

**3.17 Verdere ontwikkeling
benthos module (BENBOX)**
t.b.v. integraal model effectketen Noordzee

NIOZ-RAPPORT 2003-3

Flyland
Onderzoeksprogramma Luchthaven in Zee
'Maritieme Ecologie en Morfologie'
Thema

Rijkswaterstaat
Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ
Bibliotheek (Den Haag)

C-3355 840



C-3355 840



3.17 Verdere ontwikkeling benthos module (BENBOX) t.b.v. integraal model effectketen Noordzee NIOZ-RAPPORT 2003-3

Fase 2

Hoofdonderwerp: Effectketen Noordzee - benthos

Deelproduct 3.17

Datum: 28 april 2003

Status: definitief

Kenmerk: NIOZ rapport 2003-3 ; AquaSense-rapport 2114-1

COLOFON

Opdrachtgever	Programmabureau Flyland
Project	Flyland, Onderzoeksprogramma Luchthaven in Zee
Thema	Mariene Ecologie en Morfologie
Dossier	AquaSense rapport 2114-1 in opdracht van Alterra en NIOZ
Omvang rapport	1-37
Bijlagen	-
Status	definitief
Versie	Voortgangsrapport 31 december 2002, Deelproject 3.17, Luchthaven in Zee, Effectketen Noordzee: Verdere ontwikkeling benthos module (BENBOX) t.b.v. integraal model effectketen Noordzee
Opsteller	Stefan Groenewold ^{1,3} , Piet Ruardij ¹ , Jaap van der Meer ¹ , Gerald Duineveld ¹ , Magda Bergman ¹ & Adriaan Rijnsdorp ² , (1=NIOZ, 2=RIVO, 3= AquaSense)
Ketentrekker	Han Lindeboom (Alterra)
Datum	20 december 2002



*Voortgangsrapport 31 december 2002, Deelproject 3.17, Luchthaven in Zee,
Effectketen Noordzee*

3.17 Verdere ontwikkeling benthosmodel (BENBOX) t.b.v. integraal model effectketen Noordzee

*Stefan Groenewold^{1,3}, Piet Ruardij,¹ Jaap van der Meer¹, Gerald Duineveld¹,
Magda Bergman¹ & Adriaan Rijnsdorp²*

(1=NIOZ, 2= RIVO, 3= AquaSense)

Inhoud

0. *Samenvatting: Verdere ontwikkeling van het benthos module (BENBOX)*
1. *Vraagstelling en doel van het project*
2. *Concept en opzet van de nieuwe benthische module*
 - 2.1 *Inleiding*
 - 2.2 *Informatiebronnen en uitgangspunten voor het opzetten van het BENBOX-model.*
 - 2.3 *Stuurfuncties in het BENBOX-model*
 - 2.4 *Indeling naar functies: beschrijving van de functionele groepen*
 - 2.5 *Groottespectra in het BENBOXmodel*
 - 2.6 *Gedifferentieerde respons van functionele groepen op effecten*
 - 2.7 *Het voedselweb in BENBOX en de doorvertaling van effecten naar hogere trofische niveaus*
 - 2.8 *Aannames over recruitment en settlement*
 - 2.9 *Aannames over de invloed van de visserij*
3. *Modelparameters*
 - 3.1. *Inleiding*
 - Box I: Het Von Bertalanffy groeimodel.*
 - Box II: Het Dynamisch-Energie-Budget-groeimodel.*
 - 3.2. *Parameters die de grootte van fysiologische processen bepalen*
 - 3.3 *Parameters die interacties beschrijven tussen verschillende groepen en zijn omgeving*
4. *Referentiekader: samenstelling van benthos op het NCP op grond van indeling volgens functionele groepen en grootteklassen*
5. *Aandachtspunten en verder planning*
6. *Conclusies*
7. *Referenties*

0. Samenvatting: Verdere ontwikkeling van het benthos module (BENBOX)

Trefwoorden:

Model, BENBOX, functionele respons, Von Bertalanffy groei model, DEB model, stabiele isotopen, trofische positie, benthisch ecosysteem, macrobenthos, epibenthos, vis, voedselweb, functionele groepen, multichannel omnivory, slib, suspensie feeder, deposit feeder, predator, productie, groottespectrum, effectketen, Nederlandse Continentale Plat, Noordzee, biomassa, visserij, luchthaven in zee.

Het doel van dit deelproject om de effecten van de aanleg van Flyland (veranderingen gesuspendeerd inert particulier materiaal in de waterkolom, fytoplanktonconcentraties en sedimentatie) op lager trofisch niveau (macrobenthos) beter door te vertalen naar hogere trofische niveaus zoals b.v. garnalen en vissen. Het gaat om een kwantitatieve schatting van grootschalige veranderingen van voedselstromen en productieprocessen ten gevolge van het luchthaven-in-zee-project. Het model is opgebouwd uit een aantal functionele groepen met kenmerkende eigenschappen wat betreft voedselopname en voedselbronnen. Het basisidee is dat bepaalde groepen van benthische organismen verschillend reageren wat betreft voedselopname en groei op de aansturende factoren (gedifferentieerde, functionele respons). De directe respons van bepaalde benthosgroepen werkt indirect door tot hoger trofische niveaus. Een functionele groep wordt in het model gerepresenteerd door een serie grootte- klassen die het groottespectrum vormen zoals waargenomen in het veld (het Nederlandse Continentale Plat). Behalve de biomassa (mg C) van een functionele groep worden de aantallen (dichtheid) en de grootteverdeling bijgehouden. Er wordt gebruik gemaakt van al bestaande groei modellen (*Von Bertalanffy* en *DEB* model), die rekening houden met allometrische relaties en een software techniek om op een redelijk eenvoudige wijze grootte- klassen te kunnen modelleren. Bovendien wordt de δN^{15} indicatie bijgehouden, die een aanwijzing geeft over het trofische niveau van de functionele groepen (positie in het voedselweb) en gebruikt kan worden voor vergelijkingen met veldmetingen van deze grootte. De indeling naar trofische niveaus in het BENBOX-model wordt bepaald door voedselrelaties tussen de verschillende functionele groepen. Een belangrijk kenmerk is het aansturen van de functionele groepen vanuit verschillende voedselbronnen (multichannel omnivory). In het BENBOX-model wordt vereenvoudigd rekening gehouden met de zeer complexe rekruteringsproces en de mortaliteit van bodemdieren door visserij. De biomassaverdeling over verschillende functionele groepen geeft aanwijzingen op welke manier gebruik gemaakt wordt van de basale voedselbronnen (pelagische of benthische bronnen) en hoe het voedselweb wordt aangestuurd. Een modelschatting van biomassaontwikkelingen en productie wordt geacht als een geschikte methode om de grootteorde van de effecten op natuurwaarden en gebruiksfuncties door dit soort ingrepen te schatten of de effecten van mitigerende maatregelen te analyseren. Er zijn geschikte datasets en voldoende literatuurgegevens om het BENBOX-model te parameterseren en te valideren. De technische ontwikkeling is binnen afzienbare tijd voor gebruik te verwezenlijken. De modeluitkomsten zijn vergelijkbaar met de referentiesituatie. De variatie van parameters zal nog getoetst moeten worden. Het grootste voordeel van een modelmatige (generieke) aanpak is de brede inzetbaarheid ook bij verandering van randvoorwaarden of soortgelijke problemen.

1. VRAAGSTELLING EN DOEL VAN HET PROJECT

De te verwachten directe effecten van de aanleg van Flyland op het benthos zijn in het fase-1-rapport onderzocht: zo is het verlies aan totale biomassa door de baggerputten en de bouw van het Flyland eiland geschat op minder dan 2% van de totale biomassa van het NCP. Effecten op de benthosfauna door veranderde slibgehalten in het sediment zijn met behulp van habitatmodellen in verschillende scenario's geschat en ondanks onzekerheden worden deze effecten als relatief klein geacht (Flyland-rapport fase 1).

Als een belangrijk fysisch effect van de aanleg van het vliegveld wordt een verhoogd gehalte aan gesuspendeerd particulier materiaal in de waterkolom (SPM), vooral van inert baggermateriaal, voorspeld. Dit kan leiden tot een snellere sedimentatie van aan dit slib gehecht fytodetritus (kortere voedselpuls naar de bodem), verminderde fytoplankton productie door vertroebeling (latere start en vroeger eind) en een verandering van de ruimtelijke verspreiding van de fyto-planktonproductie. Bovendien zullen verhoogde concentraties SPM in het bodemwater gevolgen kunnen hebben voor de bodemfauna, met name filter-feeders. Differentiatie in gevoeligheid van bodemdieren voor verhoogde slibconcentraties kan mogelijk leiden tot een wijziging in de soortensamenstelling en mogelijk tot een lagere productie van hogere trofische niveaus. Gezien de leemtes in kennis over de respons op soortniveau van de honderden soorten in de zuidelijke Noordzee en gezien de complexiteit van het ecosysteem Noordzee moet een benthosmodel worden gezien als een hulpmiddel om de keten van effecten op het voedselweb van de Noordzee beter te kunnen beoordelen.

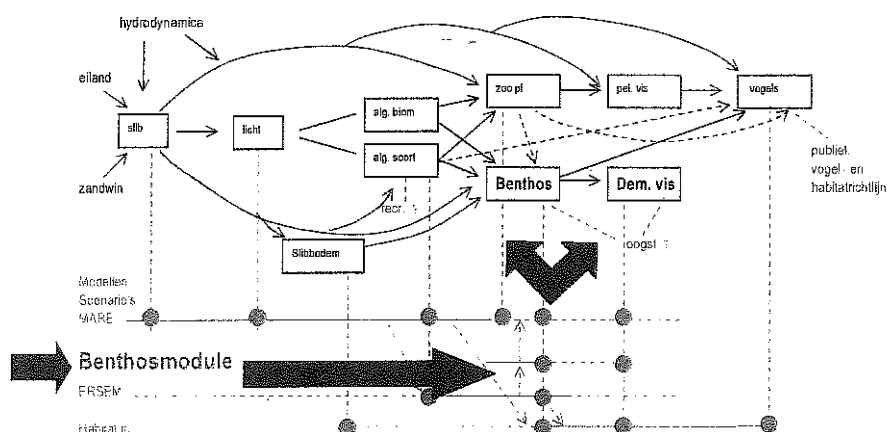
Het doel van dit deelproject is het om het huidige benthosmodel in ERSEM te vervangen door een nieuw uitgebreider benthosmodel (BENBOX) dat in staat is om de secundaire effecten van de aanleg van Flyland (en de verschillende varianten) op lager trofisch niveau (macrobenthos) beter door te vertalen naar hogere trofische niveaus zoals b.v. garnalen en vissen. Met andere woorden: het gaat om een **kwantitatieve schatting van grootschalige veranderingen van voedselstromen en productieprocessen** ten gevolge van het luchthaven-in-zee-project. Dit is belangrijk omdat zowel gebieden met een hoge biomassa als gebieden met een hoge soorten rijkdom beschouwd worden als gebieden met een hoge natuurwaarde. Bovendien blijken deze gebieden vaak van grote betekenis voor de visserij.

Het model is opgebouwd uit een aantal functionele groepen met kenmerkende eigenschappen wat betreft voedselopname en voedselbronnen (zie 2.4). Behalve de biomassa (mg C) van een functionele groep worden de aantallen (dichtheid) en de grootteverdeling bijgehouden. Lichaamsgrootte speelt een essentiële rol zowel voor groei- en productieprocessen als ook voor relaties tussen predator en prooi (Schwinghammer et al. 1986, Peters 1989, Boudreau & Dickie 1992, Thiebaut & Dickie 1993). Een functionele groep wordt dus in het model gerepresenteerd door een serie grootteklassen die het groottespectrum (zie 2.5) vormen zoals waargenomen in het veld (het Nederlandse Continentale Plat). Het basisidee is dat bepaalde groepen van benthische organismen verschillend reageren wat betreft voedselopname en groei op verhoogde slibgehalten in het water, veranderingen in de primaire productie en verhoging van de sedimentatie van gesuspendeerd materiaal (2.6).

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

In de eerste fase van het project (t/m 30 november 2002) wordt aandacht besteed aan zowel de invulling van functionele groepen en conceptuele opbouw van het voedselweb en technische ontwikkeling van nieuwe modelonderdelen. Voor een beter overzicht wordt in hoofdstuk 2.1 het concept achter dit benthische deelmodel in het geheel kort uitgelegd. De paragrafen 2.2-2.9 geven gedetailleerde informatie over informatiebronnen en onderliggende aannames van het concept voor het model. Hoofdstuk 3 gaat over achterliggende modelparameters. Hoofdstuk 4 toont de resultaten van uitgevoerde analyses met BIOMON data conform het modelconcept. Hoofdstuk 5 beschrijft de aandachtspunten voor de verdere ontwikkeling en een tijdsplanning. Hoofdstuk 6 bevat de conclusies tot nu toe.

Effectketen Noordzee



Afbeelding 1. Positie van het benthosmodel in de effectenketen Noordzee

2. CONCEPT EN OPZET VAN DE NIEUWE BENTHISCHE MODULE (BENBOX)

2.1 Inleiding

Net als in ERSEM zijn de biota in de benthos onderverdeeld in functionele groepen. ERSEM (zie voor details Baretta et al. 1995, Ebenhöh et al. 1995, Ruardij & van Raaphorst 1995, Ruardij et al. 1995, Blackford 1997) had als voornaamste doel het modelleren van cycli van koolstof en van de nutriënten. Ook bij het bouwen van het benthos model heeft men zich beperkt tot dit doel en alhoewel een aantal belangrijke functionele groepen wordt onderscheiden bleek uit de resultaten dat een benthos model dat opgebouwd uit functionele groepen waar voor alleen de totale in koolstof biomassa wordt bijgehouden wordt verre van voldoende is. Een aantal belangrijke eigenschappen van de biota van het benthos werd op deze manier gemist:

- Binnen een soort of functionele groep wordt in het veld een grote variatie in lengte en gewichtsklassen gevonden. Dit wordt voornamelijk veroorzaakt door de broedval van larvale stadia waardoor telkens dieren in de kleinste grootteklassen worden toegevoegd (numerieke respons).
- De allometrische groei relaties. Behalve door de broedval neemt de biomassa van een functionele groep toe door gewichtsgroei. Deze groei is allometrisch bepaald en dit betekent dat voedselopnameprocessen in elk organisme (lichaams)-oppervlakte-gerelateerd zijn waardoor de kleinste individuen in relatief sneller groeien dan de grotere individuen.
- Selectie van voedsel op grond van grootte.
- Reactie vermogen van het benthos systeem op plotselinge veranderingen. Door de broedval (het introduceren van nieuwe organismen in de kleinste grootte klasse) wordt de voedselopnamecapaciteit vergroot en kan het systeem sneller reageren op in zijn omgeving (bijvoorbeeld een fytoplanktonbloei).

