



Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat

Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ

Aan
Geadresseerde

Contactpersoon
J.H.M. Schobben

Datum
16 maart 1994

Ons kenmerk
RIKZ/OS94-

Project
SAWES 9 4 5 4 2 7

Onderwerp
Aanbieding werkdocument

Doorkiesnummer
070 - 374 5210

Bijlage(n)
1

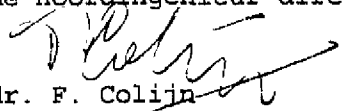
Uw kenmerk
-

In het kader van het SAWES onderzoek is in 1991 door de Vrije Universiteit Amsterdam, vakgroep Theoretische Biologie een bio-energetisch accumulatiemodel ontwikkeld voor de mossel *Mytilus edulis*. In het rapport, wat U hierbij aangeboden krijgt, is geëvalueerd hoe het model zich verhoudt tot de in 1992 beschikbaar gekomen SAWES dataset voor de Westerschelde. Bovendien is gekeken naar de bruikbaarheid van het model voor het beantwoorden van beleidsrelevante vragen.

Een van de grootste manco's van het opgeleverde model is de niet eenduidige interpretatie van de toestandsvariabelen, zodat de parameterschatting (voor een deel) niet correct is uitgevoerd. Daarnaast werd geconcludeerd dat, ondanks de potenties van het model, de huidige kennis van de relevante processen en velddata nog niet groot genoeg is voor beleidsmatige toepassing van het model. Wel kan het model gebruikt worden als theoretisch denkraam voor de accumulatie-problematiek.

Aangezien zowel aanvulling nodig is op het gebied van de dataset als op de parameterschatting is besloten het model voorlopig niet bij te werken.

Voor eventuele vragen of opmerkingen verwijs ik u naar bovengenoemde contactpersoon.

Hoogachtend,
de Hoofdingenieur-directeur,
 l.hid,
dr. F. Colijn

Vestiging Den Haag
Postbus 20907, 2500 EX Den Haag
Bezoekadres Koningskade 4

Telefoon 070-3745745
Telefax 070-3282059

Verzendlijst:

RIKZ-Den Haag

F. Colijn
I. de Vries
A. Opperhuizen
M. v.d. Tol
J. Schobben
Bibliotheek

RIKZ-Middelburg

B. van Eck
A. Holland
B. Kater
H. Smit
Bibliotheek

RIKZ-Haren

Bibliotheek

RDD Aquatic Ecosystems

R. Bijkerk
M. Pastoors

Resource Analysis

E. Evers

Vrije Universiteit Amsterdam

N.M. van Straalen
S.A.L.M. Kooijman
P. Doucet
B. Kooij
C. Zonneveld
Bibliotheek

IPO

R. van Haren

TNO-IMW

M. Scholten
H. Schobben

WL

P. Glas
M. de Vries

NIOZ

H. Lindeboom
J. v.d. Meer

RIVO

P. Hagel

CEMO

H. Hummel

IBN

W. Wolf

RIVM

B. Bannink
H. de Kruijff
Bibliotheek

**Evaluatie van een energetisch bioaccumulatie model
voor de mossel *Mytilus edulis***

M.A. Pastoors

DGW-Werkdocument DG-93.128x

november 1993

Inhoudsopgave

Samenvatting	1
1. Inleiding	3
2. Voorgeschiedenis	5
3. Het DEB model	7
3.1 Inleiding (7)	
3.2 globale beschrijving (7)	
3.3 Het Dynamisch Energie Budget model (9)	
3.3.1 Voldoende energie aanwezig (11)	
3.3.2 Energie schaarste (12)	
3.4 Het accumulatiemodel (14)	
3.5 Implementatie (16)	
3.6 Correcties (18)	
4. Benodigde en beschikbare data	21
4.1 Korte beschrijving van gebruikte datasets (21)	
4.1.1 J.M.P (Joint Monitoring Program) (21)	
4.1.2 Adema (22)	
4.1.3 NOSPEC (22)	
4.1.4 Pruell (23)	
4.1.5 SAWES (23)	
4.1.6 Literatuurdata (24)	
4.2 Relatie tussen modelvariabelen en veldgegevens(24)	
4.3 Parameterschatting (27)	
4.4 Aard van de parameterschattingen (28)	
5. Beleidsmatige potenties	31
5.1 Empirische versus theoretische modellen (31)	
5.2 "Status" van het DEB bioaccumulatiemodel (31)	
5.3 Relatie tussen het bioaccumulatiemodel en de SAWES dataset voor de Westerschelde (33)	
5.4 Relevantie van het bioaccumulatiemodel voor beleid en onderzoek (33)	
5.5 Criteria voor bruikbare modelontwikkeling en dataverzameling (34)	
6. Conclusies	37
Appendix 1	39
Appendix 2	41

Appendix 3	47
Appendix 4	49
Appendix 5	53
Appendix 6	59
Appendix 7	67
Literatuur	77
Index	87
Auteursindex	89

Samenvatting

In het kader van het SAWES onderzoek is in 1991 door de Vrije Universiteit Amsterdam, vakgroep Theoretische Biologie een bio-energetisch accumulatiemodel ontwikkeld voor de mossel *Mytilus edulis* (anoniem, 1991b). Het model bestaat uit twee submodellen: een groeimodel en een accumulatiemodel. Het groeimodel is een Dynamisch Energie Budget (DEB) model, zoals ontwikkeld door Kooijman (1986a,b) en Evers & Kooijman (1989). Het beoogt een beschrijving te geven van de verdeling van de beschikbare energie in een organisme. Daartoe wordt het organisme in een aantal theoretische compartimenten onderverdeeld: het structurele biovolume, het "waterige deel" (onder andere: bloed), de algemene energievoorraad en de energievoorraad die is gereserveerd voor reproductie.

Aan het energetische model is een accumulatiemodel gekoppeld. Het accumulatiemodel beschrijft de opname van microverontreinigingen zowel uit voedsel als uit het omringende water. De volgende stoffen zijn gemodelleerd: Cadmium, Koper, Zink, Chroom, Benzo-a-Pyreen, Fluorantheen, PCB 52 en PCB 153.

Bij oplevering in 1991 was het model geparametriseerd met behulp van een aantal datasets uit de literatuur (o.a. Adema (1981), NOSPEC (1989) en Pruell *et al.* 1986).

In het voorliggende rapport is geëvalueerd hoe het model zich verhoudt tot de in 1992 beschikbaar gekomen SAWES dataset voor de Westerschelde (Haenen *et al.*, *in voorbereiding*). Bovendien is gekeken naar de bruikbaarheid van het model voor het beantwoorden van beleidsrelevante vragen.

De overeenstemming tussen SAWES data en modelresultaten was zeer onbevredigend. Een van de oorzaken voor die slechte overeenkomst was een programmeerfout in de accumulatievergelijking (ten gevolge van een foutieve vertaling van APL naar SENECA). Bovendien bleek dat de interpretatie van een aantal toestandsvariabelen niet eenduidig was. Dit heeft gevolgen voor de interpreteerbaarheid van het model. In het voorliggende rapport is getracht de interpretatie van de variabelen op consequente wijze te hanteren. Hierdoor werd het gebrek aan data dusdanig nijpend, dat besloten is (op dit moment) geen nieuwe parameterschatting te geven.

Geconcludeerd wordt dat het model zowel theoretisch als empirisch van opzet is: naast een belangrijke theoretische component gericht op het begrijpen van de energiestromen in de mossel en de relaties met accumulatie van microverontreinigingen (zowel zware metalen als or-

ganische verbindingen) is de parameterschatting in belangrijke mate empirisch van aard zonder dat daarbij een biologische interpretatie kan worden gegeven.

Ondanks de potenties van het model, met name de koppeling tussen energetische processen en accumulatie van microverontreinigingen, is de huidige stand van kennis van de relevante processen nog niet ver genoeg voor beleidsmatige toepassing van het model.

Indien het DEB accumulatiemodel voor de mossel (of voor een ander organisme) verder ontwikkeld wordt, is behoefte aan een aantal datasets die zijn toegesneden op de formuleringen zoals die in het model zijn opgenomen. Met nadruk wordt gewezen op de noodzaak onafhankelijke datasets beschikbaar te hebben voor zowel calibratie als validatie. In het voorliggende rapport worden voorstellen gedaan de SAWES dataset uit te breiden met voor het model relevante groeigegevens van mosselen in de Westerschelde.

1. Inleiding

Het begon in 1986. De doelstellingen van de nota "Omgaan met water: naar een integraal waterbeleid" (1985) dienden uitgewerkt te worden tot een onderzoeksplan dat uiteindelijk de naam SAWES (Systeem Analyse WESTerschelde) zou krijgen. SAWES werd opgezet door de Dienst Getijdewateren (DGW) van Rijkswaterstaat met als doel:

"het ontwerpen, implementeren en documenteren van een voor het beantwoorden van beleids- en beheersvragen bruikbaar, systeemanalytisch instrumentarium voor het Schelde-estuarium dat, als functie van de belasting van en ingrepen in het systeem, de paden en lotgevallen van verontreinigende stoffen en ophoping daarvan in organismen berekent, alsmede de mogelijke effecten daarvan aangeeft" (SAWES, nota GWAO-87.103, anoniem 1987).

Naast een aantal beheersvragen die in moesten spelen op actuele beleidsontwikkelingen, moest ook diepgaander onderzoek plaatsvinden dat antwoord zou gaan geven op vragen naar de effecten van verontreinigende stoffen op organismen. Vooral nog zou dat echter geen deel uitmaken van het SAWES project omdat prioriteit werd gelegd bij de bioaccumulatie-processen en factoren zelf, zonder uitspraken te willen doen over de daaraan gekoppelde effecten (gedragsveranderingen, kans op ziekte en sterfte, reproductieproblemen etc.).

SAWES werd opgedeeld in vier deelprojecten: Transport, Chemie, Bioaccumulatie en Model. De in dit rapport centraal staande bioaccumulatie-modellen werden ontwikkeld onder de gezamenlijke vlag van SAWES*BIO en SAWES*MODEL.

Het Waterloopkundig Laboratorium (WL) leverde het waterkwaliteitsmodel van het Schelde-estuarium (Anoniem, 1991a). De modellen werden echter nog beschouwd als onderzoeksmodellen. Om te komen tot voor beleidsadvisering en -onderbouwing bruikbare modellen is een operationalisering voorgesteld via het project OPERAWES (Anoniem, 1992).

De accumulatiemodellering werd binnen SAWES onder andere gekoppeld aan de mossel *Mytilus edulis* omdat daar veel van bekend was en vanwege het belang van mosselen voor beleidsvorming (Anoniem, 1987). Bovendien was het idee dat juist de effecten op toppredatoren van belang zijn, zodat twee voedselketens werden voorgesteld: van mossel naar scholekster en van wadpier via bot naar zeehond (Schobben, pers. comm.). Toch komt de mossel van nature niet of slechts in

zeer kleine hoeveelheid voor in de Westerschelde (Steur & Seys, 1989).

Er werden drie typen modellen ontwikkeld voor de mossel: een één-compartimentsmodel (van Haren, 1989), een fysiologisch gestructureerd model (UPTIMUM, van Haren, 1989) en een dynamisch energie budget (DEB) model. Hier zal slechts het laatstgenoemde model centraal staan: het dynamisch energie budget model. In een later te verschijnen rapport zal een vergelijking worden gegeven van de verschillende typen accumulatiemodellen (Pastoors, Haenen *et al.*, in voorbereiding).

Het bioaccumulatie model voor de mossel is in opdracht van DGW ontwikkeld door van Haren en Kooijman van de afdeling theoretische biologie van de Vrije Universiteit in Amsterdam. Oplevering vond plaats in 1991 (Anoniem, 1991b) en bestond uit twee rapporten en een onder SENECA geschreven computermodel (inclusief databestanden). Na afloop van de oplevering is nog een aanvullende dataset beschikbaar gekomen met metingen in de Westerschelde gedurende 1989 (Haenen *et al.*, in voorbereiding). Met het beschikbaar komen van deze gedetailleerde dataset werd gehoopt de modelinspanningen op het gebied van bioaccumulatie beter te funderen (valideren). Al snel bleek echter dat de modelresultaten zich niet eenvoudig lieten interpreteren terwijl bovendien de modeluitkomsten geen verband leken te houden met de metingen. Om die reden werd eind 1992 een nader onderzoek ingesteld waarbij de ontwikkelde accumulatiemodellen nog eens kritisch onder de loep werden genomen. De resultaten van dat nader onderzoek worden in dit rapport gepresenteerd. Aan het onderzoek liggen een tweetal onderzoeksvragen ten grondslag:

1. Hoe kunnen de onderzoeksresultaten van de Westerschelde in 1989 in verband worden gebracht met de in SAWES ontwikkelde bioaccumulatiemodellen?
2. Wat is de relevantie en potentie van het dynamisch energie budget (bioaccumulatie-) model voor beleid en onderzoek, met name in het licht van de bovengeformuleerde algemene SAWES-doelstelling?

De opbouw van dit rapport is als volgt. In hoofdstuk 2 zal nader worden ingegaan op de voorgeschiedenis en toepassingen van het DEB-model, hoofdstuk 3 is gewijd aan het model zelf (structuur, aannames, interpretatie, resultaten). Daarna zal in hoofdstuk 4 een overzicht worden gegeven van de beschikbare datasets en in hoofdstuk 5 een evaluatie van potenties voor beleidsmatige toepassingen.

2. Voorgeschiedenis

Een van de meest simpele manieren om bioaccumulatie te modelleren is via het één-compartiments model. De aannames zijn rechttoe rechtaan: een bepaalde stof komt het organisme binnen in evenredigheid met de concentratie in het omringende water en het verlaat het organisme in evenredigheid met de concentratie in het organisme zelf (van Haren *et al.*, 1991). Het één-compartimentsmodel houdt geen rekening met opname uit voedsel (hoewel dat wel zou kunnen) of met de interne structuur en samenstelling van het organisme.

Bij het toevoegen van meer detail en realisme aan het accumulatiemodel kunnen twee wegen (tegelijkertijd) worden gevolgd: rekening houden met de interne toestand van het organisme (groei, samenstelling etc) en uitsplitsing van de opnamewegen van toxische stoffen via water en voedsel. Eén van de manieren om rekening te houden met de interne toestand van het organisme is via het *Scope For Growth* (SFG) concept (Bayne 1976, 1980, 1983, Kooijman, 1986a,b; Thompson, 1984a,b; Zonneveld, 1992). De SFG is een maat voor de beschikbare energie voor groei (P_g) en reproductie (P_r) en wordt berekend door van de netto assimilatie de energieverliezen door metabolisme en excretie af te trekken:

$$P = A - (R + U) \quad (2.1)$$

waarbij P gelijk is aan $P_g + P_r$, en A staat voor de geassimileerde hoeveelheid energie, R voor het energieverlies door respiratie (warmte) en U voor het energieverlies door excretie (Winberg, 1960; Bayne & Widdows, 1978). Een belangrijke aanname bij de berekening van de SFG is dat het organisme zich in een evenwichtstoestand bevindt (Bayne & Newell, 1983; van Haren & Kooijman, 1991; Zonneveld, 1992). Bij het bepalen van de *Scope For Growth* wordt veelvuldig gebruik gemaakt van allometrische relaties van het type

$$Y = aW^b \quad (2.2)$$

waarbij Y staat voor een bepaalde fysiologische variabele (bijvoorbeeld zuurstofconsumptie) en W voor een gewichtsmaat van het organisme (zie bijvoorbeeld Bayne & Newell, 1983; Kooijman, 1986a,b; van Haren & Kooijman, 1991; Thompson, 1984a,b; Zonneveld, 1992. Zie ook Pastoors, 1992a,b voor een meer uitgebreide behandeling van de rol van allometrische relaties in de biologie).

Zonneveld (1992) somt in zijn proefschrift een aantal bezwaren op tegen de "klassieke SFG benadering". Het belangrijkste ligt tamelijk voor de hand: dieren die groeien zijn zelden in een evenwichtstoestand. Ook als dieren niet groeien, maar voedselcondities wisselen, zijn ze niet in evenwicht. Bovendien gaat een eenvoudige energiebalans waarbij "ingekomen" energie gelijk is aan "uitgegeven" energie, voorbij aan het veelvuldig geobserveerde opslag van energie.

Knaagdieren gebruiken tijdens hun winterslaap de energievoorraden die ze in warmere tijden hebben "aangelegd", trekvogels bouwen ook een soortelijke vetvoorraad op als brandstof voor de lange vlucht.

Een ander belangrijk bezwaar van het SFG-concept is voor Zonneveld (1992) dat de interpretatie van respiratiemetingen altijd gekoppeld is geweest aan "onderhouds"-metabolisme (Bayne & Newell, 1983) omdat groei en reproductie verwaarloosbaar leken te zijn. Wellicht geldt dat voor de daadwerkelijke produkten (biomassa, reproductief materiaal), de energie-investering in groei en reproductie is echter niet verwaarloosbaar.

Zonneveld concludeert dat het op de klassieke manier verzamelde energiebudget van een organisme, geen informatie verschaft over veranderingen in het budget ten gevolge van verschillen in voedseldichtheid. De reden hiervoor is dat het SFG-concept door al zijn eenvoud, te weinig informatie verstrekt (Zonneveld, 1992).

De basis voor het Dynamisch Energie Budget (DEB) model is gelegd in Kooijman (1986a, 1986b, *in voorbereiding*) en in Evers & Kooijman (1989). Het model komt tegemoet aan de bovengenoemde bezwaren door onderscheid te maken tussen structureel biovolume en opslag van energiereserves (in de vorm van vet en glycogeen). Kooijman neemt aan dat energiereserves geen onderhoud nodig hebben, terwijl dat voor structureel biovolume wel nodig is. Bovendien wordt de gemeten respiratie opgedeeld in een deel voor groei en een deel voor onderhoud. Het model is toegepast voor de watervlo *Daphnia magna* (Kooijman, 1986a; Evers & Kooijman, 1989), de poelslak *Lymnaea stagnalis* (Zonneveld & Kooijman, 1989), micro-organismen (Kooijman *et al.*, *in voorbereiding*) en de mossel *Mytilus edulis* (Haren & Kooijman, 1991).

3. Het DEB model

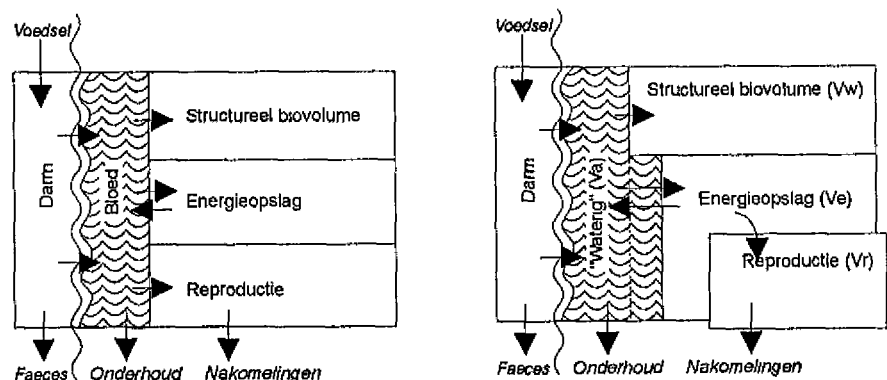
3.1 Inleiding

In dit hoofdstuk zal een overzicht worden gegeven van het dynamisch energie budget (DEB) model en het daaraan gekoppelde accumulatiemodel voor de mossel *Mytilus edulis*. Een aantal aspecten zullen daarbij de revue passeren: globale beschrijving, modelstructuur en -formulering, het accumulatiemodel, implementatie, parameterschatting en resultaten. De beschrijving zal slechts in algemene zin zijn. In appendix A1 is een overzicht gegeven van alle relevante aannames, Appendix A2 bevat de volledige wiskundige afleiding van het model (blz. 41) en de appendices A3 en A4 geven een overzicht van de gebruikte parameters en variabelen (blz. 47 en 49).

3.2 globale beschrijving

Het SAWES accumulatiemodel voor de mossel bestaat uit twee gekoppelde modellen. De basis wordt gevormd door het dynamisch energie budget model dat de groei, de energiehuishouding en de reproductie van het organisme beschrijft. Daar bovenop is het accumulatiemodel gesuperponeerd, dat gebruik maakt van de output van het DEB-model, zonder dat de uitkomsten van het accumulatiemodel invloed hebben op het onderliggende energiemodel.

In de SAWES handleiding (91.03; Schepers *et al.*, 1991; zie ook Kooijman, 1986a) wordt een schematisatie gegeven van de energiestromen in de mossel (zie figuur 3.1). Er wordt onderscheid gemaakt tussen vijf compartimenten waarvan er slechts drie uiteindelijk als toestandsvariabelen worden opgenomen in het model: het structureel biovolume W , de algemene energievoorraad S (*Storage*) en energie die



Figuur 3.1

Links: Compartimenten in het DEB model en de bijbehorende energiestromen (naar: Kooijman, 1986a). Rechts: Alternatieve schematisatie.

voor reproductie is gereserveerd (R_c).

De volumes van de verschillende compartimenten zijn op een hechte, maar niet altijd even inzichtelijke manier aan elkaar geknoopt. Daarom zal hier wat uitvoeriger worden stilgestaan bij die relaties.

Het volume V_a van het waterige deel van het organisme wordt samengesteld uit een deel dat via een vaste fractie α_w gekoppeld is aan het structurele biovolume W , plus een deel van het energiecompartiment (dat indirect ook aan het structurele biovolume is gekoppeld).

$$V_a = (1 - \alpha_w)W + (1 - e)\alpha_e W \quad (3.1)$$

waarbij α_w staat voor de niet-waterige fractie van het structurele lichaamsvolume (dimensieloos), α_e voor het maximale volume aan energiereserves ten opzichte van het structurele lichaamsvolume (dimensieloos) en e voor de geschaalde energieopslag (dimensieloos).

Het maximale volume van het energiecompartiment wordt beschreven als $\alpha_e W$. Het energiehoudende deel van het energiecompartiment (V_e) is dan gelijk aan:

$$V_e = \alpha_e e W = vol S_m \frac{S}{S_m} \quad (3.2)$$

waarbij $vol S_m$ staat voor het maximale volume aan energiehoudend weefsel (cm^3), S voor de huidige energievoorraad (KJoule) en S_m voor de maximale energievoorraad (KJoule).

Door een maximum volume aan te nemen voor de energieopslag, is het mogelijk de fractie *energie* ten opzichte van de maximale energie om te zetten naar een *energievolume*. De biologische argumentatie voor deze aanname is ontleend aan Pieters *et al.* 1979 en Zonneveld & Kooijman (1989).

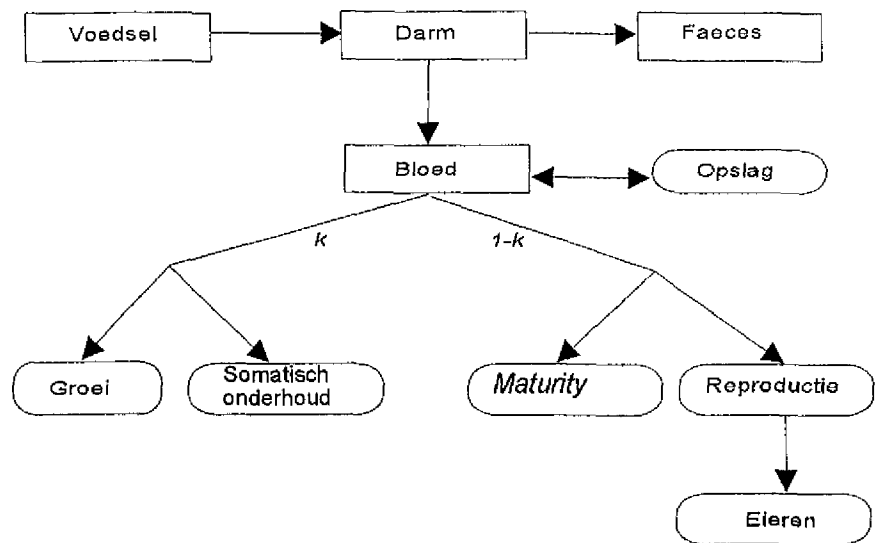
Op soortgelijke wijze worden de volumes van het niet-waterige deel van het structurele biovolume (V_w) en van het reproductieve compartiment (V_r) beschreven als :

$$V_w = \alpha_w W \quad (3.3)$$

$$V_r = \alpha_e r W = vol S_m \frac{R_c}{S_m} \quad (3.4)$$

waarbij r ($=R/W$) staat voor de reproductieve energiedichtheid (dimensieloos), en R_c voor de reproductieve energiehoeveelheid (KJoule).

De reproductieve energiedichtheid r is niet noodzakelijkerwijs kleiner dan 1. Toch is de hoeveelheid voor reproductie gereserveerde energie te schrijven als volume. Door aan te nemen dat de energie voor reproductie dezelfde vorm heeft als de algemene energievoorraad, geeft de fractie R_c/S_m de waarde van het reproductieve compartiment ten opzichte van de maximale energievoorraad (beide in KJoule). Door vermenigvuldiging met het maximale volume van het energievoorraad



Figuur 3.2

Energie-stroom diagram voor adulte mosselen onder energierijke omstandigheden (naar: Zonneveld, 1992)

compartiment, krijgen we dan het volume van het reproductie compartiment. Hierdoor is een indirecte koppeling met het structurele biovolume W tot stand gebracht.

Bij de representatie van Schepers *et al.* (1991) treedt een kleine inconsequentie op in de beschrijving van het "waterige deel" van de energiereserves. De aanname is dat de energie die wordt aangewend voor groei of onderhoud wordt vervangen door water (zie sectie 3.4, blz 14). Maar de energie voor reproductie valt daar buiten; daar vindt geen vervanging door water plaats. Om die reden is figuur 3.1 (rechts) een betere weergave van de model-schematisatie.

Boven is al gesteld dat de verschillende compartimenten abstract gedefinieerd zijn. Van belang bij toepassing van een wiskundig model is dat de toestandsvariabelen samenhangen met meetbare variabelen. Op basis van bovenstaand modelconcept ligt het voor de hand het natgewicht W_w te beschrijven als het totale volume vermenigvuldigd met een specifieke dichtheid (waarbij de aanname is dat de dichtheden (d_s) van de verschillende weefsels gelijk is; Kooijman & van Haren, 1990):

$$W_w = d_s(V_a + V_w + V_e + V_r) = d_s(1 + \alpha_e(1+r))W \quad (3.5)$$

3.3 Het Dynamisch Energie Budget model

In figuur 3.2 is de modelmatige energiestroom in de mossel weergegeven (Zonneveld, 1992; Kooijman, *in voorbereiding*). Aangenomen wordt dat de energie die uit voedsel wordt gehaald eerst terecht komt in een algemene energie opslag voordat het gereserveerd wordt. De energie voor de verschillende lichaamsprocessen wordt gehaald uit de energieopslag (zie appendix 1, blz. 39).

In algemene termen geformuleerd ziet het model er als volgt uit (Kooijman, *in voorbereiding*. Zie ook Ross & Nisbet, 1990):

$$\frac{dW^*}{dt} = (\kappa \dot{C} - \dot{M})_+ \quad (3.6)$$

$$\frac{dS}{dt} = A - \dot{C} \quad (3.7)$$

$$\frac{dR_c}{dt} = ((1-\kappa)\dot{C} - \dot{M}_m)_+ \quad (3.8)$$

waarbij W^* staat voor de energie voor groei van structureel biovolume, S voor energieopslag (*Storage*) en R_c voor energieopslag gereserveerd voor reproductie. Verder is $\dot{C}$ de energie gebruikssnelheid, $\dot{M}$ de somatische onderhoudssnelheid, A de assimilatie snelheid, $\dot{M}_m$ de vaste kosten voor onderhoud van een mate van ontwikkeling (*maturity maintenance*; zie verder) en κ een verdelingsfractie tussen groei en onderhoud enerzijds en reproductie en ontwikkelingsonderhoud anderzijds. Het plusteken geeft aan dat alleen toename of nulgroei mogelijk is. Tot dusver is alleen nog sprake van energiestromen. Later zullen ook volumes in de discussie worden betrokken.

