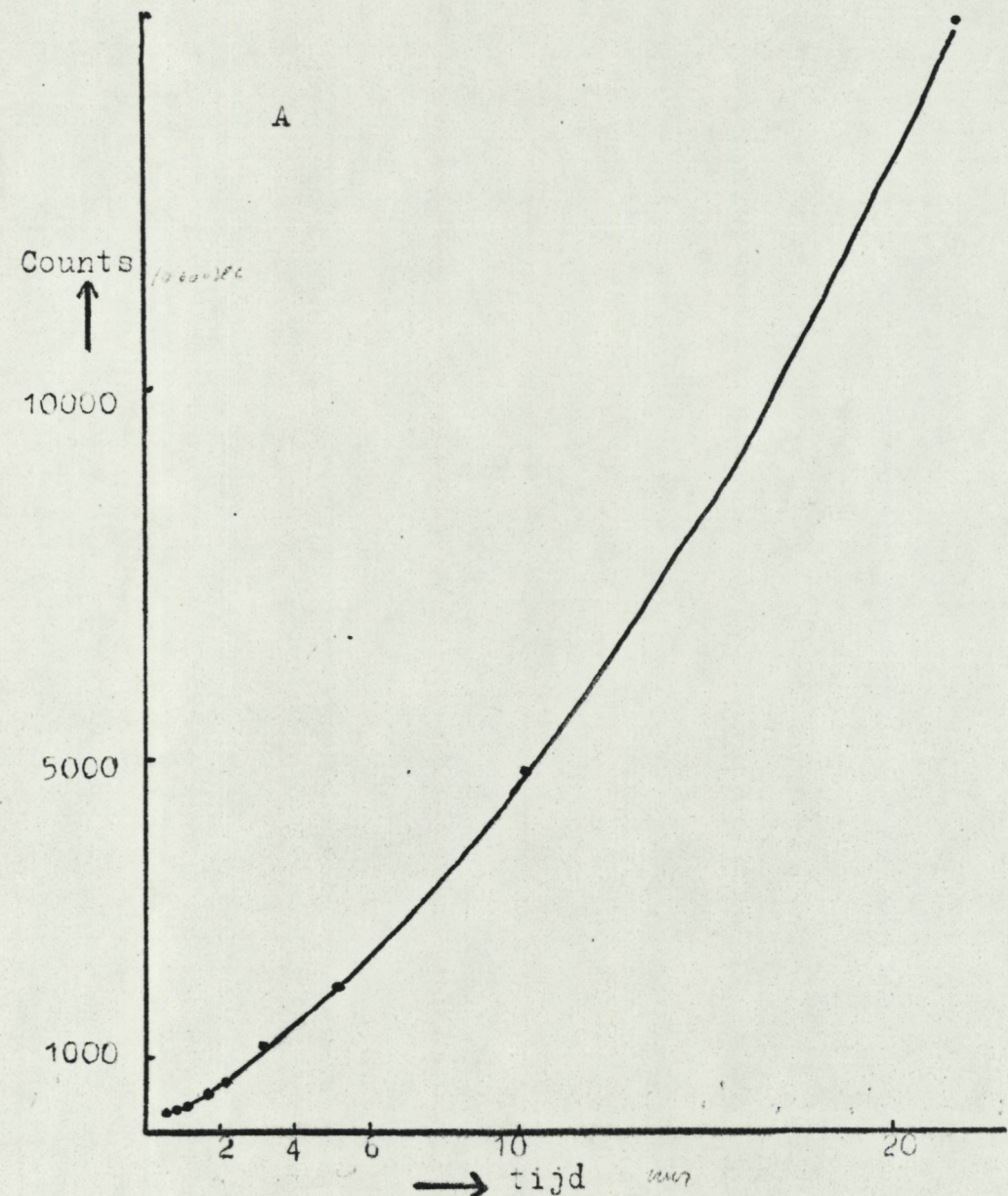


Fig. 9. Relatie donkerfixatie en tijdsduur van de meting. B : op semilogarithmisch papier.