Ook de grote discrepantie tussen de eenheden van het ERSEM model ($\text{mg} \cdot \text{C} \cdot \text{m}^{-2}$) en de veldwaarnemingen (dichtheden in grootte klassen) is een reden tot zo een aanpak. Het blijkt heel lastig om de veldwaarnemingen te lumpen naar de functionele groepen in het model en om te rekenen naar $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2}$.

Daarom is gekozen voor de bouw van een nieuw benthosmodel die de dynamiek beschrijft van alle belangrijke organismen groepen groter dan het meiobenthos. In dit nieuwe benthosmodel worden voor alle functionele groepen zowel biomassa's, dichtheden voor verschillende grootte klassen bijgehouden (Tabel 1). Er wordt gebruik gemaakt van al bestaande groei modellen (*Von Bertalanffy* en *DEB* model), die rekening houden met allometrische relaties en een software techniek om op een redelijk eenvoudige wijze grootte klassen te kunnen modelleren. Bovendien wordt de δN^{15} indicatie bijgehouden, die een aanwijzing geeft over het trofische niveau van de functionele groepen (positie in het voedselweb) en gebruikt kan worden voor vergelijkingen met veldmetingen van deze grootheid.

De keus voor twee groei modellen komt in de eerste plaats voort uit het feit dat met het *Von Bertalanffy* groei model voor veel benthische soorten groeiparameters zijn bepaald (zie hoofdstuk 3) en in de tweede plaats dat het *DEB*-model de mogelijkheid geeft de conditie van de organismen bij te houden. Op grond van deze conditie toestand kan in periode van voedselgebrek op een eenvoudige manier een mortaliteit t.g.v. deze factor bepaald worden.

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

In de derde plaats dat beide modellen het zelfde allometrische concept hanteren waardoor het eenvoudiger *Von Bertalanffy* groeimodel kan worden beschouwd als een vereenvoudigd *DEB*-model waarin alleen netto groeiprocessen beschreven zijn en waardoor het mogelijk is om groeiparameters bepaald met het *Von-Bertalanffy*-model voor het *DEB*-groeimodel te gebruiken.

Voor de modellering van de microbial-loop in het benthische systeem worden bestaande procesbeschrijvingen van het ERSEM benthos model gebruikt. Deze processen beschrijven de dynamiek van (aërobe en anaërobe) bacteriën en het meiobenthos in termen van koolstofluxen. Deze twee groepen spelen een essentiële rol in de afbraak van detritus en vormen naast detritus belangrijke voedselbronnen voor depositfeeders in het benthische voedselweb. In afbeelding 1 is weergegeven hoe de verschillende deel modules gekoppeld zal worden.

Tabel 1. Indeling van bodemdieren en vis in een matrix die uit 9 verschillende functionele groepen en 9 grootteklassen (log₁₀ schaal) bestaat. In totaal zijn 250 soorten op basis van hun voedselopname en maximale grootte die ze kunnen bereiken, ingedeeld. De tabel toont enkele voorbeelden. Voor meer details zie hoofdstuk 2.4-6.

Functional groups										
Macrobenthos; infauna						Epibenthos		Fish		
Log	size	Ia	Ib	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
-4	< 0.0001	↓	↓	↓	<i>Exogone naidina</i>	↓	↓			
-3	< 0.001	<i>Phoronis sp.</i>	↓	<i>Spio filicornis</i>	<i>Capitella sp.</i>	<i>Pholoe minuta</i>	↓			
-2	< 0.01		<i>Amphiura filiformis</i>	<i>Scololepsis squamata</i>	<i>Urothoe poseidonis</i>	<i>Goniada maculata</i>	<i>Orchonema nana</i>			
-1	< 0.1	<i>Tumitella communis</i>	<i>Corbula gibba</i>	<i>Abra alba</i>	<i>Ophelia borealis</i>	<i>Glycera rouxi</i>	<i>Ophiura albida</i>			
0	< 1	<i>Dosinia lupina</i>	<i>Spisula subtruncata</i>	<i>Upogebia deltaura</i>	<i>Cucumaria elongata</i>	<i>Nemertini</i>	<i>Crangon crangon</i>		↓	
1	< 10	<i>Arctica islandica</i>	<i>Modiolus sp.</i>		<i>Echinocardium</i>	<i>Nephtys caeca</i>	<i>Liocardinus holsatus</i>		<i>Pomatoschistus</i>	↓
2	< 100						<i>Asterias rubens</i>	↓	<i>Callionymus lyra</i>	<i>Amoglossus laterna</i>
3	< 1000						<i>Cancer pagurus</i>	<i>Solea solea</i>	<i>Limanda limanda</i>	<i>Trigla lucerna</i>
4	< 10000									<i>Gadus morhua</i>

2.2. Informatiebronnen en uitgangspunten voor het opzetten van het BENBOX-model.

De indeling in toestandsvariabelen in het model berust op informatie over **dichtheid** en **biomassa** uit veldonderzoek in 1996/97 (boxcore, Triple-D [Deep Digging Dredge] en 3m boomkor), literatuur onderzoek en de NIOZ en RIVO databank (maaginhoud, lengtegewicht relaties, conversiefactoren, groeidata etc.) Gegevens van in totaal circa 200 soorten macrobenthos, 25 soorten mobiele epibenthos en 20 soorten vis van het hele NCP zijn op deze wijze geïntegreerd. Schattingen van dichtheden en biomassa van macrobenthos zijn gebaseerd op bemonsteringen met de boxcore (Daan & Mulder 1998, 1999, 2000), die van epibenthische soorten en vissen op surveys met de Triple-D en 3-meter-boomkor (Bergman & van Santbrink 1998).

Andere belangrijke aspecten voor de indeling van groepen in het model zijn:

- Aansturing door voedselbronnen
- Respons op de directe effecten door de aanleg van Flyland
- Trofische relaties tussen invertebraten en vis.

De toewijzing van soorten aan een bepaalde functionele groep gebeurt op basis van informatie over voedsel en foerageergedrag (Lopez & Levinton 1987, Holtman et al. 1996). De primaire referentiebronnen over foerageergedrag en voedselsamenstelling per taxon met een uitgebreide discussie zullen in het eindrapport worden opgenomen. Voor soorten waar minder details over bekend zijn berust de toewijzing tot een functionele groep op basis van meer algemene morfologische en taxonomische kenmerken (Barnes et al. 2001).

2.3 Stuurfuncties in het BENBOX-model

Het BENBOX-model zal zo worden opgezet dat het als een zelfstandige module kan opereren. Er zal precies worden geformuleerd welke informatie de benthos module nodig heeft. In afbeelding 2 is een overzicht gegeven van deze informatie stromen. Het BENBOX-model zal bestaan uit 2 submodules: de microBENBOX module die alle processen betreffende detritus, bacteriën en meiobenthos beschrijft en die overgenomen is uit het ERSEM model en een nieuwe submodule macroBENBOX die alle processen van de overige benthos groepen inclusief demersale vis omvat.

Deze stand-alone module BENBOX wordt door de volgende stuurfuncties (forcing functions) aangestuurd:

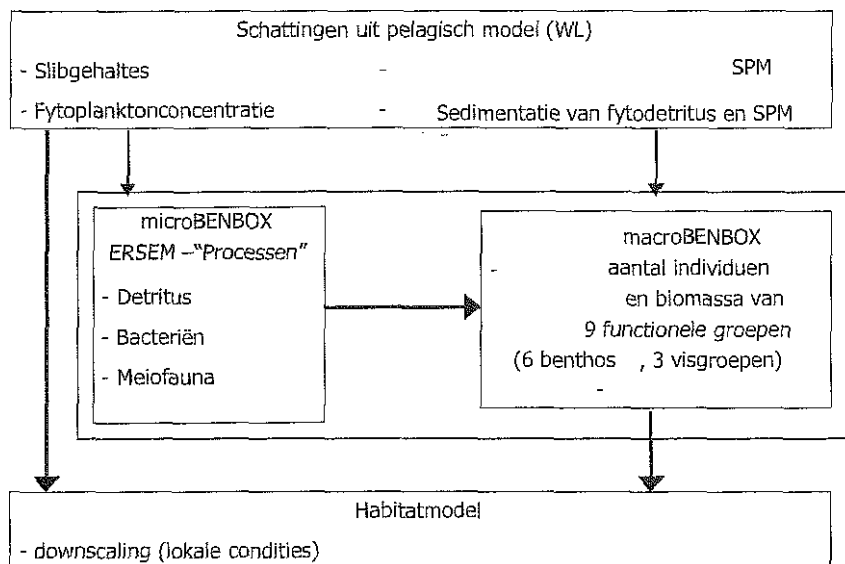
- Fytoplankton in de waterkolom,
- Gesuspendeerd particulier materiaal (SPM), bestaande uit organisch particulier materiaal (< 10%) en anorganisch slib (>90%).
- Sedimentatie van fytoplankton en detritus.

De aansturing van macroBENBOX en de samenhang tussen dit nieuwe benthosmodel, micro en het WL-model, is schematisch in afbeelding 1 en 2 weergegeven. De fytoplankton-concentratie, het particulier organisch detritus, de inerte slibgehalten en de hoeveelheid gesedimenteerd materiaal wordt door het WL-model berekend. De voornaamste voedselbronnen voor suspension-feeders in BENBOX zullen dus bestaan uit drie laatst genoemde stuurfuncties. Gesedimenteerd materiaal (particulier detritus en gesedimenteerd

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

(dood) fytoplankton) worden verwerkt door de bacteriën en het meiobenthos. Deze laatste twee toestandsvariabelen vormen op hun beurt de belangrijkste voedselbron voor de organismen gerepresenteerd in de macroBENBOX-model.

De zooplanktodynamiek kan een factor voor de aansturing van het benthische systeem zijn. Het zij omdat zooplankton direct als voedsel wordt opgenomen of b.v fecal pellets naar de bodem zinken en dus een deel van de benthisch-pelagische koppeling uit maken. Het is tot nu toe niet bekend voor welke benthische organismen zooplankton een belangrijke voedselbron is. Wel weten we dat zooplankton een zeer belangrijke voedselbron is voor pelagische vis. In de benthische module BENBOX is echter geen functionele groep 'pelagische vis' nog een aansturende factor 'zooplankton' gedefinieerd. Het word aangenomen dat deze niet essentieel zijn voor het functioneren van het benthos.



Afbeelding 2. Schema van de belangrijkste groepen binnen BENBOX en de relaties met andere modellen.

De BENBOX module kan gekoppeld aan het model in principe voor alle gridpunten van het WL-model de dynamiek modelleren. Echter het zou kunnen dat door het groot aantal toestandsvariabelen nodig voor het BENBOX-model het gehele model te veel reken tijd zal kosten en waardoor we moeten kiezen voor een duidelijk groffer grid dan in het WL-model. Met het BENBOX-model zullen b.v. verschillende scenario's doorgerekend kunnen worden die overeenkomen met een arbitraire indeling "nearfield" (lokaal zeer hoge slibgehalten in het water en zeer hoge sedimentatie), "midfield" (in de slibpluim) en "farfield"-effecten (buiten de slibpluim) van de baggerwerkzaamheden (en daarna) op secundaire productie tijdens de aanleg van het eiland.

Dit is een duidelijk **verschil met het habitatmodel** (zie ook hoofdstuk over het habitatmodel in dit rapport) dat geen rekening houdt met groei en productie maar met veranderingen van milieucondities (b.v. slibgehalten in het sediment etc.). BENBOX is een voedselwebmodel, dat voornamelijk de effecten van gesuspendeerd (voornamelijk inert) particulier materiaal in de waterkolom (SPM) op de op **groei en productie** van verschillende trofische niveaus (algen, bodemdieren, bodemvissen) probeert te voorspellen. Het gaat om het in kaart

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

brengen van relatief **grootschalige** veranderingen, niet op soortniveau maar op het **niveau van functionele groepen en grootteklassen** van de bodemfauna. Het habitatmodel daarentegen houdt geen rekening met groei en productie maar met veranderingen van milieucondities (b.v. slibgehaltenes in het sediment etc.). Het habitatmodel is in staat om **vrij kleinschalig** en op soortenniveau (een selectie van 7 relevante soorten) te voorspellen zonder met grootteklassen rekening te houden. Er is dus **geen directe (terug)koppeling met het habitatmodel** mogelijk en de doelstelling verschilt duidelijk. De uitkomsten uit beide modellen staan naast elkaar en zijn niet operationeel gekoppeld!

Er kan wel gebruik gemaakt worden van scenario's uit het kleinschalige habitatmodel om de gevolgen voor het voedselweb van veranderingen in de faunasamenstelling naar een habitatverandering voor grootschalige productieprocessen te onderzoeken omdat de 7 geselecteerde soorten in het habitatmodel ook deel uitmaken van bepaalde functionele grootteklassen in het BENBOX-model (upscaling).

Andersom kan het habitatmodel een interpretatiehulp vormen voor scenario's uit het BENBOX-model als het erom gaat om uitspraken te doen over de gevolgen van veranderende productieprocessen van relevante soorten die in een bepaalde habitat deel uitmaken van functionele groepen in het BENBOX voedselwebmodel (downscaling).