Van Haren & Kooijman (1991) nemen aan dat de verandering in geschaalde energie $[S]$ ($=S/W$) een eerste orde proces is, met lineariteitsconstante p :

$$\frac{d[S]}{dt} = \frac{A}{W} - p[S] \quad (3.9)$$

Door deling met de maximale energiedichtheid $[S_m]$ gaan zij over op een dimensieloze energiemaat $e = [S]/[S_m]$:

$$\frac{de}{dt} = \nu \cdot W^{-1/3} \cdot (f - e) \quad (3.10)$$

De parameter ν staat voor de *energy conductance* $\{A_m\}/[S_m]$ (cm/dag): de ratio tussen de maximale **oppervlak** specifieke assimilatie snelheid $\{A_m\}$ (KJoule.cm⁻².dag⁻¹) en de maximale **volume** specifieke energie dichtheid (KJoule.cm⁻³). Hoe hoger de maximale assimilatiesnelheid per oppervlak, hoe hoger de *energy conductance*; hoe hoger de maximale energiedichtheid, hoe **lager** de *energy conductance*.

Stel nu dat $\dot{C}$ (KJoule.dag⁻¹) staat voor de snelheid waarmee opgeslagen energie kan worden aangewend voor een specifiek doel. Als de assimilatiesnelheid gelijk is aan nul (dus als $f=0$), dan geldt dat:

$$\dot{C} = -\frac{dS}{dt} \quad (3.11)$$

Uitwerking geeft de volgende vergelijking voor de gebruikssnelheid:

$$\dot{C} = [S_m] \left[e \nu W^{2/3} - e \frac{dW}{dt} \right] \quad (3.12)$$

3.3.1 Voldoende energie aanwezig

De opname van energie en het gebruik daarvan zijn hiermee beschreven. Aangegeven dient nog te worden waar de gebruikte energie gereserveerd wordt. Daartoe introduceert Kooijman (1986a) de Kappa-regel. Stel dat er volop voedsel aanwezig is en het organisme bovendien adult is ($W > W_p$), zodat zowel groei als reproductie plaats kunnen vinden. Aangenomen wordt dat een vaste fractie (κ) van de energie gebruikssnelheid $\dot{C}$ wordt aangewend voor groei en onderhoud. De resterende fractie ($1-\kappa$) gaat naar reproductie en *maturity maintenance*. De groepen *groei/onderhoud* enerzijds en *reproductie/maturity maintenance* anderzijds worden daarna opgesplitst zoals te zien in figuur 3.2. Aangenomen wordt dat in de embryonale en juveniele periode de energie die later aan reproductie wordt besteedt, wordt gebruikt voor de ontwikkeling, terwijl de *maturity maintenance* dan staat voor het onderhoud aan ontwikkelingsprocessen (en dus het onderhoud van een mate van complexiteit; zie verder). De energie die wordt besteed aan groei en onderhoud kan dan worden gekwantificeerd als:

$$\kappa \dot{C} = \zeta W + \eta \frac{dW}{dt} \quad (3.13)$$

De variabele W staat nu voor het structurele biovolume (terwijl hierboven W^* stond voor de energie bestemd voor groei). De parameter ζ staat voor de **volume** specifieke energie voor onderhoud per tijdseenheid ($\text{Kjoule.cm}^{-3}.\text{dag}^{-1}$), ofwel de energetische kosten voor het onderhouden van een bepaald volume weefsel per tijdseenheid; η staat voor de **volume** specifieke energie voor groei (KJoule.cm^{-3}), dus de kosten voor het bereiken van een groei van een bepaald volume (en dus meer dan alleen de energie-inhoud van het weefsel. Substitutie van vergelijking 3.12 in 3.13 levert de uiteindelijke groeivergelijking:

$$\frac{dW}{dt} = \left[\frac{e v W^{2/3} - b W}{e + a} \right] + \quad (3.14)$$

De samengestelde constanten zijn ingevoerd om de notatie te vereenvoudigen: a is de "energie-investeringsratio", is gelijk aan $\eta/(\kappa[S_m])$ en heeft geen dimensie; b is gelijk aan $\zeta/(\kappa[S_m])$ en aan $a.m$ en heeft als dimensie dag^{-1} ; m is de onderhoudssnelheid ζ/η (dag^{-1}).

Bij constante voedseldichtheid f wordt de geschaalde energie opslag e gelijk aan f en gaat de groeivergelijking over in de Von Bertalanffy vergelijking:

$$\frac{dW}{dt} = \rho W^{2/3} - \gamma W \quad (3.15)$$

waarbij ρ en γ staan voor respectievelijk de von Bertalanffy groeisnelheidsconstante en de afbraakconstante (LET OP: γ is niet dezelfde als de in het accumulatiemodel gebruikte schalingsparameter γ).

Vergelijking 3.12 voor de gebruikssnelheid $\dot{C}$ kan met behulp van vergelijking 3.14 nader worden ingevuld:

$$\dot{C} = \frac{e \cdot [S_m]}{e + a} (a \cdot v \cdot W^{2/3} + b \cdot W) \quad (3.16)$$

De energiestroom naar reproductie en ontwikkeling is $1-\kappa$ maal de gebruikssnelheid C . Vermenigvuldiging van vergelijking 3.13 met $1-\kappa/\kappa$ geeft:

$$(1-\kappa)\dot{C} = \frac{1-\kappa}{\kappa}\dot{W} + \frac{1-\kappa}{\kappa}\eta\frac{dW}{dt} \quad (3.17)$$

De eerste term na het "is-gelijk" teken staat voor de *maturity maintenance* en wordt boven de juveniele grootte gefixeerd ($\dot{M}_m = \dot{W}_j \cdot (1-\kappa)/\kappa$ als $W > W_j$). De tweede term staat voor de energiestroom naar reproductie. De argumentatie voor de introductie van een abstract begrip als *maturity maintenance* is ontleend aan Zonneveld & Kooijman (1991) en Kooijman (*in voorbereiding*): watervlooien en slakken beginnen hun reproductie op een vaste grootte onafhankelijk van de voedselcondities. Omdat de groeisnelheid afhankelijk is van het voedselaanbod, zullen organismen bij een lagere voedseldichtheid langer nodig hebben om het reproductieve stadium te bereiken, en dus veel meer energie "uitgeven" aan ontwikkeling dan een snelgroeiend organisme. Door nu aan te nemen dat energie nodig is om een mate van ontwikkeling vast te houden, kan (gegeven een handige parameterkeuze) de *maturity maintenance* onafhankelijk worden gemaakt van de voedselcondities.

De cumulatieve hoeveelheid energie R_c die voor reproductie wordt gereserveerd is:

$$\frac{dR_c}{dt} = (1-\kappa)\dot{C} - \dot{M}_m \quad (3.18)$$

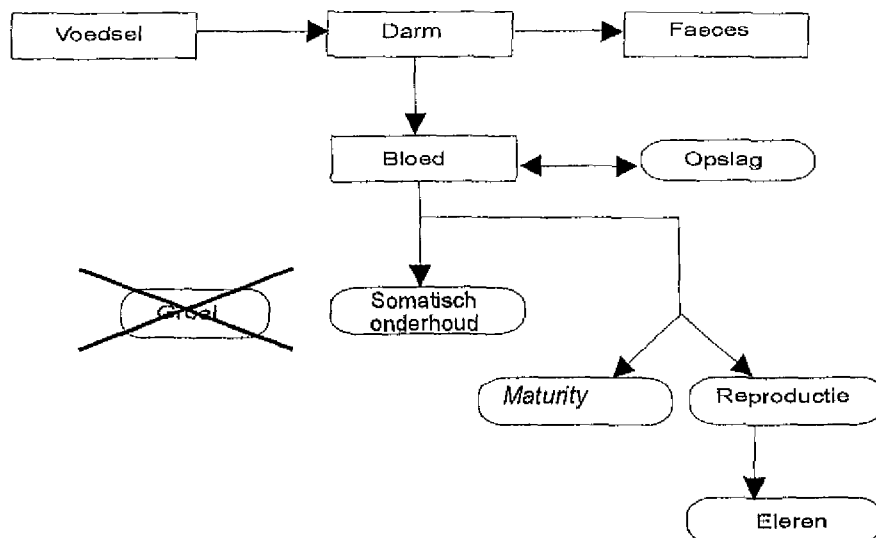
$$\frac{dR_c}{dt} = (1-\kappa)[S_m] \left[\frac{e}{e+a} (a v W^{2/3} + b W) - b W_j \right] \quad (3.19)$$

Door de reproductie te schalen naar de maximale energiedichtheid $[S_m]$, wordt de geschaalde reproductie $R = R_c/[S_m]$ verkregen. Let op, door deze schaling is een eenheid van de reproductie variabele overgegaan van een energiemaat (KJoule) naar een volumemaat (cm^3). Maar het volume ($=R$) is niet gelijk aan het volume reproductief materiaal. $R = (R_c/S_m)W$ is de verhouding tussen de hoeveelheden energie in het reproductieve compartiment en de maximaal opgeslagen energie vermenigvuldigd met het structurele biovolume; het legt slecht een relatie met structureel biovolume. Later zal blijken dat het reproductief volume wordt beschreven via een volumemaat van energieopslag ($V_r = -\alpha_r r W$). Het resultaat voor het geschaalde reproductie volume is:

$$\frac{dR}{dt} = (1-\kappa) \left[\frac{e}{e+a} (a v W^{2/3} + b W) - b W_j \right] \quad (3.20)$$

3.3.2 Energie schaarste

De bovenstaande afleiding is gebaseerd op de aanname dat de mossel voldoende energie heeft om zowel te groeien als te reproduceren. Wat gebeurt er als energie limiterend wordt? Groei stopt als dW/dt gelijk is aan 0, oftewel als het geschaalde energienivo voldoet aan $e = (b/v) \cdot W^{1/3}$ (af te leiden uit vergelijking 3.14). Als e onder dit nivo komt stellen van Haren & Kooijman (1991) dat somatisch onderhoud en *maturity maintenance* prioriteit hebben over reproductie, terwijl groei stopt



Figuur 3.3

Energie-stroomdiagram voor adulte mosselen bij energieschaarste (en dus afwezigheid van groei).

(Kooijman, 1986b; zie ook aannames 3 en 17). Energie reservering voor reproductie blijft doorgaan, maar de Kappa-regel wordt niet meer gevolgd. In plaats daarvan worden allereerst de "onderhoudskosten" van het structureel biovolume en van de instandhouding van een mate van ontwikkeling (*maturity*) betaald. De overblijvende energie wordt dan naar reproductie gestuurd (zie figuur 3.3):

$$\frac{dR_c}{dt} = \dot{C} - \dot{M} - \dot{M}_m \quad (3.21)$$

Ofwel:

$$\frac{dR_c}{dt} = e[S_m] \left(vW^{2/3} - \frac{dW}{dt} \right) - \zeta W - \zeta \frac{1-\kappa}{\kappa} W_j \quad (3.22)$$

Maar, omdat dW/dt gelijk is aan nul, en reproductie geschaald wordt naar de maximale energiedichtheid $[S_m]$, gaat de vergelijking over in:

$$\frac{dR}{dt} = e v W^{2/3} - b \kappa W - (1-\kappa) b W_j \quad (3.23)$$

Hieruit kan worden afgeleid dat de energievoorraad toereikend is voor het onderhoud als:

$$e \geq \kappa \frac{b}{v} W^{1/3} + (1-\kappa) \frac{b}{v} \frac{W_j}{W^{2/3}} \quad (3.24)$$

Als aan deze voorwaarde niet wordt voldaan, gaat de mathematische mossel dood (vergelijk aanname 3).

Voor de beschrijving van de accumulatie van xenobiotische stoffen gebruikt Kooijman nog een andere maat voor reproductie: de (dimensieloze) reproductieve energie-dichtheid r die gedefinieerd wordt als:

$$r = \frac{R}{W} \quad \Rightarrow \quad \frac{dr}{dt} = \frac{R'W - RW'}{W^2} \quad (3.25)$$

De reproductieve energie-dichtheid kan ook gezien worden als de

verhouding tussen de energie in het reproductiecompartiment en de maximale energie in het opslag compartiment. Omdat ervan uitgegaan wordt dat de samenstelling van beide compartimenten ongeveer gelijk is, kan de verhouding tussen energiematen gelijkgesteld worden aan een verhouding in volumes:

$$r = \frac{R_e}{S_m} = \frac{R[S_m]}{S_m} = \frac{R}{W} \quad (3.26)$$

3.4 Het accumulatiemodel

In de mossel worden vier compartimenten (volumes) onderscheiden (zie figuur 3.1, rechts): het "waterige" compartiment (V_a), het energie compartiment (V_e), het reproductie compartiment (V_r) en het structurele compartiment (V_w). Het reproductie-compartiment is een subcompartiment van het energie-compartiment.

Het volume van het waterige compartiment bestaat uit het waterige deel van de structurele biovolume (een vaste fractie) plus het waterige deel van het energie-compartiment. De achterliggende aanname is dat het gebruik van energie geen reductie in het gewicht oplevert omdat er water voor het energiehoudende weefsel in de plaats komt. Het reproductiecompartiment kent geen vervanging van energie door water.

De verdeling van de xenobiotische stof tussen het waterige compartiment en het energierijke compartiment aan de ene kant, het structurele biovolume aan de andere kant, wordt geacht een instantaan proces te zijn (zie aanname 18) met verdelingsconstanten P_{ea} (energie-water) en P_{wa} (structureel biovolume-water).

De totale hoeveelheid van een contaminant in het organisme C_+ (μg) wordt beschreven als:

$$C_+ = C_a + C_w + (C_e + C_r) \quad (3.27)$$

$$\Leftrightarrow C_+ = \alpha_e h W c_a \quad (3.28)$$

De hoofdletters C staan voor de totale hoeveelheid van een xenobiotische stof in een compartiment (in μg), de kleine c 's voor de concentraties van die stof (in μg per volume). De verdelingsconstanten P_{ea} en P_{wa} zijn gedefinieerd als c_e/c_a en c_w/c_a respectievelijk. Verder geldt:

$\gamma = 1 + \alpha_e^{-1} + (P_{wa} - 1)\alpha_w/\alpha_e$ en $h = \gamma + (P_{ea} - 1)e + P_{ea}r$ (N.B. de constante γ is niet dezelfde als de von Bertalanffy afbraaksnelheidsconstante).

De opname en eliminatie worden geacht proportioneel te zijn tot het oppervlak van een isomorf organisme (dus tot $W^{2/3}$) via een eenvoudige diffusie-achtige kinetiek (zie aanname 7):

$$\frac{dC_+}{dt} = W^{2/3}(r_{da}^* c_d + r_{pa}^* f c_p - r_{ad}^* c_a) \quad (3.29)$$

Hierbij staat c_d voor de concentratie opgeloste contaminant in water en c_p voor de concentratie contaminant in zwevend stof (beide uitgedrukt als een opgelost concentratie, dus als μg contaminant/ml). De r^* 's staat voor de transport snelheden van de uitwisseling van contaminanten van

het dier naar het milieu en omgekeerd.

Uit vergelijking 3.29 kan een uitdrukking gevonden worden voor de verandering van de totale *body burden* in de tijd:

$$\frac{dC_+}{dt} = \alpha_e(hW)c'_a + \alpha_e(h'W + hW')c_a \quad (3.30)$$

Combineren van vergelijkingen 3.28 en 3.30 levert:

$$\frac{dc_a}{dt} = \frac{r_{da}c_d + r_{pa}fc_p}{hW^{1/3}} - c_a \left[\frac{r_{da}}{hW^{1/3}} + \frac{W'}{W} + \frac{h'}{h} \right] \quad (3.31)$$

De r 's zijn afgeleid van de r^* 's door deze laatste te delen door α_e .

Hiermee kan een beschrijving worden gegeven van het verloop van toxicanten in het waterige compartiment van de mossel. We zijn echter geïnteresseerd in het verloop in het totale organisme, dus op basis van het natgewicht of het totale volume. De concentratie op basis van natgewicht is $c_{ww} = C_+/W_w$. Substitutie van vergelijkingen 3.5 en 3.28 levert:

$$c_{ww} = \frac{\alpha_e c_a h W}{d_s(1 + \alpha_e(1+r))W} = \frac{c_a h}{d_s(1 + \alpha_e^{-1} + r)} \quad (3.32)$$

$$\frac{dc_{ww}}{dt} = \frac{r_{da}c_d + r_{pa}fc_p}{d_s(1 + \alpha_e^{-1} + r)W^{1/3}} - c_{ww} \left[\frac{r_{da}}{hW^{1/3}} + \frac{W'}{W} + \frac{r'}{1 + \alpha_e^{-1} + r} \right] \quad (3.33)$$

De eerste term van het eliminatie deel is nog verder uit te werken tot door teller en noemer te delen door $\gamma = 1 + \alpha_e^{-1} + (P_{ea}-1)\alpha_w/\alpha_e$ en $h = \gamma + (P_{ea}-1)e + P_{ea}r$ in te vullen

$$\frac{r_{da}}{hW^{1/3}} = \frac{r_{ad}/\gamma}{(1 + (P_{ea}-1)\frac{e}{\gamma} + \frac{P_{ea}r}{\gamma})W^{1/3}} \quad (3.34)$$

Onder de aanname dat $P_{ea} \gg 1$ (zie aanname 19) vereenvoudigd 3.34 tot:

$$\frac{r_{da}}{hW^{1/3}} = \frac{\bar{r}_{ad}}{(1 + P_{ea}(e+r))W^{1/3}} \quad (3.35)$$

$$\frac{dc_{ww}}{dt} = \frac{r_{da}c_d + r_{pa}fc_p}{d_s(1 + \alpha_e^{-1} + r)W^{1/3}} - c_{ww} \left[\frac{\bar{r}_{ad}}{(1 + P_{ea}(e+r))W^{1/3}} + \frac{W'}{W} + \frac{r'}{1 + \alpha_e^{-1} + r} \right] \quad (3.36)$$

waarbij $\bar{r}_{ad} = r_{ad}/\gamma$ en $\bar{P}_{ea} = P_{ea}/\gamma$. Het aantal parameters is hiermee teruggebracht. Let op dat de parameters r_{da} en r_{pa} alleen geschaald zijn met α_e , terwijl de parameter $\bar{r}_{ad}$ geschaald is met zowel α_e als γ . De eliminatie van toxicanten loopt via meerdere wegen. Van de drie termen in het eliminatie-deel, verwijst de eerste naar de eliminatie via het directe contact tussen lichaam en omringend water. De tweede term verwijst naar de verdunning ten gevolge van groei en de derde naar de uitscheiding via reproductie (dus bij de *spawning*).

3.5 Implementatie

Het model *MUSSEL* (de combinatie van het DEB-model en het accumulatiemodel) is opgeleverd onder de simulatieschil *SENECA* (versie 1.2), ontwikkeld door het NIOO/CEMO in opdracht van Rijkswaterstaat/Dienst Getijdewateren. *SENECA* is een applicatie waarmee op eenvoudige wijze differentiaalvergelijkingen gesimuleerd kunnen worden (de Hoop *et al.*: 1992). Bovendien biedt het pakket een aantal krachtige gereedschappen om gevoeligheidsanalyses en calibraties uit te kunnen voeren, en is er een duidelijke koppeling tussen model en data (ook via een grafische weergave). De vergelijkingen worden, eventueel gesplitst in subprogramma's, opgegeven in FORTRAN. De *SENECA* omgeving zorgt voor compilatie en simulatie en grafische uitvoer. De originele simulaties en parameterschattingen die ten grondslag hebben gelegen aan het SAWES rapport 91.03 (Anoniem, 1991b) zijn gedaan in APL, een vierde generatie programmeertaal.

Het onder *SENECA* geprogrammeerde *MUSSEL* model bestaat uit drie hoofdrouines: het DEB submodel (FYS.FOR) en de accumulatie submodellen voor metalen (METAL.FOR) en organische microverontreinigingen (OMICO.FOR).

Het DEB submodel kent vier toestandsvariabelen: structureel biovolume W (cm³), geschaalde energieopslag e (dimensieloos), geschaalde reproductieve energie R (cm³) en de reproductieve energiedichtheid r (dimensieloos). In de oorspronkelijke *source-code* (Anoniem, 1991b) zijn de veranderingen in toestandsvariabelen als volgt geprogrammeerd:

$$\frac{dW}{dt} = \left[\frac{e \nu W^{2/3} - b W}{e + a} \right], \quad (3.37)$$

$$\frac{de}{dt} = \nu \cdot W^{-1/3} \cdot (f - e) \quad (3.38)$$

De differentiaalvergelijking van het reproductieve energie volume kent de volgende drie mogelijkheden:

1. als $W < W_j$ of in periode van spawning:

$$\frac{dR}{dt} = 0 \quad (3.39)$$

2. als $e \geq b W^{1/3} / \nu$, (dus als voldoende energie aanwezig is voor de belangrijke processen groei, somatisch onderhoud, *maturity maintenance* en reproductie:

$$\frac{dR}{dt} = \frac{(1 - \kappa) e (a \nu W^{2/3} + b W)}{e + a} - (1 - \kappa) b W_j \quad (3.40)$$

3. als $e < b W^{1/3} / \nu$ is de groei gestopt en wordt de energiestroom naar reproductie verminderd met de kosten voor somatisch onderhoud en *maturity maintenance*:

$$\frac{dR}{dt} = e \nu W^{2/3} - b \kappa W - (1 - \kappa) b W_j \quad (3.41)$$

In alle drie de gevallen geldt voor de verandering in reproductieve

energie dichtheid r :

$$\frac{dr}{dt} = \frac{R'}{W} - \frac{RW'}{W^2} \quad (3.42)$$

De toestandsvariabelen van de accumulatie submodellen zijn slechts verschillend in hun stofs specifieke karakter. Voor elke gemodelleerde stof (metalen Cadmium, Koper, Zink en Chroom en de organische verbindingen PCB 52, PCB 153, Benz(a)pyreen en Fluorantheen) beschrijft de toestandsvariabele de verandering van de concentratie van die stof uitgedrukt op het natgewicht van de mossel:

$$\frac{dc_{ww}}{dt} = \frac{r_{da}c_d + r_{pa}fc_p}{d_s(1 + \alpha_s^{-1} + r)W^{1/3}} - c_{ww} \left[\frac{\bar{r}_{ad}}{(1 + P_{ea}(e + r))W^{1/3}} + \frac{W'}{W} + \frac{r'}{1 + \alpha_s^{-1} + r} \right] \quad (3.43)$$

Bij de implementatie van het *MUSSEL* model en de omzetting van APL naar SENECA/FORTRAN zijn een aantal onduidelijkheden geïntroduceerd die hier puntsgewijs zullen worden besproken.

- 1) *Het structureel biovolume wordt geïnterpreteerd als totaal natgewicht.*

Zoals hierboven al aangegeven is de toestandsvariabele *structureel biovolume* een abstracte variabele. De conversie van abstracte variabele naar meetbare variabele loopt via de compartimentering van het accumulatiemodel (zie formule 3.5). In de originele implementatie is een dergelijke conversie achterwege gebleven. De toestandsvariabele W werd direct geïnterpreteerd als het natgewicht van de mossel. Dit blijkt onder andere uit de toelichting in de *source-code*: "*MASS (size; cm³ is equivalent to g wet weight)*" (Anoniem, 1991b). Deze onzorgvuldige interpretatie maakt de uitkomsten van het opgeleverde model en de daarbij behorende parameterschattingen bij voorbaat onbruikbaar. In hoofdstuk 4 zal hier nader op worden ingegaan.

- 2) *De mogelijkheid dat te weinig energie aanwezig voor essentiële levensprocessen is niet gemodelleerd.*

De Kappa-regel geldt uitsluitend indien voldoende energie aanwezig is voor zowel groei/onderhoud als reproductie/*maturity maintenance*. Bij een tekort aan energie wordt de beschikbare energie eerst aangewend voor somatisch onderhoud en *maturity maintenance*, terwijl het restant wordt toebedeeld aan reproductie. Als ook dan de energie niet toereikend is voor onderhoud, sterft het organisme. Deze laatste aanname is niet in het model opgenomen, zodat het organisme in principe ook een negatieve hoeveelheid energie aan reproductie zou kunnen besteden. Dit laatste is biologisch niet realistisch. Hierbij moet wel worden bedacht dat het reproductiecompartiment niet hoeft te bestaan uit geslachtscellen. Bij de mossel worden de geslachtscellen pas vlak voor de spawning aangelegd. Voor die tijd is er waarschijnlijk wel energie gereserveerd voor de productie van geslachtscellen, maar is dit niet in een herkenbare

of isoleerbare vorm aanwezig. Het is de vraag hoe onomkeerbaar de energie-reservering voor reproductie is. Kan de energie die is vastgelegd om later te worden omgezet in geslachtscellen in geval van energieschaarste alsnog worden aangewend voor basaalmetabolisme? Vooral nog is er geen eenduidig antwoord op die vraag.

- 3) *De accumulatievergelijking klopt niet. In het eliminatiedeel staan twee minnen waar plussen hadden moeten staan.*

In plaats van vergelijking 3.43 is gemodelleerd:

$$\frac{dc_{ww}}{dt} = \frac{r_{da}c_d + r_{pa}fc_p}{d_s(1 + \alpha_e^{-1} + r)W^{1/3}} - c_{ww} \left[\frac{\bar{r}_{ad}}{(1 + P_{ea}(e+r))W^{1/3}} - \frac{W'}{W} - \frac{r'}{1 + \alpha_e^{-1} + r} \right] \quad (3.44)$$

De oorspronkelijke, in APL geschreven, model bevatte deze fout niet (van Haren, *pers. comm.*).

- 4) *De opname van toxicanten uit voedsel is gemodelleerd als de opname van een concentratie per gram zwevend stof, terwijl een koppeling per volume meer voor de hand ligt en ook in de afleiding naar voren komt.*

In Kooijman & van Haren (1990) wordt de variabele c_p beschreven als "conc. in food (as volume) - (mol/length³)", terwijl in de uiteindelijke modeltoelichting dezelfde variabele gelijk wordt gesteld aan "particulate adsorbed concentration (...PRT) in mg/g suspended matter."

Dimensie analyse van vergelijking 3.29 levert echter:

$$\frac{\mu g}{d} = cm^2 \left[\frac{cm}{d} \frac{\mu g}{cm^3} + \frac{cm}{d} \frac{\mu g}{cm^3} - \frac{cm}{d} \frac{\mu g}{cm^3} \right] \quad (3.45)$$

De eenheid van c_p moet dus $\mu g/cm^3$ zijn.

- 5) *In de originele source-code wordt de parameter v (energy conductance) telkens aangeduid in mm/dag terwijl uit de dimensie-analyse blijkt dat de eenheid cm/dag veel meer voor de hand ligt. Deze eenheidsconversie heeft geen gevolgen gehad voor de parameterschatting van v (van Haren, *pers. comm.*).*

3.6 Correcties

Na oplevering door Schepers, van Haren en Kooijman, is het SENECA model verder aangepast door Schobben, die het model geschikt heeft gemaakt om met meerdere locaties tegelijkertijd te rekenen (door gebruik te maken van van arrays). Met het voorliggende rapport worden de in paragraaf 3.5 genoemde onduidelijkheden en interpretatieproblemen verbeterd. Tevens wordt een implementatie gegeven van de door Schepers *et al.* (1991) voorgestelde basale concentratie voor de essentiële metalen koper en zink:

$$\frac{dc_{ww}}{dt} = \frac{r_{da}c_d + r_{pa}fc_p}{d_s(1 + \alpha_e^{-1} + r)W^{1/3}} - (c_{ww} - b_{ww}) \left[\frac{\bar{r}_{ad}}{(1 + P_{ea}(e+r))W^{1/3}} + \frac{W'}{W} + \frac{r'}{1 + \alpha_e^{-1} + r} \right] \quad (3.46)$$

waarbij b_{mw} staat voor de basale concentratie ($\mu\text{g/g}$ nat) van een stof die de mossel in ieder geval in zijn lichaam moet hebben om te overleven. Tot slot zijn een aantal "kijk-variabelen" ingevoerd waarmee kan worden bijgehouden hoe veranderingen in diverse compartimenten plaatsvinden (zie appendix 6, blz 59).

Door de veranderingen in interpretatie van de toestandsvariabele W en de xenobiotische stofconcentratie in voedsel, zijn nieuwe parameterschattingen noodzakelijk, in ieder geval voor de parameters die direct verband houden met de groei van de mossel en met de opname van toxicanten uit voedsel. In hoofdstuk 4 zal worden ingegaan op de (on-)mogelijkheden die schattingen te baseren op de thans beschikbare datasets.

4. Benodigde en beschikbare data

4.1 Korte beschrijving van gebruikte datasets

Bij het gebruik van wiskundige modellen voor beleidsmatige vragen is het van groot belang hoe het model zich verhoudt tot de data waarmee de parameters geschat zijn en waarmee het geijkt is. Want een vraag naar de gebruiksmogelijkheden van een model is een vraag naar de generaliseerbaarheid van dat model. Hoe ligt de verhouding tussen het *begrijpen* van bepaalde processen en het slechts *beschrijven* van die processen?