2.4. Indeling naar functies: beschrijving van de functionele groepen

In Tabel 2 staat een lijst met de functionele groepen die onderscheiden worden in BENBOX. De groepen I-III vormen de hoofdschakel voor de benthisch-pelagische koppeling. De groepen Ia en Ib lijken wat betreft hun voedselbronnen op elkaar maar verschillen in hun **directe** respons op veranderingen in de fysische omstandigheden tijdens en na de aanleg (voor details zie 2.6).

Demersale vissen en ebi-benthische predatoren (krabben, zeesterren) zijn vrij opportunistisch in hun voedselkeuze (Piet et al. 1998, Groenewold & Fonds 2000). De groepen IV-VIII zijn voornamelijk predatoren op de groepen I-III en op duidelijk kleinere predatoren. Voor BENBOX nemen wij aan dat deze groepen niet direct door slib maar **indirect** via een functionele respons door hun prooi beïnvloed worden (voor details 2.7).

Tabel 2. Overzicht functionele groepen in het benthosmodule (BENBOX).

Func. Groep	Fourageertype	Effecten aanleg FLYLAND	
Ia	Suspensie-feeders (gevoelig voor verhoogde slibgehaltenes)	direct	Macrofauna
Ib	Suspensie-feeders (minder gevoelig voor slib)	direct	
II	Facultatieve suspensie- en deposit-feeders	direct	
III	Deposit-feeders	direct	
IV	Infaunal-predators	indirect	Epifauna
V	Epifaunal-predators	indirect	
VI	Benthivore vis (voornamelijk macrofauna-feeders)	indirect	Demersale vis
VII	Benthivore vis (voornamelijk epifauna-eters)	indirect	
VIII	Piscivore vis (voornamelijk viseters)	indirect	

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

Behalve de gemiddelde biomassa op het NCP in g AFDW m^{-2} zijn als een indicatie voor de grootteklassen (details in 2.5), het avW (average weight, gemiddelde gewicht binnen een functionele groep) en W_{∞} (maximum weight W_{∞} is het hoogste lichaamsgewicht dat een soort kan bereiken, in g asvrij drooggewicht, binnen een bepaalde functionele groep). De waarden avW en W_{∞} spelen voor het beschrijven van groeiprocessen (3.1, box 1 en 2) in het BENBOX-model een belangrijke rol.

Groep Ia omvat suspension-feeders die hun voedsel voornamelijk uit de waterkolom opnemen waarbij de voedselopname evenredig is met het gefiltreerde watervolume. Typische vertegenwoordigers zijn Bivalvia zonder of met korte siphonen (b.v. *Macra corallina*, *Dosinia* sp. en *Arctica islandica*), maar ook polychaeten (b.v. *Chaetopterus variopedatus*), slakken (*Turritella communis*). In het benthos model worden ze door twee voedselbronnen aangestuurd: algen en gesuspendeerd materiaal in de waterkolom.

Een toename van het percentage van inert anorganisch slib in het gesuspendeerde materiaal betekent voor deze groep een vermindering van de voedselkwaliteit.

Grootte klassen: 2-6,

Gemiddelde biomassa op het NCP: 2.08 g afdw m^{-2} ,

avW: 0.248 g, W_{∞} : 5.166 g.

Groep Ib omvat suspension-feeders, zoals groep 1a; ze nemen hun voedsel voornamelijk uit de waterkolom op. De aansturing uit voedselbronnen is gelijk aan groep Ia. In tegenstelling tot groep Ia zijn ze tot een zekere hoogte aangepast om te gaan met hogere percentages van inert slibmateriaal in het voedsel. Sommige soorten tonen zelfs een betere groei bij hogere percentage slib, mogelijk bevordert het inerte slib de assimilatie. Typische vertegenwoordigers zijn tweekleppigen zonder of met korte siphonen (*Corbula gibba*, *Spisula* sp., *Ensis* sp. *Amphiura filiformis*) en enkele soorten amphipoden. Deze soorten (vooral kustbewoners, vaak in gebieden met hoge SPM gehalten) compenseren de verminderde voedselkwaliteit met een hogere filtreersnelheid (en zijn dus morfologisch en fysiologisch aangepast) en/of kunnen hun voedsel zeer efficiënt selecteren.

Voor deze groep wordt in het model aangenomen dat een toename van het percentage onverteerbaar materiaal in het voedsel gedeeltelijk door de organismen zelf gecompenseerd kan worden en dus een kleiner effect ressorteert dan in groep Ia.

Grootte klassen: 2-6,

Gemiddelde biomassa op het NCP: 12.09 g afdw m^{-2} ,

avW: 0.168 g, W_{∞} : 1.445 g.

Groep II omvat facultatieve suspension-feeders, interface-feeders en surface-deposit-feeders. Vertegenwoordigers van deze groep zijn in staat hun voedsel zowel uit de waterkolom als van de bodem op te nemen. Voor deze groep nemen wij aan dat rond 60% van hun voedsel uit vers fytoplankton bestaat en 40% uit sedimentmateriaal (organisch detritus). Bij deze groep behoren schelpdieren met lange sifons (b.v. vele *Tellinidae*), verschillende amphipoden en bepaalde polychaeten (vooral spionidae) maar ook verschillende diep gravende kreeftensoorten zoals *Upogebia* sp. en

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

Callianassa, *Spioniden* b.v. zijn in staat om hun met mucus bedekte palpen (coiled) in de stroming te houden en partikels op te nemen, maar onder rustige condities sedimentair materiaal op te bodem te eten. In het algemeen zijn vertegenwoordigers van groep II duidelijk kleiner dan die van groep I en III. Vertegenwoordigers van deze groep zijn goed aangepast aan een verhoogd aandeel onverteerbaar materiaal in hun voedsel.

Toename van slib in het water zal geen effecten hebben op de voedselopname van deze groep. De verhoogde sedimentatie van fytodetritus t.g.v. de toename van slib zal eerder tot betere voedselomstandigheden leiden. Kleine, lichte detritus aggregaten worden preferentieel opgenomen en blijven ook geresuspendeerd beschikbaar.

Grootte klassen: 1-4,

Gemiddelde biomassa op het NCP: $1.16 \text{ g afdw} \cdot \text{m}^{-2}$,

avW: 0.014 g , W_{∞} : 0.7 g .

Groep III

omvat hoofdzakelijk subsurface deposit-feeders en substraat-feeders. Hun voornaamste voedselbron is organisch detritus, bacteriën en meiofauna, terwijl vers algenmateriaal een duidelijk kleiner aandeel heeft. Vertegenwoordigers zijn b.v. vele soorten amphipoden, polychaeten (*Notomastus* sp., *Ophelia* sp.), *Cucumaria* sp. sipunculiden en de zeeklit (*Echinocardium cordatum*).

Bijmenging van inert materiaal betekent voor deze groep geen probleem. Ze profiteren van een hoger sedimentatie van fytodetritus. Gedeeltelijk zijn ze ook in staat om geresuspendeerd voedselmateriaal op te nemen.

Grootte klassen: 1-6,

Gemiddelde biomassa op het NCP: $4.15 \text{ g afdw} \cdot \text{m}^{-2}$,

avW: 0.093 g , W_{∞} : 1.65 g .

Groep IV

omvat vooral carnivoren (vnl. wormen) die in het sediment leven b.v. *Anaitides* sp. *Harmothoe* sp., *Glycera* sp. *Nephtys* sp., en verschillende soorten snoerwormen (nemertini). Ze begrazen voornamelijk groep I-III maar eten ook kleinere vertegenwoordigers uit de eigen groep of eten aas. De vertegenwoordigers zijn gemiddeld relatief klein maar door hun mondbewapening vaak in staat om even grote of zelfs grotere prooien aan te vallen.

Geen directe maar wel indirecte effecten via voedselweb door de gevolgen van het luchthaveneiland verwacht (zie 2.7).

Grootte klassen: 2-6.

Gemiddelde biomassa op het NCP: $1.07 \text{ g afdw} \cdot \text{m}^{-2}$,

avW: 0.19 g , W_{∞} : 1.59 g .

Groep V

omvat mobiele ongewervelde predatoren (vooral etend van groep I-IV), aaseters en micro-carnivoren (die eten foraminifera, meiofauna of benthische larven), die voornamelijk op de bodem leven. Ze behoren tot de crustaceeën (b.v. *Crangon crangon*, *Liocarcinus* sp.) of echinodermen (*Ophiura texturata*, *Asterias rubens*) maar ook sommige gastropoden (*Lunatia alderii*, *Buccinum undatum*) vallen onder deze groep. Het groottespectrum reikt van zeer kleine soorten (*Orchomene nana*) tot aan grote soorten (*Cancer pagurus*).

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

Geen directe maar wel indirecte effecten via voedselweb door de gevolgen van het luchthaveneiland verwacht (zie 2.7).

Grootte klassen: 2-8,

Gemiddelde biomassa op het NCP: $2.45 \text{ g afdw} \cdot \text{m}^{-2}$,

avW: 1.32 g , W_{∞} : 146 g .

Groep VI omvat vissen die ook als volwassene dieren voornamelijk op prooidieren foerageren die in groep I-IV zitten. Voorbeelden zijn de tong (*Solea solea*) of de schol (*Pleuronectes platessa*).

Geen directe maar wel indirecte effecten via voedselweb door de gevolgen van het luchthaveneiland verwacht (zie 2.7).

Grootte klasse: 8,

Gemiddelde biomassa op het NCP: $0.28 \text{ g afdw} \cdot \text{m}^{-2}$,

avW: 11.49 g , W_{∞} : 264.96 g .

Groep VII omvat vissen die als adulten voornamelijk op epibenthische prooidieren foerageren (groep V), maar als juvenielen ook op andere benthische groepen. Voorbeelden zijn de schar (*Limanda limanda*) of de kleine pieterman (*Echiichthys vipera*).

Geen directe maar wel indirecte effecten via voedselweb door de gevolgen van het luchthaveneiland verwacht (zie 2.7).

Grootte klassen: 6-8,

Gemiddelde biomassa op het NCP: $0.71 \text{ g afdw} \cdot \text{m}^{-2}$,

avW: 4.63 g , W_{∞} : 125.65 g .

Groep VIII omvat piscivore vissen die als adulten voornamelijk op vis foerageren (groep VI-VIII), maar als juveniele ook op andere benthische groepen. Voorbeelden zijn de poon (*Trigla lucerna*) of de kabeljauw (*Gadus morhua*).

Geen directe maar wel indirecte effecten via voedselweb door de gevolgen van het luchthaveneiland verwacht (zie 2.7).

Grootte klassen: 7-9,

Gemiddelde biomassa op het NCP: $0.06 \text{ g afdw} \cdot \text{m}^{-2}$,

avW: 16.35 g , W_{∞} : 1639.37 g .

2.5. Groottespectra in het BENBOXmodel

Het groottespectrum zal in het model logaritmisch worden ingedeeld en omvat 9 verschillende klassen van 0.0001 g t/m 10 000 g AFDW (zie Tabel 1). Voor alle 249 taxa is op basis van de BIOMON-database, van lengte/gewicht relaties en vanuit de literatuur geschat welke maximale grootte bepaalde taxa (in de zuidelijke Noordzee) kunnen bereiken. Voor sommige zeer kleine taxa waarvoor geen gegevens over grootte of groei gevonden zijn, is het gemiddelde individuele gewicht genomen zoals dat uit BIOMON-data is berekend. Soorten uit bepaalde functionele groepen komen op basis van hun maximale individuele biomassa in een verschillende grootteklasse terecht (Tabel 1).

Vislarven worden gevonden in grootteklasse 2 als ze naar het bodemleven overgaan (settlement-stadium), terwijl de overige gesettelde larven van bodemdieren in grootteklasse 1 gevonden worden (Bosselmann 1991).

Door gebrek aan kennis op soort-, gemeenschap- en systeem niveau (Giere 1992) is meiofauna buiten beschouwing gelaten in het BENBOX-model. Meiofauna biomassa en productie wordt in het microBENBOX-model volgens ERSEM berekend en als stuurfunctie doorgegeven aan het macroBENBOX-model (Afbeelding 2).

2.6. Gedifferentieerde respons van functionele groepen op effecten

In het fase-1-rapport en de inleiding zijn de lokale effecten (in de baggerput en dicht bij het eiland tijdens de bouwphase met zeer hoge slibgehalten in het water en lokaal zeer hoge sedimentatie) kwalitatief betrouwbaar beschreven op basis van kennis over zandsuppletie en soortgelijke activiteiten (Maurer et al. 1985, Maurer et al. 1986, Rees & Dare 1993, van Dalen & Essink 1997, Newell & Seiderer 1998, Essink 1999, van Dalen et al. 2000). Dat geldt niet voor de grootschalige gevolgen voor bentische productie processen en het voedselweb die juist met het BENBOX-model doorgerekend kunnen worden.

Voor het BENBOX-model maken wij aannamen over de gedifferentieerde respons van functionele groepen op **directe effecten** en de **doorwerking naar hogere trofische posities in het voedselweb** (zie ook 2.7 over voedselweb, een uitgebreide literatuur overzicht en discussie over dit onderwerp is voor de rapport in Mei 2003 ingeroosterd).

De **directe effecten** kunnen met huidige kennis in verschillende categorieën opgedeeld worden (Afbeelding 3). Natuurlijk kunnen de te verwachten effecten ook tegelijkertijd optreden:

- **Directe effect: vermindering van de voedselkwaliteit door bijmenging van gesuspendeerde slibdeeltjes.**

Dit effect heeft een negatieve invloed op de functionele groepen Ia, Ib en II. Al deze groepen suspensie-feeders verschillen onderling in vermogen om negatieve invloeden van inert materiaal in hun voedsel door fysiologische of morfologische aanpassingen te compenseren (Møhlenberg & Kjørboe 1981, Theissen 1982, Grizzle & Morin 1989, Grizzle & Lutz 1989, Prins & Smaal 1989, Grizzle et al. 1992, Gremare 1998). Algemeen zijn "echte" suspension feeders (groep Ia) zoals *Astarte* sp. gevoelig voor verhoogde SPM gehalten. B.v.: volgens Cranford et al. (1998, 1999) leidt een hoge gehalte SPM nabij de bodem tot een groeidepressie bij een mantelsoort (*Placopecten magellanus*). Door de afname van de voedselkwaliteit bij de zeebodem met toenemende waterdiepte is dit effect in dieper wateren minder duidelijk.