Voor het schatten van parameters voor het mossel accumulatiemodel, is gebruik gemaakt van een drietal specifieke datasets die een relatie leggen tussen de fysiologie van het organisme en de accumulatie van microverontreinigingen. Na afloop van de modelleer-activiteiten is nog een nieuwe, uitgebreide dataset beschikbaar gekomen (Haenen *et al.*, *in voorbereiding*). In figuur 4.1 zijn de vier datasets weergegeven. Uitgezet zijn de plaats in de tijd en de resolutie, een abstracte eenheid die een indicatie geeft van de hoeveelheid gemeten variabelen, het aantal metingen, de betrouwbaarheid etc. Voor de parameterschattingen is ook gebruik gemaakt van literatuurbedata voor zover het de fysiologie van de mossel betreft.

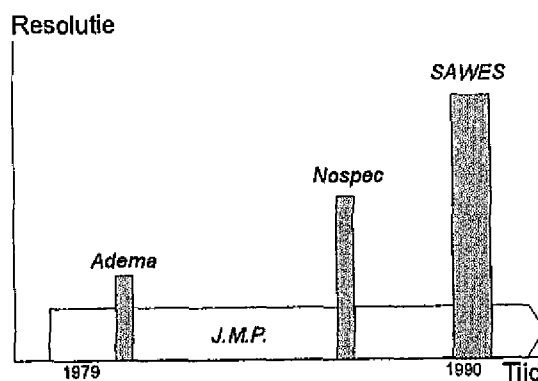
In dit hoofdstuk zal een korte typering worden gegeven van de verschillende datasets. Verder zal worden ingegaan op de relatie tussen modelvariabelen en meetgegevens en op de procedures voor het schatten van parameters.

4.1.1 J.M.P (Joint Monitoring Program)

Stronkhorst, J. (1988) *Microverontreiniging in de mossel (*Mytilus edulis*) uit de Westerschelde: data J.M.P. 1979-1987*.

Zie tabel A7.3, blz. 70.

Het Joint Monitoring Programme (JMP) is opgesteld naar aanleiding



Figuur 4.1

Schematische weergave van tijd en resolutie van vier datasets die zijn gebruikt bij de parameterschatting van het accumulatiemodel.

van de verdragen van Oslo en Parijs met als doel het registreren van verspreiding van verontreinigende stoffen in organismen en milieu. In dit kader zijn in de Westerschelde metingen verricht aan de mossel *Mytilus edulis*. Ten behoeve van het project SAWES zijn de meetgegevens van de JMP op een rij gezet. De data zijn geanalyseerd op mogelijke trends, veranderingen in waterkwaliteit en gedrag ten opzichte van een referentiesituatie (Oosterschelde).

Beperkingen van de JMP-dataset zijn dat er niet systematisch is bemonsterd, dat geen statische analyse van de trends heeft plaatsgevonden en dat het aantal waarnemingen (zeer) beperkt is (één tot twee metingen per jaar). Meetpunten: Hansweert, Vlissingen, Terneuzen. Meetgegevens aan mosselen (uitgedrukt in concentratie per drooggewicht) kunnen worden gerelateerd aan de waterconcentraties die bekend zijn vanuit het WORSRO meetprogramma. Gemeten stoffen: zware metalen, PCB's, PAK's en bestrijdingsmiddelen.

4.1.2 Adema

Adema D.M.M. (1981) *Accumulatie en eliminatie van enkele metalen door de mossel Mytilus Edulis volgens laboratoriumonderzoek*.

Zie tabel A7.1, blz. 68.

Door TNO uitgevoerd laboratoriumonderzoek (4 juni - 7 juli 1980) naar opname en afgifte van de zware metalen Cadmium, Koper, Zink, Chroom en Kwik door de mossel *Mytilus edulis*. Doorspoeling vond plaats met water uit de Oosterschelde (geen gegevens beschikbaar over de voedselconcentratie in het water). Accumulatie werd bij verschillende doseringen gemeten gedurende een opnameperiode van 25 dagen, eliminatie moest plaatsvinden gedurende de 8 opvolgende dagen waarbij de mosselen werden doorspoeld met schoon water.

Bij hoge concentraties werd geen evenwicht gevonden tussen de waterfase en de mossel. Ook werd geen duidelijke eliminatie geobserveerd. Voor de essentiële metalen koper en zink werden aanwijzingen gevonden dat interne regulatie van de concentratie plaatsvindt.

De experimenten zijn uitgevoerd bij een constante temperatuur (15 graden Celsius) en saliniteit (28 ‰).

Bij de chemische analyses zijn een aantal problemen en onregelmatigheden opgetreden waardoor de betrouwbaarheid van de gegevens te wensen overlaat.

4.1.3 NOSPEC

NOSPEC (1989) *Biologische beschikbaarheid van contaminanten in het Nederlandse kustwater: verslag onderzoek*.

Zie tabel A7.2, blz. 69.

Onderzoek naar het gedrag van microverontreinigingen in de Noordzee (NOMIVE). Uitgevoerd door: TNO, DGW-AOC, WL en IB in de periode 3/3/1986-24/4/1986. Op de meetraai Noordwijk werden op vijf vaste punten manden met mosselen opgehangen waarvan er per monsterpunt en per week een mand werd opgehaald voor analyse. Gekeken werd naar fysische, biologische en chemische parameters.

De groeiparameters kunnen worden afgeleid uit de metingen van zwevend stof en POC (mg/L). Van de mosselen is het gemiddelde natge-

wicht per mossel en per mand bepaald en tevens de fracties asvrijdrooggewicht en vetgewicht. Door de korte meetserie is het echter niet mogelijk (of zeer hachelijk) om een groeikromme door de data te passen.

Voor de onderzochte metalen (o.a. Cadmium, Zink, Koper) zijn correlaties gemaakt tussen de bepalingsmethode en de gehalten in het organisme. Voor de organische verbindingen geldt dat de concentraties in water dermate laag zijn, dat ze nauwelijks meetbaar zijn.

4.1.4 Pruell

Pruell, R.J., J.L. Lake, W.R. Davis & J.G. Quinn (1986) *Uptake and depuration of organic contaminants by blue mussels (Mytilus edulis) exposed to environmentally contaminated sediment.*

Onderzoek naar de opname en afgifte van PCB's en polycyclische aromatische koolwaterstoffen (PAK's) door de mossel *Mytilus edulis* die werd blootgesteld aan verontreinigd slib. Looptijd van het experiment was 40 dagen. In een vergelijking tussen PAK's en PCB's bleek voor beide type stoffen een snelle accumulatie plaats te vinden, terwijl de afgifte van PAK's sneller ging dan van PCB's (halfwaardetijden 12-30 dagen voor PAK's tegen 16-46 dagen voor PCB's).

Geen metingen zijn gedaan aan groei of lichaamssamenstelling van de mosselen, noch van omgevingsvariabelen.

4.1.5 SAWES

Haenen, C.P.L., M. van der Tol-Bakker, J.H.M. Schobben (in voorbereiding) *BCF's nader bekeken: onderzoek naar methoden en variatie.* Zie tabellen A7.4 en A7.5 op blz. 71 en 72.

Uitgebreide dataset van lichaamssamenstelling en accumulatie van xenobiotische stoffen in de mossel *Mytilus edulis* in de Westerschelde gedurende 1989. Onderzoek uitgevoerd door de Dienst Getijdewateren in het kader van het project SAWES.

Bemonstering vond één maal per maand plaats op twee vaste punten (Ritthem en Knuitershoek) gedurende een jaar. Zowel omgevingsvariabelen als "mossel"-variabelen werden gemeten of afgeleid uit andere meetprogramma's

Wilde mosselen werden verzameld met lengtes tussen de 4,5 en 5,5 cm. De mosselen werden in groepen van ongeveer 25 stuks geanalyseerd, zowel op lichaamssamenstelling (percentages drooggewicht, asvrijdrooggewicht, vetgewicht, glycogeengehalte, eiwitgehalte) als op concentraties microverontreiniging. Er zijn geen individuele groeigegevens van de mosselen.

Omgevingsvariabelen (veelal ontleend aan het WORSRO databestand van Rijkswaterstaat): temperatuur, saliniteit, pH, zwevend stof concentratie (mg/L) en POC concentratie (mg POC/L). Metingen aan microverontreinigingen: concentraties in de waterfase en particulier gebonden en concentraties in de mossel. Metingen van organische verbindingen in de waterfase waren veelal op of rond de detectielimiet. Via correlaties met saliniteit is geprobeerd toch gegevens te krijgen over de concentraties in water.

4.1.6 Literatuurdata

De fysiologie van de mossel *Mytilus edulis* is uitgebreid onderzocht (zie bijvoorbeeld Bayne, 1976; Zandee *et al.*, 1980; Bayne & Newell, 1983; Thompson, 1984; Rodhouse *et al.*, 1984, Craeymeersch *et al.*, 1986; van Stralen, 1988; Smaal & van Stralen, 1990). Veelal werd groei in verband gebracht met de beschikbare energie in het organisme via het *Scope for growth* (SFG) principe (zie blz. 5). Omdat het DEB, in tegenstelling tot de SFG, een dynamisch karakter heeft, zijn de data uit die onderzoeken niet direct toepasbaar. Van Haren en Kooijman (1991) hebben geprobeerd via een aantal vertaalslagen de literatuurgegevens bruikbaar te maken voor de parameterschatting van het DEB model. In de onderstaande secties zal hierop nog nader worden ingegaan.

Het is teleurstellend dat geen goede dataset beschikbaar is waarin groeigegevens van de mossel (lengte, versgewicht en drooggewicht) worden gerelateerd aan voedselcondities en temperatuur.

4.2 Relatie tussen modelvariabelen en veldgegevens

Het Dynamisch Energie Budget model is een abstract gedefinieerd model. Geprobeerd wordt om via een aantal handige aannames uitspraken te doen over het interne functioneren van een organisme zonder daarbij daadwerkelijk experimenteel intern onderzoek te hoeven doen (Kooijman, pers. comm.). Maar dat betekent dat manieren gevonden moeten worden om datgene wat aan de buitenkant meetbaar is, om te zetten naar wat intern gebeurt.

Eén van de toestandsvariabelen van het DEB-model is het structurele biovolume W dat geïnterpreteerd kan worden als dát deel van het organisme dat onderhoud vereist (in tegenstelling tot energieweefsel waarvan wordt aangenomen dat het geen onderhoud vereist). Dit maakt W echter nog niet direct aanwijsbaar in het organisme. Zonneveld (1992) geeft mogelijkheden om de abstracte variabele W om te rekenen naar bijvoorbeeld drooggewicht van het organisme. Hij doet dat echter voor het embryo, niet voor het volwassen organisme, omdat de lichaamssamenstelling van een embryo eenvoudiger is te karakteriseren. Vervolgens stelt hij dat het drooggewicht W_d (g dry) lineair samenhangt met het structureel biovolume, de glycogeenvoorraad g (g glyc) met de energieopslag en de respiratiesnelheid $\dot{V}_{O_2}$ (g/d) met de gebruikssnelheid:

$$W_d = c_1 W \quad (4.1)$$

$$g = c_2 S \quad (4.2)$$

$$\dot{V}_{O_2} = c_3 \dot{C} \quad (4.3)$$

Hoewel deze ingreep de (analytische) wiskunde aanmerkelijk versimpelt, zodat expliciete differentiaalvergelijkingen voor de interpreteerbare variabelen zijn af te leiden, heeft het als nadeel dat de aannames achter het model ontkracht worden. Het lijkt weinig zinvol te blijven praten in termen van structureel biovolume als je een eenvoudig lineair

verband veronderstelt met het drooggewicht en dus dat er een vaste verhouding moet zijn tussen energiereserves voor reproductie en voor algemeen gebruik enerzijds en structureel biovolume anderzijds. Immers, het drooggewicht wordt bepaald door alle "niet-waterige" delen van het organisme: het structureel biovolume plus de variabele energieopslag.

De reden dat Zonneveld (1992) de abstracte modelvariabelen wil omschrijven naar meetbare variabelen, is dat zijn methode van parameterpassen daarop gebaseerd is. Zonneveld heeft voor de eieren van de poelslak *Limnaea stagnalis* (Zonneveld & Kooijman, 1989), en voor eieren van verschillende grotere organismen (Zonneveld & Kooijman, in druk) differentiaalvergelijkingen *gefit* door de beschikbare data. Met behulp van een vierde orde Adams Predictor-Corrector methode (Burden & Faires, 1985) werd een numerieke oplossing gevonden van de differentiaalvergelijking. Vervolgens werden de discrete oplossingen verbonden met een *cubic Hermite spline*. Het eigenlijke *fitten* gebeurde door de totale kwadraatsom ($TSS = \text{total sum of squares}$) te minimaliseren. Standaardafwijkingen van de parameters werden geschat volgens de maximum likelihood theorie waarbij een normale verdeling van de spreiding rond de modelwaarde werd verondersteld (Zonneveld, 1992: 68)

Bovenstaande methode is ook door Schepers *et al.* (1991) gebruikt om de parameters van het *accumulatiemodel* te schatten. Daarbij zijn de fysiologische basisparameters vastgezet op de eerder door van Haren & Kooijman (1991) gevonden waarden (zie ook paragraaf 4.3, blz 27)

Binnen SENECA, de simulatieschil van de Dienst Getijdewateren, bestaat de mogelijkheid parameters te schatten met behulp van een calibratie-routine. De gebruikte methode is overeenkomstig de methode van *simulated annealing* (de Hoop *et al.*, 1992; Kirkpatrick *et al.*, 1983). Binnen de opgegeven parameterranges wordt gezocht naar de parametercombinatie die het verschil tussen modeloutput en data minimaliseert (met behulp van een *Goodness of Fit*). De differentiaalvergelijkingen worden numeriek opgelost met, naar keuze, een Euler, een vierde of een vijfde orde Runge Kutta benaderingsmethode (de Hoop *et al.*, 1992).

Het schatten van parameters in een multidimensionele ruimte heeft echter ook zijn beperkingen, met name als geen initiële waarden voor de parameters kan worden gegeven bijvoorbeeld omdat de parameters uitsluitend abstract gedefinieerd zijn. Om dan toch initiële waarden te vinden zal het nodig zijn een brede range te veronderstellen waarbinnen de gezochte waarde moet liggen. Dit heeft enerzijds een numeriek bezwaar. Zelfs van een simpele verzadigende functie met één variabele en twee parameters bleek het niet mogelijk de juiste parametercombinatie te vinden indien de gezochte waarde dicht tegen het minimum van de opgegeven range lag. In dat geval gaf een logaritmische transformatie van de parameters de meest betrouwbare resultaten. Een ander bezwaar is het door (onder andere) Stenseth (1977) gesig-

naleerde probleem van de onzekerheid over de uniciteit van de gevonden oplossing (bijvoorbeeld door autocorrelatie tussen parameters). Stenseth stelt dat *"The trial and error procedure adopted by many modellers in no way guarantees that the found set of parameter values is unique. [...] simulation models constructed in this way are "valid" only for the set of data used for curve fitting. As a result, these models are nothing more than empirical models"* (Stenseth, 1977: 454). De vraag dient zich aan of de gevonden parametercombinatie wel de meest optimale is of dat zich buiten de onderzochte parameterruimte betere oplossingen bevinden.

Een gedegen gevoeligheidsanalyse van de parameters zou deze problemen gedeeltelijk kunnen ondervangen. Echter, met de huidige beschikbare datasets werd het niet mogelijk of wenselijk geacht voor het MUSSEL model een dergelijke berekening uit te voeren.

Met de beschrijving van de numerieke procedures en mogelijkheden is de vraag naar de interpretatie van de toestandsvariabelen nog niet opgelost. In paragraaf 3.5 (blz. 16) is reeds aangestipt dat bij de implementatie van het MUSSEL-model verwarring is opgetreden over de interpretatie van een van de basisvariabelen van het model: structureel biovolume. In de programma-listing werd de variabele W gelijk gesteld aan biomassa of natgewicht. In het accumulatiemodel is die koppeling veel explicieter uitgewerkt: het natgewicht van het organisme W_w verhoudt zich tot het structureel biovolume W (en de volumina voor reproductie en algemene energieopslag) als:

$$W_w = d_s(V_a + V_w + V_e + V_r) = d_s(1 + \alpha_e(1+r))W \quad (4.4)$$

De relatie tussen lengte en natgewicht wordt door van Haren & kooijman (1991) gegeven als:

$$W_w = d_s(\alpha L)^3 \quad (4.5)$$

terwijl bovendien gesteld wordt dat:

$$W = (\alpha L)^3 \quad (4.6)$$

Hieruit kan worden opgemaakt dat een lineair verband zou bestaan tussen natgewicht en structureel biovolume. Gelet op de schematisatie van het DEB-model lijkt een dergelijke aanname voorbij te gaan aan de variatie in lichaamssamenstelling en is vergelijking 4.4 een meer voor de hand liggende benadering. Het eenvoudige verband van vergelijking 4.6 doet geen recht aan de detaillering van het model.

Om de groei van een mossel te kunnen beschrijven volgens het DEB model in relatie met de accumulatie van micro-verontreinigingen, hebben we inzicht nodig in twee processen:

- 1) de ontwikkeling in totaal lichaamsgewicht, en
- 2) de verdeling over de verschillende compartimenten.

Als een mossel een bepaalde gewichtsonwikkeling te zien geeft, zegt dat nog niets over de manier waarop die groei plaats vindt; komt dat dan doordat zij meer energiereserves aanlegt, of omdat zij wateriger wordt of omdat zij toeneemt in structureel biovolume. Omdat aangenomen wordt dat de specifieke dichtheden van de verschillende soorten weefsels gelijk is, heeft de verdeling over de compartimenten geen

zichtbaar effect op het vergewicht van de mossel. Maar de accumulatie van xenobiotische stoffen hangt juist wel nauw samen met de lichaamssamenstelling van het organisme; lipofiele stoffen als PCB's bijvoorbeeld, accumuleren in veel sterkere mate in vetweefsel dan zware metalen. Bovendien is het van groot belang hoe stoffen accumuleren in het reproductieve compartiment en hoe zij daaruit vrijkomen bij de spawning.

4.3 Parameterschatting

Parameters kunnen slechts dan zinvol worden geschat, als betrouwbare datasets beschikbaar zijn. Voor de mossel is relatief veel bekend over groei en reproductie. Echter, voor het DEB-model is het essentieel dat die gegevens gekoppeld zijn met temperatuur en voedselbeschikbaarheid. Daardoor valt veel data af voor ofwel calibratie ofwel validatie van het model.

Van Haren en Kooijman (1991) hebben data gebruikt van Pieters *et al.* (1979), Bayne en Worrall (1980), Adema (1981), Kautsky (1982), Strömberg en Cary (1984), Borchardt (1985), Pruett (1986), Sprung (1986), Rodhouse *et al.* (1986), Smaal en van Stralen (1990) en NOSPEC (1989). Het resultaat van de parameterschattingen is opgenomen in tabel A7.7 (blz. 74). Opvallend is dat de parameters v , K en T_A een behoorlijke spreiding vertonen.

Van Haren en Kooijman (1991) hebben de parameters geschat aan de hand van verschillende types grafieken en op basis van vergelijkingen die zijn afgeleid van het originele DEB-model.

1. Ingestiesnelheid t.o.v. voedselconcentratie (POM)

Schatting voor K : 2.4 (SD 1.3) mg POM/L

$$\text{Gebruikte vergelijking: } I = \{I_m\}(\alpha L)^2 \frac{X}{K+X} \quad (4.7)$$

Data: Kiørboe *et al.* (1981), Bayne *et al.* (1987), Bayne *et al.* (1989) en Smaal *et al.* (1988).

2. O_2 -consumptiesnelheid t.o.v. schelplengte

Schatting voor v/m : 26.5 (SD 14.8) mm.

$$\text{Gebruikte vergelijking: } \dot{V}_{O_2} = w(L^3 + \frac{v}{m}L^2) \quad (4.8)$$

Data : Kruger (1960).

3. O_2 -consumptiesnelheid t.o.v. ingestiesnelheid

Schatting voor v/m : 5.3 (SD 6.5) mm.

$$\text{Gebruikte vergelijking: } \dot{V}_{O_2} = \frac{V_s I}{(\alpha L)^3} \frac{\alpha L + v/m}{I(\alpha L)^{-2} + a\{I_m\}} \quad (4.9)$$

Data: Bayne *et al.* (1987, 1989)

4. Schelplengte t.o.v. tijd

Schattingen voor:

$$L_{\infty} = 100 \text{ mm},$$

$$a = 0.13,$$

$$m_{15} = 0.03 \text{ 1/d}$$

$$T_A = 7600 \text{ K}.$$

Gebruikte vergelijking:

$$\frac{dL}{dt} = \frac{(L_{\infty} f(t) - L)_+}{3(f(t) + a)} a m_{15} \text{EXP} \left(\frac{T_A}{288} - \frac{T_A}{T(t)} \right) \quad (4.10)$$

Data: Kautsky (1982)

5. P_r en P_g t.o.v. tijd

Schattingen voor:

$$a = 1.01 \text{ (SD 0.19) en } 1.05 \text{ (SD 0.073)},$$

$$am = 4.2 \text{ (SD 0.7)} \cdot 10^{-3} \text{ en } 5.0 \text{ (SD 0.1)} \cdot 10^{-3} \text{ 1/d},$$

$$\kappa = 0.71 \text{ (SD 0.074)}, 0.94 \text{ (SD 0.01) en } 0.99 \text{ (0.01)}$$

$$v = 0.23 \text{ en } 0.19 \text{ mm/d en}$$

$$f = 0.49, 0.59 \text{ en } 0.51 \text{ (constante functionele respons)}$$

Gebruikte vergelijking: *niet gegeven*.Data: Rodhouse *et al.* (1986) en Bayne & Worrall (1980)

De afleidingen van de formules waarop de schattingen zijn gebaseerd, zijn slechts summier gegeven waardoor geen duidelijk inzicht ontstaat in de samenhang met de oorspronkelijke modelformuleringen en de aanvullende aannames die nodig zijn om de schattingen uit te kunnen voeren.

Zonneveld (1992) heeft op basis van de vergelijkingen van het DEB model (vooral met de afgeleide vergelijkingen 4.1 t/m 4.3) parameterschattingen gemaakt voor een brede groep hoger ontwikkelde organismen, waaronder vogels en krokodillen. Voor de parameters v en m vond hij (teruggerekend naar 15 graden Celsius) ranges van respectievelijk 0.07 tot 0.58 (mm/dag) en van $4,1 \cdot 10^{-3}$ tot $390 \cdot 10^{-3}$ (1/dag) op basis van een Arrhenius temperatuur T_A van 10200 (K).

4.4 Aard van de parameterschattingen

Vanwege het abstracte karakter van het DEB model zijn de gebruikte parameters niet eenvoudig te interpreteren in biologische componenten. Om die reden moeten de parameters worden geschat uit data (literatuur, veldgegevens). Eén van de vragen die daarbij speelt is hoe "vast" parameters kunnen worden gekozen. Kunnen bijvoorbeeld de parameters van het DEB model als vaststaand worden aangenomen als het accumulatiemodel wordt gecalibreerd? Moet van de parameterschattingen uit literatuurstudies slechts de mediaan (of het gemiddelde) worden gebruikt of een gestandariseerde spreidingsmaat? Schepers *et al.* (1991) hebben de geschatte parameters van het DEB-model gebruikt als basis voor de parameterschattingen van het accumulatiemodel. De accumulatie van microverontreinigingen hangt in grote mate af van de toestand van het organisme (vetgewicht, structureel biovolume)

en voedselaanbod. Wil het gecombineerde model op een zinvolle manier gecalibreerd worden, dan dienen datasets beschikbaar te zijn die zowel de groei van het organisme als de accumulatie van microverontreinigingen beschrijven. Indien dat niet het geval is, is het onmogelijk aan te geven hoe de accumulatie samenhangt met de toestand van specifieke organismen.

De conclusie is dat het *fitten* van de accumulatieparameters op basis van vastgezette groeiparameters geen inzicht oplevert in de betrouwbaarheid van het accumulatiemodel. De basis van de modelcalibratie volgens Schepers *et al.* (1991) is daarmee twijfelachtig.

Een ander bezwaar van de door Schepers *et al.* (1991) gevolgde methode is dat er tot nu toe geen vrije, onafhankelijke validatie is geweest. Alle beschikbare data zijn gebruikt om de parameterschattingen te verkrijgen en vaak zijn dezelfde parameters meerdere keren geschat. Toepassing van die schattingen op de SAWES meetdata levert een weinig veelbelovend beeld op (wellicht mede veroorzaakt door het gebrek aan groeigegevens in die dataset).

5. Beleidsmatige potenties

In dit hoofdstuk zal worden getracht een aantal aspecten van de accumulatiemodellering voor de mossel *Mytilus edulis* bij elkaar te brengen. Centraal daarbij staat de vraag hoe een energetisch accumulatie-model een rol kan spelen als beleidsinstrument bij het inschatten van risico's van microverontreinigingen voor aquatische organismen. Bovendien zal worden ingegaan op vragen naar de status van wiskundige modellen als beleidsinstrument.

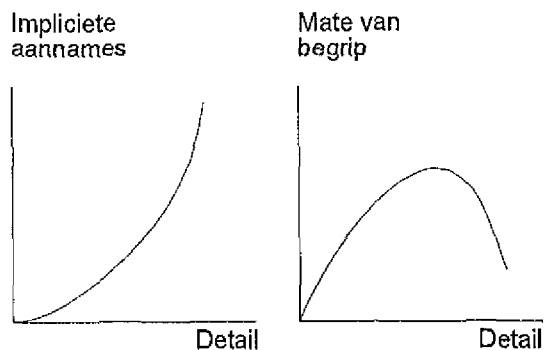
5.1 Empirische versus theoretische modellen

Wiskundige modellen kunnen grofweg worden onderscheiden in empirische en theoretische modellen (zie bijv. Stenseth, 1977). Empirische modellen zijn modellen die de werking van een systeem niet zozeer willen verklaren als wel waarheidsgetrouw willen reproduceren. Dat neemt natuurlijk niet weg dat een goede reproductie, zeker wanneer extrapolatie buiten het databereik gewenst is, gebaat is met een verklarende basis, hoe rudimentair ook. Veel gebruikte empirische modellen zijn de regressie-achtige modellen die ook in de energiebudget studies breed worden toegepast (zie bijvoorbeeld het concept *Scope For Growth*, blz 5; zie ook Pastoors 1992a en 1992b voor een discussie over de rol van regressie en allometrische relaties in de biologie). Theoretische modellen zijn niet alleen gericht op het reproduceren van het systeemgedrag maar veeleer in het verklaren daarvan.

5.2 "Status" van het DEB bioaccumulatiemodel

Het DEB-model is in zekere zin een tussenvorm tussen beide soorten modellen. Aan de ene kant is het theoretisch omdat het de werking van energetische processen in een modelformalisme weer wil geven om zodoende te begrijpen hoe energiestromen zorgen voor groei en groei gerelateerde accumulatieprocessen. Juist de theoretische component zou een belangrijke stimulans kunnen zijn in ecotoxicologisch onderzoek omdat het nieuwe hypothesen kan genereren over de manier waarop accumulatie van lichaamsvreemde stoffen plaatsvindt.

Aan de andere kant heeft het model ook een duidelijke empirische component omdat uitgebreide parameterschattingen nodig zijn voor biologisch nauwelijks interpreteerbare parameters. Vooralsnog is de empirische kant van het model nog weinig ingevuld. Kooijman geeft aan dat: *"the application of the model [gives a satisfying] fit but for the moment it is not possible to use this as a critical test for the model because too little is known about the energetics during the experiments. This gives too much freedom in the choice of parameters"* (1991). Aan



Figuur 5.1

Relaties tussen de detaillering van een model en het aantal impliciete aannames (links) en de mate van begrip (rechts). Naar: Stenseth, 1977.

de andere kant is bevat ook de theoretische component van het model nog dubbelzinnigheden. In de paragrafen 3.5 en 4.2 (blz. 16 en 24) is al aangehaald dat de interpretatie van de toestandsvariabele *W* (structureel biovolume) niet eenduidig is. In dit rapport is geprobeerd de koppeling tussen het energie budget model en het accumulatiemodel op het theoretisch nivo helder en consequent te maken. Hopelijk vervallen daarmee de eerder gesignaleerde dubbelzinnigheden.