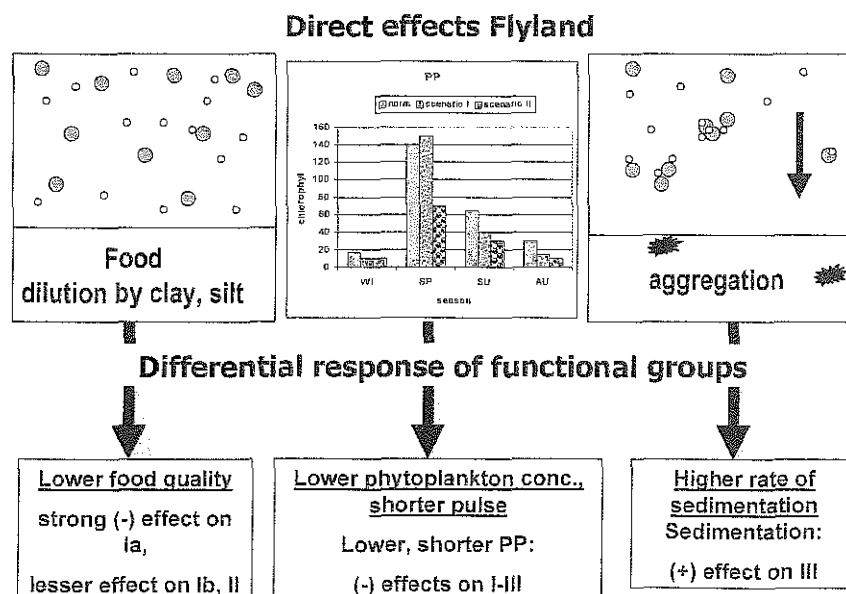
3.17 Benthosmodel (BENBOX)

- **Directe effect: lagere concentraties fytoplankton en/of kortere voedselpulsen naar het benthos.**

Deze effecten treffen waarschijnlijk alle primaire consumenten (groep I-III). Deze aanname wordt door recent onderzoek aan de relatie tussen fytoplankton en zoöbenthos in de westelijke Waddenzee ondersteund (Beukema et al. 2002). Suspension-feeders en deposit-feeders tonen volgens deze studie een numerieke respons op boven genoemde effecten. Soortgelijke relaties zijn tussen primaire productie en suspensie-feeders uit de Oosterschelde bekend (Smaal, 1997). Bovendien wijzen andere onderzoeken b.v. in Northumberland erop dat met 1-2 jaren vertraging het macrobenthos op veranderingen van de primaire productie reageert (Frid et al. 2000). De abundantie van suspensie feeders neemt met toenemende waterdiepte en voedselarmoede af terwijl depositfeeders juist toenemen (Rowe 1998, Duineveld et al. 2000).

- **Directe effect: hoger sedimentatie door aggregatie van algen met fijnste slibdeeltjes met als gevolg dat kwalitatief hoogwaardig voedsel op de zeebodem terecht komt.**

Oppervlakte-deposit-feeders (in het BENBOX-model vertegenwoordigd door groep II) tonen net als de meiofauna een duidelijke respons op een voedselpuls (Graf 1992). Hier zijn dieren die in staat zijn hun voedsel van de bodem op te nemen in het voordeel. Deze groep profiteert aantoonbaar van verhoogde sedimentatie van voedseldeeltjes (Lopez & Lenvinton 1987, Taghon 1989, Rijsgard & Banta 1998, Thatje et al. 1999, Kihlslinger & Woodin 2000).



Afbeelding 3. Directe effecten van Flyland

2.7. Het voedselweb in BENBOX en de doorvertaling van effecten naar hogere trofische niveaus

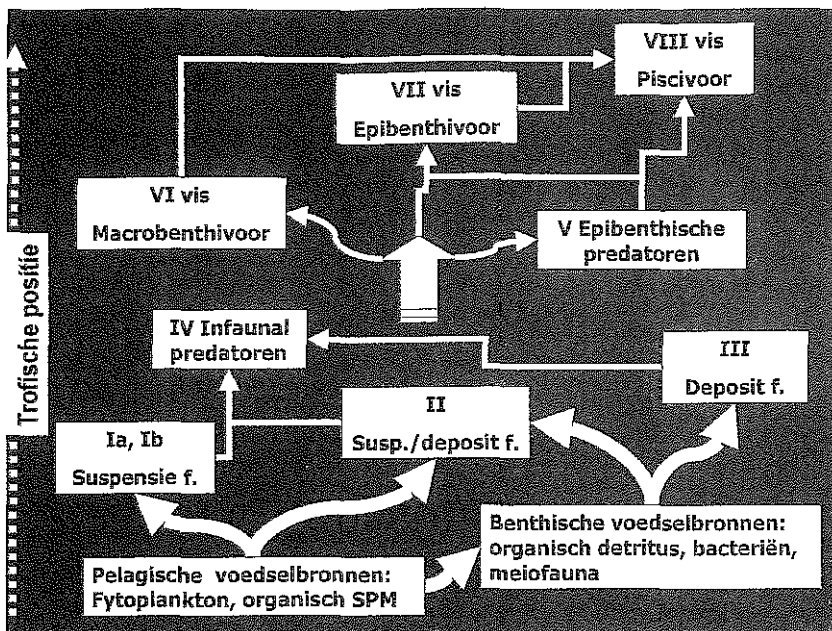
Het voedselweb in BENBOX

De indeling naar trofische niveaus in het BENBOX-model wordt bepaald door voedselrelaties tussen de verschillende functionele groepen. Een belangrijk kenmerk is het aansturen van de functionele groepen vanuit verschillende voedselbronnen (Afbeelding 4). Deze **multichannel omnivory** betreft niet alleen grote predatoren als vis, maar ook groepen die dicht bij de basis van het ecosysteem staan. De overgangen tussen dergelijke functionele groepen lijken eerder continu te zijn dan discreet, zoals blijkt uit voorlopige onderzoeksresultaten naar stabiele stikstofisotopen in Noorzeedieren en uit talrijke literatuurreferenties (Fry 1988, Hobson & Welsch 1992, Wainright et al. 1993, Fry & Quinones 1994, Polis & Strong 1996, Jennings et al. 1997, Hulot et al. 2000, Jennings et al. 2002).

Door het meten in het veld van het relatieve aandeel van het stabiele stikstofisotoop ^{15}N in de ratio $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$ (uitgedrukt als $\delta^{15}\text{N}$) in het weefsel van dieren kan de trofische positie van een soort in het voedselweb bepaald worden. Door metabolische processen wordt dit ^{15}N -isotoop in het weefsel van dieren op ieder hoger trofisch niveau steeds met 3.4‰ verhoogd. De $\delta^{15}\text{N}$ indicatie is geen momentopname zoals b.v. de analyse van de maaginhoud maar een integratie van de trofische posities over de voorafgaande periode waarin het weefsel werd opgebouwd.

Recente veldmetingen in een slibrijk gebied in de zuidelijke Noordzee (Oestergronden) geven aan dat de verschillen tussen de trofische niveaus van met name deposit-feeders en suspensie-feeders kleiner en meer glijdend zijn dan tot nu aangenomen en zoals beschreven in het ERSEM-model. Afbeelding 5 toont de relatie tussen gemiddeld lichaamsgewicht en de $\delta^{15}\text{N}$ indicatie. De grootste afstand wordt gevonden tussen een selectieve diatomeeën-eter (penhoren Tur) en de zowel benthische- als ook piscivore wijting (Mer). Tussen lichaamsgrootte en de trofische positie ($r^2 = 0.54$) bestaat een zwakke positieve relatie, maar het is duidelijk dat soorten van vergelijkbare lichaamsgrootte qua voedselbronnen behoorlijk kunnen verschillen b.v. dwergtong (Bug) en afgeknotte gaper (Mya) en dat de spreiding van dieren op hetzelfde trofische niveau ten opzichte van de lichaamsgrootte zeer groot kan zijn b.v. kamster (Asti) en schar (Lim). Anders dan een suspensie-feeder kan een vis met toenemende lichaamsgrootte van voedselbron en dus ook van trofische positie veranderen (ontogenetic shift).

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

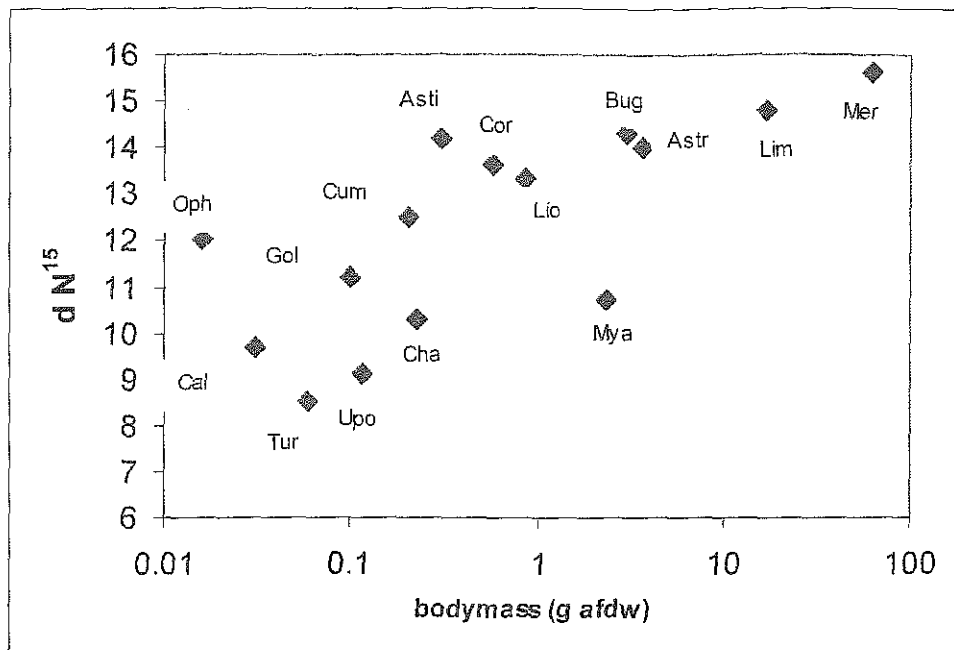


Afbeelding 4. Voedselweb in het BENBOX-model. De groepen Ia, Ib (suspension feeders) worden voornamelijk direct door pelagische voedselbronnen aangestuurd (fytoplankton concentratie) terwijl de groep III (deposit feeders) voornamelijk op benthische voedselbronnen foerageert. Groep II (interface feeders, surface deposit feeders) zit daartussen in. Groep IV (infaunal predators) foerageert op de groepen I-III. Groepen V-VIII (epibenthos en vis) hebben een hoger trofische positie en foerageren op onderliggende groepen maar ook op kleinere vertegenwoordigers uit de dezelfde groep. Deze relaties zijn niet allemaal met pijlen aangegeven. Voorbeeldsoorten uit verschillende groepen zijn in 2.4 beschrijven.

Voor het benthosmodel zijn de $\delta^{15}\text{N}$ indicaties van relevante soorten uit verschillende functionele groepen van belang omdat ze een schatting over de rol van verschillende voedselbronnen mogelijk maken en dus voor de calibratie en validatie van het model van grote waarde zijn.

Verrassend is dat de gravende kreeftensoorten *Callinassa* en *Upogebia* (Cal, Upo) op een zeer lage trofische positie staan. Dit duidt erop dat vers fytoplankton de belangrijkste voedselbron is. Als typische deposit-feeders foerageren zeekomkommers (Cum) en de kleine slangster (Oph) voornamelijk op detritus en aan detritus geassocieerde microfauna. Tussen deze suspension- en deposit feeders bevindt zich een heel scala aan macrobenthossoorten welke zowel vers fytoplankton consumeren, als ook op de bodem uitgezakte depositen tot zich nemen (b.v. de zeeklit *Echinocardium cordatum*, en de spioniden, een polychaeten-familie).

3.17 Benthosmodel (BENBOX)



Afbeelding 5. Gemiddeld lichaamsgewicht en $\delta^{15}\text{N}$ indicatie van verschillende benthosorganismen op de Oestergronden. Asti (*Astropecten irregularis*, kamster), Astr (*Asterias rubens*, zeester), Bug (*Buglossidium lutum*, dwergtong), Cal (*Callinassa subterranea*, een gravende kreeftensoort), Cha (*Chamelea gallina*, strandschelp), Cor (*Corystes cassivelaunus*, helmkrab), Cum (*Cucumaria elongata*, zeekomkommer), Gol (*Golfingia vulgaris*, een sipunculide), Lim (*Limanda limanda*, schar), Mer (*Merlangius merlangus*, wijting), Mya (*Mya truncata*, afgeknotte gaper), Lio (*Liocarcinus holsatus*, zwemkrab), Oph (*Ophiura albida*, slangster), Tur (*Turritella communis*, penhoren), Upo (*Upogebia deltaura*, een gravende kreeftensoort).

Hoe geven deze gegevens inzicht in de ecologische consequenties van de Flyland activiteiten en de doorvertaling naar hogere trofische niveaus?

In de vraagstelling staat centraal in hoeverre primaire effecten zich vertalen in effecten op de productie van hoger trofische niveaus. Voor de schatting van de secundaire productie is de voedselketenefficiëntie van belang, dus de hoeveelheid biomassa die van een zeker trofisch niveau naar het bovenliggende niveau doorstroomt. In een lineair systeem wordt deze globaal geschat op 10% (5-25%). Uit boven beschreven onderzoek blijkt echter dat de trofische positie van diverse soorten lager ligt dan verwacht. Als dat wordt veroorzaakt door uitsluitend consumptie vanuit lagere dan veronderstelde trofische niveaus, dan zou de potentiële secundaire productie juist hoger dan verwacht zijn, aangenomen dat de randvoorwaarden dezelfde blijven.