In het DEB accumulatiemodel is van het hele accumulatieproces slechts gekeken naar lichaamssamenstelling en grootte als verklarende variabelen. Dat neemt niet weg dat de biologische beschikbaarheid van microverontreinigingen ook een rol speelt. Als ook nog in aanmerking wordt genomen dat de beschikbare parameterschatting niet betrouwbaar is (vanwege de eerder geconstateerde dubbelzinnigheden in de interpretatie van de toestandsvariabele *W*, verdient het aanbeveling het model aan te merken als *onderzoeksmodel*, zonder dat het direct beleidsrelevante uitspraken zal opleveren.

Bij het ontwikkelen van wiskundige modellen is het van groot belang de relatie tussen het **doel** van het model en het nivo van de **kennis** duidelijk te krijgen. In figuur 5.1 (naar Stenseth, 1977) is weergegeven hoe het toevoegen van meer detail zich verhoudt tot enerzijds het aantal impliciete veronderstellingen en anderzijds het nivo van begrip. Een te hoge complexiteit geeft een afnemend begrip: *"the degree of refinement of the model and thus the number of variables in the sufficient set is a function of the precision of our measurements (Stenseth, 1977: 451)*. Voor een zinvolle toepassing van het DEB-model is het dus vooral noodzakelijk meer duidelijkheid te krijgen over energetische processen in de mossel, voordat conclusies kunnen worden getrokken over de samenhang met accumulatie van microverontreinigingen. Zonneveld (pers. comm.) suggereerde dat het wellicht meer voor de hand ligt onder gecontroleerde laboratoriumomstandigheden basisgegevens te verkrijgen voordat veldgegevens worden betrokken bij de modelcalibratie of -validatie.

5.3 Relatie tussen het bioaccumulatiemodel en de SAWES dataset voor de Westerschelde

Uit het voorgaande is duidelijk geworden dat de toepassing van het model zoals opgeleverd in de SAWES nota 91.03 (anoniem, 1991b) problematisch is. Er zijn slechts enkele, korte datasets beschikbaar die weinig houvast bieden bij het zoeken naar parameters en al helemaal niet voor het uitvoeren van een validatie.

De SAWES dataset is weliswaar veel uitgebreider dan de overige datasets en strekt zich bovendien uit over een relatief lang tijdsbestek, ze ontbeert de meest wezenlijke reeks: die van de groei van de mossel. Zoals al eerder aangegeven is voor een betrouwbare calibratie of validatie een complete dataset nodig waarin zowel groei- als accumulatiegegevens aanwezig zijn. Tot op heden is NOSPEC de enige dataset die aan die vereisten voldoet.

Gezien de huidige stand van het model en de beschikbare data wordt het niet wenselijk geacht het model te calibreren op de SAWES dataset. Een dergelijke exercitie maakt dan ook geen deel uit van dit rapport.

5.4 Relevantie van het bioaccumulatiemodel voor beleid en onderzoek

Een belangrijke vraag die nog beantwoord dient te worden is de relatie tussen de oorspronkelijke SAWES-onderzoeksvraagstelling en de mogelijke resultaten van het DEB-model. De SAWES vraagstelling luidde: *"het ontwerpen, implementeren en documenteren van een voor het beantwoorden van beleids- en beheersvragen bruikbaar, systeemanalytisch instrumentarium voor het Schelde-estuarium dat, als functie van de belasting van en ingrepen in het systeem, de paden en lotgevallen van verontreinigende stoffen en ophoping daarvan in organismen berekent, alsmede de mogelijke effecten daarvan aangeeft"* (SAWES, nota GWA0-87.103, anoniem 1985).

In de SAWES aanbiedingsnota (91.03) werd dit vertaald in het doel *"een theoretische achtergrond te geven voor de samenhang tussen de concentraties van xenobiotica in water en weefsel, zoals die in de Westerschelde worden gemeten."* Duidelijk is dat een directe koppeling werd beoogd met de meetgegevens uit de Westerschelde. Bovendien ligt de nadruk op de theoretische achtergrond die met het model ingevuld diende te worden. Een directe relatie met beleidsrelevante vragen is op dit moment dan ook nog niet te geven. Indien het model als onderzoeksmodel wordt gezien, moet worden opgemerkt dat het zich in een stadium bevindt dat nog ver af staat van een meer toepassingsgerichte functie. Kooijman trekt een soortgelijke conclusie over de ecotoxicologie in het algemeen: *"ecosystem responses to stress from pollution are perhaps the most relevant [...] but also the most difficult to quantify and interpret. [...] It is not always easy to convince [people*

involved in legislation] that a lack of knowledge on fundamental issues in physiology and ecology strongly limit the feasibility of short-term programs. Since mathematical models need to implement such knowledge, they can not be used to generate it without adequate experimental back-up" (Kooijman, 1991).

5.5 Criteria voor bruikbare modelontwikkeling en dataverzameling

Indien het DEB accumulatiemodel voor de mossel model verder ontwikkeld wordt, dienen daarbij een aantal aspecten prioriteit te krijgen. Allereerst dient de theoretische interpretatie van het model, en vooral van de koppeling tussen het DEB model en het accumulatiemodel, op consequente wijze te worden aangehouden, zoals al enkele malen bepleit in dit rapport. Verder is het van groot belang dat data beschikbaar komen waarop het volledige model getest kan worden. Dit zou betekenen dat een langdurig en intensief research programma nodig is, toegesneden op de variabelen van het model. Vooralsnog lijkt het niet voor de hand te liggen een dergelijk programma door de Dienst Getijdewateren uit te laten voeren, gelet op het fundamentele karakter en de nog bijzonder onzekere uitkomsten voor beleidsondersteuning.

Een eventueel experimenteel programma zou kunnen worden gesplitst in twee onderdelen: een laboratoriumonderzoek naar fysiologische processen en een veldonderzoek naar groei en accumulatie van microverontreinigingen.

In het laboratoriumonderzoek zou duidelijkheid verkregen moeten worden over de achterliggende fysiologie van de mossel. Centraal daarbij zou staan hoe fysiologische basisparameters als respiratie, voedselopname en excretie (van afvalstoffen) en omgevingsparameters als temperatuur en voedseldichtheid zich verhouden tot de groei van het organisme en de produktie van reproductief materiaal. De volgende variabelen zouden in het laboratoriumonderzoek moeten worden vastgesteld:

- ☞ *omgeving* : temperatuur, voedselconcentratie
- ☞ *fysiologisch* : natgewicht, drooggewicht, vetgewicht, glycogeen, lengte, *spawning* (reproductief materiaal)

Vervolgens zou in het veldonderzoek de koppeling tussen groei en accumulatie van microverontreinigingen kunnen worden onderzocht. Het zou een onderzoek moeten zijn dat tenminste 1 jaar looptijd heeft met frequente metingen (bijvoorbeeld eens per twee weken). In het veldonderzoek zouden de volgende variabelen moeten worden gemeten:

- ☞ *omgeving* : temperatuur, voedselconcentratie, concentraties microverontreiniging (in water en voedsel)
- ☞ *fysiologisch* : natgewicht, drooggewicht, vetgewicht, glycogeen, lengte en *spawning* (reproductief materiaal).

- ☛ *accumulatie* : concentraties microverontreiniging op natgewicht, drooggewicht en vetgewicht in het mosselvlees en eventueel in het reproductief materiaal.

Een mogelijke opzet om een groeicurve van de mossel te genereren is door verschillende grootteklassen ieder afzonderlijk in gelijke condities te laten groeien. Zodoende kan in één jaar een volledige groeicurve worden gereconstrueerd.

Als alternatief voor het intensieve twee-sporen onderzoeksprogramma is het wellicht te overwegen een aanvulling te genereren op de SAWES dataset van de Westerschelde 1989 (Haenen *et al.*, in voorbereiding). Onder de aanname dat de situatie in de Westerschelde op jaarbasis niet wezenlijk is veranderd ten opzicht van 1989 is het mogelijk nu groeigegevens af te leiden die te gebruiken zijn voor de ijking van de accumulatieparameters van 1989. Gedacht kan worden aan de volgende meetopzet:

- ☛ twee locaties (Ritthem en Knuitershock)
- ☛ 2 grootteklassen
- ☛ omgevingsvariabelen en lengte: iedere 14 dagen
- ☛ destructieve metingen (natgewicht, drooggewicht, vetgewicht, glycogeen, eventuele spawningsproducten (indien mogelijk)): iedere maand
- ☛ looptijd: 16 maanden.

Hoewel het wellicht mogelijk is het model te *calibreren* met behulp van aanvullende datasets, blijft het voorlopig een probleem het model ook te *valideren*. Daarvoor zijn eenvoudigweg te weinig datasets beschikbaar.

De fysiologische parameterschattingen voor het DEB model, zoals bij oplevering, zijn veelal gebaseerd op lengte-gerelateerde variabelen waarbij gebruik is gemaakt van vergelijkingen die zijn afgeleid van de originele modelvergelijkingen (op een weinig inzichtelijke manier). In principe zijn deze variabelen bruikbaar voor verder onderzoek met als aantekening dat de parameters v , K en T_A bijzonder onzeker zijn en dat schattingen op basis van de datasets Adema (1981) en NOSPEC (1989) onbetrouwbaar zijn door de korte duur van de experimenten.

De parameters van het accumulatiemodel zijn allen geschat op basis van de datasets Adema (1981), NOSPEC (1989) en Pruell *et al.* (1986). Hier geldt dezelfde relativering als hierboven met daarbij de opmerking dat geen lange accumulatie datasets beschikbaar zijn en dat in dit rapport de interpretatie van de parameters voor opname uit voedsel is veranderd ten opzichte van de interpretatie in het opgeleverde model. De accumulatieparameters lijken zonder nadere ijking niet bruikbaar.

6. Conclusies

1. Het DEB-accumulatiemodel is zowel theoretisch als empirisch van karakter. Door het ontbreken van proceskennis en de biologisch moeilijk interpreteerbare parameters, wordt in belangrijke mate geleund op parameterschattingen uit data.
2. De overeenstemming tussen SAWES data en modelresultaten was zeer onbevredigend. Een van de oorzaken was een programmeerfout ten gevolge van de vertaling van APL naar SENECA.
3. Interpretatie van de toestandsvariabele *structureel biovolume* is niet eenduidig in Schepers *et al.* (1991). Het opgeleverde model is daardoor niet in de huidige vorm bruikbaar.
4. In het voorliggende rapport is getracht de interpretatie van de toestandsvariabelen op consequente wijze door te voeren. Dit leidde tot problemen bij het gebruik van beschikbare data die niet toegesneden bleek op de detaillering van het model. Ook de SAWES dataset (Hae-nen *et al.*, in voorbereiding) is helaas niet volledig. Op basis van de beschikbare data werd het niet wenselijk geacht een nieuwe parameterschatting te geven.
5. Voor verdere ontwikkeling van het model is behoefte aan datasets die tegemoet komen aan de mate van detaillering van het model. Specifiek de combinatie tussen groei en accumulatie zou in een experimentele - en/of veldsituatie gemeten moeten worden.
6. In de huidige vorm is het model (nog) niet toepasbaar voor het beantwoorden van beleidsrelevante vragen.

Appendix 1

Aannames van het DEB-accumulatie model

Onderstaande aannames zijn onder andere ontleend aan Kooijman (1986b) en aan Kooijman & van Haren (1990).

1. De energie die gebruikt wordt voor onderhoud $\dot{M}$, voor groei $\dot{W}$ en voor reproductie en ontwikkeling gaat ten koste van de **opgeslagen energie**.
2. Bij een gegeven grootte, hangen de grootte-specifieke opslag en haar dynamica niet af van een **verdelingsregel** voor de gebruikte energie.
3. **Onderhouds-energie** is proportioneel tot structureel biovolume $M = \epsilon W$. Als niet genoeg energie beschikbaar is voor onderhoud, sterft het organisme.
4. Een eenheid **toename in grootte** kost een vaste hoeveelheid η aan energie.
5. **Assimilatie** $\dot{A}$ is proportioneel tot ingestie $\dot{I}$: $\dot{A} = \dot{I} \{A_m\}/[S_m]$.
6. **Ingestie** start bij geboortegrootte.
7. **Ingestie** is proportioneel tot $W^{2/3}$ (oppervlak): $\dot{I} = \{I_m\} f W^{2/3}$.
8. De **geschaalde functionele respons** f hangt hyperbolisch af van de **voedseldichtheid** X : $f = X/(X + K)$.
9. Ontwikkeling stopt en reproductie begint bij **grootte** W_j (structureel biovolume!!).
10. **Begincondities** voor grootte en opslag zijn $(0, S_0)$.
11. Energie investering in groei is **monotoon stijgend** met toenemende grootte-specifieke opslag.
12. Het organisme is **isomorf** tijdens zijn of haar groei, zodat elk orgaan een vaste fractie van het structurele biovolume inneemt (Kooijman & van Haren, 1990).
13. De chemische samenstelling van het niet-waterige deel van het structurele biovolume en van de energiereserves is constant: **homeostasis** (Kooijman & van Haren, 1990). Bovendien wordt verondersteld dat de verschillende weefsels een gelijke soortelijke

dichtheid d_s bezitten (impliciete aanname).

14. Bij **energieschaarste** wordt energie met prioriteit toegekend aan somatisch onderhoud en *maturity maintenance* terwijl de resterende energie naar reproductie gaat (impliciete aanname).
15. De **verdeling** van contaminanten over de verschillende compartimenten is een instantaan proces (Kooijman & van haren, 1990).
16. De verdelingsparameter P_{ca} van contaminanten tussen het energie- en het watercompartiment is voor zowel metalen als organische verbindingen (veel) groter dan 1: $P_{ca} \gg 1$ (Schepers *et al.*, 1991).

Appendix 2

Wiskundige afleiding van het DEB-model

De onderstaande afleiding van het Dynamisch Energie Budget model is gebaseerd op Kooijman (1986a; *in voorbereiding*; pers. comm.), Zonneveld (1992; pers. comm.) en het SAWES rapport 91.03. Enkele notatie conventies vooraf. Variabelen en parameters tussen accolades {...} zijn gerelateerd aan het oppervlak van het organisme (bijvoorbeeld het darmoppervlak als het gaat om de ingestie van voedsel). Vierkante haken [...] geven aan dat een volume gerelateerde parameter of variabele wordt bedoeld. Verder geeft een punt boven de letter (bijvoorbeeld: $\dot{A}$) aan dat het gaat om een snelheid, en een accent (bijvoorbeeld: $\dot{W}$) dat de afgeleide van een functie wordt genomen (in dit geval: dW/dt).

In algemene termen geformuleerd ziet het model er als volgt uit (zie Ross & Nisbet, 1990):

$$\frac{dW^*}{dt} = (\kappa \dot{C} - \dot{M}), \quad (A2.1)$$

$$\frac{dS}{dt} = \dot{A} - \dot{C} \quad (A2.2)$$

$$\frac{dR_e}{dt} = (1-\kappa)\dot{C} - \dot{M}_m \quad (A2.3)$$

waarbij W^* , S en R_e staan voor de energiestromen van respectievelijk groei, opslag en reproductie en de variabelen $\dot{A}$, $\dot{C}$, $\dot{M}$ en $\dot{M}_m$ voor de assimilatiesnelheid, de gebruikssnelheid, de onderhoudssnelheid en de *maturity maintenance* (zie verder).

Ingestiesnelheid ($\dot{I}$; cm³/d) wordt verondersteld af te hangen van een Holling type II functionele respons ($f=X/(K+X)$; dimensieloos) en is proportioneel tot het oppervlak van de darm of filter orgaan:

$$\dot{I} = \{I_m\} f W^{2/3} \quad (A2.4)$$

met $\{I_m\}$ de oppervlak-gerelateerde maximale ingestiesnelheid (cm/d).

Het opgenomen voedsel wordt via een vaste conversie omgezet in assimilatieprodukten. De assimilatie snelheid wordt beschreven als:

$$\dot{A} = \{A_m\} f W^{2/3} \quad (A2.5)$$

waarbij $\dot{A}$ staat voor de assimilatiesnelheid (KJ/d) en $\{A_m\}$ voor de maximale oppervlak-gerelateerde assimilatiesnelheid (KJ/cm²/d). De assimilatiesnelheid verhoudt zich tot de ingestiesnelheid als $\dot{A}/\{A_m\} = \dot{I}/\{I_m\}$.

De verandering in geschaalde energie is een lineair proces met parame-

ter p als lineariteitsconstante:

$$\frac{d[S]}{dt} = \frac{A}{W} - p[S] \quad (\text{A2.6})$$

Bij een constant hoog voedselaanbod ($f=1$), zal de hoeveelheid energie in opslag niet veranderen en is $[S]$ gelijk aan $[S_m]$, zodat geldt:

$$\frac{d[S]}{dt} = 0 \Rightarrow p = \frac{\{A_m\} f W^{2/3}}{[S_m] W} = \frac{\{A_m\} W^{-1/3}}{[S_m]} \quad (\text{A2.7})$$

Invullen levert:

$$\frac{d[S]}{dt} = \frac{\{A_m\} f W^{2/3}}{W} - \frac{\{A_m\} W^{-1/3}}{[S_m]} [S] \quad (\text{A2.8})$$

$$\frac{d[S]}{dt} = \{A_m\} W^{-1/3} \left(f - \frac{[S]}{[S_m]} \right) \quad (\text{A2.9})$$

Bij deling door $[S_m]$ resulteert dat in:

$$\frac{de}{dt} = v W^{-1/3} (f - e) \quad (\text{A2.10})$$

waarbij v staat voor de *energy conductance* $\{A_m\}/[S_m]$ (cm/d) en e voor de geschaalde energievoorraad $[S]/[S_m]$ (dimensieloos).

Voor de situatie dat de assimilatiesnelheid gelijk is aan nul ($f=0$ en $A=0$), kan de vergelijking voor de gebruikssnelheid $\dot{C}$ worden afgeleid:

$$\dot{C} = -\frac{dS}{dt} \quad (\text{A2.11})$$

$$\dot{C} = \frac{d(e [S_m] W)}{dt} \quad (\text{A2.12})$$

$$\dot{C} = [S_m] \left[-W \frac{de}{dt} - e \frac{dW}{dt} \right] \quad (\text{A2.13})$$

Omdat $f=0$, geldt dat $de/dt = -evW^{1/3}$:

$$\dot{C} = [S_m] \left[evW^{2/3} - e \frac{dW}{dt} \right] \quad (\text{A2.14})$$

Een vaste fractie (κ) van de energie gebruikssnelheid $\dot{C}$ wordt aangewend voor groei (ηW) en onderhoud (ζW), de rest ($1 - \kappa$) gaat naar reproductie en ontwikkeling.

$$\kappa \dot{C} = \zeta W + \eta \frac{dW}{dt} \quad (\text{A2.15})$$

Invullen van de gebruiksfunctie $\dot{C}$ (A2.14) levert:

$$\eta \frac{dW}{dt} + \kappa e [S_m] \frac{dW}{dt} = \kappa e v [S_m] W^{2/3} - \zeta W \quad (\text{A2.16})$$

$$\Leftrightarrow \frac{dW}{dt} = \frac{v \kappa e [S_m] W^{2/3} - \zeta W}{\kappa e [S_m] + \eta} \quad (\text{A2.17})$$

$$\Leftrightarrow \frac{dW}{dt} = \frac{\left[e \nu W^{2/3} - \frac{\zeta}{\kappa [S_m]} W \right] \kappa [S_m]}{\left[e + \frac{\eta}{\kappa [S_m]} \right] \kappa [S_m]} \quad (\text{A2.18})$$

$$\Leftrightarrow \frac{dW}{dt} = \frac{e \nu W^{2/3} - b W}{e + a} \quad (\text{A2.19})$$

waarbij a en b samengestelde constanten zijn ($a = \eta/(\kappa[S_m])$ en $b = \zeta/(\kappa[S_m])$). Bij constante voedseldichtheid f wordt de geschaalde energieopslag e gelijk aan f en gaat de groeivergelijking over in de Von Bertalanffy vergelijking $dW/dt = \rho W^{2/3} - \gamma W$, waarbij ρ en γ staan voor respectievelijk de *rate of synthesis per unit 'physiological surface'* en *rate of destruction of mass per unit mass* (Beverton & Holt, 1957). De constante γ heeft geen enkele directe relatie met de later te gebruiken hulpvariabele van het accumulatiemodel.

We kunnen nu de vergelijking voor de gebruikssnelheid $\dot{C}$ (A2.14) verder invullen:

$$\dot{C} = \frac{e[S_m]}{e+a} (a \nu W^{2/3} + b W) \quad (\text{A2.20})$$

De energiestroom naar reproductie en ontwikkeling is $1-\kappa$ maal de gebruikssnelheid $\dot{C}$. Vermenigvuldigen van vergelijkingen (A2.15) met $1-\kappa/\kappa$ geeft:

$$(1-\kappa)\dot{C} = \frac{1-\kappa}{\kappa} \zeta W + \frac{1-\kappa}{\kappa} \eta \frac{dW}{dt} \quad (\text{A2.21})$$

De eerste term na het is gelijk teken staat voor de *maturity maintenance* en wordt boven de juveniele grootte gefixeerd. De tweede term staat voor de reproductiesnelheid.

De reproductiesnelheid R_c kan ook worden afgeleid als:

$$\frac{dR_c}{dt} = (1-\kappa)\dot{C} - \dot{M}_m \quad (\text{A2.22})$$

Als $W > W_j$ geldt dan dat:

$$\Leftrightarrow \frac{dR_c}{dt} = (1-\kappa) \left[\frac{e[S_m]}{e+a} (a \nu W^{2/3} + b W) \right] - \frac{1-\kappa}{\kappa} \zeta W_j \quad (\text{A2.23})$$

$$\Leftrightarrow \frac{dR_c}{dt} = (1-\kappa) \left[\frac{e[S_m]}{e+a} (a \nu W^{2/3} + b W) \right] - \frac{1-\kappa}{\kappa} b \kappa [S_m] W_j \quad (\text{A2.24})$$

$$\Leftrightarrow \frac{dR_c}{dt} = (1-\kappa) [S_m] \left[\frac{e}{e+a} (a \nu W^{2/3} + b W) - b W_j \right] \quad (\text{A2.25})$$

De energie voor reproductie (R_c) wordt geschaald naar de maximale energiedichtheid $[S_m]$: $R = R_c/[S_m]$. Daardoor gaat A2.25 over in:

$$\frac{dR}{dt} = (1-\kappa) \left[\frac{e}{e+a} (a \nu W^{2/3} + b W) - b W_j \right] \quad (\text{A2.26})$$

Tot dusver is telkens aangenomen dat de mossel voldoende energie voorhanden had om zowel te kunnen groeien als te reproduceren.

Groei stopt als dW/dt gelijk is aan 0, oftewel als het geschaalde ener-

gienivo voldoet aan $e = (b/v) \cdot W^{1/3}$. Energie allocatie naar reproductie blijft doorgaan, maar de Kappa-regel wordt niet meer gevolgd. In plaats daarvan worden allereerst de "onderhoudskosten" van het structureel biovolume en *maturity maintenance* "betaald", en de overblijvende energie wordt dan naar reproductie gestuurd (zie figuur 3.4):

$$\frac{dR_c}{dt} = C - \dot{M} - \dot{M}_m \quad (A2.27)$$

$$\Leftrightarrow \frac{dR_c}{dt} = e[S_m] \left(v W^{2/3} - \frac{dW}{dt} \right) - \zeta W - \zeta \frac{1-\kappa}{\kappa} W_j \quad (A2.28)$$

Omdat dW/dt gelijk wordt gesteld aan nul, en reproductie wordt geschaald naar de maximale energiedichtheid, gaat vergelijking A2.28 over in:

$$\frac{dR}{dt} = e v W^{2/3} - b \kappa W - (1-\kappa) b W_j \quad (A2.29)$$

Voorwaarde hierbij is dat de energievoorraad toereikend moet zijn voor het metabolische onderhoud. Met andere woorden:

$$e v W^{2/3} \geq b \kappa W + (1-\kappa) b W_j \quad (A2.30)$$

$$\text{dus} \quad e \geq \kappa \frac{b}{v} W^{1/3} + (1-\kappa) \frac{b}{v} W_j W^{-2/3} \quad (A2.31)$$

Als de geschaalde energie e onder dit nivo komt, overlijdt de wiskundige mossel.

Voor de beschrijving van de accumulatie van xenobiotische stoffen is nog een andere maat nodig voor de reproductie: de (dimensieloze) reproductieve energie-dichtheid r die gedefinieerd wordt als:

$$r = \frac{R}{W} \quad \Rightarrow \quad \frac{dr}{dt} = \frac{R' W - R W'}{W^2} \quad (A2.32)$$

Een andere interpretatie van r is als de verhouding tussen de energie in het reproductiecompartiment en de maximale energie in het opslag compartiment. Aannemende dat de samenstelling van beide compartimenten ongeveer gelijk, wordt dat gelijkgesteld aan een verhouding in volumes

$$r = \frac{R_c}{S_m} = \frac{R[S_m]}{S_m} = \frac{R}{W} \quad (A2.33)$$

Accumulatie

In de mossel worden vier compartimenten (volumes) onderscheiden (zie figuur 3.2): het "waterige" compartiment (V_w), het energie compartiment (V_e), het reproductie compartiment (V_r) en het structurele compartiment (V_s). Het reproductie-compartiment heeft dezelfde samenstelling als het energie-compartiment.

Het volume van het waterige compartiment bestaat uit het waterige deel van de structurele biovolume (een vaste fractie) plus het waterige deel van het energie-compartiment. De achterliggende aanname is dat

het gebruik van energie geen reductie in het gewicht oplevert omdat er water voor het energiehoudende weefsel in de plaats komt. Het reproductiecompartiment kent geen vervanging van energie door water.

$$V_a = (1 - \alpha_w)W + (1 - e)\alpha_e W \quad (A2.34)$$

De volumes van de overige compartimenten zijn:

$$V_w = \alpha_w W \quad (A2.35)$$

$$V_e = \alpha_e e W \quad (A2.36)$$

$$V_r = \alpha_e r W \quad (A2.37)$$

Het totale natgewicht wordt berekend met de formule:

$$W_w = d_s(V_a + V_w + V_e + V_r) = d_s(1 + \alpha_e(1 + r))W \quad (A2.38)$$

De totale hoeveelheid aanwezige contaminanten in het organisme wordt beschreven als:

$$C_+ = C_a + C_w + (C_e + C_r) \quad (A2.39)$$

$$\Leftrightarrow C_+ = V_a c_a + V_w c_w + (V_e c_e + V_r c_e) \quad (A2.40)$$

$$\Leftrightarrow C_+ = [(1 - \alpha_w)W + \alpha_e(1 - e)W]c_a + [\alpha_w W]c_w + [\alpha_e e W]c_e + [\alpha_e r W]c_e \quad (A2.41)$$

$$\Leftrightarrow C_+ = [(1 - \alpha_w) + \alpha_e(1 - e)] + \alpha_w P_{wa} + ([\alpha_e e] + [\alpha_e r])P_{ea} W \quad (A2.42)$$

$$\Leftrightarrow C_+ = (1 + \alpha_e + \alpha_w(P_{wa} - 1) + \alpha_e e(P_{ea} - 1) + \alpha_e r P_{ea}) W c_a \quad (A2.43)$$

$$\Leftrightarrow C_+ = \alpha_e h W c_a \quad (A2.44)$$

De instantane verdelingsconstanten P_{ea} en P_{wa} zijn gedefinieerd als c_e/c_a en c_w/c_a respectievelijk. Verder geldt:

$$\gamma = 1 + \frac{1}{\alpha_e} + (P_{wa} - 1) \frac{\alpha_w}{\alpha_e} \quad (A2.45)$$

$$\text{en} \quad h = \gamma + (P_{ea} - 1)e + P_{ea} r \quad (A2.46)$$

De opname en eliminatie is proportioneel tot het oppervlak van een isomorf organisme (dus tot $W^{2/3}$) via een eenvoudige diffusie-achtige kinetiek:

$$\frac{dC_+}{dt} = W^{2/3}(r_{da}^* c_d + r_{pa}^* f c_p - r_{ad}^* c_a) \quad (A2.47)$$

Bovendien geeft differentiatie van vergelijking A2.44:

$$\frac{dC_+}{dt} = \alpha_e(h W) c'_a + \alpha_e(h' W + h W') c_a \quad (A2.48)$$

Combinatie van de vergelijkingen A2.47 en A2.48 levert:

$$\frac{dc_a}{dt} = \frac{r_{da} c_d + r_{pa} f c_p}{h W^{1/3}} - c_a \left[\frac{r_{da}}{h W^{1/3}} + \frac{W'}{W} + \frac{h'}{h} \right] \quad (A2.49)$$

De r 's zijn afgeleid van de r^* 's door deze laatste te delen door α_e . De concentratie op natgewicht basis worden geschreven als $c_{ww} = C_+/W_w$. Substitutie van vergelijkingen A2.44 en A2.38 geeft:

$$c_{ww} = \frac{\alpha_e c_a h W}{d_s(1+\alpha_e(1+r))W} = \frac{c_a h}{d_s(1+\alpha_e^{-1}+r)} \quad (A2.50)$$

$$\Leftrightarrow c_a = \frac{d_s(1+\alpha_e^{-1}+r)}{h} c_{ww} \quad (A2.51)$$

Differentiatie van A2.51:

$$\frac{dc_a}{dt} = \left[\frac{d_s(1+\alpha_e^{-1}+r)}{h} \right]' c_{ww} + \left[\frac{d_s(1+\alpha_e^{-1}+r)}{h} \right] c_{ww}' \quad (A2.52)$$

$$\Leftrightarrow \frac{dc_a}{dt} = \left[\frac{(1+\alpha_e^{-1}+r)'h - (1+\alpha_e^{-1}+r)h'}{h^2} \right] d_s c_{ww} + \left[\frac{d_s(1+\alpha_e^{-1}+r)}{h} \right] c_{ww}' \quad (A2.53)$$

$$\Leftrightarrow \frac{dc_a}{dt} = \left[\frac{r'h - (1+\alpha_e^{-1}+r)h'}{h^2} \right] d_s c_{ww} + \left[\frac{d_s(1+\alpha_e^{-1}+r)}{h} \right] c_{ww}' \quad (A2.54)$$

Vervolgens worden de vergelijkingen A2.49 en A2.51 aan elkaar gelijkgesteld en volgt (na veel rekenen maar zonder moeilijke stappen):

$$\frac{dc_{ww}}{dt} = \frac{r_{da}c_d + r_{pa}fc_p}{d_s(1+\alpha_e^{-1}+r)W^{1/3}} - c_{ww} \left[\frac{r_{ad}}{hW^{1/3}} + \frac{W'}{W} + \frac{r'}{1+\alpha_e^{-1}+r} \right] \quad (A2.55)$$

Het eliminatie deel van de laatste vergelijking wordt nog verder uitgewerkt:

$$\frac{r_{ad}}{hW^{1/3}} = \frac{r_{ad}/\gamma}{(1+(P_{ea}-1)\frac{e}{\gamma} + \frac{P_{ea}}{\gamma}r)W^{1/3}} \quad (A2.56)$$

Aangenomen wordt dat xenobiotische stoffen een grotere affiniteit hebben voor vetweefsel dan voor water (een aanname die met name voor metalen niet sterk lijkt) en dus dat $P_{ea} \gg 1$. Hierdoor kan vergelijking A2.56 worden vereenvoudigd tot:

$$\frac{r_{ad}}{hW^{1/3}} = \frac{\bar{r}_{ad}}{(1+P_{ea}(e+r))W^{1/3}} \quad (A2.57)$$

Met $\bar{r}_{ad} = r_{ad}/\gamma$ en $\bar{P}_{ea} = P_{ea}/\gamma$.

De uiteindelijke accumulatie/eliminatie is dan:

$$\frac{dc_{ww}}{dt} = \frac{r_{da}c_d + r_{pa}fc_p}{d_s(1+\alpha_e^{-1}+r)W^{1/3}} - c_{ww} \left[\frac{\bar{r}_{ad}}{(1+\bar{P}_{ea}(e+r))W^{1/3}} + \frac{W'}{W} + \frac{r'}{1+\alpha_e^{-1}+r} \right] \quad (A2.58)$$

Appendix 3

variabelen en parameters in de modellformulering

In het onderstaande overzicht zijn alleen de stofs specifieke variabelen en parameters van Cadmium opgenomen (CDW, CDDIS, CDPRT, TCD, TOTBCD, TOTRCD, RADCD, RDACD, RPACD en PGCD). De overige stoffen laten zich op soortgelijke wijze vervoegen:

CU	Copper
ZN	Zinc
CR	Chromium
P52 of PCB52	PCB 52
P153 of PCB153	PCB 153
BAP	Benz(a)pyreen
FLUA	Fluorantheen

Toestandvariabelen

Model	source	eenheid	Afleiding	Omschrijving
W	BIOVOL	cm ³		Structural biovolume of the mussel
e	STORAG	-	$[S]/[S_m]$	Scaled energy storage ($e=[S]/[S_m]$)
R	REPRO	cm ³	$R_e/[S_m]$	Scaled cumulative energy for reproduction
r	SCRPR	-	R/W	Reproductive energy density ($r=R/W$)
c _{ww}	CDW	µg Cd/g wet		Cd concentration in wet weight

Variabelen

Model	source	eenheid	Afleiding	Omschrijving
γ		-	$1 + 1/\alpha_e + P_{wa})\alpha_w/\alpha_e$	Helpvariable
A		KJ/d	$\{ \dot{A}_m \} fW^{2/3}$	Assimilation rate
c _a		µg Cd/cm ³		Cadmium conc. in aqueous compartment
c _d	CDDIS	µg Cd/ml		Cadmium conc. in water
c _e		µg Cd/cm ³		Cadmium conc. in storage compartment
c _p	CDPRT	µg Cd/ml		Cadmium conc. in food (per volume water)
c _w		µg Cd/cm ³		Cadmium conc. in structural compartment
c _{ww} '	TCD	µg Cd/g wet/d		Derivative of CDW
$\dot{C}$		KJ/d	-dS/dt	Energy utilization rate
C ₊	TOTBCD	µg Cd		Total Cd body
C _a		µg Cd		Total Cd in aqueous compartment
C _e		µg Cd		Total Cd in storage compartment
C _r	TOTRCD	µg Cd		Total Cd in reproductive compartment
C _w		µg Cd		Total Cd in structural compartment
e'	E	-		Derivative of STORAG
f	F	-		Scaled functional response
g		g glyc		Glycogenreserves
h		-	$\gamma + (P_{ea}-1)e + P_{ea}r$	Helpvariable
i		cm ³ /d	$\{ \dot{I}_m \} fW^{2/3}$	Ingestion rate
L	LENGTH	cm		Shell length
r'	SCR	-		Derivative of r

R_c		KJ		Cumulative reproductive energy
R'	R	cm ³		Derivative of REPRO
S		KJ		Energy storage
[S]		KJ/cm ³	S/W	Energy storage density
T	T	C		Water temperature
V_o	VOLA	cm ³		Aqueous volume
V_o	VOLE	cm ³		Volume of energy carrying tissue
V_r	VOLR	cm ³		Volume of reproductive energy storage
$\dot{V}_{O_2}$		g/d		Respiration rate
V_w	VOLW	cm ³		Volume of non-aqueous structural biovolume
W^*		KJ		Total energy spenditure on growth
W'	BIO	cm ³		Derivative of struct. biovolume (BIOVOL)
W_d	DRYW	g dry		Mussel dryweight
W_w	WET	g wet		Mussel wetweight
X	FOOD	mg POC/L		POC conc. in water

Parameters

Model	source	eenheid	Afleiding	Omschrijving
α	FSHAPE	-		Shape coefficient
α_o	ALPHA E	-		Max. vol. energy reserves/struct. biovolume
α_w	ALPHA W	-		Non-aqueous fraction of struct. bodyvolume
ξ		KJ/cm ³ /d		Volume specific energy for somatic maint
η		KJ/cm ³		Volume specific energy for growth
ρ		-		Von Bertalanffy growth rate
γ		-		Von Bertalanffy rate of destruction
κ	KAP	-		Fraction of energy for growth and maint
a	A	-	$\eta/(\kappa[S_m])$	Energy investment ratio
$\{A_m\}$		KJ/cm ² /d		Max. surface area-specific assimilation rate
b	B	1/d	$\xi/(\kappa[S_m])$	Helpvariable
b_{mv}	BASALCU	$\mu\text{g Cu/g wet}$		Basalneed Copper
d_s	DS	g wet/cm ³		Specific density of the body
$\{I_m\}$		cm/d		Maximal surface area-specific ingestion rate
K	K	mg POC/L		Saturation constant of functional response
m		1/d	ξ/η	Maintenance rate constant
P_{eq}	PGCD	-		Partitioncoefficient P_m for Cd
r_{ad}		cm/d		Transport rate from organism to water
$\frac{r_{ad}}{r_{ad}^*}$		cm/d	r_{ad}^*/α_o	Scaled transport rate from organism to water
$\frac{r_{ad}}{r_{ad}^*}$	RADCD	cm/d	r_{ad}/γ	Cd elimination rate
r_{da}		cm/d		Transport rate from water to organism
r_{da}	RDACD	cm/d	r_{da}^*/α_w	Cd uptake rate from water
r_{pa}	RPACD	cm/d		Transport rate from food to organism
r_{pa}	RPACD	cm/d	r_{pa}^*/α_o	Cd uptake rate from food
S_m		KJ		Maximum energy storage
$[S_m]$		KJ/cm ³	S_m/W	Maximum energy storage density
T_A	TA	K		Arrhenius temperature
v	V	cm/d		Energy conductance $\{A_m\}/[S_m]$
W_j	WJ	cm ³		Structural bodyvolume at full maturation

Appendix 4

Variabelen, parameters en forcing functions in de source-code

Toestandsvariabelen

Source	model	eenheid	Omschrijving
BIOVOL	W	cm ³	Structural biovolume of the mussel
STORAG	e	-	Scaled energy storage ($e=[S]/[Sm]$)
REPRO	R	cm ³	Scaled cumulative energy for reproduction
SCRPR	r	-	Reproductive energy density ($r=R/W$)
CDW	c _{ww}	µg Cd/g wet	Cd conc. in wet weight
CUW	c _{ww}	µg Cu/g wet	Cu conc. in wet weight
ZNW	c _{ww}	µg Zn/g wet	Zn conc. in wet weight
CRW	c _{ww}	µg Cr/g wet	Cr conc. in wet weight
PCB52W	c _{ww}	µg/g wet	PCB 52 conc. in wet weight
PCB153W	c _{ww}	µg/g wet	PCB 153 conc. in wet weight
BAPW	c _{ww}	µg/g wet	BaP conc. in wet weight
FLUAW	c _{ww}	µg/g wet	FluA conc. in wet weight

Variabelen

Source	model	eenheid	Omschrijving
AFDW		g afdw	Mussel ashfree dryweight
BAPA		µg BaP/g afdw	BaP conc. on ashfree dry weight basis
BAPD		µg BaP/g dry	BaP conc. on dryweight basis
BAPDIS	c _d	µg BaP/ml	BaP conc. in water
BAPF		µg BaP/g fat	BaP conc. on fat weight basis
BAPPRT	c _p	µg BaP/ml	BaP conc. in food (per volume water)
BIO	W'	cm ³	Derivative of structural biovolume (BIOVOL)
BT	b	1/d	Temperature corrected B
CDA		µg Cd/g afdw	Cd conc. on ashfree dryweight basis
CDD		µg Cd/g dry	Cd conc. on dryweight basis
CDDIS	c _d	µg Cd/ml	Cadmium conc. in water
CDPRT	c _p	µg Cd/ml	Cadmium conc. in food (per volume water)
CRA		µg Cr/g afdw	Chromium conc. on ashfree dryweight basis
CRDIS	c _d	µg Cr/ml	Chromium conc. in water
CRPRT	c _p	µg Cr/ml	Chromium conc. in food (per volume water)
CUA		µg Cu/g afdw	Copper conc. on ashfree dryweight basis
CUD		µg Cu/g dry	Copper conc. on dryweight basis
CUDIS	c _d	µg Cu/ml	Copper conc. in water
CUPRT	c _p	µg Cu/ml	Copper conc. in food (per volume water)
DRYW		g dry	Mussel dryweight
E	e'	-	Derivative of STORAG
ELIBAP		µg BaP/g wet/d	Helpvariable BaP elimination
ELICD		µg Cd/g wet/d	Helpvariable Cd elimination
ELICR		µg Cr/g wet/d	Helpvariable Cr elimination
ELICU		µg Cu/g wet/d	Helpvariable Cu elimination
ELIFLUA		µg FluA/g wet/d	Helpvariable FluA elimination
ELIP153		µg PCB153/g wet/d	Helpvariable PCB153 elimination
ELIP52		µg PCB52/g wet/d	Helpvariable PCB52 elimination
ELIZN		µg Zn/g wet/d	Helpvariable Zn elimination

F	f	-	Scaled functional response
FAFDW		g afdw/g wet	Fraction ashfree dryweight to wetweight
FATW		g fat	Mussel fatweight
FDW		g dry/g wet	Fraction dryweight to wetweight
FFAT		g fat/g wet	Fraction fatweight to wetweight
FLUAA		$\mu\text{g FluA/g afdw}$	FluA conc. on ashfree dry weight basis
FLUADIS	c_d	$\mu\text{g FluA/ml}$	FluA conc. in water
FLUAF		$\mu\text{g FluA/g fat}$	FluA conc. on fat weight basis
FLUAPRT	c_p	$\mu\text{g FluA/ml}$	FluA conc. in food (per volume water)
FOOD	X	mg POC/L	POC conc. in water
HR		-	Help variabele ($=1+1/\text{ALPHA E}+\text{SCRPR}$)
HW		-	Help variabele ($=W'/W$)
LENGTH	L	cm	Shell length
M13	$W^{1/3}$	cm	Help variable
P153DIS	c_d	$\mu\text{g PCB153/ml}$	PCB 153 conc. in water
P153PRT	c_p	$\mu\text{g PCB153/ml}$	PCB153 conc. in food (per volume water)
P52DIS	c_d	$\mu\text{g PCB52/ml}$	PCB 52 conc. in water
P52PRT	c_p	$\mu\text{g PCB52/ml}$	PCB 52 conc. in food (per volume water)
PCB153A		$\mu\text{g PCB153/g afdw}$	PCB153 conc. on ashfree dry weight basis
PCB153F		$\mu\text{g PCB153/g fat}$	PCB153 conc. on fat weight basis
PCB52A		$\mu\text{g PCB52/g afdw}$	PCB52 conc. on ashfree dryweight basis
PCB52F		$\mu\text{g PCB52/g fat}$	PCB52 conc. of fat weight basis
R	R'	cm^3	Derivative of REPRO
RSTOR		-	Helpvariable ($=bW^{1/3}/v$)
SCR	r'	-	Derivative of SCRPR
SPWNTM		-	Spawn time (Boolean-like function)
T	T	C	Water temperature
TBAP	c_{ww}'	$\mu\text{g BaP/g wet/d}$	Derivative of BAPW
TCD	c_{ww}'	$\mu\text{g Cd/g wet/d}$	Derivative of CDW
TCOR		-	Actual temperature correction factor
TCR	c_{ww}'	$\mu\text{g Cr/g wet/d}$	Derivative of CRW
TCU	c_{ww}'	$\mu\text{g Cu/g wet/d}$	Derivative of CUW
TFLUA	c_{ww}'	$\mu\text{g FluA/g wet/d}$	Derivative of FLUAW
TOTBBAP	C_+	$\mu\text{g BaP}$	Total BaP body
TOTBCD	C_+	$\mu\text{g Cd}$	Total Cd body
TOTBCR	C_+	$\mu\text{g Cr}$	Total Cr body
TOTBCU	C_+	$\mu\text{g Cu}$	Total Cu body
TOTBFLUA	C_+	$\mu\text{g FluA}$	Total FluA body
TOTBP153	C_+	$\mu\text{g PCB153}$	Total PCB153 body
TOTBP52	C_+	$\mu\text{g PCB52}$	Total PCB52 body
TOTBZN	C_+	$\mu\text{g Zn}$	Total Zn body
TOTRBAP	C_r	$\mu\text{g BaP}$	Total BaP in reproductive energy storage
TOTRCD	C_r	$\mu\text{g Cd}$	Total Cd in reproductive energy storage
TOTRCR	C_r	$\mu\text{g Cr}$	Total Cr in reproductive energy storage
TOTRCU	C_r	$\mu\text{g Cu}$	Total Cu in reproductive energy storage
TOTRFLUA	C_r	$\mu\text{g FluA}$	Total FluA in reproductive energy storage
TOTRP153	C_r	$\mu\text{g PCB153}$	Total PCB153 in reproductive energy stor.
TOTRP52	C_r	$\mu\text{g PCB52}$	Total PCB52 in reproductive energy stor.
TOTRZN	C_r	$\mu\text{g Zn}$	Total Zn in reproductive energy storage
TP153	c_{ww}'	$\mu\text{g PCB153/g wet/d}$	Derivative of PCB153W
TP52	c_{ww}'	$\mu\text{g PCB52/g wet/d}$	Derivative of PCB52W
TZN	c_{ww}'	$\mu\text{g Zn/g wet/d}$	Derivative of ZNW
UPTFBAP		$\mu\text{g BaP/g wet/d}$	Helpvariable BaP uptake from food
UPTFCD		$\mu\text{g Cd/g wet/d}$	Helpvariable Cd uptake from food
UPTFCR		$\mu\text{g Cr/g wet/d}$	Helpvariable Cr uptake from food
UPTFCU		$\mu\text{g Cu/g wet/d}$	Helpvariable Cu uptake from food
UPTFFLUA		$\mu\text{g FluA/g wet/d}$	Helpvariable FluA uptake from food
UPTFP153		$\mu\text{g PCB153/g wet/d}$	Helpvariable PCB153 uptake from food
UPTFP52		$\mu\text{g PCB52/g wet/d}$	Helpvariable PCB52 uptake from food
UPTFZN		$\mu\text{g Zn/g wet/d}$	Helpvariable Zn uptake from food

UPTWBAP		$\mu\text{g BaP/g wet/d}$	Helpvariable BaP uptake from water
UPTWCD		$\mu\text{g Cd/g wet/d}$	Helpvariable Cd uptake from water
UPTWCR		$\mu\text{g Cr/g wet/d}$	Helpvariable Cr uptake from water
UPTWCU		$\mu\text{g Cu/g wet/d}$	Helpvariable Cu uptake from water
UPTWFLUA		$\mu\text{g FluA/g wet/d}$	Helpvariable FluA uptake from water
UPTWP153		$\mu\text{g PCB153/g wet/d}$	Helpvariable PCB153 uptake from water
UPTWP52		$\mu\text{g PCB52/g wet/d}$	Helpvariable PCB52 uptake from water
UPTWZN		$\mu\text{g Zn/g wet/d}$	Helpvariable Zn uptake from water
VOLA	V_a	cm^3	Aqueous volume
VOLE	V_o	cm^3	Volume of energy carrying tissue
VOLR	V_r	cm^3	Volume of reproductive energy storage
VOLW	V_w	cm^3	Volume of non-aqueous structural biovolume
VT	v	cm/d	Temperature corrected V
WET	W_w	g wet	Mussel wetweight
ZNA		$\mu\text{g Zn/g afdw}$	Zinc conc. on ashfree dryweight basis
ZNDIS	c_d	$\mu\text{g Zn/ml}$	Zinc conc. in water
ZNPR	c_p	$\mu\text{g Zn/ml}$	Zinc conc. in food (per volume water)

Forcing functions

Source	model	eenheid	Omschrijving
AFDWTMS		g afdw/g wet	Fraction ashfreedryweight to wetweight
BAPPTMS	$c_p(t)$	$\mu\text{g BaP/g SM dry}$	Particulate adsorbed conc. of BaP
BAPTMS	$c_d(t)$	$\mu\text{g BaP/ml}$	Dissolved conc. of BaP
CDPTMS	$c_p(t)$	$\mu\text{g Cd/g SM dry}$	Particulate adsorbed conc. of Cadmium
CDTMS	$c_d(t)$	$\mu\text{g Cd/ml}$	Dissolved conc. of cadmium
CRPTMS		$\mu\text{g Cr/g SM dry}$	Particulate adsorbed conc. of Chromium
CUPTMS		$\mu\text{g Cu/g SM dry}$	Particulate adsorbed conc. of Copper
CUTMS	$c_d(t)$	$\mu\text{g Cu/ml}$	Dissolved conc. of Copper
DWTMS		g dry/g wet	Fraction dryweight to wetweight
FATTMS		g fat/g wet	Fraction fatweight to wetweight
FLUAPTMS		$\mu\text{g FluA/g SM dry}$	Particulate adsorbed conc. of FluA
FLUATMS	$c_d(t)$	$\mu\text{g FluA/ml}$	Dissolved conc. of FluA
P153PTMS		$\mu\text{g P153/g SM dry}$	Particulate adsorbed conc. of PCB 153
P153TMS	$c_d(t)$	$\mu\text{g P153/ml}$	Dissolved conc. of PCB 153
P52PTMS		$\mu\text{g P52/g SM dry}$	Particulate adsorbed conc. of PCB 52
P52TMS	$c_d(t)$	$\mu\text{g P52/ml}$	Dissolved conc. of PCB 52
POCTMS	$X(t)$	mg POC/L	Food (POC) conc. in water
SPWNTMS		-	Time series for spawning
SUSP		g SM/ml	Conc. suspended matter in water
TEMP	$T(t)$	Degree C	Water temperature
ZNPTMS		$\mu\text{g Zn/g SM dry}$	Particulate adsorbed conc. of Zinc
ZNTMS	$c_d(t)$	$\mu\text{g Zn/ml}$	Dissolved conc. of Zinc

Parameters

Source	model	eenheid	Omschrijving
A	a	-	Growth cost/(kappa*[Sm])
ALPHAE	α_o	-	Max. vol. energy reserves/structural biovolume
ALPHAW	α_w	-	Non-aqueous fraction of structural bodyvolume
B	b	1/d	Maintenance cost/(kappa*[Sm])
BASALCU	b_{ww}	$\mu\text{g Cu/g wet}$	Basalneed Copper
BASALZN	b_{ww}	$\mu\text{g Zn/g wet}$	Basalneed Zinc
DS	d_s	g wet/cm^3	Specific density of the body
FSHAPE	α	-	Shape coefficient
K	K	mg POC/L	Saturation constant of functional response
KAP	κ	-	Fraction of energy for growth and maintenance

PGBAP	$\bar{P}_{ea}$	-	Partition coefficient P_{ea} for BaP
PGCD	$\bar{P}_{ea}$	-	Partitioncoefficient P_{ea} for Cd
PGCR	$\bar{P}_{ea}$	-	Partitioncoefficient P_{ea} for Cr
PGCU	$\bar{P}_{ea}$	-	Partitioncoefficient P_{ea} for Cu
PGFLU	$\bar{P}_{ea}$	-	Partition coefficient for FluA
PGP153	$\bar{P}_{ea}$	-	Partition coefficient P_{ea} for PCB 153
PGP52	$\bar{P}_{ea}$	-	Partition coefficient P_{ea} for PCB 52
PGZN	$\bar{P}_{ea}$	-	Partition coefficient P_{ea} for Zn
PSCRPR	r_0	-	Initialization of reproductive energy density
PSTORAG	e_0	-	Initialization of scaled energy storage $[S]/[Sm]$
RADBAP	$\bar{r}_{ad}$	cm/d	BaP elimination rate
RADCD	$\bar{r}_{ad}$	cm/d	Cd elimination rate
RADCR	$\bar{r}_{ad}$	cm/d	Cr elimination rate
RADCU	$\bar{r}_{ad}$	cm/d	Cd elimination rate
RADFLU	$\bar{r}_{ad}$	cm/d	FluA elimination rate
RADP153	$\bar{r}_{ad}$	cm/d	PCB 153 elimination rate
RADP52	$\bar{r}_{ad}$	cm/d	PCB 52 elimination rate
RADZN	$\bar{r}_{ad}$	cm/d	Zn elimination rate
RDABAP	r_{da}	cm/d	BaP uptake rate from water
RDACD	r_{da}	cm/d	Cd uptake rate from water
RDACR	r_{da}	cm/d	Cr uptake rate from water
RDACU	r_{da}	cm/d	Cu uptake rate from water
RDAFLU	r_{da}	cm/d	FluA uptake rate from water
RDAP153	r_{da}	cm/d	PCB 153 uptake rate from water
RDAP52	r_{da}	cm/d	PCB 52 uptake rate from water
RDAZN	r_{da}	cm/d	Zn uptake rate from water
RPABAP	r_{pa}	cm/d	BaP uptake rate from food
RPACD	r_{pa}	cm/d	Cd uptake rate from food
RPACR	r_{pa}	cm/d	Cr uptake rate from food
RPACU	r_{pa}	cm/d	Cu uptake rate from food
RPAFLU	r_{pa}	cm/d	FluA uptake rate from food
RPAP153	r_{pa}	cm/d	PCB 153 uptake rate from food
RPAP52	r_{pa}	cm/d	PCB 52 uptake rate from food
RPAZN	r_{pa}	cm/d	Zn uptake rate from food
TA	T_A	K	Arrhenius temperature
V	v	cm/d	Energy conductance $\{Am\}/[Sm]$
WJ	W_j	cm ³	Structural bodyvolume at full maturation

Appendix 5

Orginele source-code

Hieronder volgt de samengevatte source-code in Fortran zoals in maart 1991 opgeleverd door de VU (Anoniem, 1991). Het programma draait onder de RWS simulatieschil SENECA (Simulation ENvironment for ECological Application). De oorspronkelijke listing werd opgeleverd voor SENECA 1.2. Momenteel (februari 1993) is een nieuwere versie 2.0 beschikbaar. In appendix 6 (blz. 59) is verbeterde en vernieuwde programmalisting opgenomen.