De indeling van soorten in functionele benthosgroepen berust voornamelijk op hun foerageergedrag (2.4). Veranderingen in stuurfuncties (forcing functions) zoals het gehalte van fytoplankton in de waterkolom, gesuspenseerd (voornamelijk inert) particulier materiaal (SPM) en de sedimentatie van fytoplankton en detritus naar de bodem treffen direct alle functionele groepen waarvoor fytoplankton en detritus de belangrijkste voedselbronnen zijn, zoals suspensie- en depositfeeders. Hogere trofische niveaus zoals het mobiele epibenthos en vissen zullen vooral indirect deze effecten ondervinden omdat bepaalde voedselbronnen in mindere mate vertegenwoordigd zijn. Voor de groepsindeling van bodemdieren van de hogere trofisch niveaus is rekening gehouden met de voedselbronnen. Omdat deze predatoren meestal een opportunistisch zijn is een fijnere onderscheiding (b.v. op soortniveau) niet mogelijk.

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

Een directe doorvertaling naar vogels en zeezoogdieren wordt met het huidige stand van kennis als onhaalbaar geacht omdat de relatie tussen deze populaties en de benthische productie te complex is en b.v. voor een groot deel ook aan de pelagische voedselweb gekoppeld is. BENBOX is juist ontwikkeld om het sterke (goed gedocumenteerde) verband tussen primaire (aansturende) effecten, bodemfauna en bodemvissen te kunnen kwantificeren. Natuurlijk laat een scenario uit het BENBOX-model waarbij b.v. voorspeld wordt dat de biomassa suspensiefeeders in de kustregio afneemt, een (kwalitatieve) interpretatie toe dat dit effect ook voor die soorten zeevogels geldt die voornamelijk op suspensiefeeders (hier meestal schelpdieren) leven. Voor vraagstellingen met betrekking tot de doorvertaling van veranderende productieprocessen in het benthische systeem op zeevogels kan het vergelijken van grootschalige scenario's uit het BENBOX-model en uitkomsten uit het kleinschalige habitatmodel een waardevolle interpretatiehulp zijn (zie ook 2.3).

Samengevat zijn dus volgende aannames over indirecte effecten voor het voedselwebmodel BENBOX relevant:

- **Indirecte doorwerking van primaire effecten op hoger trofische positie**

Wij nemen op dit moment aan dat de hogere trofische niveaus zoals de vissen en het mobiele epibenthos geen directe hinder door verhoogde slibconcentraties ondervinden omdat de olfactorische (geur-) zintuigen een grotere rol spelen bij het vinden van prooi. Er zijn eenduidige aanwijzingen dat grootschalige veranderingen in het benthos b.v. door visserijeffecten of door eutrofiëring doorwerken naar vis (Rijnsdorp & van Leeuwen 1996, Rijnsdorp & Vingerhoed 2001) of ook door fluctuaties in hydrodynamische patronen (b.v. rivier runoff) via zoëbenthos doorwerken naar vis (Salen-Picard et al 2002).

- **Indirecte effecten door verschuiving in grootteklassen**

De essentie van BENBOX is dat de indeling van soorten in functionele groepen op een zodanige manier is gekozen dat de groepen op verschillende manier op een verandering in aanbod van slib en algen reageren. Functionele benthosgroepen en grootteklassen zijn direct met elkaar gekoppeld. Een effect op een bepaalde functionele groep zal dus tegelijkertijd een effect op de groottesamenstelling (-spectra) van de benthische fauna hebben. Een voorbeeld: een lage fytoplanktonconcentratie en een verhoogd slibgehalte zal mogelijkwijze tot een verschuiving ten voordeel van kleinere soorten kunnen leiden. Dit is voor predatoren zoals vissen relevant, omdat voor hun voedselopname uit bepaalde grootte klassen prooi kunnen kiezen.

2.8 Aannames over recruitment en settlement

Voor de succesvolle rekrutering en settlement (overgang van pelagische levensfase naar het bodemleven) van een bodemdierpopulatie zijn een groot aantal processen verantwoordelijk zoals de initiële larvale productie, mortaliteit t.g.v. voedselgebrek en predatie en fysische factoren tijdens de pelagische fase (Snelgrove & Butman 1994, Olafson et al. 1994). Deze processen spelen op soortniveau en in tegenstelling tot vispopulaties zijn er nauwelijks gegevens over de rekrutering van bodemdieren in de Noordzee (buiten de Waddenzee) bekend. Ondanks deze kennisleemtes konden b.v. Chardy & Dauvin (1992) met de implementatie van een simpele rekruterings-loop (in termen van C-fluxen) de betrouwbaarheid van hun benthosmodel voor de Engelse Kanaal aanzienlijk verbeteren. In de Duitse bocht gevonden correlaties tussen de dichtheid van meroplanktische (tijdelijk pelagische) larven en patronen van de rekruten-verspreiding wijzen in eerste instantie op een bepaalde stock-recruitment relatie. Echter door de enorme hoge post-larvale mortaliteit door voedsellimitatie en begrazing lijkt deze relatie van korte duur (Bosselmann 1991). Bovendien spelen ook interspecifieke effecten tussen settelende larven en de alreeds aanwezige bodemdieren een belangrijke rol (Crowe et al. 1987). Daartegenover staat dat grootschalige patronen in samenstelling en biomassa in bepaalde gebieden b.v. tussen 1986 tot heden op het NCP vrij constant blijven (Duineveld et al. 1991, Lavaleye 2000, Lavaleye et al. 2000) terwijl essentiële veranderingen in primaire voedselbronnen tot veranderingen in de samenstelling van functionele groepen blijkt te leiden (Josefson 1990, Josefson et al. 1993, Kröncke 1995, Josefson & Conley 1997). Welke soorten binnen een functionele groep bijzonder sterk profiteren of juist benadeeld worden is niet te voorspellen, maar er zijn voldoende aanwijzingen dat er een respons op veranderingen van voedselstromen op het niveau van functionele groepen plaats vindt (zie ook 2.5).

Voor het BENBOX-model zijn er op dit moment twee mogelijkheden om de zeer complexe rekruteringsproces sterk vereenvoudigd te modeleren:

- De rekrutering wordt als een stuurfunctie opgelegd (er zijn altijd voldoende rekruten). De rekrutering per functionele groep is gekoppeld aan zijn biomassa.
- Gebruik te maken van het DEB-model waarmee een schatting gemaakt kan worden over de grootte van de potentiële koolstof flux van de broedval (Kooijman 2000). Deze mogelijkheid heeft de voorkeur (zie 3. box II).

Alsnog moeten algemene aannamen gemaakt worden over de grootte van de larvale en post-larvale mortaliteit. Dit wordt alleen in het kader van de beoordeling van grootschalige veranderingen van voedselstromen en productieprocessen als bevredigend geacht.

2.9 Aannames over de invloed van visserij

De visserij heeft een belangrijke invloed op het benthische systeem in de zuidelijke Noordzee, deze effecten zijn vrij gedetailleerd beschrijven (Bergman & van Santbrink 2000, Groenewold & Fonds 2000, Piet et al. 2000). Er is ook voldoende kennis over de ruimtelijke verspreiding van de visserij (Rijnsdorp et al. 1998). De visserij-effecten op systeemniveau kunnen als volgt vereenvoudigd samengevat worden:

- Visoogst en visbijvangst. Een bepaalde hoeveelheid biomassa van vis van bepaalde grootten wordt aan het systeem onttrokken. In vergelijking met schattingen over de primaire en de secundaire productie is deze hoeveelheid klein. Met data over vangsten en stock van commercieel interessante bodemvissen is de omvang van deze mortaliteit en uitstroom aan biomassa goed in te schatten (RIVO-data). Vissen in de bijvangst komen terug als detritus in het benthische systeem.
- Mortaliteit van bodemdieren door de directe impact van visserij. De mortaliteit van bodemdieren door directe inwerking van het vistuig en door verhoogde predatie door vissen en epibenthos verschilt per soort en per gebied. Dode, beschadigde en opgewoelde bodemdieren worden door epibenthos en vissen gegeten en blijven in het benthische systeem.

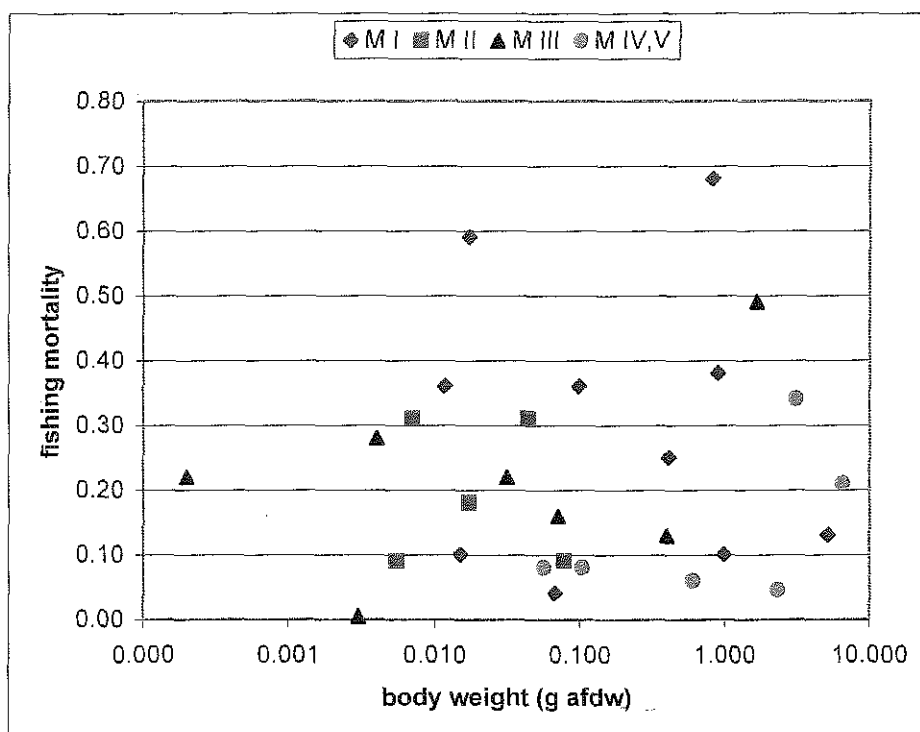
Tabel 3 toont de gemiddelde mortaliteit van verschillende bodemdieren na een eenmalige bevissing met de boomkor (op basis van Lindeboom et al. 1998, Bergman & van Santbrink 2000). Als men de data verdeelt over de functionele groepen in het BENBOX-model ziet men kleine verschillen tussen de groepen I-III. Alleen de mortaliteit van de predatoren-groepen (IV en V, infaunal en epifaunal predators) bleekt duidelijk kleiner te zijn. Afbeelding 6 laat zien dat er geen eenduidig verband tussen lichaamsgrootte en mortaliteit is en er bovendien sprake is van een aanzienlijke variatie.

In principe wordt in de conceptuele opzet van het BENBOX-model rekening gehouden met de visserijeffecten op het benthische systeem maar in het kader van de oorspronkelijke vraagstelling is op dit moment nog open hoe gedetailleerd de hier beschreven processen in het model zullen worden opgenomen.

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

Tabel 3. Gemiddelde directe mortaliteit van bodemdieren door eenmalige bevissing met een commerciële boomkor (Cv= coëfficiënt van variantie).

Functionele groep	Mortaliteit (gemiddeld)	Cv
I = voornamelijk suspension feeders	0.27	0.59
II = facultatieve suspension-/deposit feeders	0.24	0.74
III = voornamelijk deposit-feeders	0.24	0.42
IV, V = infaunal en epifaunal predators	0.14	0.68
Alle 28 benthos soorten	0.22	0.60



Afbeelding 6. Relatie tussen directe visserijmortaliteit (na een eenmalige passage van een boomkor) en lichaamsgrootte (log-schaal) van 28 verschillende benthossoorten in slibrijke en slibarme gebieden in de zuidelijke Noordzee. M I-V wijzen op de mortaliteit van de verschillende functionele groepen I-V.

3. MODELPARAMETERS

3.1. Inleiding

In de eerste fase ligt de nadruk op het verkennen van de informatiebronnen om deze modelparameters in te vullen. In dit hoofdstuk worden de referentiebronnen aangestipt en wordt essentiële achtergrondinformatie voor verschillende aannames aangevoerd (zie ook Box I en II).

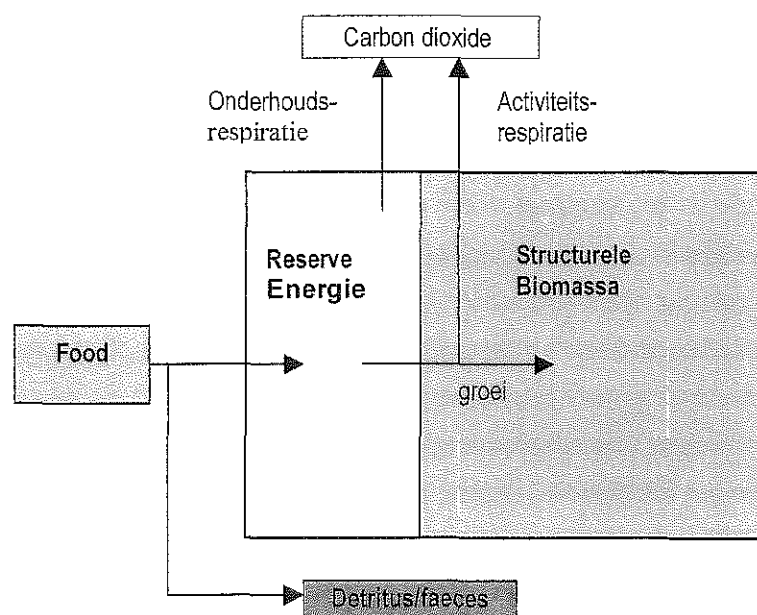
De modelparameters kunnen in twee groepen onderverdeeld worden:

- parameters die de grootte van fysiologische processen bepalen
- parameters die interacties beschrijven tussen verschillende groepen onderling en met zijn omgeving.

Alle functionele groepen zijn opgebouwd volgens het basisprincipe van het DEB-model. Dit betekent dat voor alle processen dezelfde fysiologische processen worden onderkend waarvan alleen de parameterswaarden die voor een fysiologische eigenschap staan van elkaar kunnen verschillen.

Deze fysiologische eigenschappen zijn voedselopname, respiratie, excretie en groei. Bovendien wordt de energie-inhoud van reservevoedsel voor elke functionele groep bijgehouden. Daarmee kunnen we de conditie van de groep bepalen.

De andere groep procesparameters, die interacties beschrijven tussen verschillende groepen en omgevingsfactoren bepalen de functionele respons van een organisme op zijn omgeving in het algemeen, zoals voedselbronnen en bijvoorbeeld de aanwezigheid van slib. Deze groep van parameters bepaalt de voedselselectie en de efficiëntie waarmee voedsel kan worden opgenomen. Tegelijkertijd bepalen deze parameters de potentiële mortaliteit van een groep t.g.v. graas van andere functionele groepen en daarmee in hoge mate de structuur van het voedselweb.



Afbeelding 7. De belangrijkste fysiologische processen in een functionele groep.

Box I: Het Von Bertalanffy groeimodel.

De groeimodel wordt beschreven volgens de volgende basisvergelijking:

$$\frac{dW}{dt} = f \cdot a \cdot W^{2/3} - m \cdot W$$

waarin W is lichaamsgewicht, f is een dimensieloos getal tussen 0 en 1 en staat voor de voedselcondities, a is de oppervlakte-afhankelijke assimilatiesnelheid bij maximale voedseldichtheid, en m is de specifieke rustrespiratie. De eerste term staat voor de hoeveelheid geassimileerd materiaal. De tweede term staat voor de kosten van lichaamsonderhoud.

De maximale lichaamsgrootte volgt direct uit de model parameters. De groei stopt als

$$\frac{dW}{dt} = 0. \text{ Hieruit volgt } W_{\infty}^{1/3} = \frac{f \cdot a}{m}$$

De kubische wortel van het lichaamsgewicht, $W^{1/3}$ is recht evenredig met een lengtemaat (bijvoorbeeld schelpenlengte) volgens $W^{1/3} = c \cdot L$, waarin c omrekeningfactor is.

Met behulp van bovenstaande vergelijking kan de basis groeivergelijking worden omgezet naar een groeimodel:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{dW}{dL} \frac{dL}{dt} = 3c^3 L^2 \frac{dL}{dt}$$

wat leidt naar:

$$\frac{dL}{dt} = \frac{f \cdot a \cdot c^2 \cdot L^2 - m \cdot c^3 \cdot L^3}{3c^3 L^2} = \frac{fa}{3c} - \frac{m}{3} L = e - kL$$

De parameter k wordt meestal omschreven als the Von Bertalanffy groeiparameter. De maximale lengte L_{∞} is gelijk aan e/k .

De vraag hoe de twee parameters a en m afhankelijk zijn van de maximale grootte van een organisme is moeilijk te beantwoorden. Men zou moeten aannemen dat m staat voor processen in de cel en dus onafhankelijk is van de maximale grootte. Dit betekent dat de parameter a zou moeten schalen met een lengtemaat. Echter empirische data laten zien dat de Von Bertalanffy groeiparameter ($= m/3$) in het huidige model) negatief afhankelijk is met de maximale grootte. Deze contradictie was opgelost door Kooiman (2000) door het introduceren van een storage component in zijn Dynamic Energy Budget model door aan te nemen dat grotere organismen een grotere reserve capaciteit bezitten voor energie.

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

Box II: Het Dynamisch-Energie-Budget-groei-model.

De basis van het DEB-model wordt beschreven door twee vergelijkingen. De eerste vergelijking beschrijft de energie reserve. Alle voedsel dat wordt opgenomen wordt in eerste instantie omgezet naar reserve-energie.

$$\frac{dE}{dt} = \frac{A_m}{V} \left(f - \frac{E}{E_m} \right) V^{\frac{2}{3}}$$

Waarin E de reserve energiedichtheid (-), A_m de assimilatie bij maximale voedseldichtheid ($\text{mg C}^{1/3}\text{d}^{-1}$),

V het lichaamsgewicht van het organisme (mg C),

f een dimensieloos getal tussen 0 en 1 afhankelijk van de voedseldichtheid en E_m een parameter die staat voor de maximale energie inhoud (-).

Uit deze vergelijking blijkt in de eerste plaats dat de energie is gedefinieerd als een dichtheid. (energie per lichaamsgewicht).

Dit betekent dat grotere organismen relatief meer energie kunnen bufferen. In de tweede plaats dat de opname van voedsel en omzetting naar energie gedefinieerd is net als in het Von Bertalanffy model als een allometrisch proces waarin de opname evenredig is met het lichaamsoppervlakte ($V^{2/3}$).

De tweede vergelijking beschrijft de nettogroei:

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \frac{E}{E_m} A_m V^{\frac{2}{3}} - MV}{G + \kappa E}$$

Waarin κ de fractie van de energie is die gebruikt wordt voor onderhoud en lichaamsgroei., M de onderhoudskosten per lichaamsgewicht, G de energie die het kost voor gewichtstoename van het lichaam.

In het DEB model wordt onderscheid gemaakt voor energie die gebruikt wordt voor lichaamsgroei en onderhoud (κ) en voor energie die gebruikt wordt voor ontwikkeling en reproductie ($1-\kappa$) Niet adulte organismen hebben extra energie nodig voor de toename in complexiteit van hun lichaam. Adulte organismen gebruiken deze energie voor reproductie. We kunnen eventueel op grond van dit model een schatting maken van de reproductiecapaciteit van een functionele groep in dit model. Ook kan met het DEB-model voor een strategie gekozen worden in tijden van voedselgebrek ($dV/dt < 0$). In het benthos model kiezen we voor een strategie dat er geen energie gebruikt wordt voor groei en dat de onderhoudsenergie M direct betrokken worden uit de energie buffer E . Dit laatste proces vindt plaats zolang er genoeg reserve energie aanwezig is. Als de energie buffer op is, is er geen onderhoud mogelijk en zal er mortaliteit plaats vinden.

3.2. Parameters die de grootte van fysiologische processen bepalen

Voor bepaling van de groeiparameters is voornamelijk gebruikt gemaakt van literatuur die op grond van het Von Bertalanffy groeimodel (Box I). Behalve fysiologische redenen (Kooiman 2000) is de beschikbaarheid van gegevens (Brey 1999) een belangrijke reden voor deze keuze. Met dit groeimodel zijn voor een groot aantal soorten de groeiparameter k , die staat voor de ontwikkelingstijd en van het uiteindelijk te bereiken gewicht G_{∞} en lengte L_{∞} bepaald. Bij snel groeiende soorten is k hoog en G_{∞} meestal klein. Er zijn talrijke referenties (groeiparameters en uitgebreide referentielijst in het rapport Mei 2003) over het groeiproces van dieren beschreven die als voorbeeld voor een bepaalde functionele groep kunnen dienen.

Het Van Bertalanffy groeimodel is in tegenstelling tot het DEB-model (Box II) een netto groeimodel. Dit betekent dat in dit model alleen gekeken wordt naar netto- opname en verlies processen. Processen zoals bijvoorbeeld activiteitsrespiratie, waarmee energie vrijgemaakt is om nieuwe lichaamstissue te vormen zijn niet in dit groeimodel opgenomen. De parameters die dus afgeleid worden met dit model moeten dus worden getransformeerd naar bruto procesparameters. Recente literatuur zoals een toepassing van het DEB-model voor de mossel (van Haren 1993) of platvissen (van der Veer et al. 2001), de beschrijving van het ERSEM-benthos model (Ebenhöh et al. 1995), de uitgewerkte voorbeelden van toepassingen van het DEB-model (Kooiman 2000) geven genoeg aanknopingspunten om dit mogelijk te maken. Ook verschillen in de energie-inhoud tussen dierlijk voedsel (vissen) en plantaardig voedsel zal worden meegenomen in de parameterisatie.

3.3 Parameters die interacties beschrijven tussen verschillende groepen en hun omgeving

Bijna alle parameters die de interacties tussen functionele groepen onderling en een functionele groep en zijn omgeving beschrijven zijn bepalend voor de voedselselectie en de effectiviteit waarmee voedsel wordt opgenomen.

Behalve de hoeveelheid aanwezige voedsel kunnen een aantal andere factoren meespelen die bepalend zijn voor het voedselopnameproces:

- tijd dat het kost om een voedseldeeltje op te nemen
- aanwezigheid van niet eetbare deeltjes (bijvoorbeeld slibdeeltjes)
- de voedselkwaliteit
- het aantal voedselbronnen.

De reactie van een organisme wordt meestal beschreven met een hyperbolische functie die het gedeelte berekent van het voedsel dat beschikbaar is voor opname.

Deze functionele responscurve wordt bepaald door de voedseldichtheid en andere partikels (bijv. slib) volgens een Holling type II (Holling 1959) relatie. De tijd die het kost voor het opnemen van voedsel wordt bepaald door het totaal aantal deeltje (slib + fytoplankton) maar alleen de voedseldeeltjes bepalen de voedselopname. Op deze manier kunnen slibpartikels de voedselopname beperken (Ruxton et al. 1992). De voedselkwaliteit wordt voornamelijk bepaald door het type voedsel (bacterieel, plantaardig en dierlijk). Het aantal voedselbronnen kan bepalend zijn of een organisme een periode van voedselgebrek kan overleven.

4. REFERENTIEKADER: SAMENSTELLING VAN VERSCHILLENDE BENTHOS-STRATA OP HET NCP OP GROND VAN INDELING VOLGENS FUNCTIONELE GROEPEN EN GROOTTEKLASSEN.

Dit hoofdstuk dient voornamelijk twee doelen:

- Referentiekader: beschrijving van huidige samenstelling van de benthische fauna op het NCP volgens boven genoemde criteria.
- Illustratie van mogelijke uitkomsten van het model in termen van biomassaverdeling over functionele groepen en grootteklassen.

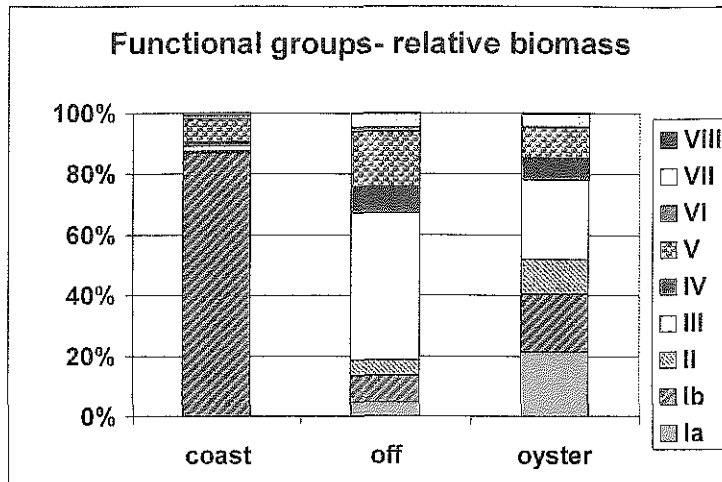
Voor de indeling in functionele groepen en grootte klassen (zie 2.4-5) zijn vergelijkingen gemaakt tussen de vier opvallendste fauna associaties op het NCP (Nederlandse Continentale plat): de kustzone (COAST), de zuidelijke bocht (OFF), de Oestergronden (OYST) en de Doggersbank (DOGG) op basis van BIOMON data. Deze associaties zijn door de tijd stabiel en herkenbaar. Ze weerspiegelen fundamentele verschillen in sturende milieufactoren en zijn daarom geschikt om verschillen in de trofische structuur en grootteverdeling aan te tonen.

Voor deze vergelijking is gekeken naar de biomassaverdeling van functionele groepen (Afbeelding 8), naar de verdeling van grootteklassen (sizedspectra, Afbeelding 9, 10) en het aandeel van de verschillende functionele groepen in een bepaalde grootteklasse (Afbeelding 11). Op deze manier worden opmerkelijke verschillen tussen de gebieden in de Noordzee duidelijk. Zo wordt duidelijk dat de kustregio door de groep Ib gedomineerd wordt die vrij ongevoelig is voor hoge slibgehalten in het water terwijl de offshoregebieden in de zuidelijke bocht juist door deposit-feeders (groep III) worden gedomineerd. Het grootte-spectrum van de kustfauna toont twee pieken die door groep II en Ib veroorzaakt worden. Deze analyses vormen een referentiekader voor toekomstige modeluitkomsten. In de komende tijd zal de variatie van uitkomsten getoetst worden met behulp van resultaten uit de BIOMON- bemonsteringen tussen 1999 en 2001.

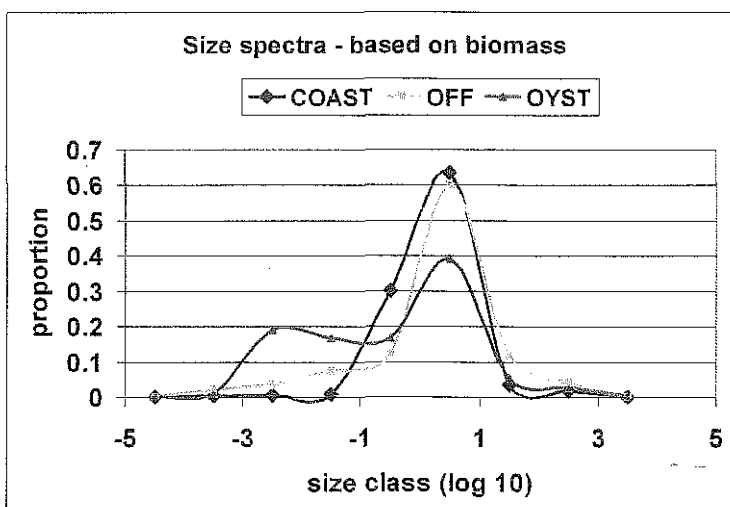
Welke conclusie kan uit dit soort uitkomsten getrokken worden?