NB de vet gedrukte teksten zijn opmerkingen van de auteur van dit rapport.

```

SUBROUTINE FYS(TIME)
IMPLICIT REAL(A-Z)
REAL TIME

$INCLUDE:'MUSSEL.DCS'
$INCLUDE:'FYS.DCP'
$INCLUDE:'FYS.DCV'
C*****
C*****      DYNAMIC ENERGY BUDGET MODEL      *****
C*****      USED FOR ACCUMULATION -ELIMINATION *****
C*****      subroutines: METAL.FOR and OMICO.FOR *****
C*****
C-----      author: R.J.F. van Haren, Theoretical Biology -----
C-----      De Boelelaan 1087, Vrije Universiteit, Amsterdam--
C-----      version 1.1, 18-09-1990 -----
C-----
C Calculation of weight, storage and reproductive state with variable
C temperatures (Arrhenius temperature correction applied) and
C variable food input.
C !!! IMPORTANT !!! Rate constants are reported on 15 C in .PAR files
C STATE VARIABLES: MASS (size; cm**3 is equivalent to g wet weight)
C                   STORAG (energy reserves/max. energy reserves; -)
C                   REPRO (cum.energy to repro; cm**3)
C                   SCRPR (cum.energy to repro/max energy reserves;-)
C                   state variables are defined in MUSSEL.VAR
C
C OPM: hier blijkt dat de interpretatie van de variabele MASS nogal
C wisselend is. Met MASS wordt blijkbaar zowel een volume als een
C natgewicht aangeduid. Bovendien is het onduidelijk welk volume
C wordt beschouwd. Is dat het structurele biovolume ?? De modelin-
C terpretatie van de variabele W is echter uitsluitend als het
C structurele biovolume en heeft een veel complexere relatie tot
C natgewicht.
C DERIVED VARIABLES: LENGTH (length, cm)
C                   DRYW (dry weight; g dw)
C                   AFDW (ash free dry weight; g afdw)
C                   FATW (fat weight; g fat)
C                   derived variables are defined in FYS.VAR
C FORCING FUNCTIONS ARE DEFINED IN MUSSEL.FRC
C-----
C Temperature correction of rate constants V and B (defined in FYS.PAR)
C with Arrhenius temperature TA (defined in MUSSEL.PAR),
C reading timeseries TEMP(TIME):

      T      = TEMP(TIME)
      TCOR   = EXP(TA*(1./288.15-1./(273.15+T)))
      VT     = V*TCOR
      BT     = B*TCOR

C Calculation of food input: Hollings type II functional response,

```

C with saturation constant K (defined in FYS.PAR), reading
C timeseries POC(TIME):

```
FOOD = POCTMS(TIME)
F    = FOOD*(K + FOOD)
```

C Calculation of derivatives M of MASS and E of STORAG on basis of
C equations of the DEB model, see KOOIJMAN(1990),
C with compound parameter A (defined in FYS.PAR):

```
M = MAX(0.,((STORAG*VT*MASS**(2./3.)) - (BT*MASS))/(STORAG+A))
E = VT*(MASS**(-1./3.))*(F-STORAG)
```

C Calculation of derivative R of REPRO and SCR of SCRPR with an annual
C spawning period in spring (defined in SPWNTMS(TIME)).
C REPRO and R are then reset to 0.
C Reproduction only if body size greater then size at first maturation WJ.
C When MASS < WJ then REPRO=0 and SCRPR=0, but this give system-errors
C so a value 1.E-6 close to 0 is chosen.
C KAP and WJ are defined in FYS.PAR:

```
RSTOR = BT*MASS**(1./3.)/VT
SPWNTIM = SPWNTMS(TIME)

IF ((MASS .LT. WJ) .OR. (SPWNTIM .LT. 1)) THEN
  R = 0
  REPRO = 1.E-6
  SCRPR = 1.E-6
ELSE
  IF (STORAG .GE. RSTOR) THEN
    R = (1.-KAP)*STORAG*(VT*A*MASS**(2./3.))+BT*MASS
    R = R/(STORAG+A) - ((1.-KAP)*BT*WJ)
  ELSE
    R = (STORAG*VT*MASS**(2./3.)) - (KAP*BT*MASS)
    R = R - ((1.-KAP)*BT*WJ)
  ENDIF
ENDIF
```

In bovenstaande passage ontbreekt de mogelijkheid dat de energie-
hoeveelheid onvoldoende is voor zelfs het somatische onderhoud, en
dus dat de mossel doodgaat.

```
SCR = R/MASS - (REPRO*M)/(MASS*MASS)
```

C Conversion of volume (cm**3) to length (cm) with
C shape coefficient FSHAPE and to dry weight, ash free dry weight
C and fat weight with conversion factors FDW, AFDW and FATW
C (defined in MUSSEL.PAR):

```
LENGTH = MASS**(1./3.)/FSHAPE
DRYW = MASS*FDW
AFDW = MASS*AFDW
FATW = MASS*FATW
```

C Calculation of difference equations of state variables:

```
DMASS = DMASS + M
DSTORAG = DSTORAG + E
DREPRO = DREPRO + R
DSCRPR = DSCRPR + SCR
```

END


```
SUBROUTINE METAL(TIME)
IMPLICIT REAL(A-Z)
REAL TIME
```

```
$INCLUDE:'MUSSEL.DCS'
$INCLUDE:'METAL.DCP'
$INCLUDE:'METAL.DCV'
```

```
C-----
C*****
C***** METAL ACCUMULATION-ELIMINATION MODEL *****
C***** FOR MYTILUS EDULIS BASED ON ENERGY BUDGETS *****
C***** uses routine: FYS.FOR *****
C*****
C----- author: R.J.F. van Haren, Theoretical Biology -----
```

```

C----- De Boelelaan 1087, Vrije Universiteit, Amsterdam-----
C----- version 1.1, 18-9-1990-----
C-----
C Calculation of accumulation and elimination of metals with variable
C energetics of mussels based on variable inputs of food and temperature
C STATE VARIABLES: CDW cadmium conc. in mussel ug/g wet weight
C CUW copper conc. in mussel ug/g wet weight
C ZNW zinc conc. in mussel ug/g wet weight
C CRW chromium conc. in mussel ug/g wet weight
C DERIVED VARIABLES: CDD cadmium conc. in mussel ug/g dry weight
C CUD copper conc. in mussel ug/g dry weight
C ZND zinc conc. in mussel ug/g dry weight
C CRD chromium conc. in mussel ug/g dry weight
C CDA cadmium conc. in mussel ug/g ash free dry w.
C CUA copper conc. in mussel ug/g ash free dry w.
C ZNA zinc conc. in mussel ug/g ash free dry w.
C CRA chromium conc. in mussel ug/g ash free dry w.
C-----
C MASS,STORAG,SCRPR,F,M and TCOR are calculated in FYS.FOR,
C resp. volume, storage, scaled reprod., scaled functional response
C derivative of volume to time and temperature corr. factor at temp T

C Reading timeseries (defined with forcing functions in MUSSEL.FRC) for
C metal input. Dimensions: dissolved conc.(.DIS): ug/l
C part.ads.conc.(.PRT): ug/g susp.matter
C
  De particuliere concentratie wordt uitgedrukt in ug/g zwevend stof.
  Dit dient nog omgerekend te worden naar een volumemaat door te
  vermenigvuldigen met de zwevenstofconcentratie per liter.
  CDDIS = CDTMS(TIME)
  CDPRT = CDPMTS(TIME)
  CUDIS = CUTMS(TIME)
  CUPRT = CUPTMS(TIME)
  ZNDIS = ZNTMS(TIME)
  ZNPRT = ZNPMTS(TIME)
  CRDIS = CRTMS(TIME)
  CRPRT = CRPTMS(TIME)

C Calculation of derivatives (netto accumulation or elimination) of
C metals in mussels, parameter ALPHA E and DS defined in MUSSEL.PAR:
  HW = M/MASS
  HR = 1.+(1./ALPHA E)+SCRPR
  M13 = MASS**((1./3.))

C Cadmium, copper, zinc and chromium (parameters defined in METAL.PAR):
  TCD = (TCOR*(RDACD*CDDIS + RPACD*F*CDPRT) / (DS*HR*M13))
  & - CDW*(TCOR*RDACD)/(M13*PGCD*(STORAG + SCRPR))
  & - HW - SCR/HR
  TCU = (TCOR*(RDACU*CUDIS + RPACU*F*CUPRT) / (DS*HR*M13))
  & - CUW*(TCOR*RDACU)/(M13*PGCU*(STORAG + SCRPR))
  & - HW - SCR/HR
  TZN = (TCOR*(RDAZN*ZNDIS + RPAZN*F*ZNPRT) / (DS*HR*M13))
  & - ZNW*(TCOR*RDAZN)/(M13*PGZN*(STORAG + SCRPR))
  & - HW - SCR/HR
  TCR = (TCOR*(RDACR*CRDIS + RPACR*F*CRPRT) / (DS*HR*M13))
  & - CRW*(TCOR*RDACR)/(M13*PGCR*(STORAG + SCRPR))
  & - HW - SCR/HR

  Bovenstaande vergelijkingen kloppen niet: de beide minnen op het
  eind moeten plussen zijn (dus: + HW + SCR/HR). Dit geldt ook voor
  de accumulatievergelijkingen in OMICO.FOR.

C Conversion of dimension of state variables to dryweight (.D)
C and ash free dry weight (.A) with conversion factors:
C FDW (defined in MUSSEL.VAR): fraction dry weight
C FADW (defined in MUSSEL.VAR): fraction ash free dry weight
  CDD = CDW/FDW
  CUD = CUW/FDW
  ZND = ZNW/FDW
  CRD = CRW/FDW

  CDA = CDW/FADW
  CUA = CUW/FADW
  ZNA = ZNW/FADW
  CRA = CRW/FADW

C Calculation of difference equations:
  DCDW = DCDW + TCD
  DCUW = DCUW + TCU

```

DZNW = DZNW + TZN
DCRW = DCRW + TCR

END

SUBROUTINE OMICO(TIME)

IMPLICIT REAL(A-Z)

REAL TIME

\$INCLUDE:'MUSSEL.DCS'

\$INCLUDE:'OMICO.DCP'

\$INCLUDE:'OMICO.DCV'

C-----

C*****

C***** OMICO ACCUMULATION-ELIMINATION MODEL *****

C***** FOR MYTILUS EDULIS BASED ON ENERGY BUDGETS *****

C***** uses routine: FYS.FOR *****

C*****

C----- author: R.J.F. van Haren, Theoretical Biology -----

C----- De Boelelaan 1087, Vrije Universiteit, Amsterdam -----

C----- version 1.1, 18-9-1990 -----

C-----

C Calculation of accumulation and elimination of metals with variable
C energetics of mussels based on variable inputs of food and temperature

C STATE VARIABLES: PCB52W: PCB52 conc. in mussel ug/g wet weight

C PCB153W: PCB153 conc. in mussel ug/g wet weight

C BAPW: BAP conc. in mussel ug/g wet weight

C FLUAW: FLUA conc. in mussel ug/g wet weight

C DERIVED VARIABLES: PCB52D: PCB52 conc. in mussel ug/g dry weight

C PCB153D: PCB153 conc. in mussel ug/g dry weight

C BAPD: BAP conc. in mussel ug/g dry weight

C FLUAD: FLUA conc. in mussel ug/g dry weight

C PCB52F: PCB52 conc. in mussel ug/g fat w.

C PCB153F: PCB153 conc. in mussel ug/g fat w.

C BAPF: BAP conc. in mussel ug/g fat w.

C FLUAF: FLUA conc. in mussel ug/g fat w.

C-----

C MASS,STORAG,SFLUAPR,F,M and TCOR are calculated in FYS.FOR,

C resp. volume, storage, scaled reprod., scaled functional response

C derivative of volume to time and temperature corr. factor at temp T

C Reading timeseries (defined with forcing functions in MUSSEL.FRC) for

C metal input. Dimensions: dissolved conc(..DIS): ug/l

C part.ads.conc(..PRT): ug/g susp.matter

P52DIS = CDTMS(TIME)

P52PRT = CDPTMS(TIME)

P153DIS = CDTMS(TIME)

P153PRT = CDPTMS(TIME)

BAPDIS = CDTMS(TIME)

BAPPRT = CDPTMS(TIME)

FLUADIS = CDTMS(TIME)

FLUAPRT = CDPTMS(TIME)

C Calculation of derivatives (netto accumulation or elimination) of

C metals in mussels, parameter ALPHAE and DS defined in MUSSEL.PAR:

HW = M/MASS

HR = 1.+(1./ALPHAE)+SCRPR

M13 = MASS**(1./3.)

C PCB52,PCB153,BAP and FLUA (parameters defined in OMICO.PAR):

TP52 = (TCOR*(RDAP52*P52DIS + RPAP52*F*P52PRT) / (DS*HR*M13))

& - PCB52W*((TCOR*RADP52)/(M13*PGP52*(STORAG + SCRPR))

& - HW - SCR/HR)

TP153 = (TCOR*(RDAP153*P153DIS + RPAP153*F*P153PRT) / (DS*HR*M13))

& - PCB153W*((TCOR*RADP153)/(M13*PGP153*(STORAG + SCRPR))

& - HW - SCR/HR)

TBAP = (TCOR*(RDABAP*BAPDIS + RPABAP*F*BAPPRT) / (DS*HR*M13))

& - BAPW*((TCOR*RADBAP)/(M13*PGBAP*(STORAG + SCRPR))

& - HW - SCR/HR)

TFLUA = (TCOR*(RDAFLU*FLUADIS + RPAFLU*F*FLUAPRT) / (DS*HR*M13))

& - FLUAW*((TCOR*RAFLU)/(M13*PGFLU*(STORAG + SCRPR))

& - HW - SCR/HR)

C Conversion of dimension of state variables to dryweight (..D)
C ash free dry weight (..A) and fat weight (..F) with conversion factors:
C FDW (defined in MUSSEL.VAR): fraction dry weight
C FADW (defined in MUSSEL.VAR): fraction ash free dry weight
C FFAT (defined in MUSSEL.VAR): fraction fat weight

PCB52D = PCB52W/FDW
PCB153D = PCB153W/FDW
BAPD = BAPW/FDW
FLUAD = FLUAW/FDW

PCB52A = PCB52W/FADW
PCB153A = PCB153W/FADW
BAPA = BAPW/FADW
FLUAA = FLUAW/FADW

PCB52F = PCB52W/FFAT
PCB153F = PCB153W/FFAT
BAPF = BAPW/FFAT
FLUAF = FLUAW/FFAT

C Calculation of difference equations:

DPCB52W = DPCB52W + TP52
DPCB153W = DPCB153W + TP153
DBAPW = DBAPW + TBAP
DFLUAW = DFLUAW + TFLUA

END

Appendix 6

verbeterde source-code

In deze appendix is de aangepaste en verbeterde source-code opgenomen. Extra Fortran-files (XSTART.FOR en EXTRA-FOR) zijn toegevoegd voor de initialisatie en om te kunnen volgen wat er in de verschillende compartimenten van de mossel gebeurt tijdens een simulatie.

```

C#####
C SENECA 2.0 (C) NIOO-CEMO/DGW
C
C          ***** XSTART.FOR *****
C
C          INITIALIZATION ROUTINE FOR THE MUSSEL MODEL
C
C state variables : BIOVOL, STORAG, REPRO, SCRPR
C
C author      : Martin Pastoors,
C              Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren,
C              Postbus 20907, 2500 EX DEN HAAG
C
C              13-04-1993
C
C##### more information: see bottom #####

      SUBROUTINE XSTART(TIME)

      IMPLICIT REAL(A-Z)
      REAL TIME
      INTEGER I

      INCLUDE 'MUSSEL.DCS'
      INCLUDE 'MUSSEL.DCP'
      INCLUDE 'MUSSEL.DCV'
      INCLUDE 'XSIMO.DEX'

      DO 10 I=1,XNCOMP,1
        STORAG(I) = PSTORAG
        SCRPR(I)  = PSCRPR
        BIOVOL(I) = WET(I)/(DS*(1+ALPHAE*(1+SCRPR(I))))
        REPRO(I)  = SCRPR(I)*BIOVOL(I)
10      CONTINUE
      END

C The subroutine XEND is designed for termination processes after a
C simulation. The subroutine is not used in the present model but has to
C be
C included for programmatic integrity.
      SUBROUTINE XEND(TIME)

      IMPLICIT REAL(A-Z)
      REAL TIME

      END

```

```

C#####
C SENECA 2.0 (C) NIOO-CEMO/DGW
C
C ***** FYS.FOR *****
C
C DYNAMIC ENERGY BUDGET MODEL USED FOR ACCUMULATION -ELIMINATION
C
C subroutines : METAL.FOR, OMICO.FOR and EXTRA.FOR
C state variables : BIOVOL, STORAG, REPRO, SCRPR
C derived variables : WET, LENGTH, DRYW, FATW
C
C author : R.J.F. van Haren, Theoretical Biology,
C Vrije Universiteit, De Boelelaan 1087, Amsterdam
C Version 1.1, 18-09-1990
C
C current version : Martin Pastoors,
C Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren,
C Postbus 20907, 2500 EX DEN HAAG
C
C 13-04-1993
C##### more information: see bottom #####

SUBROUTINE FYS(TIME)
  IMPLICIT REAL(A-Z)
  REAL TIME
  INTEGER I

  INCLUDE 'MUSSEL.DCS'
  INCLUDE 'FYS.DCP'
  INCLUDE 'FYS.DCV'

  DO 10 I = 1, XNCOMP, 1

C --- Initialization of forcing functions.

  T(I) = TEMP(I,TIME)
  EDW(I) = DWTMS(I,TIME)
  FFAT(I) = FATTMS(I,TIME)
  FOOD(I) = POCTMS(I,TIME)
  SPWNTIM = SPWNTMS(TIME)

C --- Initialization of temperature correction factor, temperature
C dependent rates, functional response, temporary variables.
  TCOR(I) = EXP(TA*(1./288.15-1./(273.15+T(I))))
  VT(I) = V*TCOR(I)
  BT(I) = B*TCOR(I)
  F(I) = FOOD(I)/(K + FOOD(I))
  RSTOR(I) = BT(I)*BIOVOL(I)**(1./3.)/VT(I)

C --- Deratives BIO of BIOVOL and E of STORAG
  BIO(I) = MAX(0.,((STORAG(I)*VT(I)*BIOVOL(I)**(2./3.)) -
    & (BT(I)*BIOVOL(I)))/(STORAG(I)+A))
  E(I) = VT(I)*(BIOVOL(I)**(-1./3.))*(F(I)-STORAG(I))

C --- Deratives R of REPRO and SCR of SCRPR

C --- This "IF" statement should guarantee that the mussel has enough
C spendable energie to pay for at least basic maintenance tasks.
  IF (STORAG(I) .GE. (KAP*RSTOR(I)+((1-KAP)*BT(I)*WJ)
    & /(VT(I)*BIOVOL(I)**(2./3.)))) THEN

C This "IF" deals with the situation of spawning and juvenile stages.
  IF ((BIOVOL(I) .LT. WJ) .OR. (SPWNTIM .LT. 1)) THEN
    R(I) = 0
    REPRO(I) = 1.E-6
    SCRPR(I) = 1.E-6
  ELSE

C This final "IF" statement distinguishes between allocation to
C reproduction in energy-rich and energy-scarce situations.
  IF (STORAG(I) .GE. RSTOR(I)) THEN
    R(I) = (1.-KAP)*(STORAG(I)/(STORAG(I)+A)
    & *(VT(I)*A*BIOVOL(I)**(2./3.))+BT(I)*BIOVOL(I))
    & -BT(I)*WJ
  
```

```

ELSE
    R(I) = (STORAG(I)*VT(I)*BIOVOL(I)**(2./3.))
    &      -(KAP*BT(I)*BIOVOL(I))-(1.-KAP)*BT(I)*WJ
ENDIF
ENDIF

SCR(I)=R(I)/BIOVOL(I)-(REPRO(I)*BIO(I))/(BIOVOL(I)*BIOVOL(I))

ELSE
    WRITE (*,*) ' '
    WRITE (*,*) '*** ERROR ***'
    WRITE (*,*) ' '
    WRITE (*,*) 'Energy supply is not sufficient to pay for '
    WRITE (*,*) 'basic somatic maintenance cost.'
    WRITE (*,*) ' '
    WRITE (*,*) ' '
    STOP
ENDIF

C --- Helpvariables for accumulation/elimination calculations in METAL.FOR
and OMICO.FOR
HW(I)   = BIO(I)/BIOVOL(I)
HR(I)   = 1.+(1./ALPHAЕ)+SCRPR(I)
M13(I)  = BIOVOL(I)**(1./3.)

C --- Length and weight conversions
WET(I)  = DS*BIOVOL(I)*(1+ALPHAЕ*(1.+SCRPR(I)))
LENGTH(I) = WET(I)**(1./3.)/FSHAPE
DRYW(I)  = WET(I)*FDW(I)
FATW(I)  = WET(I)*FFAT(I)

C --- Calculation of difference equations
DBIOVOL(I) = DBIOVOL(I) + BIO(I)
DSTORAG(I) = DSTORAG(I) + E(I)
DREPRO(I)  = DREPRO(I) + R(I)
DSCRPR(I)  = DSCRPR(I) + SCR(I)
10        CONTINUE
END

```

```

C#####
C SENECA 2.0 (C)
C NIOO/CEMO
C
C ***** METAL.FOR *****
C
C METAL ACCUMULATION-ELIMINATION MODEL FOR MYTILUS EDULIS BASED ON
C ENERGY BUDGETS
C
C uses routine : FYS.FOR
C state variables : CDW, CUW, ZNW, CRW
C derived variables : CDD, CUD, ZND, CRD
C
C author : R.J.F. van Haren, Theoretical Biology,
C Vrije Universiteit, De Boelelaan 1087, Amsterdam
C Version 1.1, 18-09-1990
C
C current version : Martin Pastoors,
C Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren,
C Postbus 20907, 2500 EX DEN HAAG
C
C 13-04-1993
C
C##### more information: see bottom #####
C
SUBROUTINE METAL(TIME)
C
IMPLICIT REAL(A-Z)
REAL TIME
INTEGER I
C
INCLUDE 'MUSSEL.DCS'
INCLUDE 'METAL.DCP'
INCLUDE 'METAL.DCV'
C
DO 10 I = 1, XNCOMP, 1
C --- Initialization metal concentrations in water and particulate (volume)
C IMPORTANT:
C Particulate concentrations (CDPRT etc) are given per VOLUME !!!
CDDIS(I) = CDTMS(I,TIME)
CUDIS(I) = CUTMS(I,TIME)
ZNDIS(I) = ZNTMS(I,TIME)
CRDIS(I) = CRTMS(I,TIME)
C
CDPRT(I) = CDPMTS(I,TIME)*SUSP(I,TIME)
CUPRT(I) = CUPMTS(I,TIME)*SUSP(I,TIME)
ZNPRT(I) = ZNPMTS(I,TIME)*SUSP(I,TIME)
CRPRT(I) = CRPMTS(I,TIME)*SUSP(I,TIME)
C --- Uptake dynamics for metals. Copper and Zinc require a minimum body
C --- concentration BASALCU and BASALZN.
C
UPTWCD(I) = (TCOR(I)*(RDACD*CDDIS(I)) / (DS*HR(I)*M13(I)))
UPTFCD(I) = (TCOR(I)*(RPACD*F(I)*CDPRT(I)) / (DS*HR(I)*M13(I)))
ELICD(I) = CDW(I)*((TCOR(I)*RADCD)/(M13(I)*(1+PGCD
& * (STORAG(I) + SCRPR(I)))) + HW(I) + SCR(I)/HR(I))
TCD(I) = UPTWCD(I) + UPTFCD(I) - ELICD(I)
C
UPTWCU(I) = (TCOR(I)*(RDACU*CUDIS(I)) / (DS*HR(I)*M13(I)))
UPTFCU(I) = (TCOR(I)*(RPACU*F(I)*CUPRT(I)) / (DS*HR(I)*M13(I)))
ELICU(I) = (CUW(I)-BASALCU)*((TCOR(I)*RADCU)/(M13(I)*(1+PGCU
& * (STORAG(I) + SCRPR(I)))) + HW(I) + SCR(I)/HR(I))
IF (CUW(I) .GT. BASALCU) THEN
TCU(I) = UPTWCU(I) + UPTFCU(I) - ELICU(I)
ELSE
TCU(I) = UPTWCU(I) + UPTFCU(I)
ENDIF
C
UPTWZN(I) = (TCOR(I)*(RDAZN*ZNDIS(I)) / (DS*HR(I)*M13(I)))
UPTFZN(I) = (TCOR(I)*(RPAZN*F(I)*ZNPRT(I)) / (DS*HR(I)*M13(I)))
ELIZN(I) = (ZNW(I)-BASALZN)*((TCOR(I)*RADZN)/(M13(I)*(1+PGZN
& * (STORAG(I) + SCRPR(I)))) + HW(I) + SCR(I)/HR(I))
IF (ZNW(I) .GT. BASALZN) THEN
TZN(I) = UPTWZN(I) + UPTFZN(I) - ELIZN(I)
ELSE

```

```

      TZN(I) = UPTWZN(I) + UPTFZN(I)
    ENDIF

    UPTWCR (I) = (TCOR(I)*(RDACR*CRDIS(I)) / (DS*HR(I)*M13(I)))
    UPTFCR (I) = (TCOR(I)*(RPACR*F(I)*CRPRT(I)) / (DS*HR(I)*M13(I)))
    ELICR (I) = CRW(I)*((TCOR(I)*RADCR)/(M13(I)*(1 + PGCR
    & * (STORAG(I) + SCRPR(I)))) + HW(I) + SCR(I)/HR(I))
    TCR(I) = UPTWCR(I) + UPTFCR(I) - ELICR(I)

C --- Conversions to different weight measures (dryweight)
    CDD(I)      = CDW(I)/FDW(I)
    CUD(I)      = CUW(I)/FDW(I)
    ZND(I)      = ZNW(I)/FDW(I)
    CRD(I)      = CRW(I)/FDW(I)

C --- Calculations of difference equations
    DCDW(I) = DCDW(I) + TCD(I)
    DCUW(I) = DCUW(I) + TCU(I)
    DZNW(I) = DZNW(I) + TZN(I)
    DCRW(I) = DCRW(I) + TCR(I)

10    CONTINUE

    END

```

```

C#####
C SENECA 2.0 (C)
C N100/CEMO
C
C ***** OMICO.FOR *****
C OMICO ACCUMULATION-ELIMINATION MODEL FOR MYTILUS EDULIS BASED ON
C ENERGY BUDGETS
C
C uses routine : FYS.FOR
C state variables : PCB52W, PCB153W, BAPW, FLUAW
C derived variables : PCB52D, PCB153D, BAPD, FLUAD
C : PCB52F, PCB153F, BAPF, FLUAF
C
C author : R.J.F. van Haren, Theoretical Biology,
C : Vrije Universiteit, De Boelelaan 1087, Amsterdam
C : Version 1.1, 18-09-1990
C
C current version : Martin Pastoors,
C : Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren,
C : Postbus 20907, 2500 EX DEN HAAG
C :
C : 13-04-1993
C
C##### more information: see bottom #####

SUBROUTINE OMICO(TIME)

IMPLICIT REAL(A-Z)
REAL TIME
INTEGER I

INCLUDE 'MUSSEL.DCS'
INCLUDE 'OMICO.DCP'
INCLUDE 'OMICO.DCV'

DO 10 I = 1, XNCOMP, 1

C --- Initialization omico concentrations in water and particulate
C IMPORTANT:
C Particulate concentrations (P52PRT etc) are given per VOLUME !!!
P52DIS(I) = P52TMS(I,TIME)
P153DIS(I) = P153TMS(I,TIME)
BAPDIS(I) = BAPTMS(I,TIME)
FLUADIS(I) = FLUATMS(I,TIME)

P52PRT(I) = P52PTMS(I,TIME)*SUSP(I,TIME)
P153PRT(I) = P153PTMS(I,TIME)*SUSP(I,TIME)
BAPPRT(I) = BAPPTMS(I,TIME)*SUSP(I,TIME)
FLUAPRT(I) = FLUAPTMS(I,TIME)*SUSP(I,TIME)

C --- Uptake dynamics for omico's.
UPTWP52(I) = (TCOR(I)*(RDAP52*P52DIS(I)))/(DS*HR(I)*M13(I))
UPTFP52(I) = (TCOR(I)*(RPAP52*F(I)*P52PRT(I)))/(DS*HR(I)
& *M13(I))
ELIP52(I) = PCB52W(I)*((TCOR(I)*RADP52)/(M13(I)*(1+PGP52
& *(STORAG(I) + SCRPR(I))))+HW(I) + SCR(I)/HR(I))
TP52(I) = UPTWP52(I) + UPTFP52(I) - ELIP52(I)

UPTWP153(I) = (TCOR(I)*(RDAP153*P153DIS(I)) / (DS*HR(I)*M13(I))
UPTFP153(I) = (TCOR(I)*(RPAP153*F(I)*P153PRT(I)))/(DS*HR(I)
& *M13(I))
ELIP153(I) = PCB153W(I)*((TCOR(I)*RADP153)/(M13(I)*(1+PGP153
& *(STORAG(I) + SCRPR(I))))+ HW(I) + SCR(I)/HR(I))
TP153(I) = UPTWP153(I) + UPTFP153(I) - ELIP153(I)

UPTWBAP(I) = (TCOR(I)*(RDABAP*BAPDIS(I)) / (DS*HR(I)*M13(I)))
UPTFBAP(I) = (TCOR(I)*(RPABAP*F(I)*BAPPRT(I)))/(DS*HR(I)
& *M13(I))
ELIBAP(I) = BAPW(I)*((TCOR(I)*RADBAP)/(M13(I)*(1+PGBAP
& *(STORAG(I) + SCRPR(I))))+ HW(I) + SCR(I)/HR(I))
TBAP(I) = UPTWBAP(I) + UPTFBAP(I) - ELIBAP(I)

UPTWFLUA(I) = (TCOR(I)*(RDAFLU*FLUADIS(I)))/(DS*HR(I)*M13(I))
UPTFFLUA(I) = (TCOR(I)*(RPAFLU*F(I)*FLUAPRT(I)))/(DS*HR(I)
& *M13(I))
ELIFLUA(I) = FLUAW(I)*((TCOR(I)*RADFLU)/(M13(I)*(1+PGFLU

```

```
&      *(STORAG(I) + SCRPR(I))) + HW(I) + SCR(I)/HR(I))
YFLUA(I) = UPTWFLUA(I) + UPTFFFLUA(I) - ELIFLUA(I)
```

C --- Conversions to different weight measures (dryweight and fat)

```
PCB52D(I) = PCB52W(I)/FDW(I)
PCB153D(I) = PCB153W(I)/FDW(I)
BAPD(I) = BAPW(I)/FDW(I)
FLUAD(I) = FLUAW(I)/FDW(I)
```

```
PCB52F(I) = PCB52W(I)/FFAT(I)
PCB153F(I) = PCB153W(I)/FFAT(I)
BAPF(I) = BAPW(I)/FFAT(I)
FLUAF(I) = FLUAW(I)/FFAT(I)
```

C Calculation of difference equations:

```
DPCB52W(I) = DPCB52W(I) + TP52(I)
DPCB153W(I) = DPCB153W(I) + TP153(I)
DBAPW(I) = DBAPW(I) + TBAP(I)
DFLUAW(I) = DFLUAW(I) + TFLUA(I)
```