De biomassaverdeling over verschillende functionele groepen geeft aanwijzingen op welke manier gebruik gemaakt wordt van de basale voedselbronnen (pelagische of benthische bronnen) en hoe het voedselweb wordt aangestuurd. De groottespectra vormen een indicatie voor de productiviteit (kleine dieren groeien sneller dan grote) van een gebied en bovendien geven ze een indicatie voor het belang van een gebied als foerageergebied voor vis. Kleine prooidieren zijn vooral een belangrijke voedselbron voor kleine opgroeiende vissen, terwijl grote prooiorganismen alleen voor grote vissen geschikt zijn. Een andere mogelijk scenario: bij een dominant biomassa-aandeel van de macrofaunagroep II (interface feeders, surface-depositfeeders, vaak kleine wormen en schelpdieren met lange sifons) zal b.v. de visgroep VI (daaronder vallen belangrijke commerciële vissoorten zoals schol en tong) profiteren die voornamelijk kleine macrofauna eet.

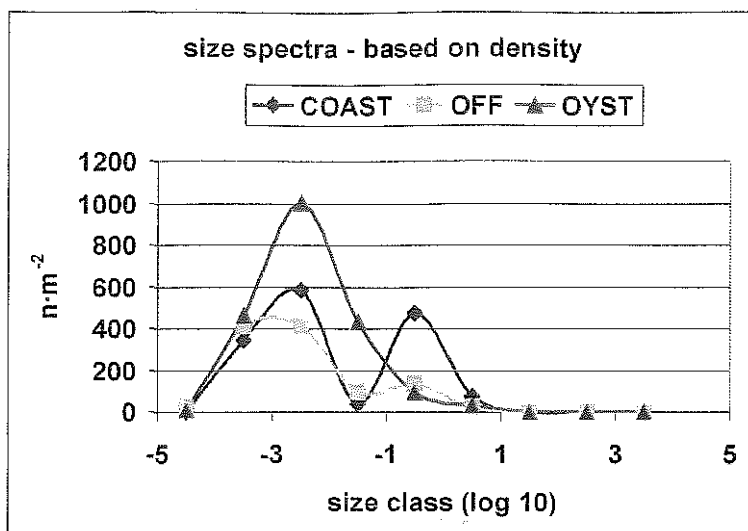
3.17 Benthosmodel (BENBOX)



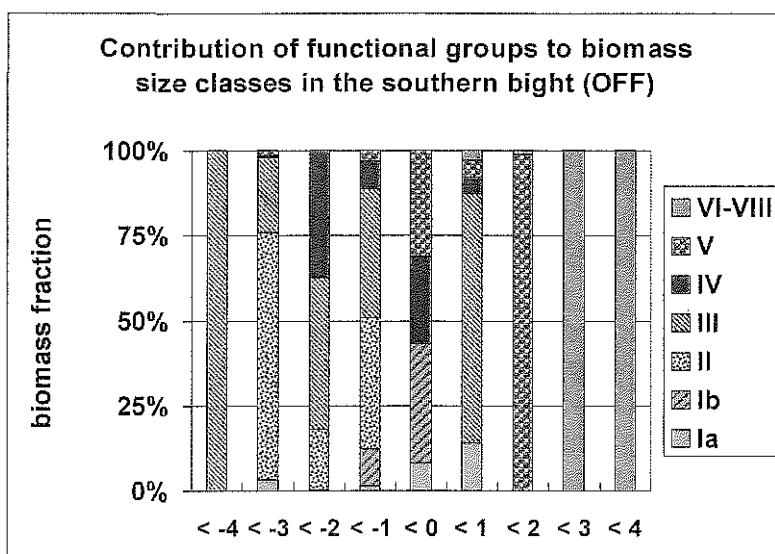
Afbeelding 8. Relatieve biomassaverdeling van de functionele groepen in verschillende gebieden op het NCP. Coast = kustgebied, off = zuidelijke bocht, oyster= Oestergronden.



Afbeelding 9. Sizespectra: relatieve biomassaverdeling van de grootteklassen in verschillende gebieden op het NCP. Coast = kustgebied, off = zuidelijke bocht, oyster= Oestergronden.



Afbeelding 10. Sizespectra: dichtheid van de grootteklassen in verschillende gebieden op het NCP. Coast = kustgebied, off = zuidelijke bocht, oyster= Oestergronden.



Afbeelding 11. Relatieve aandelen van de functionele groepen in de grootteklassen.

5. AANDACHTSPUNTEN EN VERDERE PLANNING

- Variabiliteit. De temporale variabiliteit van de trofische structuur (in termen van dit model) in bepaalde gebieden op het NCP moet aan de hand van bestaande datasets (BIOMON 1998-2001) onderzocht worden. De biomassavariatie tijdens het groei-seizoen is voor sublittorale gebieden bekend en toont een typisch patroon. De door het model berekende biomassaveranderingen door het jaar mogen niet essentieel van dit patroon afwijken.
- Validatiegebied. Het model moet voor onafhankelijke gebieden getoetst worden b.v., gebieden in de Duitse bocht, waar de benthosfauna goed beschreven is (Salzwedel et al. 1985, Kröncke 1990, Kröncke & Rachor 1992). Dit speelt voor de validatie een belangrijke rol.
- Hyperbenthos (voornamelijk amphipoden, cumaceeën en harpacticoïde copepoden die dicht boven de zeebodem leven) vormt op dit moment geen functionele groep, maar kan in de kustregio, de voordelta of Friese front mogelijkwijze een belangrijke schakel in het voedselweb vormen. Een hoge dichtheid van hyperbenthos komt voor in gebieden met hoge SPM-gehalten en kan dus voor de effectketen van belang zijn. Waarden voor biomassa zijn in vergelijking met de lokale benthosbiomassa laag (order van 0.5 g AFDW·m⁻²).
- Resuspensie. Onderzoek wijst daarop dat een hoge resuspensie de groei van benthos bevordert b.v. in offshoregebieden in de zuidelijke bocht (Duineveld et al. 1984, Richardson & Cedhagen 2001, Witbaard et al. 2001). De bodemschuifspanning zal samen met sedimentsamenstelling (en mogelijkwijze porositeit) een maat daarvoor kunnen zijn. Beide parameters worden in andere modellen (WL) van de modelketen berekend. Mogelijkwijze kunnen deze parameters als een stuurfunctie in BENBOX gebruikt worden.

Tabel 4. Geplande werkzaamheden in de nabije toekomst.

November-december 2002: Uitwerken bovengenoemde aandachtspunten en verdere invulling van modelparameters, nadere formulering van rekrutering en visserijeffecten.
Januari-april 2003: opstellen van formules voor de functionele respons van groepen op directe effecten (slibgehalten, verhoogde sedimentatie), implementatie van DEB (groei) model, variatieanalyse van verschillende parameters, modelsoftware aanpassen.
Mei 2003: eerste draaiende modelversie voor verder calibratie, rapport met alle modelparameters en beknopte overzicht over slibeffecten op benthos en de functionele respons (in het Engels met Nederlandse samenvatting).
Juni-november 2003: verdere calibratie en eerste validatie van het model.
December 2003: Eindrapport en gevalideerde modelruns

7. REFERENTIES

- Baretta, J.W., Ebenhöf, W., Ruudij, P. (1995). The European regional seas ecosystem model, a complex marine ecosystem model. *Netherlands Journal of Sea Research* 33, (3/4): 233-246.
- Barnes, R.S.K., Calow, P., Olive, P.J.W., Golding, D.W. & Spicer, J. (2000). *The Invertebrates – a synthesis*. Blackwell Science 1-504.
- Bergman, M.J.N. & van Santbrink, J. (1998). Distribution of larger sized invertebrate species (mega-fauna) in the Dutch sector of the North sea. BEON report 98-2, 55-89.
- Bergman, M.J.N., van Santbrink, J. (2000). Mortality in megafaunal benthic populations caused by trawl fisheries on the Dutch continental shelf in the North Sea in 1994. *ICES Journal of marine Science* 57, (5), 1321-1331.
- Beukema, J.J. & Cadée, G.C. (1986). Zoobenthos responses to eutrophication of the Dutch Wadden Sea. *Ophelia* 26, 55-64.
- Beukema, J.J. Cadée, G.C. & Dekker, R. (2002). Zoobenthic biomass limited by phytoplankton abundance: evidence from parallel changes in two long-term data series in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 48, 111-125.
- Beukema, J.J., Essink, K. & Michaelis, H. (1996). The geographical scale of synchronised fluctuation pattern in zoobenthos populations as a key to underlying factors: climate or man-induced. *ICES Journal of Marine Science* 53, 964-971.
- Blackford, JC (1997). An analysis of benthic biological dynamics in a North Sea ecosystem model. *Journal of Sea Research* 38, (3-4), 213-230.
- Bosselman A. (1991). Recruitment and postlarval growth of macrofauna in a subtidal area in the German Bight. *Meeresforsch.* 33, 141-158.
- Boudreau, P.R., Dickie, L.M. (1992). Biomass spectra of aquatic ecosystems in relation to fisheries yield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, (8), 1528-1538.
- Brey, T (1999). Growth performance and mortality in aquatic macrobenthic invertebrates. *Advances in Marine Biology* 35, 153-223.
- Chardy, P; Dauvin, J-C (1992). Carbon flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel: A simulation analysis. *Marine ecology progress series* 81, (2), 147-161.
- Cranford, P.J & Hill, P.S. (1999). Seasonal variation in food utilization by the suspension-feeding bivalve molluscs *Mytilus edulis* and *Placopecten magellanicus*. *Marine Ecology Progress Series* 190, 223-239.
- Cranford, P.J., Emerson, C.W.; Hargrave, B.T.; Milligan, T.G. (1998). In situ feeding and absorption responses of sea scallops *Placopecten magellanicus* (Gmelin) to storm-induced changes in the quantity and composition of the seston. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219, (1-2), 45-70.
- Crowe, W.A., Josefson, A.B. & Svane I. (1987). Influence of adult density on recruitment into soft sediments: A short-term in situ sublittoral experiment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41, (1), 61-69.
- Daan, R. & Mulder, M. (1998). The macrobenthic fauna in the Dutch sector of the North Sea in 1997 and a comparison with previous data. NIOZ-rapport 1998-4, 1-86.
- Daan, R. & Mulder, M. (1999). The macrobenthic fauna in the Dutch sector of the North Sea in 1998 and a comparison with previous data. NIOZ-rapport 1999-5, 1-87.
- Daan, R. & Mulder, M. (2000). The macrobenthic fauna in the Dutch sector of the North Sea in 1999 and a comparison with previous data. NIOZ-rapport 2000-7, 1-89.

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

- Duineveld G.C.A., A. Tselepides, R. Witbaard, R.P.M. Bak, E.M. Berghuis, G. Nieuwland, J. van der Weele & A. Kok (2000). Benthic-pelagic coupling in the oligotrophic Cretan Sea. *Progress in Oceanography* 46, (2-4), 457-481.
- Duineveld, G.C.A. & Jenness, M.I. (1984). Differences in growth rates of the sea urchin *Echinocardium cordatum*, as estimated by parameters of the Bertalanffy equation applied to skeletal rings. *Marine Ecology Progress Series* 19, 65-72.
- Duineveld, G.C.A., Künitzer, A., Niermann, U., De Wiide, P.A.W.J., Gray, J.S. (1991). The macrobenthos of the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 28, 53-65.
- Ebenhöh, W.; Kohlmeier, C.; Radford, P.J. (1995). The benthic biological submodel in the European Regional Seas Ecosystem. *Netherlands Journal of Sea Research* 33, (3-4), 423-452.
- Essink, K. (1999). Ecological effects of dumping of dredged sediments - options for management. *Journal of Coastal Conservation* 5, 69-80.
- Essink, K., Tydeman, P., de Koning, F. & Kleef, H.L. (1989). On the adaptation of the mussel *Mytilus edulis* L. to different environmental suspended matter concentrations. *Proc. 21st EMBS, Ossolineum, Poland*, 41-51.
- Frid, C.L.J., Harwood, K.G., Hail, S.J., Hall, J.A. (2000). Long-term changes in the benthic communities on North Sea fishing grounds. *ICES Journal of Marine Science* 57, 1303-1309.
- Fry, B. & Quinones, R. B. (1994). Biomass spectra and stable-isotope indicators of trophic level in zooplankton of the northwest Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* 112, 201-204.
- Fry, B. (1988) Food web structure on Georges Bank from stable C, N and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography* 33, 1182-1190.
- Giere, O. (1993). *Meiobenthology – The microscopic fauna in aquatic sediments*. Springer-Verlag Berlin, 1-328.
- Graf, G. (1992). Benthic-pelagic coupling: A benthic view. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 30, 149-190.
- Grémare, A., Amouroux, J.M., Chaabeni, Y. & Charles, F. (1998). Experimental study of the effect of kaolinite on the ingestion and absorption of monospecific suspensions of *Pavlova lutheri* by the filter-feeding bivalve *Venus verrucosa*. *Vie milieu* 48, (4), 295-307.
- Grizzle, R. E., Langan, R. & Howell, W.H., (1992). Growth responses of suspension-feeding bivalve molluscs to changes in water flow: differences between siphonate and nonsiphonate taxa. *J. Expl. Mar. Biol. Ecol.* 162, 213-228.
- Grizzle, R.E. & Lutz, R.A. (1989). A statistical model relating horizontal seston fluxes and bottom sediment characteristics to growth of *Mercenaria mercenaria*. *Marine Biology* 102, 95-105.
- Grizzle, R.E. & Morin, P.J. (1989). Effect of tidal currents, seston, and bottom sediments on growth of *Mercenaria mercenaria*: results of a field experiments. *Marine Biology* 102, 85-93.
- Groenewold, S., Fonds, M. (2000). Effects on benthic scavengers of discards and damaged benthos produced by beam-trawl fishery in the southern North Sea. *ICES Journal of marine Science* 57, no. 5, 1395-1406.
- Hobson, K. A., Welch, H. E. (1992). Determination of trophic relationships within a high arctic marine food web using delta-C-13 and delta-N-15 analysis. *Marine Ecology Progress Series* 84: 9-18.
- Holling, C.S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91, 385-398.
- Holtmann, S.E., Groenewold, A., Schrader, K.H.M., Asjes, J., Craeymeersch, J.A., Duineveld, G.C.A., Bostelen, A.J. van, and Meer, J. van der (1996). Atlas of the Zoobenthos of the Dutch Continent Shelf. Ministry of transport, public works and water management, North Sea directorate, Rijswijk, 1-244.
- Hulot, F.D., Lacroix, G., Lescher-Moutoué, F., Loreau, M. (2000). Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature* 405, 340-344.