10 CONTINUE

END

```

C#####
C SENECA 2.0 (C)
C NIOO/CEMO
C
C ***** EXTRA.FOR *****
C
C COMPARTMENT ANALYZING ROUTINE FOR ACCUMULATION/ELIMINATION MODEL
C BASED ON ENERGY BUDGETS
C
C variables : TOTBCD, TOTRCD (ug)
C VOLA, VOLW, VOLE, VOLR (cm**3)
C
C author : Martin Pastoors,
C Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren,
C Postbus 20907, 2500 EX DEN HAAG
C
C 13-04-1993
C
C##### more information: see bottom #####

SUBROUTINE EXTRA(TIME)

IMPLICIT REAL(A-Z)
REAL TIME

INCLUDE 'MUSSEL.DCS'
INCLUDE 'EXTRA.DCP'
INCLUDE 'EXTRA.DCV'
INCLUDE 'XSIMO.DEX'

DO 10 I = 1, XNCOMP, 1

C --- Calculations of total body burden and total burden in the
reproductive compartment
TOTBCD(I) = WET(I)*CDW(I)
TOTRCD(I) = (PGCD*WET(I)*CDW(I)*SCRPR(I))
& /(1.+PGCD*(STORAG(I)+SCRPR(I)))
TOTBCU(I) = WET(I)*CUW(I)
TOTRCU(I) = (PGCU*WET(I)*CUW(I)*SCRPR(I))
& /(1.+PGCU*(STORAG(I)+SCRPR(I)))
TOTBZN(I) = WET(I)*ZNW(I)
TOTRZN(I) = (PGZN*WET(I)*ZNW(I)*SCRPR(I))
& /(1.+PGZN*(STORAG(I)+SCRPR(I)))
TOTBCR(I) = WET(I)*CRW(I)
TOTRCR(I) = (PGCR*WET(I)*CRW(I)*SCRPR(I))
& /(1.+PGCR*(STORAG(I)+SCRPR(I)))

TOTBBAP(I) = WET(I)*BAPW(I)
TOTRBAP(I) = (PGBAP*WET(I)*BAPW(I)*SCRPR(I))
& /(1.+PGBAP*(STORAG(I)+SCRPR(I)))

TOTBFLUA(I) = WET(I)*FLUAW(I)
TOTRFLUA(I) = (PGFLU*WET(I)*FLUAW(I)*SCRPR(I))
& /(1.+PGFLU*(STORAG(I)+SCRPR(I)))

TOTBP52(I) = WET(I)*PCB52W(I)
TOTRP52(I) = (PGP52*WET(I)*PCB52W(I)*SCRPR(I))
& /(1.+PGP52*(STORAG(I)+SCRPR(I)))

TOTBP153(I) = WET(I)*PCB153W(I)
TOTRP153(I) = (PGP153*WET(I)*PCB153W(I)*SCRPR(I))
& /(1.+PGP153*(STORAG(I)+SCRPR(I)))

C --- Calculation of volumes of different compartments
VOLW(I) = ALPHAW*BIOVOL(I)
VOLE(I) = ALPHAE*STORAG(I)*BIOVOL(I)
VOLR(I) = ALPHAE*SCRPR(I)*BIOVOL(I)
VOLA(I) = BIOVOL(I)*((1.-ALPHAW)+ALPHAE*(1.-STORAG(I)))

10 CONTINUE
END

```

Appendix 7 tabellen

Tabel A7.1	Adema dataset (1981): laboratorium experimenten accumulatie en eliminatie van zware metalen door <i>Mytilus edulis</i> .	68
Tabel A7.2	Nospec (1989) dataset: drie meetpunten in de Noordzee loodrecht op de kust van Noordwijk op respectievelijk 2, 10 en 60 kilometer van de kust.	69
Tabel A7.3	JMP (Joint Monitoring Program) dataset over de jaren 1979 tot 1988.	70
Tabel A7.4	SAWES data van de Westerschelde (nog niet gepubliceerd). Meetjaar 1989.	71
Tabel A7.5	SAWES data (deel II)	72
Tabel A7.6	Overzicht van de eenheden van de meetdata uit de tabellen A7.1 t/m A7.4.	73
Tabel A7.7	Overzicht van de parameterschattingen voor de mossel <i>Mytilus edulis</i> .	74
Tabel A7.8	Overzicht van de accumulatieparameterschattingen (metalen) voor de mossel <i>Mytilus edulis</i> .	75
Tabel A7.9	Overzicht van de accumulatieparameterschattingen (organische verbindingen) voor de mossel <i>Mytilus edulis</i> .	76

A7.1 (tabel): Adema dataset (1981).

<u>Referentie Adema (1981)</u>			
Periode	4 juni 1980 - 7 juli 1980		
Behandeling	Geen	Laag	Hoog
Temperatuur	15	15	15
Saliniteit	28	28	28
Groei	nee	nee	nee
Natgewicht	2.8(0.074)	2.8(0.074)	2.8(0.074)
Cadmium			
opgelost	0.8*	1.0*	3.4
op natgewicht	0.24(0.047)	0.35(0.13)	1.1(0.60)
BCF	410*	400*	420
Koper			
opgelost	0.90	3.0	8.5
op natgewicht	0.77(0.11)	1.6(0.10)	2.8(1.0)
BCF	740	370	370
Zink			
opgelost	2.9	48	146
op natgewicht	10(0.50)	17(3.8)	29(8.6)
BCF	3200	350	230
Chroom			
opgelost	0.1*	1.0	9.4
op natgewicht	0.057(0.024)	0.13(0.042)	0.71(0.37)
BCF	?	150	110
* grote mate van onzekerheid in de metingen			
NB voor eenheden: zie tabel 7.6, blz. 73.			

In deze tabel zijn gemiddelde waarden met, indien beschikbaar, standaardafwijkingen van zowel doseringen als gemeten accumulatie van zware metalen in mosselen in het laboratorium. De mosselen werden blootgesteld aan drie behandelingen: water zonder toegevoegd metaal, water met lage dosering metaal en water met hoge dosering metaal. Het experiment bestond uit een 25 daagse accumulatieperiode en een 8 daagse eliminatieperiode. De bioconcentratiefactoren zijn gegeven door Adema, en berekend als het gemiddelde gehalte in de homogenaten van alle analyses na afloop van de accumulatieperiode, gedeeld door het gemiddelde gehalte in de waterfase tijdens die periode.

A7.2 (tabel): Nospec (1989) dataset

<u>Referentie</u>	<u>NOSPEC 1989</u>		
Periode	3 maart 1986 - 24 april 1986		
Lokatie	2 KM	10 KM	60 KM
Temperatuur	3.8(2.4)	3.6(2.2)	4.0(1.3)
Zwevend stof	9.8(6.1)	5.0(2.1)	1.3(1.0)
POC	0.91(0.16)	0.70(0.16)	0.39(0.10)
Groei	ja	ja	ja
Natgewicht	3.5(0.6)	3.7(0.7)	3.7(0.7)
AFDW (fractie)	0.13(0.02)	0.13(0.02)	0.14(0.02)
Vet (fractie)	0.012(0.003)	0.011(0.003)	0.011(0.003)
Schelpenlgte	5.1(0.02)	5.0(0.03)	5.1(0.02)
Cadmium			
opgelost	0.047(0.008)	0.043(0.007)	0.022(0.005)
particulair	1.45(0.33)	1.6(1.4)	1.4(0.9)
op natgewicht	0.11(0.01)	0.11(0.01)	0.12(0.01)
op afdw	0.88(0.06)	0.86(0.06)	0.83(0.08)
Koper			
opgelost	0.81(0.14)	0.65(0.08)	0.28(0.05)
particulair	454(771)	339(593)	611(1370)
op natgewicht	1.6(0.2)	1.5(0.3)	1.3(0.2)
op afdw	12(0.6)	12(1.7)	9.1(1.6)
Zink			
opgelost	3.0(0.9)	2.5(0.9)	0.33(0.17)
particulair	247(31)	183(33)	127(28)
op natgewicht	25.2(3.4)	24.6(3.3)	22.8(1.3)
op afdw	191(12)	196(18)	164(24)
B(a)P			
opgelost	0.05(0.01)	0.06(0)	0.03(0.01)
particulair	88(18).10 ⁻³	110(52).10 ⁻³	19(12).10 ⁻³
op vetgewicht	0.35(0.14).10 ⁻³	0.31(0.14).10 ⁻³	0.20(0.19).10 ⁻³
FluA			
opgelost	7.2(2.8)	5.2(2.0)	4.5(0.1)
particulair	243(99).10 ⁻³	211(68).10 ⁻³	68(32).10 ⁻³
op vetgewicht	5.9(1.5).10 ⁻³	5.9(0.9).10 ⁻³	4.5(1.7).10 ⁻³
PCB 52			
opgelost	0.07(0.02)	0.05(0.02)	0.09(0.08)
particulair	2.7(1.0).10 ⁻³	2.0(1.2).10 ⁻³	1.3(0.7).10 ⁻³
op vetgewicht	0.25(0.06).10 ⁻³	0.22(0.04).10 ⁻³	0.13(0.09).10 ⁻³
PCB 153			
opgelost	0.02(0)	0.02(0.006)	0.02(0.02)
particulair	4.5(1.1).10 ⁻³	4.1(1.8).10 ⁻³	1.4(1.0).10 ⁻³
op vetgewicht	1.2(0.3).10 ⁻³	1.3(0.3).10 ⁻³	1.1(0.4).10 ⁻³
NB: voor eenheden: zie tabel 7.6, blz. 73.			

Meetdata van het NOSPEC experiment op 2, 10 en 60 kilometer voor de kust van Noordwijk met mosselen uit de Oosterschelde. Van uitgehangen mosselen werd de lichaamssamenstelling en de gehalten aan metalen en organische verbindingen gemeten. De hier vermelde gegevens zijn de gemiddeldes en de berekende standaardafwijking over de gehele meetperiode per meetpunt.

A7.3 (tabel) JMP dataset.

<u>Referentie</u>	<u>Stronkhorst (1988, 1992)</u>		
Periode	1979-1985	1979-1988	1979-1985
Lokatie	Vlissingen	Terneuzen	Hansweert
Temperatuur	WORSRO	WORSRO	WORSRO
Zwevend stof	WORSRO	WORSRO	WORSRO
POC	WORSRO	WORSRO	WORSRO
Saliniteit	WORSRO	WORSRO	WORSRO
pH	WORSRO	WORSRO	WORSRO
Groei	nee	nee	nee
Natgewicht	ja	ja	ja
Droog (fractie)	ja	ja	ja
Vet (fractie)	0.014(0.006)	0.014(0.006)	0.009(0.006)
Cadmium			
opgelost	WORSRO	WORSRO	WORSRO
particulair	WORSRO	WORSRO	WORSRO
op natgewicht	0.9(0.7)	1.5(1.6)	3.9(3.1)
Koper			
opgelost	WORSRO	WORSRO	WORSRO
particulair	WORSRO	WORSRO	WORSRO
op natgewicht	2.0(1.1)	2.3(1.2)	1.9(0.8)
Zink			
opgelost	WORSRO	WORSRO	WORSRO
particulair	WORSRO	WORSRO	WORSRO
op natgewicht	26(6)	31(8)	34(8)
Chroom			
opgelost	WORSRO	WORSRO	WORSRO
particulair	WORSRO	WORSRO	WORSRO
op natgewicht	0.8(0.7)	0.7(0.6)	2.6(3.5)
B(a)P			
opgelost			
particulair			
op natgewicht	9(3).10 ⁻³	11(8).10 ⁻³	14(11).10 ⁻³
PCB 52			
opgelost			
particulair			
op natgewicht	3.2(1.5).10 ⁻³	4.3(2.0).10 ⁻³	6.2(2.2).10 ⁻³
PCB 153			
opgelost			
particulair			
op natgewicht	16.1(6.7).10 ⁻³	26.9(9.0).10 ⁻³	29.0(10.4).10 ⁻³
NB: voor eenheden: zie tabel 7.6, blz. 73.			

Resultaten van het Joint Monitoring Program van 1979 tot 1988 op drie lokaties in de Westerschelde. Weergegeven zijn de gemiddelde waarden en de berekende standaarddeviaties over de jaarreeksen. WORSRO verwijst naar het Rijkswaterstaat Database bestand.

A7.4 (tabel): SAWES data (deel I).

Referentie	Haenen <i>et al.</i> , in voorbereiding	
Periode	6 februari 1989 - 14 februari 1990	
Lokatie	Ritthem	Knuitershoek
Temperatuur	12.6(5.2)	12.1(5.5)
Zwevend stof	52(36)	49(31)
POC	1.7(0.9)	1.8(1.0)
Groei	nee	nee
Natgewicht	7.8(2.1)*	7.8(2.1)*
Droog (fractie)	0.16(0.04)	0.11(0.02)
AFDW (fractie)	0.02(0.01)	0.02(0.003)
Vet (fractie)	0.014(0.005)	0.008(0.002)
Cadmium		
opgelost	0.08(0.04)	0.15(0.05)
particulair	0.8(0.2)	1.9(0.6)
op natgewicht	0.16(0.06)	1.2(0.2)
op drooggewicht	1.0(0.3)	10.4(1.9)
Koper		
opgelost	0.08(0.04)	0.15(0.05)
particulair	20.2(5.0)	32.6(8.1)
op natgewicht	1.29(0.44)	1.28(0.17)
op drooggewicht	8.28(1.71)	10.7(2.1)
Zink		
opgelost	1.2(0.3)	3.2(1.8)
particulair	157(38)	227(54)
op natgewicht	18(6)	32(7)
op drooggewicht	121(28)	271(47)
Chroom		
opgelost	0.13(0.06)	0.13(0.05)
particulair	75.0(14.7)	95.4(18.4)
op natgewicht	0.29(0.16)	0.41(0.18)
op drooggewicht	1.8(0.8)	3.4(1.5)
* gemiddeld gewicht berekend uit gepoolde monster		
NB: voor eenheden: zie tabel 7.6, blz. 73.		

Metingen aan mosselen in de Westerschelde in 1989. Maandelijkse metingen. Weergegeven zijn de gemiddelde waarden en de berekende standaarddeviaties over het gehele meetjaar. Zie ook tabel 7.5 voor informatie over organische verbindingen..

A7.5 (tabel) SAWES data (deel II).

Referentie	Haenen et al., in voorbereiding	
Lokatie	Ritthem	Knuitershoek
B(a)P		
opgelost	Schatting	Schatting
particulair	0.12(0.05).10 ⁻³	0.21(0.10).10 ⁻³
op natgewicht	1.5(1.1).10 ⁻³	4.2(1.8).10 ⁻³
op drooggewicht	9.9(6.7).10 ⁻³	38.9(18.0).10 ⁻³
op vetgewicht	114(76).10 ⁻³	555(266).10 ⁻³
FluA		
opgelost	Schatting	Schatting
particulair	0.27(0.11).10 ⁻³	0.44(0.17).10 ⁻³
op natgewicht	19.8(12.2).10 ⁻³	12.8(3.7).10 ⁻³
op drooggewicht	130(69).10 ⁻³	118(40).10 ⁻³
op vetgewicht	1447(724).10 ⁻³	1687(557).10 ⁻³
PCB 52		
opgelost	0.04(0.01)*	0.12(0.04)*
particulair	0.96(0.46).10 ⁻³	1.65(1.08).10 ⁻³
op natgewicht	1.4(0.6).10 ⁻³	1.9(0.8).10 ⁻³
op drooggewicht	9.0(3.3).10 ⁻³	17.7(7.1).10 ⁻³
op vetgewicht	100(37).10 ⁻³	247(93).10 ⁻³
PCB 153		
opgelost	0.01(0.006)*	0.02(0.02)*
particulair	5.1(1.8).10 ⁻³	11.1(3.8).10 ⁻³
op natgewicht	9.6(5.3).10 ⁻³	13.6(3.7).10 ⁻³
op drooggewicht	63(31).10 ⁻³	124(38).10 ⁻³
op vetgewicht	715(364).10 ⁻³	1801(591).10 ⁻³
* schattingen met behulp van regressie naar saliniteit.		
NB: voor eenheden: zie tabel 7.6, blz. 73.		

Metingen aan mosselen in de Westerschelde in 1989. Maandelijkse metingen. Weergegeven zijn de gemiddelde waarden en de berekende standaarddeviaties over het gehele meetjaar.

A7.6 (tabel): Overzicht van de eenheden van de meetdata.

Temperatuur	C	
Zwevend stof	mg zs/L	(zs = zwevend stof)
POC	mg POC/L	
Saliniteit	‰	
pH	geen	
Natgewicht	gram nat	
droog (fractie)	gram droog/gram nat	
asvrij-droog (fractie)	gram asvrij-drooggewicht/gram nat	
vet (fractie)	gram vet/gram nat	
schelp lengte	cm	
Metalen		
opgeloste concentratie	µg/L	
particulaire concentratie	µg/gram zs	
op natgewicht	µg/g nat	
op drooggewicht	µg/g droog	
op asvrij-drooggewicht	µg/g asvrij-droog	
op vetgewicht	µg/g vet	
bioconcentratie factor	L/kg nat	
Organische verbindingen		
opgeloste concentratie	µg/ml	
particulaire concentratie	µg/g zs	
op natgewicht	µg/g nat	
op drooggewicht	µg/g droog	
op asvrij-drooggewicht	µg/g asvrij-droog	
op vetgewicht	µg/g vet	

A7.7 (tabel) Overzicht van de parameterschattingen voor het DEB model.

P	eenheid	schat	min	max	ref.	ref.
α	geen	0,333	-	-	SAWES 91.03 (II)	-
		0,333	0,11	0,56	van Haren & Kooijman (1991)	1,6
α_0	geen	0,95	0,93	0,97	SAWES 91.03 (II)	-
d_s	g nat/cm ³	1	-	-	SAWES 91.03 (II)	-
T_A	Kelvin	10000	7500	12500	SAWES 91.03 (II)	-
		7579	7195	7963	van Haren & Kooijman (1991)	8
a	geen	1,03	0,9	1,16	SAWES 91.03 (II)	-
		1,03	-	-	van Haren & Kooijman (1991)	10
		1,01	0,57	1,45	van Haren & Kooijman (1991)	9
		1,05	0,88	1,22	van Haren & Kooijman (1991)	2
		0,13	-	-	van Haren & Kooijman (1991)	4
b	1/d	0,00517	0,4?	0,634?	SAWES 91.03 (II)	-
		0,0039	-	-	van Haren & Kooijman (1991)	4
		0,0052	-	-	van Haren & Kooijman (1991)	10
		0,0042	0,0026	0,0058	van Haren & Kooijman (1991)	9
		0,005	0,0048	0,0052	van Haren & Kooijman (1991)	2
K	mg POM/L	1,0	0,5	1,5	SAWES 91.03 (II)	-
	mg POC/L	0,95	-	-	van Haren & Kooijman (1991)	10
		1,15	0,28	2,02	van Haren & Kooijman (1991)	10 (fit)
	(f)	0,49	-	-	van Haren & Kooijman (1991)	9
	(f)	0,59	-	-	van Haren & Kooijman (1991)	2
	(f)	0,51	-	-	van Haren & Kooijman (1991)	2
κ	geen	0,96	0,93	0,99	SAWES 91.03 (II)	-
		0,71	0,54	0,88	van Haren & Kooijman (1991)	9
		0,94	0,92	0,96	van Haren & Kooijman (1991)	2
		0,99	0,97	1,0	van Haren & Kooijman (1991)	2
v	cm/d	0,2	0,05	0,35	SAWES 91.03 (II)	-
		0,14	0,12	0,16	van Haren & Kooijman (1991)	5
		0,027	-	-	van Haren & Kooijman (1991)	10
		0,059	0,043	0,075	van Haren & Kooijman (1991)	10 (fit)
		0,023	-	-	van Haren & Kooijman (1991)	9
		0,019	-	-	van Haren & Kooijman (1991)	2
W_j	cm ³	0,067	0,06	0,074	SAWES 91.03 (II)	-

Orginele referenties:
 (1) Pieters *et al.* (1979); (2) Bayne & Worrall (1980); (3) Adema (1981); (4) Kautsky (1982); (5) Strömberg & Cary (1984); (6) Borchardt (1985); (7) Pruell (1986); (8) Sprung (1986); (9) Rodhouse *et al.* (1986); (10) Oosterschelde 1985-1986

Parameterschattingen voor het DEB model volgens verschillende referenten, omgerenkend naar de inputwaarden voor SENECA (waarbij minimum en maximum staat voor de gemiddelde waarde min respectievelijk plus 2,96 maal de standaarddeviatie, ofwel het 99 percentiel van de kansverdeling rond het gemiddelde).

A7.8 (tabel) Overzicht van de accumulatie-parameterschattingen (metalen).

P	eenheid	schat	min	max	ref.
Cadmium					
r_{da}	cm/d	96,32	66	129	SAWES 91.03 (II)
		93,0	77,7	108	Schepers <i>et al.</i> (1991)
r_{pa}	cm/d	0,00309	0,00216	0,00412	SAWES 91.03 (II)
r_{sd}	cm/d	0,085	0,042	0,129	SAWES 91.03 (II)
		0,0085	0,00418	0,01292	SAWES source code
		0,0834	0,0751	0,0917	Schepers <i>et al.</i> (1991)
$\bar{P}_{sa}$	geen	0,25	0,05	0,45	SAWES 91.03 (II)
		0,5	0,25	0,75	SAWES source code
		0,25	-	-	Schepers <i>et al.</i> (1991)
Koper					
r_{da}	cm/d	92,8	64,1	122	SAWES 91.03 (II)
		82,2	54,1	111,6	SAWES source code
		137,5	113,2	161,8	Schepers <i>et al.</i> (1991)
		149	123	175	Schepers <i>et al.</i> (1991)*
r_{pa}	cm/d	0,00309	0,0261	0,0462	SAWES 91.03 (II)**
r_{sd}	cm/d	0,097	0,059	0,137	SAWES 91.03 (II)
		0,00979	0,00588	0,0137	SAWES source code
		0,16	0,13	0,19	Schepers <i>et al.</i> (1991)
		0,20	0,17	0,23	Schepers <i>et al.</i> (1991)**
$\bar{P}_{sa}$	geen	0,25	0,05	0,45	SAWES 91.03 (II)
		0,5	0,25	0,75	SAWES source code
		0,25	-	-	Schepers <i>et al.</i> (1991)
Zink					
r_{da}	cm/d	20,7	14,06	26,53	SAWES 91.03 (II)
		23,0	20,1	25,9	Schepers <i>et al.</i> (1991)
		85,7	76,3	95,1	Schepers <i>et al.</i> (1991)**
r_{pa}	cm/d	0,043	0,031	0,0546	SAWES 91.03 (II)
r_{sd}	cm/d	0,000196	0,01	0,0302	SAWES 91.03 (II)
		0,000196	0	0,000392	SAWES source code
		0,00865	0,00849	0,00881	Schepers <i>et al.</i> (1991)
		0,271	0,244	0,298	Schepers <i>et al.</i> (1991)*
$\bar{P}_{sa}$	geen	0,25	0,05	0,45	SAWES 91.03 (II)
		0,5	0,25	0,75	SAWES source code
		0,25	-	-	Schepers <i>et al.</i> (1991)
Chroom					
r_{da}	cm/d	23,3	21,535	25,1	SAWES 91.03 (II)
		22,8	7,38	38,2	Schepers <i>et al.</i> (1991)
r_{pa}	cm/d	0,00309	0,0216	0,0462	SAWES 91.03 (II)**
		0,00309	0,00216	0,00412	SAWES source code
r_{sd}	cm/d	0,071	0,06078	0,08062	SAWES 91.03 (II)
		0,00707	0,006078	0,008062	SAWES source code
		0,07	0,04	0,10	Schepers <i>et al.</i> (1991)
$\bar{P}_{sa}$	geen	0,25	0,05	0,45	SAWES 91.03 (II)
		0,5	0,25	0,75	SAWES source code
		0,25	-	-	Schepers <i>et al.</i> (1991)

* Parameterschattingen voor koper en zink rekening houdend met een "basale behoefte" van respectievelijk 0,256 en 10,56 µg/g nat.

** De spreiding is waarschijnlijk verkeerd opgegeven.

Schattingen van de accumulatieparameters voor het DEB-accumulatiemodel. Minimum en maximum staan voor de gemiddelde waarde min respectievelijk plus 2,96 maal de standaarddeviatie, ofwel het 99 percentiel van de kansverdeling rond het gemiddelde.

A7.9 (tabel) Overzicht van de accumulatie-parameters (org. verbindingen)

$\underline{P}$	$\underline{eenheid}$	$\underline{schat}$	$\underline{min}$	$\underline{max}$	$\underline{ref.orig.ref.}$
PCB 52					
r_{da}	cm/d	1000	0,01	2000	SAWES 91.03 (II)
		1000	-	-	Schepers <i>et al.</i> NOSPEC
r_{pa}	cm/d	0,208	0,0495	0,366	SAWES 91.03 (II)
		0,2	0,19	0,21	Schepers <i>et al.</i> NOSPEC
$\bar{r}_{sd}$	cm/d	0,6	0,447	0,763	SAWES 91.03 (II)
		0,621	0,583	0,659	Schepers <i>et al.</i> NOSPEC
$\bar{P}_{sa}$	cm/d	2	0,01	4	SAWES 91.03 (II)
PCB 153					
r_{da}	cm/d	1000	0,01	2000	SAWES 91.03 (II)
		1000	-	-	Schepers <i>et al.</i> NOSPEC
r_{pa}	cm/d	0,135	0,0847	0,186	SAWES 91.03 (II)
		0,12	0,10	0,14	Schepers <i>et al.</i> NOSPEC
$\bar{r}_{sd}$	cm/d	0,128	0,0636	0,1924	SAWES 91.03 (II)
		0,164	0,142	0,186	Schepers <i>et al.</i> NOSPEC
$\bar{P}_{sa}$	cm/d	2	0,01	4	SAWES 91.03 (II)
B(a)P					
r_{da}	cm/d	7360	3491	11229	SAWES 91.03 (II)
		7100	6420	7780	Schepers <i>et al.</i> Pruell
r_{pa}	cm/d	0,00248	0,01	0,00496	SAWES 91.03 (II)*
		0,00248	0	0,00496	SAWES source code
		0,0025	0,0024	0,0026	Schepers <i>et al.</i> Pruell
$\bar{r}_{sd}$	cm/d	0,547	0,222	0,872	SAWES 91.03 (II)
		0,58	0,53	0,63	Schepers <i>et al.</i> Pruell
$\bar{P}_{sa}$	cm/d	2	0,01	4	SAWES 91.03 (II)
FluA					
r_{da}	cm/d	977	0,01	1954	SAWES 91.03 (II)
		910	880	940	Schepers <i>et al.</i> Pruell
r_{pa}	cm/d	0,0138	0,007613	0,0199	SAWES 91.03 (II)
		0,013	0,0115	0,0145	Schepers <i>et al.</i> Pruell
$\bar{r}_{sd}$	cm/d	0,34	0,14	0,54	SAWES 91.03 (II)
		0,368	0,331	0,405	Schepers <i>et al.</i> Pruell
$\bar{P}_{sa}$	cm/d	2	0,01	4	SAWES 91.03 (II)
Originele referenties:					
Pruell et al. (1986) <i>Uptake and depuration of organic contaminants by blue mussels (Mytilus edulis) exposed to environmentally contaminated sediment.</i>					
NOSPEC (1989) <i>Biologische beschikbaarheid van contaminanten in het Nederlandse kustwater: verslag onderzoek.</i>					
Schepers <i>et al.</i> (1991) <i>Energetics affect xenobiotic kinetics in Mytilus edulis.</i>					
* Waarschijnlijk is een (eenheids-) fout gemaakt bij het opstellen van de minimale en de maximale waarde van de parameter.					

Schattingen van de accumulatieparameters voor het DEB-accumulatiemodel. Minimum en maximum staan voor de gemiddelde waarde min respectievelijk plus 2,96 maal de standaarddeviatie, ofwel het 99 percentiel van de kansverdeling rond het gemiddelde

Literatuur

Adema D.M.M. ,1981

Accumulatie en eliminatie van enkele metalen door de mossel *Mytilus Edulis* volgens laboratoriumonderzoek.

Organisatie voor Toegepast-Natuurwetenschappelijk Onderzoek,
Hoofdafdeling Maatschappelijke Technologie. - Delft : TNO: 21 p.
Rapport nr.: MD-N&E 81/3.

Amiard, J.C., C. Amiard-Triquet, B. Berthet & C. Metayer ,1986

Contribution to the ecotoxicological study of cadmium, lead, copper and zinc in the mussel *Mytilus edulis*. I. Field study.
Marine Biology 90: 425-431.

Amiard-Triquet, C., B. Berthet, C. Metayer & J.C. Amiard ,1986

Contribution to the ecotoxicological study of cadmium, copper and zinc in the mussel *Mytilus edulis*. II. Experimental study.
Marine Biology 92: 7-13.

Anoniem ,1991a

Waterkwaliteitsmodel Westerschelde (SAWES-nota 91.01).
Waterloopkundig Laboratorium, Delft: 94p.

Anoniem ,1991b

De ontwikkeling van een dynamisch energie budget en bioaccumulatie model.

Vrije Universiteit, Amsterdam. 2 delen: deel 1, SAWES nota 91.03: achtergrond document en deel 2, SAWES nota 91.04: handleiding van de modellen.

Anoniem ,1992

Operationalisering van het waterkwaliteitsmodel Schelde-estuarium (1a OPERAWES-nota)
Waterloopkundig Laboratorium, Delft: 45p.

Anoniem ,1987

Projectplan SAWES

Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, nota GWAO-87.103, 49p.

Anoniem ,1990

Uptake/cheops; documentatie en gebruikershandleiding (versie 1.0)
Waterloopkundig Laboratorium, Delft: 45 p.

Bayne, B.L. ,1976

Aspects of reproduction in bivalve molluscs.

In: Estuarine processes, Vol. 1 (M. Wiley, Ed.), Academic Press, London: 432-448.

Bayne, B.L., A.J.S. Hawkins & E. Navarro ,1987

Feeding and digestion by the mussel Mytilus edulis L. (bivalvia, mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 111: 1-22.

Bayne, B.L., A.J.S. Hawkins, E. Navarro & I.P. Iglesias ,1989

Effect of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel Mytilus edulis.

Marine Biology Progress Series 55: 47-54.

Bayne, B.L. & R.C. Newell ,1983

Physiological energetics of marine molluscs

In: The mollusca, Vol. 4. Physiology part 1: 407-513.

Bayne, B.L., P.N. Salkeld, & C.M. Worrall ,1983

Reproductive effort and value in different populations of the marine mussel, Mytilus edulis L.

Oecologia 59: 18-26.

Bayne, B.L. & C.M. Worrall ,1980

Growth and production of mussels Mytilus edulis from two populations.

Marine Ecology Progress Series 3: 317-328.

Bayne, B.L. & J. Widdows ,1978

The physiological ecology of two populations of Mytilus edulis L.

Oecologia 37: 137-162.

Beverton, R.J.H. & S.J. Holt ,1957

On the dynamics of exploited fish populations.

Her Majesty's Stationary Office, London: 533 p.

Borchardt, T. ,1983

Influence of food quality on the kinetics of cadmium uptake and loss via food and seawater in Mytilus edulis.

Marine Biology 76: 67-76.

Borchardt, T. ,1985

Relationships between carbon and cadmium uptake in Mytilus edulis.

Marine Biology 85: 233-244.

Borchardt T., S. Burchert, H. Hablitzel, L. Karbe & R. Zeitner, 1988

Trace metal concentrations in mussels: comparison between estuarine coastal and offshore regions in the southeastern North Sea from 1983 to 1986.

Marine ecology progress series 42 (1): 17-31.

Burden, R.L. & J.D. Faires ,1985

Numerical analysis.

Prindle, Weber and Schmidt, Boston, 676 p.

Claisse, D. ,1989

Chemical contamination of French coasts: the results of ten years mussel watch.

Marine pollution bulletin 20 (10): 523-528.

Cossa D. ,1988

Cadmium in *Mytilus* spp.: worldwide survey and relationship between seawater and mussel content.

Marine environmental research 26 (4): 265-284.

Craeymeersch, J. ,1983

De produktie van *Mytilus edulis* L., 1758 (Mollusca-bivalvia) op de slikken van Vianen (Oosterschelde, NL)

Rijksuniversiteit Gent, Faculteit der Wetenschappen, Instituut voor Dierkunde, Laboratorium voor Morfologie en Systematiek.

Verhandeling voorgelegd tot het behalen van de graad van Licentiaat in de Wetenschappen, groep Dierkunde. 62 p.

Craeymeersch, J.A., P.M.J. Herman & P.M. Meire ,1986

Secondary production of an intertidal mussel (*Mytilus edulis* L.) population in the Eastern Scheldt (S.W. Netherlands).

Hydrobiologia 133: 107-115.

Eck B.T.M. van, K.J.M. Kramer, H.N. Kerdijk *et al.* ,1989

Trace metals in Dutch coastalwaters : speciation and bioaccumulation by mussels.

Waterloopkundig Laboratorium Delft; Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren DGW; Laboratorium voor Mariene Technology MT-TNO Delft: WL [5] p.
(Publicatie no. 419)

Evers, E.G. & S.A.L.M. Kooijman ,1989

Feeding, digestion and oxygen consumption in *Daphnia magna*: a study in energy budgets.

Netherlands Journal of Zoology 39: 56-78.

Haenen, C.P.L., M. van der Tol-Bakker & J.H.M. Schobben ,*in voorbereiding*

BCF's nader bekeken: onderzoek naar methoden en variatie.

Haren R.J.F. van ,1987

Accumulatie model zware metalen *Mytilus edulis*: eerste versie voorlopige resultaten.

Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren. Den Haag: RWS, DGW: 27 p. Notitie GWAO-87.503.

Haren R.J.F. van ,1989

Accumulatie model voor zware metalen in de mossel *Mytilus Edulis*: een black-box model en een fysiologisch gestructureerd model. Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren. Den Haag: RWS, DGW; Jan. 1989: 48p. Notitie GWAO-89.240/SAWES nota 88.03 (vervangt nota GWAO-88.049)

Haren, R.J.F. van & S.A.L.M. Kooijman ,1991

Application of a dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L.). In: De ontwikkeling van een dynamisch energie budget en bioaccumulatie model. SAWES nota 91.03, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, 29 p.
Netherlands Journal of Sea Research, 31(2): 119-133 (1993)

Haren R.J.F. van, J. van der Meer & M.B. de Vries ,1990

Cadmium and copper accumulation in the common mussel *Mytilus edulis* in the Western Scheldt estuary : a model approach.
Hydrobiologia 195: 105-118.

Haren, R.J.F. van, H.E. Schepers & S.A.L.M. Kooijman ,1991

Application of a one-compartment toxico kinetic model to artificial and environmental contaminated marine mussel (*Mytilus edulis*) in the Western Scheldt.
In: De ontwikkeling van een dynamisch energie budget en bioaccumulatie model. SAWES nota 91.03, 16 p.

Haren R.J.F. van & M.B. de Vries ,1989

UPTIMUM: een dynamisch model voor de opname van zware metalen door *Mytilus Edulis*: rapportage van modelontwikkeling, calibratie en validatie
Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren (RWS, DGW) en Waterloopkundig Laboratorium. WL Delft: 51 p.

Honkoop, P. ,1991

Het effect van accumulatie van polychloorbifenylen in adulten op de groei en overleving van de larven van de gewone mossel *Mytilus Edulis* L.
Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek. Yerseke: DIHO 32 p. (Studentenverslagen; D7-1991)

Hoop, B.J. de, P.M.J. Herman, H. Scholten & K. Soetaert ,1992

Seneca 2.0: a simulation environment for ecological application (concept manual).
NIOO/CEMO, Yerseke: 221 p.

Hummel H., R.H. Bogaards, J. Nieuwenhuize, L. de Wolf & J.M van Liere ,1990

Spatial and seasonal differences in the PCB content of the mussel *Mytilus edulis*.
The science of the total environment (92): 155-163.

Hummel H., J.P. UitOudeGroeneveld, J. Nieuwenhuize, J.M. van Liere, R.H. Bogaards & L. de Wolf ,1989

Relationship between PCB concentrations and reproduction in mussels *Mytilus edulis*.

Marine environmental research 28 (1-4): 489-493.

Kautsky, N. ,1982a

Quantitative studies on gonad cycle, fecundity, reproductive output and recruitment in a baltic *Mytilus edulis* population.

Marine Biology 61: 283-288.

Kautsky, N. ,1982b

Growth and size structure in a baltic *Mytilus edulis* population.

Marine Biology 68: 117-133.

Kiørboe, T, F. Møhlenberg en O. Nøhr ,1981

Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*.

Marine Biology 61: 283-288.

Kirkpatrick, S., C.D. Gelatt jr. & M.P. Vecchi ,1983

Optimization by simulated annealing.

Science 220: 671-680.

Klepper, O. ,1989

A model of carbon flows in relation to macrobenthic food supply in the Oosterschelde estuary (S.W. Netherlands).

Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren. Proefschrift Wageningen. 270 p.

Kock, W.C. de ,1981

Accumulation of Cadmium and Polychlorinated Biphenyls by *Mytilus edulis* transplanted from Pristine Water into pollution gradients.

Proceedings of the conference on pollution in the North Atlantic Ocean, Halifax, Nova Scotia, October 19-23; p.282-294.

Kock W. Chr. de & H. van het Groenewoud ,1985

Modelling bioaccumulation and elimination dynamics of some xenobiotic pollutants (Cd Hg PCB HCB) based on in situ observations with *Mytilus edulis*.

Organisatie voor Toegepast-Natuurwetenschappelijk Onderzoek (TNO) Hoofdgroep Maatschappelijke Technologie. - Delft: TNO 68p. Rapport nr. R 85/217.

Kock, W.Chr. de & J.M. Marquenie ,1981

De experimentele toepassing van de mossel *mytilus edulis* L. bij het meten van zware metalen en organische micro-verontreinigingen in Nederlandse kustwateren.

Organisatie voor Toegepast Natuurwetenschappelijk Onderzoek Hoofdafdeling Maatschappelijke Technologie. Delft: TNO 1981. - 38p. Rapportnr. MD-N&E 81/2

Kooijman, S.A.L.M. ,1986a

Energy budgets can explain body size relations.

In: De ontwikkeling van een dynamisch energie budget en bioaccumulatie model. SAWES nota 91.03, 8p. Journal of Theoretical Biology, 121: 269-282.

Kooijman, S.A.L.M. ,1986b

Population dynamics on basis of budgets (In: Lecture notes in biomathematics, J.A.J. Metz & O. Diekmann, eds.).

Springer Verlag, Berlin: 266-297.

Kooijman, S.A.L.M. ,1991

Effects of feeding conditions on toxicity for the purpose of extrapolation.

In: De ontwikkeling van een dynamisch energie budget en bioaccumulatie model. SAWES nota 91.03, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, 29p.

Kooijman, S.A.L.M. ,in voorbereiding

The DEB-theory for heterotrophic eco-energetics with applications in ecotoxicology & waste water treatment.

Kooijman, S.A.L.M. & R.J.F. van Haren ,1990

Animal energy budgets affect the kinetics of xenobiotics.

In: De ontwikkeling van een dynamisch energie budget en bioaccumulatie model. SAWES nota 91.03, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, 29p. Chemosphere, 21: 681-693.

Kooijman, S.A.L.M., E.B. Muller & A.H. Stouthamer ,in voorbereiding

Microbial dynamics on the basis of individual budgets.

Kruger, F. ,1960

Zur Frage der Grossenabhangigkeit des Sauerstoffverbrauchs von *Mytilus edulis* L.

Helgoländer Wissenschaftlicher Meeresuntersuchungen 7: 125-148.

Luten J.B., W. Bouquet, M.M. Burggraaf & J. Rus ,1986

Accumulation elimination and speciation of cadmium and zinc in mussels *Mytilus edulis* in the natural environment.

Bulletin environmental contamination and toxicology 37: 579-586.

NOSPEC ,1989

Biologische beschikbaarheid van contaminanten in het Nederlandse kustwater: verslag onderzoek.

TNO Maatschappelijke Technologie, Instituut voor

Bodemvruchtbaarheid (IB), Waterloopkundig Laboratorium (WL).

Delft : WL 2 dl. T17. Onderzoek binnen kader NOMIVE (NOordzee Micro VERontreinigingen). Dl. 1: Tekst: 88 p. Dl. 2: figuren.

Pastoors, M.A. ,1992a

De grootteverhouding tussen predator en prooi; een modelstudie.
Doctoraal verslag, Universiteit van Amsterdam: 45 p.

Pastoors, M.A. ,1992b

Van Peters naar Popper; de wetenschapsfilosofische basis voor regressie in de biologie.
Doktoraal verslag, Universiteit van Amsterdam: 11 p.

Pieters, H., J.H. Kluytmans, W. Zurbrug & D.I. Zandee ,1979

The influence of seasonal changes on energy metabolism in *Mytilus edulis* (L.). I. Growth rate and biochemical composition in relation to environmental parameters and spawning. In: *Cyclic phenomena in marine plants and animals*; E. Naylor & R.G. Hartnoll, eds.). Pergamon press, Oxford: 285-292.

Pouwer, R. & A.C. Smaal ,1988

De groei van uitgehangen mosselen in Ooster- en Westerschelde, maart 1987 - april 1988.

Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren. Notitie: GWAO-88.1312

Pruell, R.J., J.L. Lake, W.R. Davis & J.G. Quinn ,1986

Uptake and depuration of organic contaminants by blue mussels (Mytilus edulis) exposed to environmentally contaminated sediment. Marine Biology 91: 497-507.

Riisgard, H.U., E. Bjornestad & F. Mohlenberg ,1987

Accumulation of cadmium in the mussel *Mytilus edulis*: kinetics and importance of uptake via food and sea water. Marine Biology 96: 349-353.

Rodhouse, P.G., J.H. McDonald, R.I.E. Newell & R.K. Koehn, 1986

Gamete production, somatic growth and multiple-locus enzyme heterozygosity in *Mytilus edulis*. Marine Biology, 90: 209-214.

Rodhouse, P.G., C.M. Roden, G.M. Burnell, M.P. Hensey, T. McMahon, T. Ottway & T.H. Ryan ,1984

Food resource, gametogenesis and growth of *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture: Killary harbour, Ireland. Journal of the Marine Biological Association of the U.K. 64: 513-529

Rodhouse, P.G., C.M Roden, M.P. Hensey, & T.H. Ryan ,1984

Resource allocation in *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture. Marine Biology 84: 27-34.

Ross, A.H. & R.M. Nisbet ,1990

Dynamic models of growth and reproduction of the mussel *Mytilus*

edulis L.

Functional Ecology 1990 4: 777-787.

Sarala Devi, K. & J.M. Everaarts ,1990

The uptake of cadmium and copper in bivalve molluscs and shrimp exposed to low concentrations.

Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, NIOZ rapport 1990-8: 23p.

Schepers, H.E., R.J.F. van Haren & S.A.L.M. Kooijman ,1991

Energetics affect xenobiotic kinetics in *Mytilus edulis*.

In: De ontwikkeling van een dynamisch energie budget en bioaccumulatie model. SAWES nota 91.03, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, 17 p.

Smaal, A.C. & M.R. van Stralen ,1990

Average annual growth and condition of mussels as a function of food source.

Hydrobiologia 195: 179-188.

Stenseth, N.C. ,1977

Modelling the population dynamics of voles: models as research tools. *Oikos* 29: 449-456.

Steur, C. & J. Seys ,1989

Ecologisch profiel bodemdieren: referentietoestand, huidige toestand, ecologie en ingreep-effectkennis. Hoofdstuk 5: mossel *Mytilus edulis* (L. 1758).

Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren: 50-61.

Stralen, M van ,1988

Het functioneren van mosselpercelen in de Oosterschelde.

Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren Middelburg. Directie Landbouwkundig Onderzoek, Rijksinstituut voor Visserijonderzoek (RIVO), Yerseke: 25p. + illustraties.

Strömngren, T. & C. Cary ,1984

Growth in length of *Mytilus edulis* L. fed on different algal diets. *Journal of Marine Biology U.K.*, 76: 23-34.

Stronkhorst, J. ,1992

Trends in pollutants in blue mussel *Mytilus edulis* and flounder *Platichthys flesus* from two Dutch estuaries 1985-1990.

Marine pollution bulletin 24 (5): 250-258.

Stronkhorst, J. ,1988

Microverontreinigingen in de mossel (*Mytilus edulis*) uit de Westerschelde : data JMP 1979-1987.

Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren. - Middelburg : RWS DGW: 30p. Notitie GWWS 88.604

(GWWS-88.604).

Szefer, P. & K. Szefer ,1990

Metals in molluscs and associated bottom sediments of the southern Baltic.

Helgoländer Meeresuntersuchungen 44 (3-4): 411-424.

Thompson, R.J. ,1984a

Production, reproductive effort, reproductive value and reproductive cost in a population of the blue mussel *Mytilus edulis* from a subarctic environment.

Marine Ecology Progress Series 16: 249-257.

Thompson, R.J. ,1984b

The reproductive cycle and physiological ecology of the mussel *Mytilus edulis* in a subarctic, non-estuarine environment.

Marine biology, 79: 277-288.

Uthe, J.F. & C.L. Chou ,1988

Factors affecting the measurement of trace metals in marine biological tissue.

The science of the total environment 71 (1): 67-84.

Veen, Th.J. van ,1980

De accumulatie en eliminatie van met radioactiviteit gemerkt Benzo(a)pyreen bij mosselen (*mytilus edulis*).

Organisatie voor Toegepast-Natuurwetenschappelijk Onderzoek TNO
Hoofdafdeling maatschappelijke technologie. - Delft : TNO: 45p.

Rapport MD-N&E-80/17.

Vries, M.B. de ,1989

Cheops; documentatie en gebruikershandleiding (versie 1).

Waterloopkundig Laboratorium, Delft: 41p.

Vries, M.B. de ,1989

Ssens; documentatie en gebruikershandleiding (versie 1).

Waterloopkundig Laboratorium, Delft 27p.

Vries, M.B. de ,1991

Analyse bioaccumulatie in snoekbaars en aal in het IJsselmeer.

Waterloopkundig Laboratorium, Delft: 81 p + bijlagen.

Vyncke, W., M. Guns, M. Baeteman & P. van Hoeyweghen ,1988

Het gehalte aan zware metalen en PCB's in mosselen van de Belgische kust 1982-1986

Landbouwtijdschrift 41 (3): 713-719.

Wetsteijn, L.P.M.J. & L. Peperzak ,1988

Abiotische variabelen, primaire produktie en kwalitatieve fytoplankton-samenstelling en -successie in de Oosterschelde in 1987.

Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Rijkswaterstaat, Dienst Getij-

dewateren. Rapport GWAO-88.1009.

Winberg, G.G. ,1960

Rate of metabolism and food requirements of fishes.
Fish. Res. Bd. Canada, Translation Ser. 194, 202.

Zandee, D.I., J.H. Kluytmans, W. Zurbrug & H. Pieters ,1980

Seasonal variations in biochemical composition of *Mytilus edulis* with reference to energy metabolism and gametogenesis.
Netherlands Journal of Sea Research 14(1): 1-29.

Zonneveld, C. ,1992

Animal energy budgets: a dynamic approach.
Proefschrift, Vrije Universiteit, Amsterdam. Krips repro, Meppel: 119p.

Zonneveld, C. & S.A.L.M. Kooijman ,1989

Application of a dynamic energy budget model to *Lymnaea stagnalis* (L.).
Functional Ecology 3: 269-278.

Zonneveld, C. & S.A.L.M. Kooijman ,in druk

Energetics of embryonic development.
Bulletin of Mathematical Biology.

Index

- A**
 accumulatie 1, 2, 13, 16, 17, 21-23, 26-29, 31, 32, 34, 35, 37, 39, 44, 46, 67, 68, 75-77, 79, 80, 85
 accumulatiemodel 1, 2, 5, 7, 11, 14, 16, 17, 21, 25, 26, 28, 29, 31, 32, 34, 35, 37, 43, 75, 76, 89
 allometrische relaties 5, 31
 Arrhenius 28, 48, 52, 53
 assimilatie 5, 10, 39, 41
- B**
 beheersvragen 3, 33
 beleidsadvisering 3
 beleidsontwikkelingen, 3
 beschikbare energie 1, 5, 17, 24
 betrouwbaarheid 21, 22, 29
 bioaccumulatiemodellen 4
 biologische beschikbaarheid 22, 32, 76, 82
 body burden 15, 66
- C**
 calibratie 2, 25, 27, 33, 80
 contaminanten 14, 22, 40, 45, 76, 82
- D**
Daphnia magna 6, 79
 data 1, 16, 21-29, 33, 34, 37, 67, 71, 72, 84, 89
 databestanden 4
 dataset 1, 2, 4, 21-24, 29, 33, 35, 37, 67-70, 89
 DEB 1, 2, 4, 6, 7, 16, 24, 26-28, 31-35, 37, 39, 41, 54, 74-76, 82, 89
 DGW 3, 4, 22, 59, 60, 79, 80, 84, 91
 Dienst Getijdewateren 3, 16, 23, 25, 34, 59, 60, 62, 64, 66, 77, 79-85
 drooggewicht 22-25, 34, 35, 71-73
 Dynamisch energie budget model 4, 7, 9, 24, 41, 89
- E**
 effecten 3, 33
 eliminatie 14, 15, 22, 45, 46, 67, 77, 85
 embryo 24
 empirisch 1, 2, 37
 energie 1, 4-14, 16-18, 24, 32, 39-45, 60, 77, 80, 82, 84, 89
 energiebalans 5
 energievoorraad 1, 7, 8, 13, 42, 44
 evenwichtstoestand 5
 excretie 5, 34
- F**
 fysiologisch gestructureerd model 4, 80
 fysiologische variabele 5
- G**
 glycogeen 6, 34, 35
 goodness of fit 25
 groei 5-7, 9-12, 15-17, 19, 23, 24, 26, 27, 29, 31, 33, 34, 37, 39, 41-43, 68-71, 80, 83
- I**
 ingestie 39, 41
 integraal 3
- L**
Lymnaea stagnalis 6, 86
- M**
 maturity maintenance 10-12, 16, 17, 40, 41, 43, 44
 metabolisme 5, 6
 micro-organismen 6
 modelresultaten 1, 4, 37
 mossel 1-4, 6, 7, 9, 12-15, 17, 19, 21-24, 26, 27, 31-35, 43, 44, 54, 59, 67, 77, 80, 81, 84, 91
Mytilus edulis 1, 3, 6, 7, 21-24, 31, 54, 56, 62, 64, 67, 76-86, 91
- N**
 natgewicht 9, 15, 17, 23, 26, 34, 35, 45, 53, 68-73
 NOSPEC 1, 22, 27, 33, 35, 67, 69, 76, 82, 89
- O**
Omgaan met water 3
 onderhoud 6, 9-13, 16, 17, 24, 39, 40, 42, 44, 54
 onderzoeksmodel 32, 33
 onderzoeksplan 3
 onderzoeksvragen 4
 OPERAWES 3, 77
 ophoping 3, 33
 opslag 5, 6, 9, 11, 14, 39, 41, 42, 44
- R**
 parameter 10, 11, 15, 18, 25, 26, 41, 42, 54-56, 76

parameterschatting 1, 2, 7, 18, 21, 24,
27, 32, 37, 89

poelsslak 6, 25

R

regressie 31, 72, 83

reproductie 1, 5-18, 25-27, 31, 41-44

respiratie 5, 6, 34

Rijkswaterstaat 3, 16, 23, 59, 60, 62,
64, 66, 70, 77, 79-85

S

SAWES 1-4, 7, 16, 22, 23, 29, 33, 35,
37, 41, 67, 71, 72, 74-77, 80,
82, 84, 89

schatten 21, 25

Schelde-estuarium 3, 33, 77

scope for growth 5, 24, 31

SENECA 1, 4, 16-18, 25, 37, 53, 59,
60, 62, 64, 66, 74, 80

SFG 5, 6, 24

structureel biovolume 6, 7, 10, 12-14,
16, 17, 24-26, 28, 32, 37, 39,
44

Systeem Analyse WESTerschelde 3

systeemanalytisch instrumentarium 3,
33

T

theoretisch 1, 31, 32, 37

theoretische biologie 1, 4

toestandsvariabele 17, 19, 32, 37

U

UPTIMUM 4, 80

V

validatie 2, 27, 29, 32, 33, 80

valideren 4, 35

verontreinigende stoffen 3, 22, 33

vet 6, 53, 69-71, 73

vetgewicht 23, 28, 34, 35, 69, 72, 73

vetvoorraad 6

voedsel 1, 5, 9, 11, 18, 19, 34, 35, 41

voedselcondities 5, 12, 24

voedseldichtheid 6, 11, 12, 34, 39, 43

volume 8-12, 14-16, 18, 41, 44, 47-51,
53-56, 62, 64

Vrije Universiteit 1, 4, 53, 55, 56, 60,
62, 64, 77, 86

W

waterbeleid 3

waterkwaliteitsmodel 3, 77

Waterlooptkundig Laboratorium 3, 77,
79, 80, 82, 85

watervlo 6

Westerschelde 1-4, 21-23, 33, 35, 67,
70-72, 77, 83, 84, 89

WL 3, 22, 79, 80, 82

zuurstofconsumptie 5

Auteursindex

- A**
Adema 1, 22, 27, 35, 67, 68, 74, 77, 91
Amiard 77
Amiard-Triquet 77
Anoniem 1, 3, 4, 16, 17, 33, 53, 77
- B**
Baeteman 85
Bayne 5, 6, 24, 27, 28, 74, 77, 78
Berthet 77
Bjornestad 83
Bogaards 80, 81
Borchardt 27, 74, 78
Bouquet 82
Burchert 78
Burden 15, 25, 66, 79, 87
Burggraaf 82
Burnell 83
- C**
Cary 27, 74, 84
Chou 85
Claisse 79
Cossa 79
Craeymeersch 24, 79
- D**
Davis 23, 83
- E**
Everaarts 84
Evers 1, 6, 79
- F**
Faires 25, 79
- G**
Gelatt 81
Groenewoud 81
Guns 85
- H**
Hablizel 78
Haenen 1, 4, 21, 23, 35, 37, 71, 72, 79
Haren 4-6, 9, 10, 12, 18, 24-27, 39, 40, 53, 54, 56, 60, 62, 64, 74, 79, 80, 82, 84
Hawkins 78
Hensey 83
Herman 79, 80
Hoeyweghen 85
Honkoop 80
- Hoop 16, 25, 80
Hummel 80, 81
- I**
Iglesias 78
- K**
Karbe 78
Kautsky 27, 28, 74, 81
Kerdijk 79
Kirboe 27, 81
Kirkpatrick 25, 81
Klepper 81
Kluytmans 83, 86
Kock 81
Koehn 83
Kooijman 1, 4-13, 18, 24-27, 31, 33, 34, 39-41, 54, 74, 79, 80, 82, 84, 86
Kramer 79
Kruger 27, 82
- L**
Lake 23, 83
Liere 80, 81
Luten 82
- M**
Marquenie 81
McDonald 83
McMahon 83
Meer 5, 11-13, 18, 26, 32, 33, 44, 80
Meire 79
Metayer 77
Muller 82
- N**
Navarro 78
Newell 5, 6, 24, 78, 83
Nieuwenhuize 80, 81
Nisbet 10, 41, 83
NOSPEC 1, 22, 27, 33, 35, 67, 69, 76, 82, 87, 91
- O**
Ottway 83
- P**
Pastoors 4, 5, 31, 59, 60, 62, 64, 66, 83, 93
Peperzak 85
Pieters 8, 27, 74, 83, 86
Pouwer 83
Pruell 1, 23, 27, 35, 74, 76, 83, 91

Q

Quinn 23, 83

R

Riisgard 83

Roden 83

Rodhouse 24, 27, 28, 74, 83

Ross 10, 41, 83

Rus 82

Ryan 83

S

Salkeld 78

Sarala 84

Schepers 7, 9, 18, 25, 28, 29, 37, 40,
75, 76, 80, 84

Schobben 3, 18, 23, 79

Scholten 80

Seys 4, 84

Smaal 24, 27, 83, 84

Soetaert 80

Stenseth 25, 26, 31, 32, 84

Steur 4, 84

Stouthamer 82

Stralen 24, 27, 84

Strömgren 27, 74, 84

Stronkhorst 21, 70, 84

Szefer 85

T

Thompson 5, 24, 85

U

UitOudeGroeneveld 81

Uthe 85

V

Vecchi 81

Veen 85

Vries 80, 85

Vyncke 85

W

Wetsteijn 85

Widdows 5, 78

Winberg 5, 86

Wolf 80, 81

Worrall 27, 28, 74, 78

Z

Zandee 24, 83, 86

Zeitner 78

Zonneveld 5-9, 12, 24, 25, 28, 32, 41,
86

Zurbrug 83, 86