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

- Jennings, S. Reñones, O., Morales-Nin, B., Polunin, N.V.C., Moranta, J., Coll, J. 1997: Spatial variation in the ^{15}N and ^{13}C stable isotope composition of plants, invertebrates and fish on Mediterranean reefs: implications for the study of trophic pathways. *Marine Ecology Progress Series* 146, 109-116.
- Jennings, S., Pinnegar, J. K., Polunin, N. V. C. & Warr, K. J. (2001). Impacts of trawling disturbance on the trophic structure of benthic invertebrate communities. *Marine Ecology Progress Series* 213, 127-142.
- Jennings, S., Warr, K.J. & Mackinson, S. (2002). Use of size-based production and stable isotope analyses to predict trophic transfer efficiencies and predator-prey body mass ratios in food webs. *Marine Ecology Progress Series* 240, 11-20.
- Josefson, A.B. & Conley, D. (1997). Benthic response to a pelagic front. *Marine Ecology Progress Series* 147, (1-3), 49-62.
- Josefson, A.B. (1990). Increase of benthic biomass in the Skagerak-Kattegat during 1970s and 1980s - effects of organic enrichment. *Marine Ecology Progress Series*, 66: 117-130.
- Josefson, A.B., Jensen, J.N. & Ærtenbjerg, G. (1993). The benthos community structure anomaly in the late 1970s and early 1980s – a result of a major food pulse. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 172, 31-45.
- Josefson, AB; Jensen, JN; Nielsen, TG; Rasmussen, B (1995). Growth parameters of a benthic suspension feeder along a depth gradient across the pycnocline in the southern Kattegat, Denmark. *Marine ecology progress series* 125, (1-3), 107-115.
- Kihlslinger, RL & Woodin, S.A., (2000). Food patches and a surface deposit feeding spionid polychaete. *Marine ecology progress series* 201, 233-239.
- Kooijman, S. A. L. M. (2000). *Dynamic energy and mass budgets in biological systems* (Second ed.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Kröncke, I. (1995). Long-term changes in North Sea benthos. *Senckenbergiana maritima* 26, 73-80.
- Kröncke, I., Rachor, E. (1992). Macrofauna investigations along a transect from the inner German Bight towards the Dogger Bank. *Marine Ecology Progress Series* 91, 269-276.
- Kröncke, I. (1990). Macrofauna standing stock of the Dogger Bank. A comparison II. 1951-1952 versus 1985-1987. Are changes in the community of the north eastern part of the Doggerbank due to environmental changes? *Netherlands Journal of Sea Research* 25, 189-198.
- Lavaleye, M.S.S. (2000). Karakteristieke macrobenthos levensgemeenschappen van het NCP en trendanalyse van de macrobenthos diversiteit van de Oestergronden en het Friese Front (1991-1998). *Rapport Ecosysteendoelen Noordzee. NIOZ-rapport 2000-9*, 1-25.
- Lavaleye, M.S.S., Lindeboom, H. & M. Bergman (2000). *Macrobenthos van het NCP. Rapport ecosysteendoelen Noordzee. NIOZ-rapport 2000-4*, 1-65.
- Lindeboom H.J. and de Groot, S.J. (1998). The effects of different types of fisheries on the North Sea and Irish Sea benthic ecosystems. *NIOZ-Rapport 1998-1/RIVO-DLO Report C003/98*: 1-404.
- Lopez, G.R. & Levinton, J.S. (1987). Ecology of deposit-feeding animals in marine sediments. *Quarterly Review of Biology* 62, (3), 235-260.
- Maurer, D, Church, T.M., Lord, C. & Wethe, C. (1985). Marine benthos in relation to pore water chemistry and sediment geochemistry of simulated dredge material. *Int. Revue ges. Hydrobiologie* 70 (3), 369-377.
- Maurer, D, Keck, R.T., Tinman, J.C., Leathem, W.A., Wethe, C., T.M., Lord & Church, C. (1986). Vertical migration and mortality of marine benthos in dredges material: a synthesis. *Revue ges. Hydrobiologie* 71, (1), 49-63.

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

- Møhlenberg, F. & Kiørboe, T. (1981). Growth and energetics in *Spisula subtruncata* (Da Costa) and the effects of suspended bottom material. *Ophelia* 20, 79-90.
- Newell, R.C., Seiderer, L.J., Hitchcock, D.R. (1998). The impact of dredging works in coastal waters: a review of the sensitivity to disturbance and subsequent recovery of biological resources on the seabed. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 36, 127-178.
- Olaísson, E.B., Peterson, C.H. & Ambrose, W.B. (1994). Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediments: the relative significance of pre- and postlarval- settlement processes. *Oceanography and Marine Biology – An Annual Review* 32, 65-110.
- Pearson, T.H. & Rosenberg, R. (1978). Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. ann. Rev.* 16, 229-311.
- Peters, R.H. (1986). The ecological implication of body size. Cambridge University Press, 1-329.
- Piet, G.J., Pfisterer, A.B. and Rijnsdorp, A.D. (1998). On factors structuring the flatfish assemblage in the southern North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 40, (1/2), 143-152.
- Polis, G. & Strong, G. (1996). Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147, 813-846.
- Prins, T.C. & Smaal, A.C. (1989). Carbon and nitrogen budgets of the mussel *Mytilus edulis* L. and the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in relation to food quality. *Sci. Mar.* 53, 477-482.
- Rachor, E. & Gerlach, S.A. (1978). Changes of macrobenthos in a sublittoral sand area of the German Bight 1967-1975. *Rapp. p.v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 172, 418-431.
- Rees, H.L. & Dare, P.J. (1993). Sources of mortality and associated life-cycle traits of selected benthic species: a review. Fisheries Research Data Report, MAFF, Lowestoft. 1-35.
- Richardson, K & Cedhagen, T. (2001). Quantifying pelagic-benthic coupling in the North Sea: Are we asking the right questions? *Senckenbergiana maritima* 31, (2), 215-224.
- Riisgard, H.U. & Banta, G.T. (1998). Irrigation and deposit feeding by the lugworm *Arenicola marina*, characteristics and secondary effects on the environment: a review of current knowledge. *Vie et milieu* 48 (4), 243-257.
- Rijnsdorp, A.D. & Leeuwen, P.I. van (1996). Changes in growth of North Sea plaice since 1950 in relation to density, eutrophication, beam trawl effort, and temperature. *ICES Journal of Marine Science* 53, 1199-1213.
- Rijnsdorp, A.D. & Vingerhoed, B. (2001). Feeding of plaice *Pleuronectes platessa* L. and sole *Solea solea* (L.) in relation to the effects of bottom trawling. *Journal of Sea Research* 45, 219-229.
- Rijnsdorp, A.D., Buys, A.M., Storbeck, F., and Visser, E.G. (1998). Micro-scale distribution of beam trawl effort between 1993 and 1996 in relation to the trawling frequency of the sea bed and the impact on benthic organisms. *ICES Journal of Marine Science* 55, 403-419.
- Rowe, G.T. (1998). Organic carbon cycling in abyssal benthic food chains: numerical simulations of bioenhancement by sewage sludge. *Journal of Marine Systems* 14, 337-354.
- Ruardij, P., van Raaphorst, W. (1995). Benthic nutrient regeneration in the ERSEM ecosystem model of the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 33, (3/4), 453-483.
- Ruardij, P.; Baretta, J.W.; Baretta-Bekker, J.G. (1995). SESAME, a software environment for simulation and analysis of marine ecosystems. *Netherlands Journal of Sea Research* 33, (3/4), 261-270.
- Ruxton G. D., Guernsey, W. S. C., De Roos, A. M. (1992). Interference and generation cycles. *Theoretical Population Biology* 42, 235.

3.17 Benthosmodel (BENBOX)

- Salen-Picard, C., A.M. Darnaude, D. Arihac, M.L. Harmelin-Vivien (2002). Fluctuations of macrobenthic populations: a link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lyons. *Oecologia* 133, 380-388.
- Salzwedel, H., Rachor, E. & Gerdes, D. (1985). Benthic Macrofauna in the German Bight. *Veröff.Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 20, 199-267.
- Schwinghammer, P., Hargrave, B., Peer, D., Hawkins, C.M. (1986). Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Marine Ecology Progress Series* 31, (2), 131-142.
- Smaal, A.C. (1997). Food supply and demand of bivalve suspension feeders in a tidal system. Dissertation University of Groningen, 1-237.
- Snelgrove, P.V.R. & Butman, C.A. (1994). Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanography and Marine Biologie – An Annual Review* 32, 111-178.
- Taghon, G.L. (1989). Modelling deposit feeding. In Lopez, G. et al. (eds.): *The ecology of marine deposit feeders*. Springer Berlin 31, 223-246.
- Thatje, D. Gerdes & E. Rachor (1999). A seafloor crater in the German Bight and its effects on the benthos. *Helgol. Mar. Res.* 53, 36-44.
- Theissen, B.F. (1982). Variation in size of gills, labial palps and adductor muscle in *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from Danish waters. *Ophelia* 21, 49-63.
- Thiebaut, M.L., Dickie, L.M. (1993). Structure of the body-size spectrum of the biomass in aquatic ecosystems: a consequence of allometry in predatory-prey interactions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50, (6), 1308-1317.
- van Dalfsen, J.A. & Essink, K. (1997). Risk analysis of coastal nourishment techniques in the Netherlands (RIACON). National evaluation report. Report RIKZ 97.022, National Institute for coastal and marine management, Haren, The Netherlands, 1-98.
- Van Dalfsen, J.A., Essink, K., Madsen, H., Birklund, J. Romero, J. & Manzanera, M. (2000). Differential response of macrozoobenthos to marine sand extraction in the North Sea and the Western Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science* 57, no. 5, 1439-1445.
- Van der Veer, H.W., Kooijman, S.A.L.M. & van der Meer, J. (2001). Intra- and interspecific comparison of energy flow in North Atlantic flatfish species by means of dynamic energy budgets. *Journal of Sea Research* 45, 303-320.
- Van Haren, R.J.F. & S.A.L.M. Kooijman (1993). Application of dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L.). *Neth. J. Sea Res.* 31, 119-133.
- Wainwright, S.C., Fogarty, M.J., Greenfield, R.C., Fry, B. (1993). Long-term changes in the Georges Bank food web: trends in stable isotopic compositions of fish scales. *Marine Biology* 115, 481-493.
- Widdows, J., Fietj, P. & Worral, C.M. (1979). Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 50, 195-207.
- Winberg, G.G. (1956). Rate of metabolism and food requirements of fish. *Journal of Fisheries Research Board of Canada Trans. Ser.* 194, 1-202.
- Witbaard, R., Duineveld, G.C.A. & Bergman, M. (2001). The effect of tidal resuspension on benthic food quality in the southern North Sea. *Senckenbergiana maritima* 31, (2), 225-234.

TOETSRAPPORT

Effectketen	Noordzee
trekker	H.Lindeboom & H.Los
Kenmerk toetsrapport:	definitief
Project:	Flyland, Onderzoeksprogramma Luchthaven in Zee
Thema:	Mariene Ecologie en Morfologie
Deelproduct	3.17a Verdere ontwikkeling benthos module (BENBOX)
Status, versie en datum product	Definitief tussenrapport, 28-4-2003
Onderdeel Kwaliteitsborging	Instituut intern / Effectketentrekker/Onderzoekscordinator
Opsteller(s) product	S.Groenewold & P.Ruardij

INTERNE TOETSING

Toets(t)er	H.Lindeboom
Toetscriteria: ☒ conform offerte, kwaliteitsplan en PvA ☒ conform effecten matrix ☒ conform bijlage(n) ☐ geplaatst op Intranet ☐ overig, t.w.:	Bevindingen toets(t)er: <i>Zeer goed en informatief rapport.</i>
Aspecten: ☒ technisch-inhoudelijk ☒ methodieken en aanpak ☒ uitgangspunten en randvoorwaarden ☒ eindresultaat (en conclusies) ☒ gebruik normen, richtlijnen, voorschriften e.d. ☒ tekstueel en lay-out ☒ tekeningen (GIS, e.d.) ☐ overig, t.w.:	
	Paraaf + datum: <i>[Handwritten Signature]</i> 28-4-2003 Toets(t)er: <i>H. Lindeboom</i>

EXTERNE TOETSING (indien van toepassing)

Toets(t)er	
Toetscriteria: ☐ conform offerte, kwaliteitsplan en PvA ☐ conform effecten matrix ☐ conform bijlage(n) ☐ geplaatst op Intranet ☐ overig, t.w.:	Bevindingen toets(t)er:
Aspecten: ☐ technisch-inhoudelijk ☐ methodieken en aanpak ☐ uitgangspunten en randvoorwaarden ☐ eindresultaat (en conclusies) ☐ gebruik normen, richtlijnen, voorschriften e.d. ☐ tekstueel en lay-out ☐ tekeningen (GIS, e.d.) ☐ overig, t.w.:	
Algemeen: ☐ afstemming met overige percelen ☐ beleidsrelevantie van gegevens ☐ integratie mogelijkheden van gegevens ☐ overig, t.w.:	Bevindingen toets(t)er:
	Paraaf + datum: Toets(t)er:

Bijlage(n):